

Universidad Autónoma de Tlaxcala

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



"EVALUACIÓN DE LA ASOCIACIÓN ESPACIAL Y EL USO DE SEÑALES
VISUALES DURANTE EL FORAJEO DE *Hylorcharts leucotis*
(TROCHILIDAE)."

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

BIOL. Vanessa Martínez-García

Director

Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez

Co- director

Dr. Raúl Ortiz-Pulido

Tlaxcala, Tlax.

2009

Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta

Maestría en Ciencias Biológicas



-EVALUACIÓN DE LA ASOCIACIÓN ESPACIAL Y EL USO DE SEÑALES VISUALES DURANTE EL FORRAJEO DE *Hylocharis leucotis* (TROCHILIDAE).-

Tesis

para obtener el grado de

Maestría en Ciencias Biológicas

P r e s e n t a

Biol. Vanessa Martínez-García

Comité Tutorial

Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez

Dr. Raúl Ortiz-Pulido

Dra. Alejandra Valero Méndez

Dr. Amando Bautista Ortega

El presente trabajo se realizó bajo la dirección del Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez y la coordinación del Dr. Raúl Ortiz-Pulido en las instalaciones del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala (Unidad Periférica del Instituto de Investigaciones Biomédicas de la Universidad Nacional Autónoma de México) y contó con financiamiento del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) con una beca a la Biot. Vanessa Martínez-García para estudios de maestría (número de becarío: 20575), en la convocatoria septiembre 2006. La Maestría en Ciencias Biológicas esta actualmente registrada en el Padrón Nacional de Posgrados.



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 **Biol. Vanessa Martínez-García** 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: "Evaluación de la asociación espacial y el uso de señales visuales durante el forrajeo de *Hylorcharis leucotis* (Treichidae)".

Sin otro particular, aprovechamos para enviarle un cordial saludo.

Atentamente
Tlaxcala, Tlax., Febrero 16 del 2009

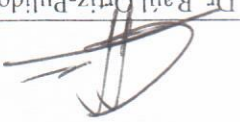
Dr. Carlos Roberto Lara Rodríguez



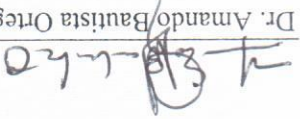
Dr. Alejandra Valero Méndez



Dr. Raúl Ortiz-Pulido



Dr. Amando Bautista Ortega



Asociación espacial y uso de señales visuales

Martínez-García



Gracias por compartir conmigo cada momento y por formar parte de mi vida.

agradadas que otras, pero todas muy divertidas.

y Blanca por su compañía, por las travesuras, fiestas y desveladas, algunas más

A mis amigos: Alex, Alfredo, Arely, Cruz, Fernando, Gerardo, Jorge, Kikin, Laura

A mi familia: abuelos, tíos y primos, por su apoyo y cariño que me han brindado.

A Gabriel, por llegar a mi vida en el momento preciso.

amistad, y por todos los momentos locos que pasamos juntos.

A Marcela, Gracias por recibirme en tu casa, por toda tu ayuda brindada, por tu

todos los momentos divertidos.

por los momentos compartidos en clase y entre clase, por las pláticas en algún café, por

A mis compañeros y amigos: Alfredo, Aline, Brenda, Claudia, Fernando y Letty

su amado Ab.

A Letty por su compañía en campo, por todos los momentos y amistad. Así como a

instituta en el examen cerrado.

A la M. en C. María de Lourdes Aréaga Castañeda por participar como revisora

parte del comité tutorial, revisar esta tesis y mejorarla con sus comentarios.

A los doctores: Alejandra Valero Méndez y Amando Bautista Ortega, por formar

a este proyecto, por sus enseñanzas y por ser parte de mi formación como bióloga.

A los doctores: Carlos Lara y Raúl Ortiz-Pulido por el tiempo y esfuerzo dedicado

AGRADECIMIENTOS:



paso que doy.

cada batalla como si fuera la última en mi vida y por estar conmigo en cada

confianza, por la fuerza que dan en mi andar, por enseñarme a pelear

Gracias por brindar su apoyo en las decisiones que tomo, por su cariño y

A mis padres y hermanos:



1 Índice de figuras..... 3

2 Abreviaturas utilizadas..... 4

3 Resumen..... 5

4 Introducción..... 7

4.1. Asociación espacial y uso de señales visuales..... 7

4.2. Sistema visual de las aves..... 8

5. Antecedentes..... 10

6. Objetivos..... 15

6.1. Objetivo general..... 15

6.2. Objetivos particulares..... 15

7. Hipótesis..... 15

8. Método y materiales..... 16

8.1. Área de estudio..... 16

8.2. Especie estudiada..... 16

8.3. Arreglos florales..... 17

8.3.1. Arreglo vertical..... 17

8.3.2. Arreglo horizontal..... 17

8.4. Jaulas experimentales..... 18

8.5. Trabajo de campo y captura de colibríes..... 18

8.6. Evaluación de la asociación espacial..... 19

8.6.1. Experimento 1: Evaluando la presencia - ausencia de una recompensa con la posición de las flores dentro de un arreglo floral..... 19

8.6.2. Experimento 2: Evaluando el uso de señales visuales..... 20

8.7. Análisis estadístico..... 21

9. Resultados..... 26

9.1. Experimento 1: Evaluando la presencia - ausencia de una recompensa con la posición de las flores dentro de un arreglo floral..... 26

9.1.1. Primera etapa..... 26

9.1.1.1. Número de vistas..... 26

9.1.1.2. Duración de las vistas..... 27

9.1.2. Segunda etapa..... 28

9.1.2.1. Número de vistas..... 28

9.1.2.2. Duración de las vistas..... 29

9.1.3. Pruebas de McNemar..... 30

9.1.4. Análisis de sobrevivencia..... 30

9.2. Experimento 2: Evaluando el uso de señales visuales..... 32

INDICE



921. Numero de vistas..... 32

922. Duración de las vistas..... 33

923. Prueba de McNemar..... 34

924. Analisis de sobrevivencia..... 34

III. Discusión..... 36

III.1. Relacionando la presencia - ausencia de una recompensa con la posición de las flores dentro de un arreglo floral..... 35

III.2. Relacionando las señales visuales con la recompensa..... 39

II. Conclusión..... 42

II. Bibliografía..... 43



Índice de figuras

Figura 1. Mapa de localización del área de estudio..... 23

Figura 2. Arreglo floral vertical para el Experimento 1..... 24

Figura 3. Arreglo floral horizontal para el Experimento 2..... 25

Figura 4. Número de vistas para cada uno de los tratamientos en la primera etapa del experimento 1..... 26

Figura 5. Duración de las vistas en cada uno de los tratamientos de la primera etapa del Experimento 1..... 27

Figura 6. Número de vistas para cada uno de los tratamientos en la segunda etapa del Experimento 1..... 28

Figura 7. Duración de las vistas en cada uno de los tratamientos de la segunda etapa del Experimento 1..... 29

Figura 8. Análisis de sobrevivencia de los datos obtenidos en la primera etapa del Experimento 1..... 30

Figura 9. Análisis de sobrevivencia de los datos obtenidos en la segunda etapa del Experimento 1..... 31

Figura 10. Número de vistas para cada uno de los tratamientos del Experimento 2..... 32

Figura 11. Duración de las vistas en cada uno de los tratamientos del Experimento 2..... 33

Figura 12. Análisis de sobrevivencia de los datos obtenidos del Experimento 2..... 35



2. Abreviaturas utilizadas
Asociación especial y uso de señales visuales

Martínez-García



- PNM Parque nacional la malinche
- MSSM Metros sobre el nivel del mar
- SIEN Superiores todas con néctar
- ININ Inferiores todas con néctar
- SN Superiores con néctar
- SN Superiores sin néctar
- IN Inferiores con néctar
- IN Inferiores sin néctar
- SNIN Sin señal y sin néctar
- SN Señal y néctar

En este trabajo nos planteamos dos objetivos particulares: Primero, evaluar la capacidad del colibrí *Hylochurys leucotis* para relacionar la posición floral con la presencia de néctar en arreglos florales en un plano vertical. Para esto, utilizamos encierros individuales y arreglos con 10 flores artificiales, cada colibrí fue puesto a forrajear en tres situaciones. En la primera etapa del experimento 1 el orden de presentación de las fases fue el siguiente: 1) todas las flores superiores tuvieron néctar, 2) sólo las cinco flores superiores tuvieron néctar, 3) sólo las cinco inferiores lo tuvieron. En la segunda etapa del experimento 1 las fases experimentales tuvieron el siguiente orden de presentación: 1) todas las flores tuvieron néctar, 2) sólo las cinco inferiores tuvieron néctar y, 3) sólo las cinco flores superiores lo tuvieron. Nuestros resultados demostraron que independientemente de la presencia - ausencia de néctar, los colibríes de esta especie visitan más rápido en el tiempo, y realizan un mayor número de visitas a las flores ubicadas en la parte superior de los arreglos, siendo las flores superiores recompensadas las más rápido e intensamente visitadas, y la dirección de estas visitas se incrementa si existe la presencia de una recompensa. Los colibríes realizaron visitas en las flores inferiores sólo cuando tuvieron néctar, pero en menor número que las superiores. Nuestro estudio sugiere que los colibríes de esta especie tienen un sesgo conductual por visitar flores ubicadas en la parte superior de los arreglos verticales, esta conducta se ve reforzada si existe la presencia de una recompensa. El segundo objetivo de este trabajo fue evaluar la capacidad de *H. leucotis* para aprender a relacionar la presencia de señales visuales con la presencia de néctar en un arreglo floral en un plano horizontal. Para esto, utilizamos encierros individuales y arreglos con tres flores artificiales, cada colibrí fue enfrentado a forrajear en tres situaciones: 1) tres

3. Resumen

Las especies nectarívoras de insectos y aves pueden usar asociaciones espaciales para guiar su forrajeo en las flores. Estudios realizados en algunas especies de colibríes migratorios del género *Selasphorus* han demostrado que estos animales pueden utilizar señales presentes en las plantas que visitan para la localización específica de las recompensas de néctar. A pesar de ello hay pocos estudios que exploren si los colibríes pueden aprender a utilizar la ubicación de flores individuales o grupos de ellas dentro de una planta para determinar visitas subsiguientes.

floras con señal y néctar y tres flores sin señal y sin néctar. 2) igual número de flores con y sin néctar, pero se invitó el orden de las flores (donde estaban las flores sin señal y sin néctar utilizamos las que tenían señal y néctar, y viceversa, 3) la ubicación del néctar y la señal fue exactamente igual a la primera fase del experimento 2. Nuestros resultados demuestran que *H. leucotis* visita más rápido en el tiempo, y realiza un mayor número de visitas y duración a las flores que presentaron señal y néctar. Nuestro estudio sugiere que los colibríes de esta especie tienen la capacidad de asociar la ubicación de una recompensa con la señal visual que les presentamos.



