



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

APRENDIZAJE DE MARCAS VISUALES Y
ESPACIALES EN EL COLIBRÍ OREJA-BLANCA
(*Hylocharis leucotis*)

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(B I O L O G Í A A M B I E N T A L)

P R E S E N T A :

MARÍA CRISTINA TELLO RAMOS

TUTOR PRINCIPAL: Dr. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ

COMITÉ TUTOR: Dra. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
Dra. ROBYN ELIZABETH HUDSON

MÉXICO D.F.

NOVIEMBRE, 2010



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/508/10

ASUNTO: Oficio de Jurado

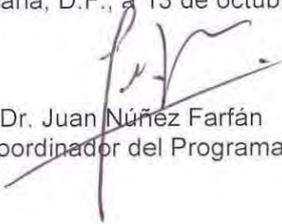
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 28 de junio de 2010, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del (la) alumno (a) **TELLO RAMOS MARIA CRISTINA** con número de cuenta **401052853** con la tesis titulada "**Aprendizaje de marcas visuales y espaciales en el colibrí oreja-blanca (*Hylocharis leucotis*)**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRIGUEZ**:

Presidente:	DRA. ROBYN ELIZABETH HUDSON
Vocal:	DRA. MARGARITA MARTINEZ GOMEZ
Secretario:	DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRIGUEZ
Suplente:	DRA. LAURA ROXANA TORRES AVILES
Suplente:	DRA. MA. DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 13 de octubre de 2010.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

JNF/DCRV/ASR/grf*

Índice

Resumen

Abstract

1. Introducción

2. Antecedentes

2.1. Aprendizaje de marcas visuales en colibríes, el caso del robo de néctar

2.2. Aprendizaje espacial en colibríes

2.3. Forrajeo de colibríes en distintos arreglos espaciales

2.4. Estudios comparativos del aprendizaje de ambos sexos en colibríes

3. Hipótesis y predicciones

3.1. Objetivo general

3.2. Objetivos particulares

4. Metodología

4.1. Sitio de estudio

4.2. Sistema de estudio

4.3. Diseño experimental

4.4. Arreglo en cuadrícula

4.5. Arreglo en círculo

4.6. Análisis estadístico

5. Resultados

5.1. ¿Los colibríes evitan las flores con marcas de robo de néctar?

5.2. ¿Los colibríes aprenden las posiciones de las flores recompensadas?

5.3. ¿Hay diferencias en el desempeño de los colibríes entre distintos arreglos florales?

6. Discusión

7. Conclusiones

8. Bibliografía

Agradecimientos

Primeramente, agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, por la enseñanza y experiencias recibidas, dentro de un plan de estudios completo, que pienso me han dado más herramientas para seguir en el camino de la ciencia.

Así mismo, agradezco el apoyo económico que el Consejo Nacional para la Ciencia y Tecnología, CONACyT me otorgó (Número de registro: 220309).

Además, agradezco al Comité Tutor. Al Dr. Carlos Lara, por todo lo que me enseñó, siempre con mucha paciencia, sabiduría y entusiasmo, Gracias. A la Dra. María del Coro Arizmendi, por compartir con mucha pasión y sencillez lo mucho que sabe de los colibríes. A la Dra. Robyn Hudson, por todas sus oportunas y sagaces observaciones.

Agradecimientos a título personal

Este estudio fue mejorando poco a poco con la ayuda y consejos de varios investigadores, a los cuales agradezco enormemente el tiempo que se tomaron en éste. Agradezco a la Dra. Roxana Torres, por darme tan valiosas observaciones que ayudaron a definir tanto el trabajo de campo, como el escrito. A la Dra. Margarita Martínez, por sus correcciones y por siempre mostrar interés en mi formación. Al Dr. Martín Serrano, por todo el tiempo y paciencia que dedicó para enseñarme los modelos de EGE. Agradezco también a todos mis maestros en la maestría, por compartir de manera apasionada sus conocimientos y por siempre contestar a mis preguntas.

Agradezco también a la Estación Científica la Malinche pues fue ahí donde aprendí a ser una bióloga de campo. Agradezco a todas las personas que me ayudaron a serlo. Al Dr. Guillermo Flores, a Laura, Andrés, Israel, Luis, Vanesa, Verónica, Hellen y María José por su ayuda en campo. También quiero agradecer a los guardabosques y a los policías de la Malinche, que me ayudaron y cuidaron, muchas gracias.

Agradezco a Samuel, por todo lo que hemos aprendido y vivido juntos; y por su ayuda en el campo y en las ilustraciones de este trabajo. Gracias a Mariana, por todo lo que me ha enseñado dentro y fuera de la biología, por su ejemplo, amistad y por su ayuda en el campo. Gracias a Rosalía, por todo lo que me ha dado, enseñado, querido y por su ayuda en el campo (además del co-financiamiento de este proyecto). Agradezco también a Eduardo, por todo el apoyo cibernético y gráfico que me ha dado siempre y por una vida compartida.

Agradezco a Pelusa⁺ por su compañía y a los colibríes por su cooperación.

A mi abuela Irma,
por enseñarme con el ejemplo,
lo que es la fuerza.