En otros casos estas señales informativas, importantes para la respuesta conductual, están espacialmente separadas de los objetos o ubicaciones que refuerzan. Tal es el caso de aquellos animales depredadores que usan los patrones de vuelos conspicuos y circulares motivados por los buitres y zopilotes sobre animales moribundos para localizar a la presa por ellos mismos (Houston 1983, Rabenold 1983). O de las abejas, las cuales se guían por los patrones de coloración presentes en los pétalos de las flores para elegir la tasa de secreción de néctar más alta, características que presentan una correlación positiva (Gori 1982, 1989). En cada uno de los ejemplos antes mencionados, los animales deben aprender no sólo el significado general de las señales, sino además, la asociación espacial entre estas señales y con ello tener un reforzamiento conductual.

(Houston 1983)

En muchos casos la presencia de señales visuales en el ambiente puede representar para un individuo la posibilidad de reforzar la expresión de una conducta aprendida. Por ejemplo, muchos forrajeadores aprenden que los patrones de coloración llamativos se relacionan frecuentemente con señales de presas no-palatables o tóxicas (Houston 1983).

(Brown y Gass 1993, Brown 1994)

En los estudios sobre asociación espacial y uso de señales visuales se ha sugerido que los animales utilizan dos mecanismos: el aprendizaje, se define como un cambio adaptativo en el comportamiento, que resulta de la experiencia. Y la memoria espacial, es la reconstrucción de experiencias pasadas en un área determinada. Se cree que a través de estos mecanismos los animales modifican su conducta para responder de forma más eficiente a los cambios de su medio ambiente (Cole y cols 1982). Estos mecanismos están directamente relacionados con la forma en que los organismos perciben, recuerdan y responden a su ambiente; y el éxito de cada mecanismo depende de la capacidad y

(1985, Brown 1994)

La asociación espacial es la capacidad de poder realizar una relación entre la característica que inicialmente atrae a un organismo (posición, señales visuales asociadas), con la localización específica de la recompensa que buscan (recurso alimenticio) (Brown y Gass 1993, Brown 1994)

4. Introducción

4.1. Asociación espacial y uso de señales visuales



En la naturaleza la distancia entre una característica informativa (señal) y la localización del objetivo o recompensa es variable. Ante esto, se han realizado varios estudios en laboratorio manipulando artificialmente la separación entre la recompensa y las señales de reforzamiento para evaluar el aprendizaje de asociación espacial en varias especies (tales como ratas, palomas, chimpancés y humanos). Los resultados en estos estudios han demostrado: 1) que a separaciones grandes, los individuos probados no precisan aprendizaje, 2) a separaciones medianas, el aprendizaje puede ser lento, 3) y sin separación, ocurre aprendizaje (Brown y Gass 1993).

El sistema visual de las aves

El sistema visual del grupo de las aves alcanza un alto grado de desarrollo y presenta una morfología más compleja y diversa que el de los mamíferos, incluyendo al hombre (Varela y cols. 1993). En aves la retina diurna contiene al menos cuatro tipos de conos simples y colores, estos conos tienen sensibilidad a los colores: rojo, verde, azul y ultravioleta (UV) (Gauthier 1980, Varela y cols. 1993). Los conos dobles son los que predominan en la retina de las aves y su importancia esta asociada con la detección de luz polarizada o la orientación a través del campo magnético de la tierra. Estos conos poseen gran variedad de cromáforos (filtros cromáticos), los cuales establecen los mecanismos implicados en la visión de colores modulando la absorbanza espectral del pigmento visual (Herrera y cols. 2004).

Los colibríes (Familia Trochilidae), son el principal grupo de nectarívoros entre las aves. Este grupo de aves presenta adaptaciones únicas que les permiten aprovechar eficientemente el recurso "néctar" ofrecido por numerosas especies de plantas con gran variedad en sus características visuales. Por ejemplo, para estas aves se ha documentado consistentemente la preferencia por el color rojo, sin embargo no existe consenso respecto a los mecanismos retinianos involucrados en dicha elección. Algunos autores sostienen que la preferencia por el color rojo es innata, otros sugieren que existe un aprendizaje mediado por la experiencia, sin embargo, se sabe poco del aspecto fisiológico que desencadena esa conducta (Siles 1976, Herrera y cols. 2004).



La estudio reciente realizado por Herrera y cols. (2004), con dos especies de
Sephanoides sephanooides y *Oreotrochilus leucopleurus* sobre el sistema visual,
muestra que los individuos de estas especies presentan mayor numero de conos dobles y
menor numero de conos simples, por lo que tienen una mayor reflectancia a los colores
verde y rojo, así como a la luz UV. Los autores sugieren la relevancia de realizar estudios
conductuales que muestren claramente la relación entre el sistema visual y el aspecto
filosofico que desencadena una conducta (Herrera y cols. 2004).



Los estudios realizados sobre aprendizaje durante el forrajeo de colibríes surgieron de un estudio publicado por Cole y cols. en 1982. En este estudio los autores manejan al aprendizaje como un mecanismo adaptativo mediante el cual los animales modifican su conducta para presentar una que resulte más eficiente en su medio ambiente. Este mecanismo se experimentó con tres especies de colibríes: *Archilochus alexandri*, *Eugenes fulgens* y *Lampornis clemenciae*. Sus pruebas consistieron en dos experimentos: (1) "Stay learning" aquí el individuo debía visitar la posición donde se encontraba la recompensa y (2) "Shift learning" donde el individuo debía ir a la posición opuesta a la recompensa. Todas las aves fueron capacitadas en ambas tareas (ocho individuos), cuatro aprendieron primero "Stay learning" y las otras cuatro en orden inverso. Entrenaron a los individuos por tres días consecutivos, para esto, colocaron a los individuos en un encierro de 1 m³, en el que pusieron dos flores artificiales de color amarillo, una con 0.5µl de sacarosa y otra vacía. Para cada fase la localización de las flores con y sin recompensa fue distinta. Ellos encontraron que los colibríes aprendían la tarea "Shift learning" en un tiempo mas corto que la tarea "Stay learning", independientemente del orden de presentación de los dos experimentos. Por ejemplo: A. alexandri realizó 180 visitas a la posición de la recompensa y 96 fueron a la posición incorrecta. *E. fulgens* realizó 282 a la posición recompensada y 130 a la posición equivocada. Aprendiendo número de visitas tanto en "Stay learning" como en "Shift learning" encuentran diferencias significativas. Con lo cual mostraron que estas especies tienen la capacidad de aprender a localizar una recompensa, y dan sustento a la hipótesis (a pesar de las diferencias inter e intra-específicas) "el aprendizaje espacial en colibríes está

5. Referencias

Cole, J. H., Henderson y cols. 2006, Gonzalez-Gómez y Vásquez 2005).
 Healy, 1995, Sutherland y Gass 1995, Hurly y Healy 1996, Hurly y Healy 1996, Henderson y cols.
 localización de su alimento (Cole y cols. 1982, Brown y Gass 1993, Brown 994, Healy y cols. 1995).
 Estos organismos utilizan tanto el aprendizaje como la memoria espacial para la localización de su alimento. A pesar de esto, existe evidencia de que los investigadores conductuales. En el uso de señales visuales, en colibríes estos mecanismos han sido poco estudiados y la memoria espacial son mecanismos involucrados en la asociación espacial y el uso de señales visuales, en colibríes estos mecanismos han sido poco estudiados por los investigadores conductuales. A pesar de esto, existe evidencia de que estos organismos utilizan tanto el aprendizaje como la memoria espacial para la localización de su alimento (Cole y cols. 1982, Brown y Gass 1993, Brown 994, Healy y cols. 1995).



Otra de las especies en la que recientemente se ha explorado la posibilidad del uso de memoria espacial es el colibrí austral (*Selasphorus sphaeroides*) González-Gómez y Vasquez (2005). Los autores iniciaron con una fase de entrenamiento, en donde evaluaron el forrajeo de los colibríes de esta especie en bebederos con 200µl de sacarosa al 20% que ubicaron en diferentes árboles con alturas que variaron entre 5 y 15 m. Las fases experimentales fueron diseñadas para evaluar la capacidad de estas aves para recordar la posición de flores recompensadas o no-recompensadas (primer experimento) o con baja recompensa (segundo experimento), después de una única experiencia de aprendizaje. Para realizar los experimentos utilizaron marcos de madera (50 x 50 cm) en un eje vertical colocando los marcos en los árboles con mayor número de visitas que los colibríes

demostrado para otras especies del género *Selasphorus* (Henderson y cols. 2001). Esta capacidad de discriminación entre flores con y sin recompensa, también se ha tiempo suficiente para la producción de nuevo néctar (Hurly 1996, Hurly y Healy 1996). que recientemente han vaciado para regresar a ellas después de que hubiera pasado el recompensa). lo que implica que los colibríes deben recordar la localización de las flores espaciales es común para evitar regresar a flores previamente visitadas (que no presentarían Gass 1995). Además, Hurly y Healy (1996) demostraron que en *S. rufus* el uso de patrones rápidamente si se producen cambios en el ambiente (Brown y Gass 1993; Sutherland y especie utilizan la posición más rentable energéticamente, y su memoria se modifica de una recompensa alimenticia. Ante la ausencia de señales visuales, los colibríes de esta ambiente (Brown y Gass 1993) o de la planta (Henderson y cols. 2001), con la localización 2001). En esta especie se ha demostrado la capacidad de asociar características del Sutherland y Gass 1995, Brown 1994, Hurly 1996, Hurly y Healy 1996, Henderson y cols. recompensa utilizando señales informativas (Brown y Gass 1993, Healy y Hurly 1995, mostrado que *S. rufus* es una especie capaz de aprender y relacionar la localización de una migratorio *Selasphorus rufus*, presente en Estados Unidos y Canadá. Los resultados han se ha sugerido. Estos trabajos se han enfocado principalmente a una sola especie, al colibrí En otros estudios el uso de la memoria espacial durante el forrajeo en colibríes sólo adquirida por cada individuo (Cole y cols. 1982).

relacionado con la distribución espacial del recurso", donde influye la energía neta



realizaron en la fase de entrenamiento), estos marcos tenía seis puntos en los que podían estar localizados los bebederos, sin embargo solo colocaban cuatro (bebederos idénticos en color, tamaño y material). Para el primer experimento, cada ensayo contó con dos fases: En la primera (fase de búsqueda), al colibri se le permite visitar hasta descubrir al bebedero gratificante, después, se evitó la visita del colibri por 5 minutos mientras cambian el marco por otro idéntico. En la segunda fase (de retorno), el colibri se enfrenta al mismo alimentador hasta que descubre el bebedero gratificante (los bebederos tenía 100 µl de sacarosa al 20%), después de esto el ensayo termina, y comienza el siguiente 10 minutos después (en cada ensayo la posición del bebedero gratificante es cambiado al azar), en este experimento se utilizaron 15 individuos. Para el segundo experimento, los colibríes debían encontrar y recordar la ubicación del bebedero con la recompensa más alta (30% de sacarosa) de otros tres con recompensa baja (10% de sacarosa). Cada ensayo contó con la fase de búsqueda y de retorno, aquí evaluaron a 13 individuos. Ellos encontraron: (1) En el primer experimento, que el mayor número de las visitas se realizó en la fase de búsqueda y fue significativamente diferente a la fase de retorno, en el plano individual 12 de 15 sujetos realizaron menor número de visitas en la fase de retorno. (2) En el segundo experimento, el número de visitas fue significativamente más alto en la fase de búsqueda que en la fase de retorno, individualmente en la fase de retorno ocho de 13 sujetos mostraron la habilidad de encontrar la localización de la recompensa más alta en un menor número de visitas en comparación con la fase de búsqueda. Por lo que sus resultados sugieren que los individuos de esta especie también tienen la capacidad de memoria y que pueden recordar la localización del néctar (Gonzales-Gómez y Vasquez 2005). Estos resultados concuerdan con los trabajos realizados en laboratorio y en campo con la especie *S. rufus*.