Resumen

En la naturaleza, los animales usan diferentes estrategias conductuales para obtener o evitar ciertos recursos alimenticios, una de ellas es el aprendizaje de las señales asociadas a los recursos y sitios para explotar. Los colibríes usualmente evitan regresar a visitar flores que previamente han sido robadas por animales que extraen el néctar a través de pequeñas perforaciones en la base de la corola. Sin embargo, se desconoce si los colibríes evitan las flores robadas porque han aprendido a asociar la marca de robo con la ausencia de néctar o si aprenden la ubicación de las flores sin néctar, o ambos. Determinar lo anterior, permitiría entender el tipo de señales que son usadas por los colibríes durante el forrajeo. En el presente estudio evaluamos las habilidades cognitivas para usar señales visuales (marcas de robo) o recordar ubicaciones específicas (flor robada) en el colibrí oreja-blanca (*Hylocharis leucotis*), explorando además posibles diferencias entre machos y hembras de esta especie. Así mismo, evaluamos un posible efecto en estas habilidades con respecto al arreglo espacial que muestran las flores visitadas por los colibríes en un arreglo en forma de cuadrícula y otro circular. Para ello se manipuló la posición de flores en tres pruebas consecutivas, la presencia-ausencia de néctar y las marcas de robo en flores del arbusto (*Penstemon roseus*), en dos distintos arreglos florales en experimentos independientes. En ambos arreglos se presentaron 4 tratamientos; flor sin marca de robo con néctar (F_{cn}), flor sin marca de robo sin néctar (F_{sn}), flor robada con néctar (FR_{cn}) y flor robada sin néctar (FR_{sn}). Encontramos que la variación en el número de visitas a cada tratamiento fue afectada significativamente por el tipo de arreglo, siendo el arreglo circular el más visitado. Así mismo, al comparar las primeras visitas de cada prueba, se encontró que tanto hembras como machos aprendieron las posiciones de las flores con néctar, pero las hembras mostraron mejor desempeño en el arreglo en cuadrícula que en el circular.

Además, se encontró que los machos primero visitan las flores sin marca de robo, mientras que las hembras no las discriminan. Finalmente, analizando el porcentaje de visitas a flores con néctar se encontró que los colibríes tienen un mejor desempeño en el arreglo circular, aunque éste no se debe al aprendizaje de las marcas visuales o espaciales, sino a que los colibríes visitaron las flores del círculo un mayor número de veces.

Las diferencias observadas entre los sexos en este estudio denotan una gran plasticidad en el uso de habilidades cognitivas. Esto puede estar relacionado con diferencias en las circunstancias ecológicas que éstos enfrentan, pues mientras que las hembras del colibrí oreja-blanca son principalmente ruterías y brindan cuidado parental a las crías, los machos, dependiendo de la época del año, pueden ser ruteríos o territoriales y no participan del cuidado parental. Futuros estudios sobre el aprendizaje de señales durante el forrajeo en colibríes deben considerar las potenciales diferencias sexuales.

Palabras clave: aprendizaje, marcas visuales y espaciales, robo de néctar, arreglo floral, *Hylocharis leucotis*.

Abstract

In nature, animals use different behavioral strategies to obtain or avoid food resources. Hummingbirds usually avoid flowers previously robbed by different types of robbers. However, whether they use the holes made by robbers or the location of the robbed flowers as cues to avoid subsequent visits has been rarely tested. We studied the foraging performance of both female and male White-eared hummingbirds by mimicking the presence or absence of visual cues (hole in the corolla) and by modifying the location of the robbed plants in two independent floral arrangements (square and circular). In the trials a total of 34 naïve birds learned to feed of 36 *Penstemon roseus* (Plantaginaceae) flowers (aviary enclosed). Nectar and holes were manipulated in the plants in 4 treatments; 1) nectar-without hole, 2) without nectar-without hole, 3) nectar-hole and 4) without nectar-hole. Females, as well as males, avoided to first visit flowers of treatments 3 and 4 more often than flowers from treatments 1 and 2 on the square arrangement, but only males avoided robbed flowers in the circular arrangements. These individuals were then exposed in a subsequent trial to the same plants but with a different spatial array. Once again, both females and males return firsts to the nectar locations in the square arrangements but not in the circular one. Both females and males visit more flowers in the circular than in the square arrangement and thus visited more flowers with nectar. The behavior of the hummingbirds in the circular arrangement was unexpected for even though they did not seem to use either visual or spatial cues during foraging they manage to obtain more nectar than in the square arrangement. The study provides evidence that hummingbirds can use both visual and location to avoid robbed plants, but that depending on the flower arrangement they will use different foraging strategies.

Keywords: learning, visual & location cues, nectar robbing, flower arrangement, *Hylocharis leucotis*

1. Introducción

Las habilidades cognitivas, como el aprendizaje, por tener una base genética y un impacto en la adecuación, son atributos que están sujetos a la evolución (Cole *et al.* 1982; Dukas, 2004). Es por esto que, recientemente, se ha mostrado un creciente interés en estudiar las habilidades cognitivas de los animales dentro de un marco ecológico y evolutivo (González-Gómez y Vásquez 2006). Al estudiar la capacidad natural de distintos taxa para aprender y recordar todo tipo de estímulos, estudios neurológicos, psicológicos y conductuales independientes apuntan a la evolución de distintos sistemas de aprendizaje y de memoria (Dukas, 2004; Prior y Güntürkün, 2001; Capaldi *et al.* 1999). De hecho, se ha propuesto la incompatibilidad funcional de distintos sistemas de memoria, es decir, que el grado de especialización en un tipo de memoria, impide que un sólo sistema lleve a cabo todas las funciones cognitivas que se observan en distintos animales (Sherry y Schacter, 1987). Por ejemplo, las capacidades que muestran los colibríes para evitar visitar flores previamente vaciadas, puede que sea resultado de distintos tipos de aprendizaje. En este sentido, se ha propuesto que tanto el aprendizaje de marcas visuales que caracterizan un lugar (estructura física, color), como el aprendizaje espacial, dónde la información que se aprende son las señales espaciales que están asociadas con un lugar (orientación, distancia relativa a otro punto de referencia), o la combinación de ambos son los procesos que permiten a los colibríes forrajear sin re-visitar flores que recientemente han vaciado y discriminar consecuentemente, las flores que aún contienen néctar.