La cantidad de néctar en las flores puede variar durante el día, debido al forrajeo de especies nectarívoras, a la fisiología de la planta, y/o a las condiciones ambientales (e.g., temperatura, latitud, altitud, precipitación, hora del día, viento) (Stiles y Freeman 1993, Gauthier y cols. 1995).

En la naturaleza, las plantas polinizadas por colibríes son usualmente visitadas por homingjays, abejas, avispas y aves paserinas. Algunos de estos organismos pueden explotar el

dependen la idea de que las especies de colibríes migratorias son un buen modelo para explorar la capacidad de aprendizaje, pues los individuos se enfrentan a cambios constantes (especiales y temporales) de las flores que utilizan durante sus movimientos migratorios. Este cambio constante en la disponibilidad del recurso alimenticio también lo enfrentan las especies residentes (Ortiz-Pulido y Vargas-Licona 2008) y, podrían, por consecuencia, desarrollar una serie de estrategias similares a las reportadas con *S. rufus* y *S. sephanooides*, para explotar exitosamente sus recursos.

En el Parque Nacional la Malinche (PNM) existe una sucesión en cuanto a la floración de las tres especies de plantas más abundantes visitadas por los colibríes. *Salvia elegans* (LAMIAEAE) florece de diciembre a mayo, *Bouvardia ternifolia* (RUBIACEAE) de mayo a julio y *Penstemon roseus* (SCROPHULARIACEAE) de agosto a noviembre. Las tres especies se distribuyen en distintos tipos de vegetación y por consecuencia a distintos niveles altitudinales. Esta distribución espacial y temporal del recurso alimenticio (néctar), puede influir en las respuestas conductuales de las especies residentes de colibríes que las utilizan (Lara 2006).

A la fecha son pocos los estudios realizados sobre la asociación espacial y el uso de señales visuales, y estos han sido realizados con pocas especies de colibríes. Tal vez por ello dichas habilidades no han sido aun encontradas en el resto de las especies de colibríes migratorias (altitudinales, longitudinales y residentes). El presente estudio se enfoca en evaluar experimentalmente la capacidad de asociación espacial y uso de señales visuales en el colibrí oreji-blanco (*Hylocharis leucotis*), una especie con poblaciones residentes en el Parque Nacional la Malinche (PNM), y posiblemente con movimientos altitudinales o longitudinales dentro de la misma área.



Los colibríes de esta especie realizarán un mayor número de visitas a las flores con
señales recompensadas y ubicadas en alguna posición dentro del arreglo floral.

Inducción

Los colibríes de esta especie realizarán un mayor número de visitas a las flores con
señales recompensadas y ubicadas en determinada posición en el arreglo.
La asociación entre presencia y ausencia de una señal visual en las
flores recompensadas, entonces realizará más visitas a las flores recompensadas con
la señal y su posición en un arreglo floral, a través de la utilización de una señal visual en las
flores recompensadas y ubicadas en alguna posición dentro del arreglo floral.

Los colibríes de esta especie realizarán un mayor número de visitas a las flores con
señales recompensadas y ubicadas en determinada posición en el arreglo floral, siempre y cuando presenten recompensa.

Inducción

Los colibríes de esta especie realizarán un mayor número de visitas a las flores con
señales recompensadas y ubicadas en alguna posición dentro del arreglo.
La asociación entre presencia-ausencia de una señal visual en las
flores recompensadas, entonces realizará sus visitas de acuerdo a la
posición de las flores que tengan recompensa dentro del arreglo.

7. Hipótesis

- 1) Evaluar si los colibríes de esta especie pueden aprender la relación entre néctar disponible y la posición de las flores dentro del arreglo.
- 2) Evaluar si los colibríes de esta especie pueden aprender a utilizar la presencia de señales visuales para reforzar la asociación entre néctar y la posición de las flores dentro del arreglo.

6.2 Objetivos particulares

Evaluar experimentalmente el aprendizaje de asociación espacial y el uso de señales visuales en el colibrí oreji-blanco (*H. leucotis*).

6.1 Objetivo general

6. Objetivos



8.2. Especie estudiada

Hylocichla ustulata leucotis Vieillot tiene un tamaño que va de 5 a 6 cm y un peso de 3.2 a 3.6 gr. En el macho, el dorso, la garganta y el pecho son iridiscentes, y el área de la barbilla son de color violeta o azul-violeta. En la hembra, el dorso y la frente es color verde iridiscente, la barbilla, la garganta y el pecho son de color grisáceo. Ambos sexos tienen el pico color rojo con la punta negra (algo más brillante en los machos). Una característica distintiva de la especie, es la presencia de una mancha blanca en la parte post-ocular que abarca todo el costado del área auricular (Howell y

Johnsgard 1997, National Geographic Society 2002).

El clima del PNM se puede expresar de acuerdo a pisos climáticos debido a que en los diferentes niveles altitudinales es posible encontrar variaciones significativas de temperatura, vegetación y humedad. En el piso inferior, hasta los 3000 msnm, el clima es templado subhúmedo con una temperatura de 12 a 18°C, aquí se encuentran las comunidades de *Quercus* y *Pinus*. Por encima de los 3000 hasta los 4000 msnm el clima es templado, la temperatura fluctúa entre los 5 y 12°C, aquí se encuentran las comunidades de *Pinus*, *Abies* y *Juniperus monticola*, en forma de arbusto, y el

temperatura de alta montaña (Villers y cols. 2006).

El clima del PNM se puede expresar de acuerdo a pisos climáticos debido a que en los diferentes niveles altitudinales es posible encontrar variaciones significativas de temperatura, vegetación y humedad. En el piso inferior, hasta los 3000 msnm, el clima es templado subhúmedo con una temperatura de 12 a 18°C, aquí se encuentran las comunidades de *Quercus* y *Pinus*. Por encima de los 3000 hasta los 4000 msnm el clima es templado, la temperatura fluctúa entre los 5 y 12°C, aquí se encuentran las comunidades de *Pinus*, *Abies* y *Juniperus monticola*, en forma de arbusto, y el

temperatura de alta montaña (Villers y cols. 2006).

8.3. Área de estudio

El PNM se ubica en los territorios de los estados de Tlaxcala y Puebla (Figura 1), en la zona centro-oriental de México, que forma parte de la cordillera neovolcánica. El PNM tiene una superficie de 46,093 ha, de las cuales 33,161 ha corresponden al estado de Tlaxcala y 12,932 ha al estado de Puebla. Se localiza entre los 19° 06' 30" - 19° 20' 19" latitud norte y los 97° 55' 32" - 98° 09' 55" de latitud oeste; con un rango altitudinal que va de los 2,300 metros sobre el nivel del mar (msnm), considerando la altura promedio del valle, hasta los 4,461 msnm (López-Domínguez y Acosta Pérez 2005).



Este colibrí se distribuye comúnmente en zonas montañosas, desde el límite de
 Arizona hasta Nicaragua. En México se encuentra en tierras altas (1170 – 3300 msnm) de
 bosques de *Pinus*, *Quercus* y *Pinus-Quercus* (Howell y Webb 1995, Johngard 1997).

En el PNM hay poblaciones residentes (con posibles movimientos altitudinales y
 longitudinales). Los individuos se pueden observar durante todo el año, pero con mayor
 abundancia en los meses de febrero, marzo, abril y mayo (Lara 2006). Esta especie se
 distribuye particularmente en bosque de *Pinus*, *Pinus-Quercus*, pastizal y vegetación
 secundaria. En estas zonas se alimentan de ocho especies de plantas (*Bouvardia ternifolia*,
Castilleja tenuiflora, *Castilleja scorzonnerifolia*, *Penstemon gentianoides*, *P. roseus*,
Prunella vulgaris, *Salvia elegans* y *S. mochnoi*) en donde usualmente establecen y
 dependen territorios de forrajeo (Lara 2006). *B. ternifolia*, *P. roseus* y *S. elegans* son las
 especies de plantas con mayor abundancia y distribución espacial y temporal dentro del
 PNM (Lara 2006).

8.3. Arreglos florales

8.3.1. Arreglo vertical

Para evaluar si *H. leucotis* puede aprender la asociación presencia - ausencia de néctar en
 relación a la posición de la recompensa, se construyó un arreglo artificial en forma vertical
 para simular la estructura de una planta visitada por colibríes. Estos arreglos fueron
 elaborados con estacas de madera de 1.20 m, forrando 90 cm con hule-espuma. A lo largo
 de estos 90 cm se insertaron 10 flores, construidas con puntas de micropipetas de 200 µl y
 pedales de papel fomi rojo, manteniendo cinco flores en la parte superior del arreglo (de los
 40 – 45 cm hacia arriba) y cinco flores artificiales en la parte inferior (de los 40 – 45 cm
 hacia abajo; Figura 2).

8.3.2. Arreglo horizontal

Para evaluar si los colibríes de *H. leucotis* pueden aprender a utilizar la presencia de
 señales visuales y reforzar la asociación conjunta entre la posición de la señal y la
 localización del néctar, se construyó un arreglo floral artificial horizontal en forma de "T".
 El arreglo fue elaborado con estacas de madera con una altura de 1.0 m, la parte horizontal



83. Trabajo de campo y captura de colibríes

El trabajo de campo se llevó a cabo de enero del 2007 a julio del 2008. La captura y observación de colibríes se realizó en zonas de parches en floración de *S. elegans*, *B. unguifolia* y *P. roseus* ubicados dentro del PNM.

Se capturaron 48 individuos de *H. leucotis* para los dos experimentos (28 para el primer experimento y 20 para el segundo). Las capturas se realizaron utilizando de 10 a 12 redes de niebla, ubicadas en los parches de floración mencionados arriba, de 6:00 am a 12:00 pm. Los experimentos a continuación descritos fueron realizados en los sitios de captura de 8:00 a 15:00 hrs. y los colibríes capturados fueron evaluados en las jaulas desmontables antes mencionadas.

84. Jaulas experimentales

Las jaulas en las que se realizaron los experimentos fueron hechas con tubos PVC y cubiertas con bolsas de tela malla tipo tul.

Se utilizaron dos tamaños: jaulas pequeñas, de 60 x 60 x 60 cm en las cuales se ubicaba a los colibríes recién capturados antes de ser evaluados (etapa de habituación de los individuos capturados), y jaulas grandes, de 60 x 60 x 120 cm en donde se realizaron las pruebas experimentales.

de 60 cm fue forrada con hule-espuma. A lo largo de estos 60 cm insertamos 6 flores, construidas con puntas de micropípetas de 200 µl y pétalos de papel fomi rojo y azul, manteniendo tres flores con señal (se agregó color azul a la corola) y con néctar y tres flores sin señal y sin néctar (Figura 3). Las flores fueron colocadas al azar, para ello, numeramos seis posibles ubicaciones a lo largo de los 60 cm del arreglo, y para cada ubicación colocamos al azar una de las dos flores posibles (1) con señal y néctar y (2) sin señal y sin néctar, y así sucesivamente hasta colocar las seis flores (tres con señal y néctar, y tres sin señal y sin néctar).





8.6. Evaluación de la asociación espacial.

8.6.1. Experimento I: evaluando la relación presencia - ausencia de una recompensa con la posición de las flores dentro del arreglo floral.

Para evaluar la capacidad de los colibríes de relacionar la posición floral con la presencia - ausencia de néctar, se realizó el primer experimento en dos etapas, cada etapa consta de tres fases, antes de iniciar cada experimento, los colibríes fueron introducidos individualmente en una jaula pequeña (60 x 60 x 60) como fase de "habituación". El criterio que se tomó en cuenta para utilizar a un colibrí en el experimento fue ver que se perchara durante los primeros cinco minutos, si no lograba percharse en este tiempo era liberado, y se procedía a usar a otro individuo.

Fases experimentales:

Esta primera etapa consta de tres fases, la primera consistió en introducir a un colibrí durante 10 min en una jaula grande (60 x 60 x 120), con un arreglo vertical previamente manipulado, en el que se colocaron 100 µl de néctar (solución de agua con azúcar a una concentración de 20° Brix) en cada una de sus flores artificiales (diez flores), con la siguiente nomenclatura: Superiores todas con néctar (STCN) e Inferiores todas con néctar (ITCN). De esta forma, en esta fase le presentamos al individuo la disponibilidad de alimento (néctar) en ambas posiciones del arreglo floral (Figura 2). En este periodo se registró (1) el tiempo de ocurrencia de cada visita, (2) el número de flores visitadas y (3) la duración de cada visita. Después de finalizada la observación el colibrí fue retirado de esta jaula y mantenido durante 5 min en una jaula pequeña. La segunda fase del experimento consistió en introducir nuevamente al individuo en la jaula grande durante 10 min y se registraron nuevamente los datos antes mencionados, pero ahora con el arreglo manipulado a manera de que las cinco flores de la parte superior presentaran la recompensa, con la nomenclatura: Superiores con néctar (SCN) y las cinco flores inferiores estuvieron vacías, sin néctar (ISN). Después de finalizada la segunda fase el colibrí fue retirado y mantenido durante 5 min en una jaula pequeña. En la tercera fase, el arreglo floral utilizado en las fases anteriores fue manipulado nuevamente. Se colocó néctar en las cinco flores inferiores, con la nomenclatura: Inferiores con néctar (ICN) y las cinco superiores estuvieron vacías

Después de esta fase en la que le presentamos a los individuos la disponibilidad del alimento en el arreglo floral, el individuo evaluado fue retirado de la jaula grande e introducido a una jaula pequeña durante 5 minutos. En este periodo, se invertía el orden de las flores del arreglo previamente visitado por el colibrí, en donde estaban las flores sin néctar y sin néctar (con la nomenclatura SSySN) colocábamos las que tenían señal y néctar (con la nomenclatura SyN) y viceversa. En esta segunda fase del experimento, se

presentó durante 10 minutos el arreglo horizontal con seis flores, tres con señal y néctar y tres sin señal y sin néctar, colocadas al azar. Se registró (1) el tiempo de ocurrencia de cada visita, (2) el número de visitas a cada flor y (3) la duración de cada visita.

En la primera fase cada individuo evaluado fue colocado dentro de una jaula grande, se le presentó durante 10 minutos el arreglo horizontal con seis flores, tres con señal y néctar y tres sin señal y sin néctar, colocadas al azar. Se registró (1) el tiempo de ocurrencia de cada visita, (2) el número de visitas a cada flor y (3) la duración de cada visita.

Fases experimentales:

Para evaluar la capacidad de los colibríes de relacionar la presencia - ausencia de una recompensa (néctar) en una flor con la presencia - ausencia de una señal visual (en nuestro caso marca de color azul alrededor de la corola de la flor artificial) (Figura 3), se diseñó un segundo experimento en tres fases.

3.6.2. Experimento 2: evaluando el uso de señales visuales.

Para evitar un posible efecto del orden de aplicación de las fases experimentales (tratamientos) se realizó una segunda etapa del experimento 1, donde sometimos a 10 individuos a las tres fases anteriores modificando el orden de presentación. En primer lugar los enfrentamos al tratamiento en donde todas las flores presentaban néctar (presentándoles la disponibilidad de alimento). En segundo lugar, las flores de la posición inferior son las que presentaban néctar y las superiores estuvieron vacías. En tercer lugar, las flores superiores presentaban néctar y las inferiores estuvieron vacías.

Para evitar un posible efecto del orden de aplicación de las fases experimentales (tratamientos) se realizó una segunda etapa del experimento 1, donde sometimos a 10 individuos a las tres fases anteriores modificando el orden de presentación. En primer lugar los enfrentamos al tratamiento en donde todas las flores presentaban néctar (presentándoles la disponibilidad de alimento). En segundo lugar, las flores de la posición inferior son las que presentaban néctar y las superiores estuvieron vacías. En tercer lugar, las flores superiores presentaban néctar y las inferiores estuvieron vacías.



Se utilizó un análisis de sobrevivencia, el cual muestra la probabilidad que tiene cada uno de los tratamientos para ser visitado por los colibríes durante el periodo de

como una fase de habituación. La primera fase no fue tomada en cuenta en este análisis, pues fue considerada no presente. La primera fase en determinada posición dependiendo si el néctar (y/o señal visual) estaba o (fase tres). Con ello, determinamos si los colibríes modificaban su comportamiento de nuestro caso los mismos individuos medidos en tratamientos de antes (fase dos) y después determinar la dirección y extensión de los cambios en pares de medidas repetidas, en Se aplicó la prueba de McNemar (Sidney 1995, Riffenburgh 1999), utilizada para una fase de habituación.

La primera fase no fue tomada en cuenta en este análisis, pues fue considerada como múltiples entre tratamientos, utilizando la prueba paramétrica Tukey (Sidney 1995, Zar paramétricas de medidas repetidas (ANOVA). Además, se realizaron comparaciones por los colibríes en cada una de las fases del experimento 1 y 2, se utilizaron pruebas Por el otro, para evaluar posibles diferencias en la duración de las visitas realizadas considerada como una fase de habituación.

La primera fase no fue tomada en cuenta en este análisis, pues fue paramétricas entre tratamientos, procedimiento similar al de Tukey, para datos de rangos repetidas no-paramétricas de Friedman. Además, se realizaron comparaciones múltiples no-colibríes en cada una de las fases del experimento 1 y 2, se utilizaron pruebas de medidas Por un lado, para evaluar posibles diferencias en el número de las visitas realizadas por los **8.7. Análisis estadísticos**

la realización de este segundo experimento. un corte diagonal en las plumas rectrices 5 y 6) y liberado. Se utilizaron 20 individuos para antes mencionado. Al finalizar la observación (las tres fases) el individuo era marcado (con las flores (de forma que quedan como en la primera fase), y seguimos el mismo protocolo minutos más en la jaula pequeña. En este periodo, nuevamente invertimos la ubicación de de finalizada la observación el colibrí era retirado de la jaula grande y mantenido durante 5 registraron nuevamente para las visitas tiempo de ocurrencia, número y duración. Después



observación (debido a que los periodos de observación fueron muy cortos para que todos los posibles eventos ocurrieran). Este análisis evalúa las visitas de los colibríes a cada tipo de arreglo floral. Para estos datos el tiempo actual de ocurrencia se reduce, sólo queda una mínima longitud de tiempo durante el cual los eventos ocurren o no ocurren. Si un evento de visita ocurrió para un arreglo dado entonces se vuelve un dato no censorado, y si nunca ocurrió se vuelve un dato censorado. Usamos el método no-paramétrico Kaplan-Meier, para analizar la probabilidad de que un colibrí no hubiera visitado un arreglo 10 min después de iniciada la observación. Se usó el estadístico Logrank (Mantel-Cox) para probar diferencias en las visitas de cada tipo de arreglo floral (Muenchow 1986).

Los estimados de Friedman y el análisis de sobrevivencia se obtuvieron usando el programa estadístico StatView (StatView 1992). Y la ANOVA y las comparaciones paramétricas tipo Tukey se obtuvieron utilizando el programa estadístico SuperANOVA (Abacus Concepts, 1989). Las comparaciones múltiples no-paramétricas tipo Tukey, así como la prueba de McNemar fueron calculadas manualmente.



Figura 1. Mapa de localización del área de estudio en el Parque Nacional la Malinche en Tlaxcala, México. Los sitios de captura de los colibríes son presentados en puntos negros agrupados dentro de las zonas de floración de (A) *Salvia elegans*, (B) *Bouvardia ternifolia* y (C) *Penstemon rosenus*.

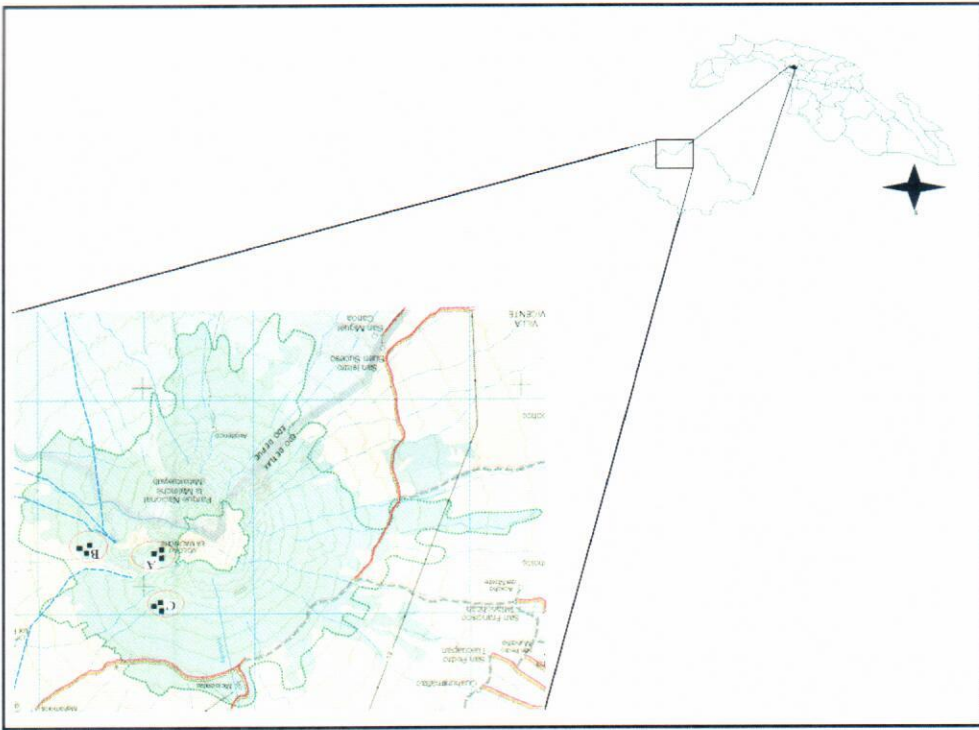


Figura 2. Arreglo floral vertical para el experimento1. Estacas de madera de 1,20 m, forradas con hule-espuma. Con 10 flores (cinco flores en la parte superior del arreglo y cinco flores artificiales en la parte inferior) construidas con puntas de micropipeta de 200 µl y pétalos de papel fomi rojo.