El aprendizaje de marcas visuales permite que un sujeto distinga entre un objeto y otro. Para las aves, el aprendizaje de marcas visuales puede resultar ventajoso ya sea al momento de reconocer un sitio específico para retirar alimentos previamente almacenados, o para distinguir entre sitios con o sin recursos y consecuentemente evitar visitar sitios sin recursos. Sin embargo, diversos estudios han encontrado que en general las aves se guían

principalmente por el aprendizaje de señales espaciales (Prior y Güntürkün, 2001; Clayton y Krebs, 1994; Irwin, 2000). En este sentido, el aprendizaje de señales espaciales ha sido ampliamente estudiado en aves, mamíferos e insectos (Dukas, 2004; Thiele y Winter, 2005; Wiltschko y Wiltschko, 2003; Capaldi *et al.* 1999). Éste ha sido definido como toda formación de la memoria que posteriormente permitirá discriminar lugares por las referencias del entorno y discernir entre posiciones definidas por la orientación aprendida (Bitterman, 1996). Por ejemplo, en numerosos estudios sobre la plasticidad volumétrica neuronal y de lesiones cerebrales, se ha demostrado que el hipocampo es la principal estructura responsable del aprendizaje de señales espaciales en las aves (Capaldi *et al.* 1999). Así mismo, tanto a nivel conductual como fisiológico, se han encontrado diferencias entre las aves que colectan y guardan frutos y las aves que no guardan los frutos que han colectado. Las aves, como las de las familias Corvidae y Paridae, que colectan y guardan su alimento tienen un mejor desempeño en pruebas de memoria y tienen volúmenes de hipocampo mayores que las especies, o incluso co-específicos, que no guardan los frutos que han colectado (Sherry, 1984; Pravosudov y Clayton, 2002). Por otro lado, Prior y Güntürkün (2001) observaron que durante tareas de discriminación de marcas visuales y espaciales, la paloma doméstica (*Columba livia*) utiliza predominantemente el hemisferio izquierdo del cerebro para discriminar marcas visuales, mientras que ambos hemisferios fueron usados durante las tareas de reconocimiento espacial.

Lo anterior sugiere que al menos una parte de las diferencias encontradas entre los cerebros de distintas especies de aves estudiadas se pueden deber a la experiencia conductual particular de cada individuo (Capaldi *et al.* 1999, Healy y Krebs, 1993). En este sentido, el aprendizaje se puede entender como la capacidad de modificar el comportamiento (junto con la fisiología neuronal ligada a ese comportamiento en específico) a través de la adquisición de información por medio de la experiencia previa. Las experiencias previas de

un sujeto son fuertemente influenciadas por el ambiente en el que éste se desarrolla. La calidad, tipo, abundancia y distribución de un recurso determinarán la importancia de aprender cierto tipo de información con respecto a otro. En este sentido, el concepto de plasticidad fenotípica se puede aplicar al aprendizaje, pues este es un carácter conductual como cualquier otro. De esta manera, la plasticidad cognitiva se puede definir como la propiedad que permite que un genotipo individual produzcan diferentes fenotipos (en este caso tipos de aprendizaje) al ser expuestos a condiciones ambientales distintas (Pigliucci *et al.* 2006).

Por todo lo mencionado, diferencias en la distribución o el arreglo espacial en el que se encuentra un recurso pueden promover el uso de distintos tipos de aprendizaje en un mismo sujeto. Sin embargo, en el estudio del aprendizaje de marcas visuales y espaciales en aves, rara vez se ha considerado la importancia de la forma con la que están distribuidos los recursos en la naturaleza. Así mismo, las diferencias conductuales que en la naturaleza son fuertemente marcadas por la ecología de cada sexo han sido ignoradas en el estudio del aprendizaje de marcas visuales y espaciales en las aves. Sin embargo, en los animales forrajadores como los colibríes, se presenta la oportunidad de estudiar el aprendizaje de marcas visuales y espaciales dónde la distribución de los recursos y las diferencias sexuales son de importancia ecológica inherente.

En su búsqueda por comida, los animales pueden aumentar su éxito al aprender cuáles son los mejores sitios de forrajeo, y las posibles marcas o señales que los indiquen (Prior y Güntürkün, 2001). Los colibríes (Trochilidae) son las aves nectarívoras más especializadas en el nuevo mundo (Wolf *et al.* 1976), su dieta se basa principalmente en el néctar de flores, las cuales generalmente proveen sólo unos pocos miligramos de azúcar diariamente (Kodric-Brown y Brown 1978). Por lo tanto, los colibríes deberán seguir una estrategia de forrajeo que les permita evitar las flores que no lo presentan. Una flor puede no presentar néctar por

varias razones, ya sea porque ésta ha sido vaciada en visitas previas del colibrí, por condiciones ambientales, por la llegada previa de otros visitantes legítimos, o por el robo de néctar de organismos tales como ácaros florales, hormigas, abejas, avispa y aves paserinas (Lara y Ornelas, 2001). La teoría de forrajeo óptimo aplicada al forrajeo de los colibríes predice que éstos se moverán de flor en flor de acuerdo a una dirección específica o de acuerdo a reglas de movimiento específicas, evitando así, visitar flores que recientemente han vaciado (Pyke, 1981). Sin embargo, numerosos estudios concluyen que el forrajeo de los colibríes no obedece dichos procesos, sino que el aprendizaje espacial y, posiblemente, el de marcas visuales, son los procesos mediante los cuales los colibríes pueden mejorar su desempeño durante el forrajeo (Brown y Gass, 1993; Healy y Hurly, 2001). Sin embargo, dado que la mayoría de dichos estudios se han llevado a cabo en un par de especies (*Selasphorus rufus* y *Lampornis clemenciae*) septentrionales, no es posible generalizar lo anterior para toda las especies de colibríes. Así mismo, los estudios sobre aprendizaje en colibríes (y en aves en general) se han enfocado principalmente en el estudio del aprendizaje espacial, dejando a un lado el estudio el aprendizaje de marcas visuales (Prior y Güntürkün, 2001), la importancia de la forma en la que están distribuidos los estímulos y las posibles diferencias sexuales.

El presente estudio investigó, de forma paralela, el aprendizaje de señales visuales, en forma de marcas de robo en las flores del arbusto (*Penstemon roseus*), el aprendizaje espacial y las posibles diferencias en el uso de éstos, en dos tipos de arreglos florales (en cuadrícula y circular), así como evaluó posibles diferencias en estas habilidades cognitivas en ambos sexos del colibrí oreja-blanca (*Hylocharis leucotis*).

2. Antecedentes

2.1. Aprendizaje de marcas visuales en colibríes, el caso del robo de néctar

En los colibríes se ha demostrado que la preferencia a visitar flores de color rojo no es una preferencia innata, sino que al contrario, es una asociación que los colibríes hacen en la naturaleza entre las flores de color rojo, la abundancia y forma de éstas, así como la concentración y cantidad de néctar que éstas presentan (Healy y Hurly, 2001). Típicamente las flores que son polinizadas por colibríes son rojas y tubulares lo que se conoce como “síndrome flor de colibrí” (Feinsinger, 1987). Sin embargo, se ha observado que los colibríes también se pueden alimentar de otro tipo de flores, ya sean blancas, de pétalos libres o sin corolas unidas (Greenberg, 1984; Grant y Grant, 1968), demostrando la capacidad de los colibríes para asociar la presencia de néctar con diferentes señales visuales. Así mismo, en estudios en laboratorio se ha encontrado que los colibríes son capaces de aprender marcas visuales y predecir correctamente la presencia de néctar de entre varios arreglos florales (Brown y Gass, 1993). Igualmente, los colibríes no sólo deben aprender las señales de las flores que producen néctar, sino las señales de las flores que deberán evitar, por su falta de néctar, como lo son las marcas de robo de néctar.

El robo de néctar es un fenómeno común en plantas polinizadas por colibríes (Maloof e Inouye, 2000), donde organismos tales como ácaros florales, abejas, abejorros, hormigas y aves perforadoras de flores, consumen total o parcialmente el néctar disponible para los colibríes. Se ha demostrado que los colibríes *Lamporhis amethystinus*, pueden evitar flores robadas por ácaros, aunque se desconocen la forma en que discriminan a las plantas robadas (Lara y Ornelas, 2002). Así mismo, Gass y Montgomerie (1981) demostraron que colibríes de la especie *Amazilia rutilia* evitan flores de *Malvaviscus arboreus* perforadas y vaciadas de néctar por orioles *Icterus spurtus*, sugiriendo que los colibríes pueden usar como

señal visual, un cambio de color asociado con las flores viejas, que son usualmente las robadas. Sin embargo, Irwin (2000) propuso que en ausencia de señales espaciales y visuales los colibríes de la especie *Selasphorus platycercus* también pueden usar como señal próxima la presencia de néctar para visitar flores de *Ipomopsis aggregata*, y evitar plantas en las que se simuló el robo de néctar por abejas.

En el Parque Nacional La Malinche, Tlaxcala, se ha observado que los colibríes de la especie *Hylocharis leucotis*, evitan visitar flores de la planta *Penstemon roseus*, previamente perforadas por abejorros y por pájaros de la especie *Diglossa baritula* (C. Lara obs. pers). Sin embargo, se desconoce qué tipo de señales utilizan estos colibríes para llevar a cabo tales decisiones conductuales, y si pueden aprenderlas.

2.2. Aprendizaje espacial en colibríes

Numerosos estudios han reportado la capacidad de distintas especies de colibríes para aprender señales espaciales. Por ejemplo, se ha observado que los zumbadores rufos, *Selasphorus rufus*, son capaces de recordar la ubicación de las flores; pues evitan las flores que han vaciado con anterioridad o las que han encontrado vacías pero en contraste vuelven a las flores que no han vaciado. Los colibríes fueron capaces de hacer lo anterior principalmente al recordar la ubicación de la flor con néctar, discriminando entre posiciones horizontales o verticales durante distintos experimentos (Brown and Gass, 1993; Healy y Hurly, 1998; Henderson *et al.* 2006; Hurly, 1996). De hecho, González-Gómez y Vásquez (2006) reportaron que en experimentos al aire libre el picaflor rubí (*Sephanoides sephanoides*) no sólo recordó la ubicación de néctar entre flores idénticas sino que además recordó la posición de las flores con mayor cantidad de néctar.

2.3. Forrajeo de colibríes en distintos arreglos espaciales

Los colibríes forrajean en sitios con plantas que forman parches irregulares. La forma de cada parche puede influenciar la prioridad de aprender un tipo de información con respecto de otra. Por ejemplo, para los colibríes que son territoriales, la disponibilidad de néctar dentro de su territorio es influenciada por la dispersión de las plantas que producen néctar en dicho territorio (Wolf y Hainsworth, 1983). En la naturaleza, los colibríes son capaces de aprender y recordar los parches con mayor número de flores con néctar e incluso discriminar éstas en parches que son uniformemente distribuidos entre parches de otras plantas (Gass y Sutherland, 1985). Así mismo, también se ha encontrado que los colibríes son capaces de aprender la posición de flores con néctar de entre flores de una misma planta (Hurly y Healy, 1996). Lo anterior sugiere que los colibríes son capaces de aprender marcas espaciales a distintas escalas. Se ha documentado, por ejemplo, que el aprendizaje de marcas espaciales es más rápido en arreglos sencillos, como lo es un arreglo dónde las flores de un lado tienen néctar y en el otro no, que en arreglos dónde las flores con néctar están distribuidas de forma aleatoria (Sutherland y Gass, 1995). Así mismo, se observó que el colibrí barba negra (*Archilochus alexandri*) usa tanto información del parche como información aprendida previamente dentro de un ambiente sencillo mientras que en un ambiente de alta variabilidad los colibríes preferentemente usan la información del parche aprendida previamente (Valone, 1992). Lo anterior sugiere que la complejidad del parche puede determinar la información que preferentemente usarán los colibríes durante el forrajeo.

Sin embargo, los estudios antes mencionados coinciden en la comparación del desempeño de los colibríes en arreglos que varían en complejidad, pero no en forma, pues la mayoría de los estudios del aprendizaje de marcas visuales y espaciales en colibríes se ha llevado a cabo con arreglos lineales o de cuadrícula (Henderson *et al.* 2006; Irwin, 2000; Hurly, 1996; Sutherland y Gass, 1995). Dicha distribución es rara vez observada en la

naturaleza, por lo que dichos estudios pueden estar explicando el aprendizaje de marcas visuales y espaciales sólo bajo condiciones de laboratorio que no se asemejan del todo a las presentes en un contexto natural. Por ejemplo, pocos estudios han evaluado el aprendizaje de marcas visuales en arreglos circulares. Hainsworth y colaboradores (1983) reportaron que los colibríes de dos especies diferentes visitaron más las flores artificiales en los arreglos lineales que las flores en arreglos circulares. En arreglos circulares también se ha visto que los colibríes *S. rufus* pueden usar la altura de flores artificiales para recordar la ubicaciones de flores con néctar (Henderson *et al.* 2001). El presente estudio se llevó a cabo usando flores naturales del arbusto *P. roseus*, el cual, de manera natural se puede distribuir de manera lineal a lo largo de brechas y caminos o en forma circular cuando varias ramas de un arbusto crecen a partir de un mismo ápice.