Figura 3. a) Arreglo floral horizontal para el experimento 2, estacas de madera con una altura de 1.0 m, la parte horizontal de 60 cm fue forrada con hule-espuma (con 6 flores: tres flores con señal (se agregó color azul a la corola) y con néctar y tres flores sin señal y sin néctar). b) Flor con señal y néctar.

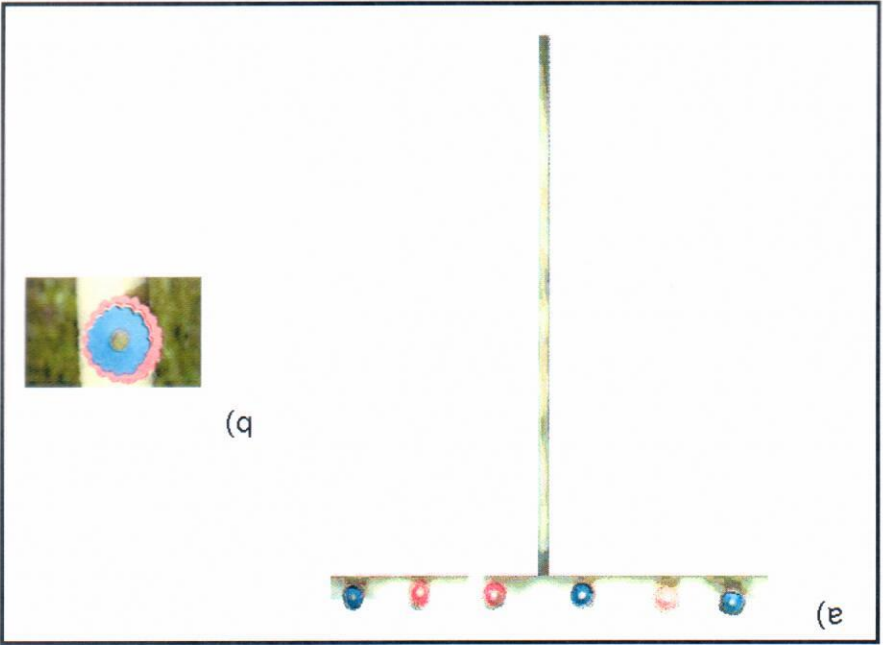
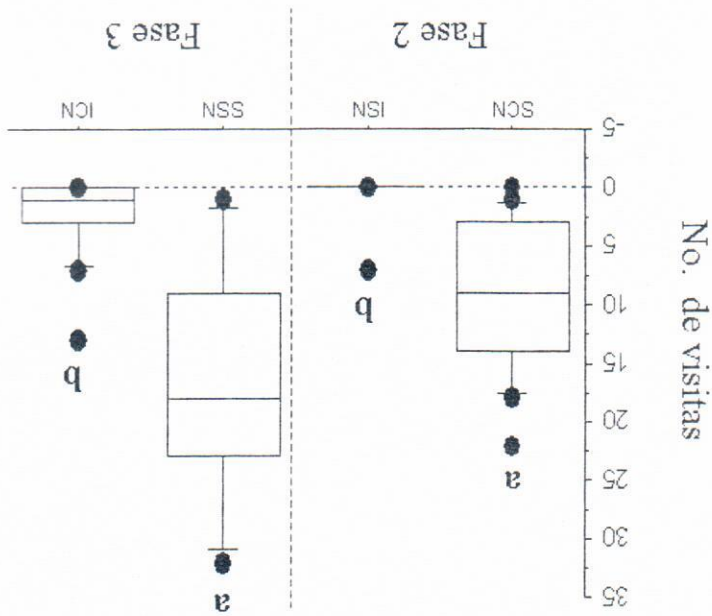


Figura 4. Número de visitas (mediana y cuartiles) por colibríes registrado en las fases experimentales 2 (SCN, flores superiores con néctar y ISN, flores inferiores con néctar), y 3 (SSC, flores superiores sin néctar y ICN, flores inferiores con néctar). Las letras subíndices diferentes en cada fase representan diferencias significativas, $P > 0.05$.



(Figura 4). $K=4, P=0.05$)

La evaluación del comportamiento de visita de los colibríes sometidos ante arreglos verticales con distintos tipos de localización de recompensa demostró que existen diferencias estadísticamente significativas en el número de visitas realizado a cada tratamiento ($X^2=44.58, gl=3, P=0.05$). Los tratamientos en los que encontramos diferencias significativas son los siguientes: SCN vs. ISN ($Q=6.11, K=4, P=0.05$), SCN vs. ICN ($Q=4.47, K=4, P=0.05$), ISN vs. SSN ($Q=8.30, K=4, P=0.05$) y SSN vs. ICN ($Z=6.66, K=4, P=0.05$) (Figura 4).

9. Resultados

9.1. Experimento I: evaluando la relación presencia - ausencia de una recompensa

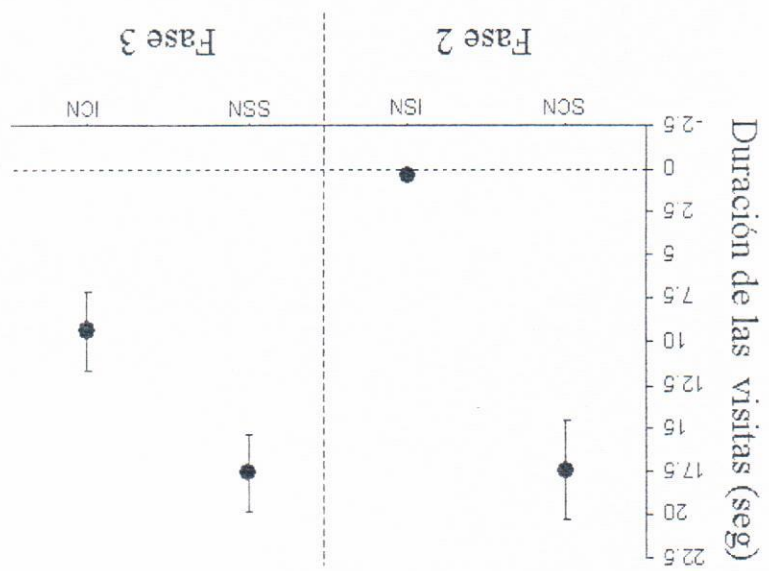
9.1.1. Número de visitas con la posición de las flores dentro del arreglo floral

9.1.1.1. Primera etapa

9.1.1.1.1. Número de visitas



Figura 5. Duración de las visitas (media \pm 1 error estándar) por colibríes registrados en las fases experimentales 2 y 3. Abreviaturas como en Fig. 4.

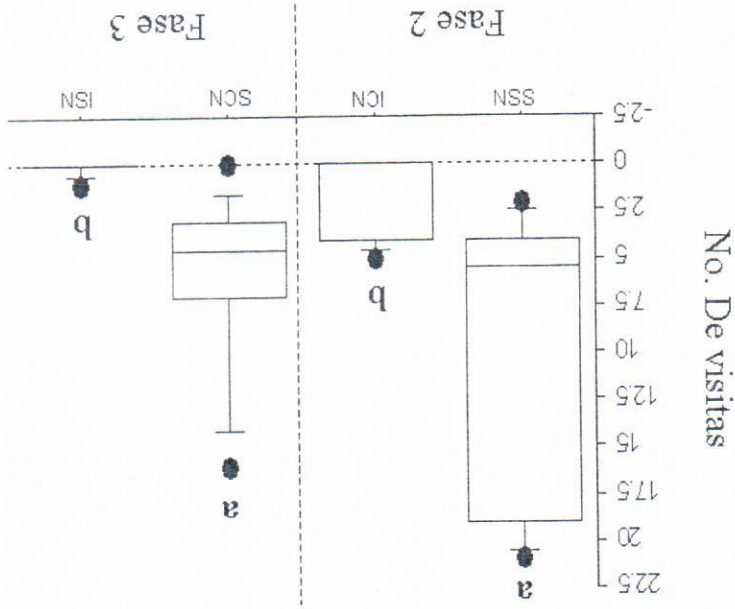


El análisis de la duración de las visitas realizadas por los colibríes evaluados en cada tipo de arreglo, demostró que existen diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($F=33.677$, $gl=3$, $P=0.05$). Los tratamientos en los que encontramos diferencias significativas son los siguientes: SCN vs. ICN ($Q=0.108$, $K=4$, $P=0.05$), SCN vs. ISN ($Q=0.001$, $K=4$, $P=0.05$), ISN vs. SSN ($Q=0.001$, $K=4$, $P=0.05$), ISN vs. ICN ($Q=0.0049$, $K=4$, $P=0.05$) y SSN vs. ICN ($Q=0.0093$, $K=4$, $P=0.05$; Figura 5).

9.1.1.2. Duración de las visitas



Figura 6. Número de visitas (mediana y cuartiles) por colibríes registrado en las fases experimentales 2 y 3. Significado de abreviaturas y subíndices como en la Fig. 4.



La evaluación de los colibríes en los mismos arreglos florales, pero colocando primero la recompensa abajo, demostró respuestas similares a la primera etapa del experimento I. De esta forma, los individuos sometido en esta secuencia tuvieron un número de visitas distinto entre tratamientos ($\chi^2=17.11$, $gl=3$, $P=0.05$). Los tratamientos en los que encontramos diferencias significativas fueron: SCN vs. ICN ($Q=5.02$, $K=4$, $P=0.05$), SCN vs. ISN ($Q=3.79$, $K=4$, $P=0.05$), y SSN vs. ICN ($Q=3.67$, $K=4$, $P=0.05$) (Figura 6).