Comparar el forrajeo de los colibríes en dos arreglos con diferentes distribuciones tuvo como objetivo el determinar si la forma en la que está distribuido el recurso (las plantas con flores) tiene un efecto en el forrajeo de los colibríes. Para las pruebas en el arreglo circular se hicieron los mismos supuestos en cuanto al uso de marcas de robo, es decir, durante la primera prueba se esperaba que las flores con la marca de robo de néctar, fueran menos visitadas que las flores sin marca. Por otro lado, ya que en un círculo los puntos de referencia son todos iguales, se podría esperar que los colibríes presenten una menor frecuencia de visita a las posiciones correctas (posiciones más visitadas durante la prueba anterior) durante las pruebas. Sin embargo, debido a que los colibríes usan el vuelo para trasladarse, lo que en general significa un sentido de orientación complejo que permite incluir diferentes tipos de estímulos (Wiltschko y Wiltschko, 2003), también se podría esperar que el desempeño de éstos sea igual o mejor que en el arreglo de cuadrícula.

2.4. Estudios comparativos del aprendizaje de ambos sexos en colibríes

Pocos estudios han comparado las diferencias y similitudes de las capacidades de aprendizaje espacial entre sexos en aves. Estudios previos encontraron mayor tamaño del hipocampo en hembras del tordo negro (*Molothrus ater*) que en machos, pues son las primeras las que buscan y parasitan nidos de otras aves (Sherry *et al.* 1993 en Capaldi *et al.* 1999). Sin embargo, en mamíferos incluyendo al humano, la experiencia de diferentes estudios sugiere que en general son los machos los que tienen un mejor desempeño en pruebas de aprendizaje espacial (Jacobs *et al.* 1990). Al parecer, las diferencias generalmente observadas en el tamaño del territorio de hembras y machos, también pueden explicar las diferencias en la capacidad de aprendizaje de marcas visuales y espaciales. Los machos, al tener territorios de mayor tamaño que los de las hembras, tendrán que aprender mayor cantidad de marcas visuales y espaciales, para definir y defender su territorio. Por ejemplo, al comparar dos especies de campañoles (*Microtus pennsylvanicus* y *M. ochrogaste*) se observó que, mientras que los machos de la primera especie tienen tanto un mayor territorio como un mejor desempeño en pruebas de aprendizaje espacial que las hembras de su misma especie, los machos de la segunda especie, tienen territorios y capacidades de aprendizaje iguales a las hembras (Gaulin y FitzGerald, 1986).

Es posible que en los colibríes ocurra lo mismo, sin embargo, no existen estudios que comparen el aprendizaje de marcas visuales y espaciales de ambos sexos en colibríes. Ya que existen marcadas diferencias genéticas entre la inclinación de los individuos y sexos de una especie a explorar y a buscar situaciones nuevas (Dukas, 2004), es posible que los estudios de colibríes hasta la fecha estén influenciados por la tendencia de los machos de explorar, y que por lo tanto sean los más estudiados.

En el presente estudio se aprovecharon las poblaciones residentes de *H. leucotis* que en el Parque Nacional la Malinche se pueden observar todo el año, haciendo hincapié en la captura del mismo número de hembras que de machos. Por lo anterior, nuestra investigación representa el primer estudio, que compara el aprendizaje de marcas visuales y espaciales entre sexos en colibríes.

3. Hipótesis y predicciones

Hipótesis 1. Si los colibríes *Hylocharis leucotis* pueden asociar las marcas de robo (señal visual) con la ausencia de néctar, entonces los individuos evitarán regresar a estas flores después de visitarlas.

Predicción 1. Flores con marcas de robo serán menos visitadas por los colibríes, independientemente de que tengan o no néctar.

Hipótesis 2. Si los colibríes de esta especie memorizan la ubicación de una flor que al ser visitada contiene néctar, entonces aún cuando esa misma flor no tenga recompensa en una subsecuente visita, ésta será evitada.

Predicción 2. Los colibríes visitarán más aquellas flores ocupando posiciones donde previamente se encontró una flor recompensada.

Hipótesis 3. Si la habilidad del uso de las marcas de robo y la memorización de las posiciones de flores recompensadas depende del arreglo espacial de las flores visitadas, entonces colibríes visitando un arreglo en cuadrícula y círculo mostrarán habilidades diferenciales.

Predicción 3. Ante la posible ausencia de señales de referencia en los arreglos circulares, los colibríes mostrarán un mejor desempeño en el uso de señales visuales y espaciales en los arreglos en cuadrícula.

Hipótesis 4. Si los machos y hembras de esta especie muestran comportamiento de forrajeo distintos en la naturaleza, entonces sus habilidades cognitivas ante nuestros tratamientos experimentales serán distintas.

Predicción 4. Dado su comportamiento territorial, los machos deberán presentar mayor habilidad para recordar la posición de flores previamente visitadas, así como las señales de robo asociadas a la ausencia de néctar; mientras que las hembras debido a su comportamiento subordinado visitaran indiscriminadamente a las flores.

2.1 Objetivo general

Determinar las señales usadas por hembras y machos de *Hylocharis leucotis* para evitar visitar flores robadas de *Penstemon roseus* en dos arreglos espaciales distintos.

2.2 Objetivos particulares

- 1) Evaluar si los colibríes *H. leucotis* usan las marcas visuales que dejan las perforaciones de ladrones de néctar para evitar flores robadas.
- 2) Evaluar si los colibríes *H. leucotis* usan señales espaciales para evitar volver a visitar flores sin néctar y revisitarse flores con néctar.
- 3) Evaluar si el comportamiento de forrajeo y la capacidad de aprendizaje espacial y de marcas visuales de *H. leucotis* es el mismo dentro de un arreglo espacial de cuadrícula y uno en círculo.
- 4) Evaluar si el comportamiento de forrajeo y la capacidad de aprendizaje espacial y de marcas visuales es el mismo entre hembras y machos de *H. leucotis*.

4. Metodología

4.1. Sitio de estudio

El presente estudio se llevó a cabo del 23 de agosto al 1 de diciembre del 2009 en el Parque Nacional La Malinche, Tlaxcala. Dicho parque es un área protegida (45 711 ha) de la montaña Neovolcánica “La Malinche” que se encuentra ubicada a 80 km de la ciudad de Tlaxcala (19°6' Norte, 99°20' Oeste; 3,000 m.s.n.m.). La vegetación que domina el paisaje de dicho parque son los bosques de pino-encino y oyamel, (donde las especies *Pinus montezumae*, *P. pseudostrobus*, *Abies religiosa*, *Quercus laurina* y *Q. crassipes* son las más abundantes) y las praderas de alta montaña (con *Festuca toluensis*, *Muhlenbergia macroura* y *Stipa ichu* como las especies más comunes). El clima es de tipo templado subhúmedo, con lluvias en verano. La temperatura media anual puede variar desde los 3 a 18° C, en los meses más fríos, hasta los 12 y 18 °C el resto del año (López-Domínguez y Acosta, 2005).

4.2. Sistema de estudio

En esta zona las poblaciones de colibríes explotan a lo largo del año entre 9 y 11 especies de plantas (Lara, 2006), entre las que destaca *Penstemon roseus* por su fenología e interacciones con numerosos visitantes.

P. roseus (Sweet) G. Don (= *P. kunthii* G. Don.) (Plantaginaceae) es un arbusto endémico de México, encontrado comúnmente en bosques de pino, encino y oyamel (en altitudes de 2, 250-3,900 m.s.n.m). Se distribuye desde Sinaloa y Chihuahua hasta Oaxaca (Calderón y Rzedowski, 2001; Lara y Ornelas, 2008). En el Parque Nacional La Malinche florece en los meses de julio a diciembre. Durante la floración, los individuos de *P. roseus* pueden tener desde 10 hasta 20 inflorescencias paniculadas de 0.4 a 1.2 m de altura con 2 ó 4 flores que abren por día colgando de las terminales apicales de cada inflorescencia (Fig. 1).



Figura 1. Foto de una inflorescencia de *Penstemon roseus* con flores abiertas y botones (a). Detalle de flores abiertas donde se observan anteras y estigmas excertas (b).

Eventualmente, cada individuo puede tener hasta 80 botones que abrirán durante la temporada de floración. Las flores son protándricas y duran de 2 a 4 días abiertas, éstas son de color magenta con una abertura ventricosa con anteras y estigmas excertas. A comparación de otras especies del genero *Penstemon* visitadas por colibríes, las flores de *P. roseus* tienen una secreción de néctar baja ($6.5\mu\text{l}$ por día), además de que las flores conservan, de un pasado síndrome melitofílico (síndrome florar que atrae a las abejas como principal polinizador), guías de néctar ultravioleta (Lara, 2006; Lara y Ornelas, 2008). Mientras que se ha reportado la presencia de visión ultravioleta para otras especies de colibríes, como *Eugenes fulgens* y *Lampornis clemenciae* (Goldsmith, 1980) (ambos presentes en el Parque Nacional la Malinche), no existen estudios que confirmen o descarten la presencia de ésta en la especie *H leucotis*, sin embargo se ha reportado que las aves, en general, tienen visión cerca del espectro ultravioleta (Osorio y Vorobyev, 2008).

Sin embargo, en comparación con las otras plantas que son visitadas por colibríes en La Malinche, las flores de *P. roseus* son las que producen más néctar por día. Así mismo, *P.*

roseus, junto con los mirtos (*Salvia elegans*) y la trompetilla (*Bouvardia ternifolia*), son las plantas más abundantes y más visitadas por colibríes en la Malinche (Lara, 2006). Las flores de *P. roseus*, aunque son principalmente polinizadas por colibríes, también son visitadas por abejas, abejorros, y mariposas (Lara y Ornelas, 2008). Estas flores son comúnmente perforadas y robadas por abejorros y por el mielero serrano *Diglossa baritula*, un ave paserina residente (C. Lara obs. pers.). Conteos de la proporción de flores robadas y no robadas en distintos sitios del Parque Nacional la Malinche durante la época de floración (de julio a diciembre) sugirieron que la frecuencia de robo aumenta conforme la temporada de floración avanza, a tal grado que para finales de noviembre hasta el 90% de las flores de *P. roseus* puede presentar evidencia de robo por abejorros (M. Tello obs. pers.). De las 5 especies de colibríes que con mayor frecuencia visitan a *P. roseus* en el Parque Nacional la Malinche, el colibrí oreja-blanca (*H. Leucotis*) es uno de los polinizadores más efectivos (junto al colibrí zumbador *Selasphorus platycercus*), debido a la morfología de su pico y conducta de forrajeo (Lara, 2006).

El colibrí oreja-blanca (*Hylocharis leucotis*) Vieillot, es una especie mediana (9.5 cm y 3.3 g) y como muchas otras especies de la familia Trochilidae, presenta dimorfismo sexual, siendo los machos los más coloridos con el pico rojo en la base, una gorjea verde esmeralda y la frente azul-morada. Las hembras por su parte, tienen el vientre de color café claro y el dorso verde esmeralda, y son de menor tamaño. La especie puede ser fácilmente identificada por una prominente mancha blanca vertical postocular (Graves, 2007) (Fig. 2).