9.1.2. Segunda etapa.
9.1.2.1. Número de visitas





9.1.2.2. Duración de las visitas

La duración de las visitas de los colibríes en los distintos arreglos florales, demostró ser significativamente distinta entre tratamientos ($F=22.713$, $g=3$, $P=0.0001$). Los tratamientos en los que encontramos diferencias significativas son los siguientes: SCN vs. ICN ($Q=0.0063$, $K=4$, $P=0.05$), SCN vs. ISN ($Q=0.271$, $K=4$, $P=0.05$), ISN vs. SSN ($Q=0.0005$, $K=4$, $P=0.05$) y SSN vs. ICN ($Q=0.0001$, $K=4$, $P=0.05$; Figura 7)

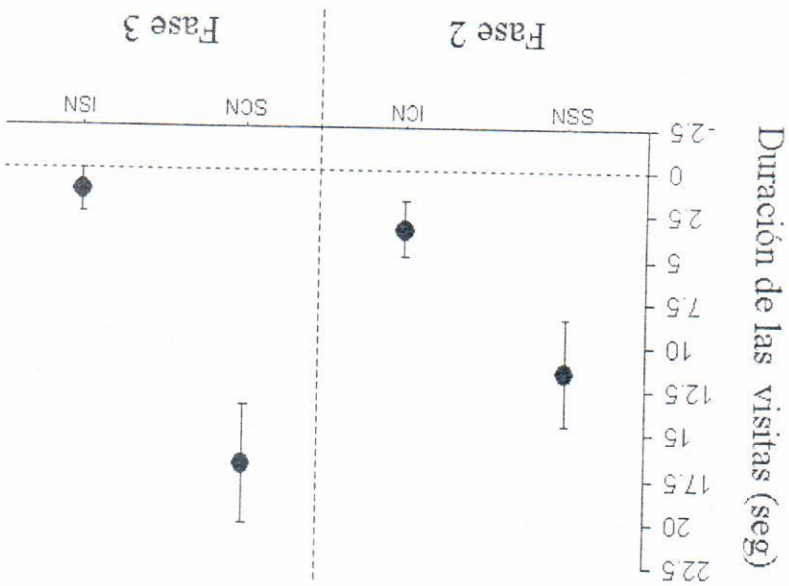
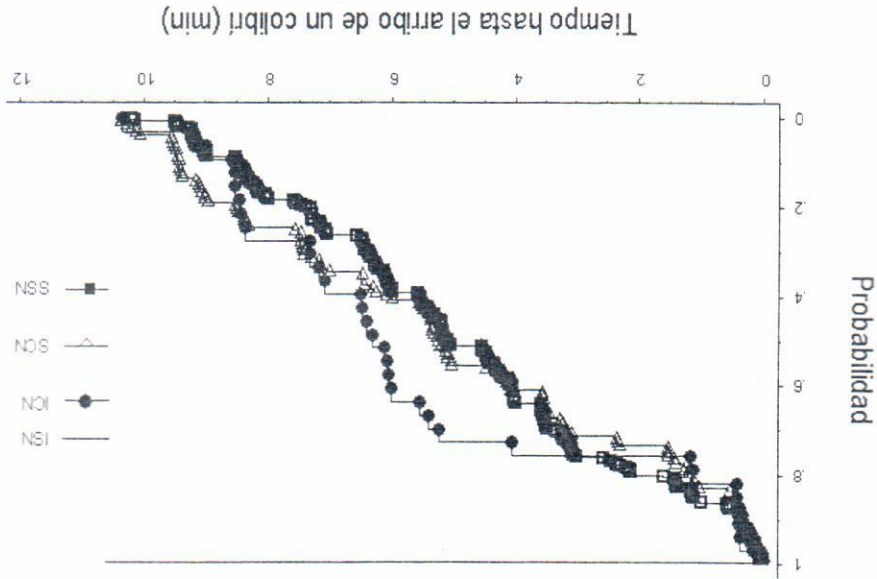


Figura 7. Duración de las visitas (media \pm 1 error estándar) por colibríes registrados en las fases experimentales 2 y 3. Abreviaturas como en Fig. 4.

Figura 8. Análisis de sobrevivencia de los datos obtenidos en la primera etapa del experimento 1. Abreviaturas como en Fig. 4

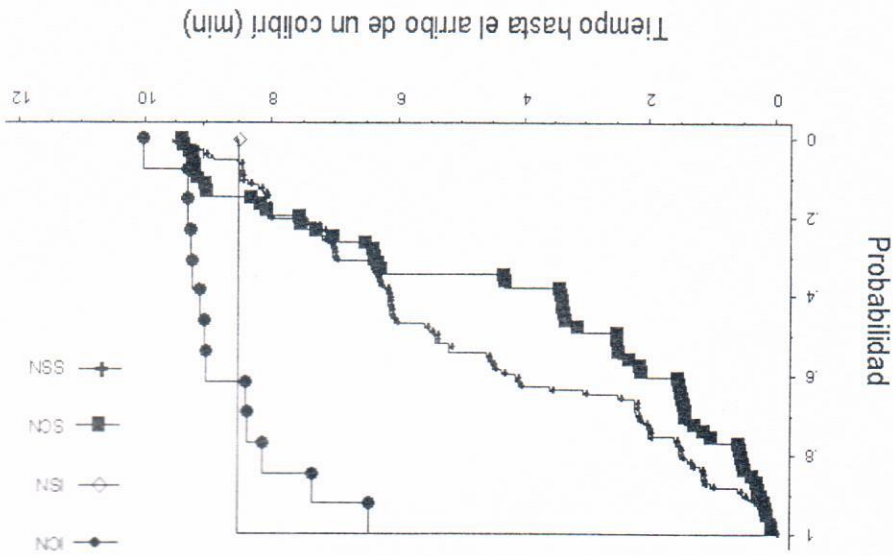


9.1.4. Análisis de sobrevivencia
 Los colibríes utilizados en la primera parte del experimento 1, tardan menos tiempo en visitar las flores de la parte superior del arreglo, estén o no recompensadas, en comparación a las flores ubicadas en la parte inferior ($X^2=8.63, gl=2, P=0.0134$) (Figura 8).

9.1.3. Prueba de McNemar
 Al realizar la prueba de McNemar tenemos que, sin importar el orden en el que presentamos las fases de los experimentos a los individuos muestreados, no existe un cambio en el antes y el después ($X^2 = -4, y X^2 = 0.5, X^2_{tablas} = 3.84$).



Figura 9. Análisis de sobrevivencia de los datos obtenidos en la segunda etapa del experimento I. Abreviaturas como en Fig. 4.



Asimismo, aun cuando se cambio la secuencia de tratamientos a los que un colibri fue enfrentado, se encontraron resultados similares al análisis anterior ($\chi^2=16.83, gl=2, P=0.0008$) (Figura 9).



9.2. Experimento 2: Evaluando el uso de señales visuales
 9.2.1. Número de visitas

La evaluación del comportamiento de visita de los colibríes sometidos ante arreglos con distintos tipos de localización de recompensa y señales visuales, demostró que existen diferencias estadísticamente significativas en el número de visitas realizado a cada tratamiento ($\chi^2=17.715$, $gl=3$, $P=0.05$). Los tratamientos en los que encontramos diferencias significativas son las siguientes: SyN fase 2 vs. SSSyN fase 2 ($Q=4.41$, $K=4$, $P=0.05$), SyN fase 2 vs. SSSyN fase 3 ($Q=4.76$, $K=4$, $P=0.05$) y SyN fase 3 vs. SSSyN fase 3 ($Q=3.89$, $K=4$, $P=0.05$; Figura 10).

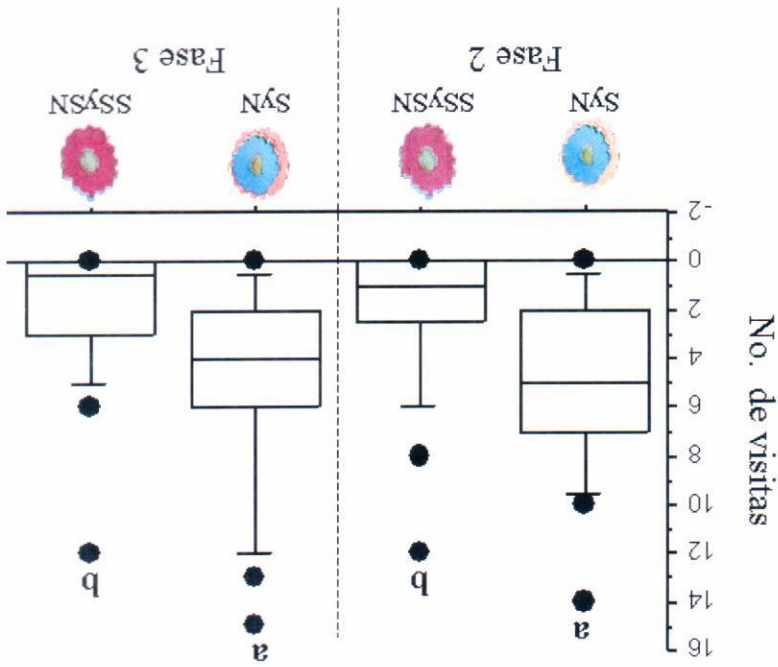
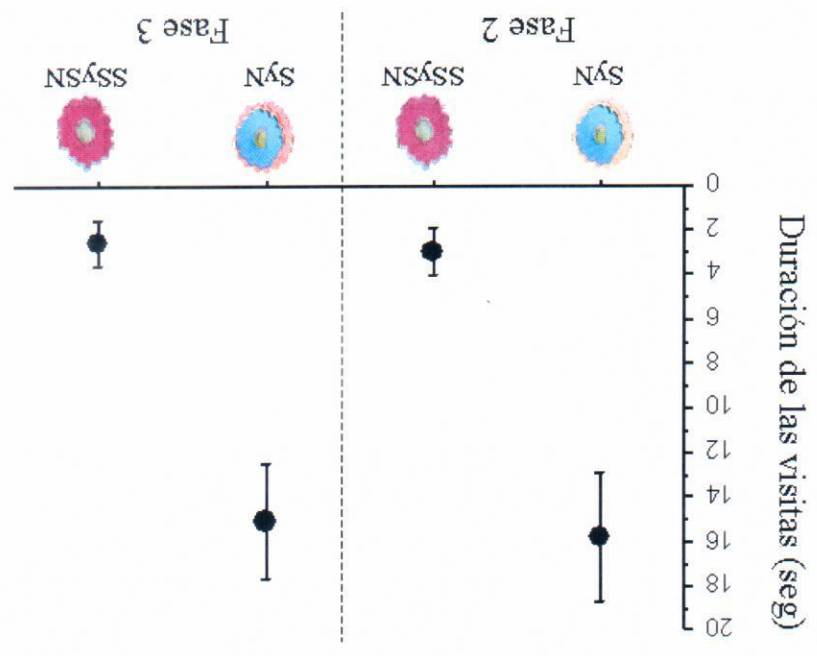


Figura 10. Número de visitas (mediana y cuartiles) por colibríes registrado en las fases experimentales 2 (flores con señal y néctar) y 3 (flores con señal y néctar y flores sin señal y sin néctar). Las letras subíndices diferentes en cada fase representan diferencias significativas, $P < 0.05$.

Figura 11. Duración de las visitas (media \pm 1 error estándar) por colibríes registrados en las fases experimentales 2 (flores con señal y néctar y flores sin señal y sin néctar), y 3 (flores con señal y néctar y flores sin señal y sin néctar).



El análisis de la duración de las visitas realizadas por los colibríes evaluados en cada fase, demostró que existen diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($F=36.337$, $gl=3$, $P=0.05$). Los tratamientos en los que encontramos diferencias significativas son los siguientes: SYN fase 2 vs. SSSYN fase 3 ($Q=0.0001$, $K=4$, $P=0.05$), SYN fase 2 vs. SSSYN fase 2 ($Q=0.0001$, $K=4$, $P=0.05$), SSSYN fase 2 vs. SYN fase 3 ($Q=0.0001$, $K=4$, $P=0.05$) y SYN fase 3 vs. SSSYN fase 3 ($Q=0.0001$, $K=4$, $P=0.05$; Figura 11).