Esta especie es común en zonas altas (1170 – 3300 m.s.n.m.) de bosques de pino, encino y oyamel. Se distribuye desde el norte México hasta el norte de Nicaragua (Fig. 3). En La Malinche, las poblaciones de *H. leucotis* son residentes y los individuos se pueden observar durante todo el año, pero con mayor abundancia en los meses de julio, agosto y septiembre, particularmente en los bosques de pino, pino-encino, pastizal y vegetación

secundaria. Se ha observado, que en parches de *P. roseus*, *S. elegans* y *B. ternifolia*, *H. leucotis* presenta conductas agresivas de territorialidad hacia cualquier animal que se acerque para visitar las flores, ya sean mariposas, aves paserinas o incluso otros colibríes (Lara, 2006).



Figura 2. Foto de macho de *Hylocharis leucotis*, donde se observa la base del pico rojo, con frente azulada y gorjea verde esmeralda (a). Imagen de hembra con el dorso verde (b). En ambos sexos es prominente la mancha blanca postocular.

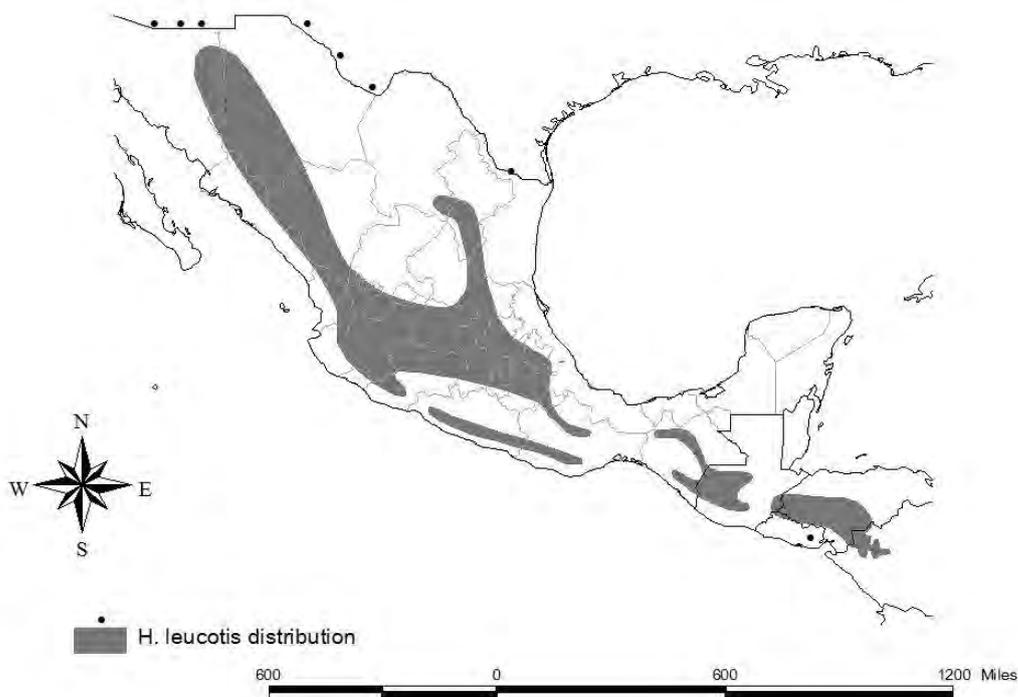


Figura 3. Mapa de la distribución de *Hylocharis leucotis*, con poblaciones que se encuentran desde el norte de México hasta el norte de Nicaragua. Mapa hecho con el programa ARCVIEW a partir de datos de InfoNatura.

Observaciones preliminares han sugerido que los colibríes oreja-blanco pueden evitar visitar las flores de *P. roseus* que han sido robadas (C. Lara obs. pers.), sin embargo se desconoce la información que está siendo evaluada por los colibríes para llevar a cabo esa conducta. Aun cuando un colibrí, inicialmente, sólo podría saber si hay o no néctar en una flor hasta que la visita, y posteriormente recordar la ubicación de esta flor para ya no visitarla; también es posible que puedan detectar y utilizar las señales visuales provocadas por el robo de néctar (agujeros y manchas alrededor de ellos) para discriminarlas. Además, los colibríes de *H. leucotis* han demostrado forrajear de manera “regular” durante el cautiverio ya sea con flores artificiales como naturales. Por lo anterior, se considera que el sistema *H. leucotis*- *P. roseus* es un modelo apropiado para poner a prueba las posibles habilidades de reconocimiento de señales visuales y espaciales para evitar flores robadas. Por lo que, tomando en cuenta estas consideraciones se llevo a cabo el diseño experimental a continuación descrito.

4.3. Diseño experimental

El trabajo de campo y las pruebas experimentales se llevaron a cabo de agosto a diciembre del 2009. Para las pruebas experimentales se colectaron (de 8:00 a 15:00 hrs) flores naturales de *P. roseus* con y sin marcas de robo de néctar. Las flores robadas por abejorros o avispas fueron identificadas por un orificio en la base de la corola de color café claro (Fig. 4). Así mismo, se colocaron hasta 8 redes de niebla (12 x 3 m) en distintos sitios cerca de la Estación Científica la Malinche para la captura de los colibríes utilizados en las pruebas experimentales.

Se capturaron un total de 34 colibríes, de los cuales 16 sujetos (7 hembras y 9 machos) fueron usados en el arreglo cuadrícula y otros 18 sujetos (8 hembras y 10 machos)

en el arreglo circular. Cada colibrí antes de ser liberado fue marcado mediante un corte diagonal en la punta de la 5ª rectriz izquierda, para evitar el registro de recapturas y la posibilidad de procesar individuos con experiencia previa en los tratamientos experimentales. Dicho corte, es una práctica que ha sido utilizada previamente para el marcaje de los colibríes por su naturaleza poco invasiva ya que no afecta el vuelo de éstos. Los colibríes permanecieron en cautiverio alrededor de una hora y media, y al terminar la última prueba se les ofreció una flor con néctar para después ser liberados a pocos metros del sitio de captura.



Figura 4. Flores que han sido robadas y que presentan una marca en la base de la corola de color naranja o café claro. Las marcas están señaladas con un círculo punteado.