9.2.2. Duración de las visitas



9.2.4. Análisis de sobrevivencia

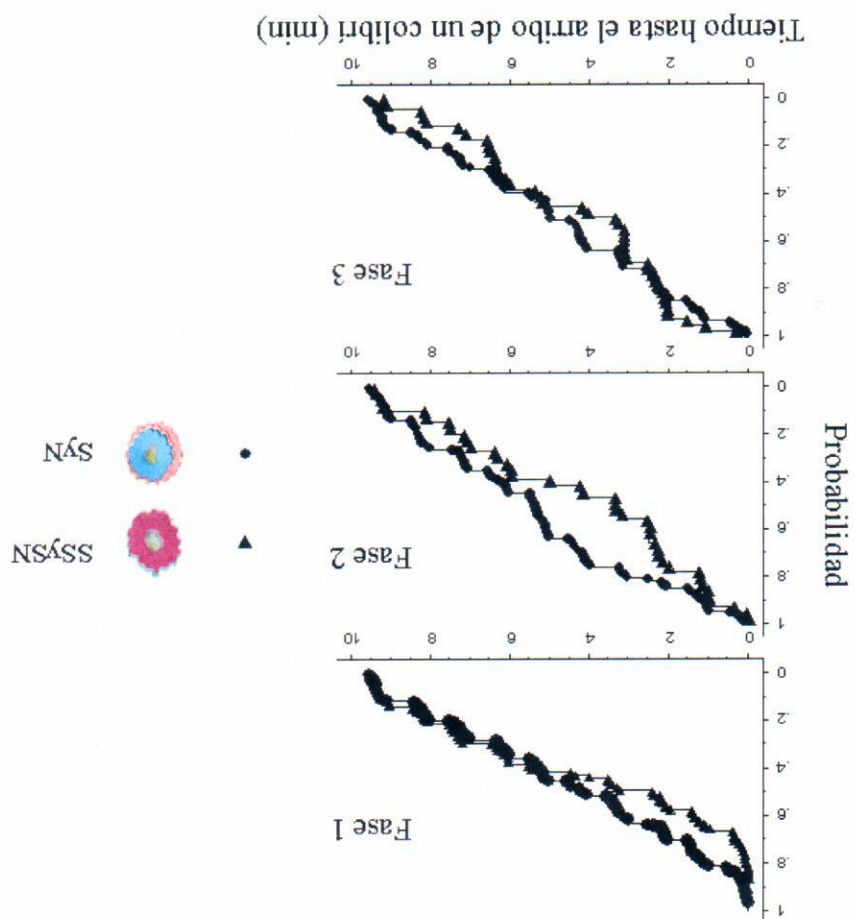
En la fase uno y tres no se registraron diferencias significativas ($X^2=0.452$, $gI=1$, $P=0.5014$) y ($X^2=0.398$, $gI=1$, $P=0.5279$). En estas fases los individuos muestreados visitan de forma similar las flores con señal y néctar que las que no tienen señal ni néctar. Sin embargo, en la fase dos hay diferencias significativas ($X^2=5.489$, $gI=1$, $P=0.0191$), las flores con señal y néctar y las flores sin señal y sin néctar tienen distinta probabilidad de ser visitados en el periodo de observación (Figura 12).

9.2.3. Prueba de McNemar

Se detectó un cambio en las preferencias de los colibríes en los arreglos horizontales. Sus decisiones no son iguales antes y después de que se les ha dado a conocer que las flores que tienen señal visual tienen néctar. Los colibríes presentan una mayor preferencia por las flores que presentan señal y recompensa (néctar) después de que han tenido al menos una experiencia con ellas ($X^2 = 4.923$, $X^2_{tablas} = 3.84$).



Figura 12. Análisis de sobrevivencia de los datos obtenidos en el experimento 2. Fase 1) fase de habituación, donde mostramos al individuo la disposición del recurso alimenticio (néctar y la señal. Fase 2 y Fase 3) son fases experimentales, donde el individuo ya conoce dicha relación). En cada imagen se observan dos curvas de probabilidad de vistas, una de las flores con señal y néctar y otra de las flores sin señal y sin néctar.





10. Discusión

10.1. Relacionando la presencia - ausencia de una recompensa con la posición de las flores dentro de un arreglo floral

Los resultados obtenidos en nuestro estudio han demostrado que los colibríes de la especie *Hyalocharys leucotis* presentan una fuerte preferencia por forrajear en flores ubicadas en la parte superior de un arreglo artificial. La gran mayoría de los individuos evaluados realizaron el mayor número de sus visitas en flores de las posiciones superiores. Esta independencia de haber colocado una recompensa o no en esas flores. Esta preferencia conductual, quedó corroborada al cambiar el orden en que los arreglos fueron presentados a los colibríes, pues nuevamente los individuos realizaron la mayoría de sus visitas en las flores superiores, aun cuando la primera experiencia de forrajeo en estos arreglos consistiera de flores recompensadas sólo en la parte inferior de los arreglos.

La evaluación de un posible efecto de los tratamientos en la duración de las visitas de los colibríes mostró el mismo patrón antes mencionado. Ni la posición recompensada ni el orden en que los tratamientos fueron presentados a los individuos, afectaron su tendencia de visitar más las flores superiores y en consecuencia en emplear más tiempo en cada una de estas visitas.

Debido a que los colibríes realizaron el mayor número y duración de sus visitas a las posiciones superiores y no parecieron utilizar la presencia o ausencia de néctar en alguna posición para guiar sus visitas, sugerimos que los individuos de esta especie no utilizan (al menos en arreglos artificiales que simulan la estructura de una planta que típicamente visitan) inicialmente durante su forrajeo la relación entre posición de una flor y si esta o no recompensada.

Resultados distintos habían sido encontrados por Irwin (2000), quien demostró que los colibríes de las especies *S. platycercus* y *S. rufus* (enfrentados a plantas con flores naturales) utilizan la información obtenida en sus primeras visitas, respecto a la presencia o ausencia de néctar, para realizar visitas posteriores principalmente en las flores recompensadas, independientemente de su posición dentro de la planta. Así, de forma interesante los resultados obtenidos en nuestro primer experimento muestran una conducta no descrita en la mayoría de los estudios hasta ahora realizados en laboratorio y en campo.



sobre asociación espacial (Cole y Gass 1993, Brown y Gass 1994, Healy y Hurly 1995, Hurly y Healy 1996, Henderson y cols. 2001, González-Gómez y Vásquez 2005, Henderson y cols. 2006).

La generalidad de estos estudios, ha reportado que evaluando tanto en flores naturales como artificiales, los colibríes realizan el mayor número de sus visitas a las flores recompensadas evadiendo por completo las flores sin néctar (Cole y cols. 1982, Brown y Gass 1993, Brown y Healy 1994, Healy y Hurly 1995, Hurly y Healy 1996, Henderson y cols. 2001, González-Gómez y Vásquez 2005, Henderson y cols. 2006). Estas diferencias pueden tener al menos dos posibles explicaciones. Primero, las especies de colibríes utilizadas en los estudios son distintas, lo cual conlleva a diferencias en patrones conductuales en el uso del recurso floral (se han evaluado especies migratorias y residentes, así como a especies generalistas y especialistas). Segundo, los arreglos artificiales y plantas utilizados en algunos estudios incluyen una disposición de las flores tanto horizontal como vertical, lo cual puede afectar las preferencias de forrajeo evaluadas.

Sin embargo, a pesar de estas posibles diferencias, las especies de colibríes pueden exhibir conductas que caracterizan al grupo en general, como puede ser el comportamiento de muestreo. Esta conducta ha sido observada por Hurly y Healy en el mismo año, en donde los autores examinaron la habilidad de *S. rufus* para recordar la localización de una recompensa y la preferencia de señales después de una sola experiencia de aprendizaje. Ellos encontraron que *S. rufus* tiene un intervalo de retención medio, debido a que su desempeño no depende de la memoria de localización espacial de un sitio recompensado, en ocasiones la memoria para la localización de una recompensa parece que se combinó con la memoria para la localización de un sitio no recompensado, resultando en un muestreo de todas las flores disponibles (Hurly 1996, Hurly y Healy 1996). Este comportamiento de muestreo observado en *S. rufus* puede ser un mecanismo conductual importante mencionar que esta habilidad de muestrear sitios con y sin recompensa es única en colibríes y en la actualidad no es muy clara.

Los resultados obtenidos en nuestro estudio, muestran que *H. leucotis* también realiza un comportamiento de muestreo, independientemente de que la visita a una flor lo

beneficie con una recompensa alimenticia o no, ya que los individuos siguen realizando un censo en todas las flores del arreglo durante el tiempo del experimento. Esta conducta puede estar relacionada con el hecho de que un colibrí no sabe si hay néctar en una flor hasta que la visita, pero esta incertidumbre puede disminuir si el individuo es capaz de usar señales que le permitan discriminar a las flores vacías (flores previamente visitadas, viejas o robadas) (Healy y Hurly 1995, Hurly y Healy 1996, Hurly y Healy 1996, Henderson y cols. 2001, Henderson y cols. 2006).

En los estudios ya mencionados, el método ha sido similar, ya sea en laboratorio o en campo. Se han utilizado tamaños de muestra reducidos (3-9 individuos), con individuos en cautiverio para su entrenamiento y la utilización repetida de los colibríes en los tratamientos experimentales, con duraciones que van desde unos pocos minutos hasta cinco horas. Asimismo, se han utilizado bebederos, flores individuales y arreglos florales artificiales típicamente en un plano horizontal (Cole y cols. 1982, Brown y Gass 1993, Brown 1994, Healy y Hurly 1995, Hurly 1996, Hurly y Healy 1996, Henderson y cols. 2001, González-Gómez y Vásquez 2005), y con menor frecuencia en un plano vertical (Henderson y cols. 2006). Sin embargo, resulta interesante que en la naturaleza la mayoría de las flores visitadas por los colibríes se encuentran agrupadas en racimos o inflorescencias verticales. Este hecho, resalta la importancia de evaluar el posible efecto de la posición floral en una planta, sobre la decisión de forrajeo de un individuo. Pese a ello, solo existe un estudio previo en donde se utilizan arreglos en un plano vertical. En este trabajo, Henderson y cols. (2006) realizaron un experimento en el cual presentaron a 16 individuos de *S. rufus* un arreglo vertical alto (90 cm) y uno mediano (70 cm), cada uno con dos flores artificiales separadas por 20 cm, y con 200 µl de sacarosa al 20 %. Sus pruebas duraron de una a dos horas, y los individuos fueron capturados, marcados y liberados para realizar sus experimentos. Ellos encontraron que la mayoría de los individuos muestreados prefirieron visitar las flores ubicadas en las posiciones más altas de los dos arreglos. Independientemente de la altura de cada arreglo, los individuos visitaron con mayor frecuencia las flores de la posición superior. Ante esta preferencia los autores argumentan que puede ser una estrategia para evitar la depredación, sin embargo, este es un evento raro en *S. rufus*. Alternativamente, sugieren que es posible que prefieran las flores

altas porque son las más conspicuas para estas aves al volar sobre los parches o desde la copa de los árboles al percharse (Henderson y cols. 2006).

La preferencia conductual por flores superiores, reportada para *S. rufus* (Henderson y cols. 2006), también es registrada en nuestro estudio para *H. leucotis*. Sin embargo, dada la conducta territorial de esta especie sugerimos que esta preferencia puede estar relacionada más con la facilidad de detección de otros individuos mientras forrajean en un parche, lo cual mejoraría la velocidad de reacción para ahuyentar a un intruso, sea coespecífico o heteroespecífico. Hipótesis como esta, sin duda requieren experimentos adicionales para ser probadas.

10.2. Relacionando las señales visuales con la recompensa

Debido a que la respuesta conductual registrada en los colibríes utilizados en el arreglo vertical, denotó una preferencia clara por visitar las flores ubicadas en la parte superior, en nuestro segundo experimento eliminamos el factor posición de las flores. Utilizamos un arreglo horizontal para evaluar la capacidad de los colibríes de ubicar flores recompensadas a través del uso de señales visuales, por lo que tomamos la decisión de utilizar de forma conjunta señal visual y recompensa.

De esta forma, nuestro segundo experimento demostró que los colibríes pueden utilizar las señales visuales como un reforzamiento conductual ante flores recompensadas. Lo cual provoca que una vez que los individuos descubren esta asociación, las subsecuentes visitas sean casi exclusivamente a flores con presencia de señal y que la duración de estas se incremente. Asimismo, otro hallazgo interesante fue comprobar que en un arreglo con disposición vertical, los colibríes no utilizan la posición de la flor como una señal inicial para realizar subsecuentes visitas. De esta manera, al utilizar un arreglo horizontal y enfrentar a los colibríes a una ubicación específica durante una primera prueba, en su segunda evaluación, donde la flor con señal y recompensa se cambió de dicha ubicación inicial en el arreglo, los colibríes visitaron la flor con señal y no dirigieron su visita al sitio previamente visitado.

Los resultados obtenidos en este experimento concuerdan con los estudios existentes realizados en laboratorio y en campo con diversas especies de aves.



(Jenkins 1943, Jeffrey y Cohen 1964, Richardson y Evans 1975, Miller 1979). Así como en algunas especies de colibríes (Cole y cols. 1982, Brown y Gass 1993, Brown 1994, Healy y Hurly 1995, Hurly 1996, Hurly y Healy 1996, Henderson y cols. 2001, González-Gómez y Vásquez 2005, Henderson y cols. 2006).

Es importante tomar en cuenta que en la naturaleza la distancia existente entre una señal utilizada por los organismos para localizar su alimento puede ser pequeña (solo unos centímetros) o puede ser muy grande (metros o kilómetros), y la percepción de estas diferencias pueden estar relacionadas con el tamaño del individuo, la forma en la que se presenta el recurso (abundante, individual, en parches) y/o la posible competencia por conseguirlo. Particularmente, los colibríes podrían estar usando varias escalas espaciales para tomar decisiones durante su forrajeo, desde parches florales, una planta, una inflorescencia o una flor (Irwin 2000). Sin duda el presente estudio se enfocó al nivel de flores, por lo que no se pudo realizar algún tratamiento donde la señal y recompensa estuvieran separadas, para realizarlo sería necesario hacer diseños florales o manipular el número de plantas en un parche, esto para poner a prueba estas habilidades en colibríes.

Como se ha podido apreciar en los estudios antes mencionados (incluido el nuestro), la evidencia obtenida hasta ahora ha sido en un número reducido de especies. Sin embargo, estos trabajos demuestran que los colibríes tienen la capacidad de utilizar la memoria espacial y el aprendizaje de asociación. De esta forma, los resultados obtenidos en general soportan que los colibríes utilizan la memoria para realizar vistas subsecuentes que les permitan obtener la energía que requieren, además, de que pueden utilizar señales tanto espaciales como visuales, lo cual nota que su forrajeo puede ser muy plástico (Cole y cols. 1982, Brown y Gass 1993, Brown 1994, Healy y Hurly 1995, Hurly 1996, Hurly y Healy 1996, Henderson y cols. 2001, González-Gómez y Vásquez 2005, Henderson y cols. 2006).

Debido a la distribución y disponibilidad del néctar en la naturaleza, los organismos que lo consumen deben utilizar estrategias que los ayuden a explotarlo de una forma más eficiente. En el contexto del presente estudio, los resultados obtenidos sugieren que el uso de señales visuales puede ser una estrategia potencialmente utilizada por los colibríes para evitar regresar a flores previamente visitadas, lo cual podría reducir el tiempo de búsqueda y minimizar el costo energético que implica visitar flores sin recompensa. *Todos esos*

posibles beneficios deben ser considerados dentro de diseños experimentales futuros para poder dilucidar las ventajas de la asociación espacial y el uso de señales visuales como una estrategia conductual.

Asociación espacial y uso de señales visuales

Martínez-García



Este estudio sugiere que los individuos de *H. leucotis* tienen un sesgo conductual a visitar flores ubicadas en la parte superior de los arreglos florales verticales, y que esta conducta se ve reforzada si existe la presencia de una recompensa alimenticia. Además, los colibríes de esta especie visitan más rápido en el tiempo y realizan un mayor número de visitas a las flores que presentan señal y néctar en los arreglos horizontales. Asimismo, nuestros resultados sugieren que los colibríes de esta especie tienen la capacidad de asociar la ubicación de una recompensa con la de las señales visuales.

11. Conclusión

Asociación espacial y uso de señales visuales

Martínez-García



12. Bibliografía

- Asociación espacial y uso de señales visuales
Martínez-García
- Abacus Concepts. 1989. Abacus Concepts, SuperANOVA. Berkeley: Abacus Concepts.
- Brown G S y Gass C L. 1993. Spatial association learning by hummingbirds. Anim. Behav. 46:487-497.
- Brown G S 1994. Spatial association learning by rufous hummingbirds (*Selasphorus rufus*): effects of relative spacing among stimuli. J. Comp. Psychol. 108:29-35.
- Cole S, Hainsworth R, Kamil A C, Mercier T y Wolf L L. 1982. Spatial learning as an adaptation in hummingbirds. Science 4560:655-657.
- Goldsmith T H. 1980. Hummingbirds see near ultraviolet light. Science 207:786-788.
- Gonzalez-Gómez P L y Vásquez R A. 2005. A field study of spatial memory in Green-backed Firecrown Hummingbirds (*Sephanoides sephanooides*). Ethology 112:790-795.
- Gori D F. 1983. Post-pollination phenomena and adaptive changes. In: Handbook of Experimental Pollination Biology (Ed. By C. E. Jones & R. J. Little). New York: Van Nostrand Reinhold. Pp. 31-49.
- Gori D F. 1989. Floral color changes in *Lupinus arvensis* (Fabaceae): why should plants advertise the location of unrewarding flowers to pollinators? Evolution 43: 870-881.
- Guitián P, Navarro L y Guitián J. 1995. Efecto de la extracción en la producción de néctar en las flores de *Melittis melissophyllum* L. (Lamiatae). Anales Jard. Bot. Madrid. 52:163-169.
- Healy S D y Hurly T A. 1995. Spatial memory in rufous hummingbirds (*Selasphorus rufus*): a field test. Anim. Learn. Behav. 23:63-68.
- Henderson J, Hurly T A y Healy S D. 2001. Rufous hummingbirds' memory for flower location. Anim. Behav. 61:981-986.
- Henderson J, Hurly T A y Healy S D. 2006. Spatial relational learning in rufous hummingbirds (*Selasphorus rufus*). Anim. Cogn. 9:201-205.
- Herrera G, Fernández M J, Pohl N, Díaz M, Bozinovic F y Palacios A. 2004. Sistema visual en el colibrí austral (*Sephanoides sephanooides*) y el picaflores cordillerano

(*Oreotrochilus leucopleurus*): Electrorretinografía y coloración. Orn Neotrop

15:215-222.

Houston D C. 1983. The adaptive radiation of the griffon vultures. In: Vulture Biology and

Management (Ed. S. R. Wilbur & J. A. Jackson). Berkeley: University of

California Press. Pp. 135-152.

Howell S N G y Webb S. 1995. A Guide to the Birds of Mexico and Northern in Central

America. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido.

Hurly T A. 1996. Spatial memory in rufous hummingbirds: memory for rewarded and non-

rewarded sites. Anim. Behav. 51:177-183.

Hurly T A y Healy S D. 1996. Memory for flowers in rufous hummingbirds: location or

local visual cues? Anim. Behav. 51:1149-1157.

Irwin R E. 2000. Hummingbird avoidance of nectar-robbed plants: spatial location or

visual cues. Oikos 91: 499-506.

Jeffrey W E y Cohen L B. 1964. Effect of spatial separation of stimulus, response, and

reinforcement on selective learning in children. J. Exp. Psychol. 67:577-580.

Jenkins W O. 1943. A spatial factor in chimpanzee learning. J. Exp. Psychol. 35:81-84.

Johnsgard P A. 1997. The hummingbirds of North America. Smithsonian Institution Press.

Washington, D. C., EUA.

Lara C. 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate

forest in México. Ecoscience 13:23-29.

Lara C y Ornelas J F. 2001a. Preferential nectar robbing of flowers with long corollas:

experimental studies of two hummingbird species visiting three plant species.

Oecologia 128:263-273.

Lara C y Ornelas J F. 2001b. Nectar "theft" by hummingbird flower mites and its

consequences for seed set in *Moussonia deppiana*. Funct. Ecol 15:78-84.

López-Domínguez J C y Acosta Pérez R. 2005. Descripción del Parque Nacional La

Malinche. En: Fernández Fernández J A y López-Domínguez J C. 2005.

Primera edición. Coordinación General de Ecología del Gobierno del Estado de

Tlaxcala. Tlaxcala, México.





- Miller A D, Goodale M A y Morton M C. 1979. Visual sampling after lesions of the superior colliculus in rats. *J. Comp. Psychol.* 93:1015-1023.
- Muenchow G. 1986. Ecological use of failure time analysis. *Ecology* 67:246-250.
- National Geographic Society. 2002. Field guide to the birds of North America. 4^a Ed. The National Geographic Society. Washington, D. C. EUA.
- Ortiz-Pulido R y Vargas-Licona G. 2008. Explorando la relación entre registros de colibríes y abundancia de flores con escalamiento espacio-temporal. *Om Neotrop* 19:473-483.
- Rabenold P R. 1983. The communal roost in black and turkey vultures: an information center? In: *Vulture Biology and Management* (Ed. S. R. Wilbur & J. A. Jackson). Berkeley: University of California Press. Pp. 135-152.
- Richardson W K y Evans M S. 1975. The effect of localizing the stimulus at the response key on generalization along the hue dimension in the pigeon. *Anim. Learn. Behav.* 3:119-122.
- Riffenburgh R H. 1999. *Statistics in medicine*. Academic press. Estados Unidos.
- Sidney S. 1995. *Estadística no paramétrica: Aplicada a las ciencias de la conducta*. 4^a Ed. Trillas. México.
- StatView for Windows SAS Institute Inc. Copyright © 1992 – 1998. Version 5.0.
- Stiles F G. 1976. Taste preferences, color preferences, and flower choice in hummingbirds. *Condor* 78:10-26.
- Stiles F G y Freeman C E. 1993. Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica. *Biotropica* 2:191-205.
- Sutherland G D y Gass C L. 1995. Learning and remembering of spatial patterns by hummingbirds. *Anim. Behav.* 50:1273-1286.
- Varela F J, Palacios A G y Goldsmith T H. 1993. Color vision of birds. Pp. 76-98. En: Zeigler H P y Bischof H J (Eds.). *Vision, brain, and behavior in birds*. MIT Press, Cambridge, Massachusetts.
- Villiers R L, Rojas G F y Tenorio L P. 2006. *Guía Botánica del Parque Nacional Malinche*. Tlaxcala – Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México. México. D.F.
- Zar J H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Fourth Edition. Prentice-Hall, Inc. New Jersey.