Ambos experimentos se diseñaron para la evaluación del uso de marcas visuales y espaciales durante el forrajeo de *H. leucotis* en flores de *P. roseus* con y sin robo de néctar. El diseño experimental fue el mismo para los dos experimentos con la única diferencia del arreglo espacial de éstos, en cuadrícula para el experimento 1 y en círculo para el experimento 2. Tradicionalmente, en estudios de aprendizaje de marcas visuales o espaciales, se han usado arreglos lineales o cuadráticos, sin embargo, en la naturaleza, raramente los recursos se encuentran distribuidos de tal manera. En el caso de *P. roseus*, los colibríes normalmente encuentran las plantas distribuidas en parches, y cada planta, puede tener una conformación circular, pues las ramas crecen a partir de un mismo centro. Por otra parte, un

arreglo cuadrático intuitivamente parece tener más puntos de referencia que facilitan la ubicación espacial de cada punto dentro de ésta, mientras que un círculo puede parecer uniforme con respecto a los puntos de referencia dentro del propio círculo. Lo anterior, hace que la comparación entre “estrategias” de forrajeo (número de visitas, número de visitas a flores con néctar y primera visita) en estos dos tipos de arreglos espaciales resulte interesantes en términos de las habilidades cognitivas de los colibríes.

En los dos experimentos el “arreglo floral” presentado estaba formado por un total de 12 palos de madera (92 cm de largo y 1 cm de ancho) pintados de color verde cada uno con tres bases de agujas de jeringa de 5 ml como base de la “corola” de las flores (Fig. 5). En cada uno de estos palos, se colocaron 3 flores naturales colectadas previamente (un total de 36 flores). Al inicio de cada prueba, con la ayuda de un micro tubo capilar las flores eran vaciadas y colocadas en las bases de las agujas, cuidando que el orificio que los robadores de néctar dejan después de robar una flor quedará por fuera de la corola artificial. Las flores de los tratamientos con néctar se rellenaban manualmente (con un micro tubo capilar) con 10 μ l de una solución al 20% de azúcar (néctar). Cada flor era reutilizada durante las tres pruebas de cada experimento.

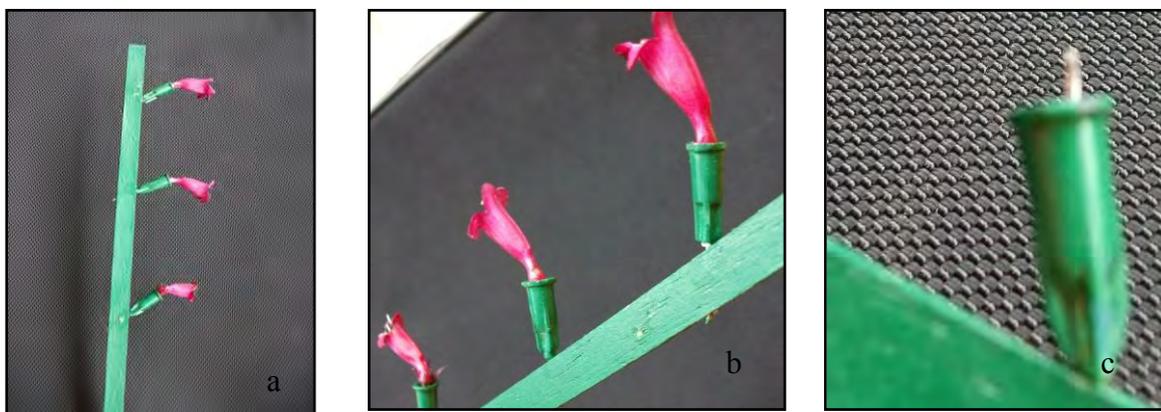


Figura 5. Cada “planta” de los arreglos se hizo con palos de madera pintados, con bases de agujas de 5ml y con flores naturales colectadas el mismo día del experimento. Cada palo o “planta” presentaba tres flores del mismo tratamiento (a). Las flores eran colocadas de tal manera que la corola de cada flor quedara por fuera de la base de la jeringa (b). Las flores eran sostenidas por un alambre que sobresalía a la base de la aguja (c).

Para ambos experimentos, las 12 “plantas” o palitos de madera fueron divididos en 4 tratamientos: flor con néctar y sin orificio (Fcn), flor sin néctar y sin orificio (Fsn), flor robada (con orificio) con néctar (FRcn) y, flor robada sin néctar (FRsn). El arreglo fue presentado dentro de una jaula portátil de 1.20 m x 1.20 m x 1.20 m, construida con tubos de PVC y cubierta con tela de tul de 0.05 cm de abertura. Cada colibrí hizo tres pruebas, en las que los tratamientos cambiaron de posiciones con respecto a las posiciones de las pruebas anteriores. Antes de iniciar la primera prueba los colibríes permanecieron alrededor de 30 min en una jaula portátil de 30 cm x 30 cm x 30 cm, sin acceso a néctar, por lo que se presume tendrían hambre al iniciar el experimento. Cada prueba duró 5 minutos a partir de la primera flor visitada. Entre cada prueba los colibríes fueron extraídos de la jaula de prueba y colocados en una bolsa de tul, sin acceso a néctar permaneciendo en ésta por 15 minutos. Las pruebas fueron grabadas con una video cámara (Camcorder Panasonic modelo SDR-H4OP) para el análisis detallado del forrajeo de cada colibrí.

4.4 Arreglo en cuadrícula

Con el fin de evaluar el uso de marcas visuales (orificio en la base de la corola) y espaciales (posiciones dentro de la cuadrícula) se diseñó un experimento que tuviera flores con la marca visual del robo de néctar y flores que no la tuvieran. Además, el experimento estuvo compuesto por tres pruebas en las que la posición de las flores con recompensa (néctar) cambio en relación a la prueba anterior. En la naturaleza las flores con marcas de robo normalmente no tienen néctar y se ha observado que los colibríes evitan visitar esas flores. Ya que durante la primera prueba el arreglo experimental representaba un sitio de forrajeo desconocido, las únicas señales que los colibríes podían usar para evaluar las características de las flores serían las marcas de robo de néctar en las corolas. En principio se esperaba que

las flores con el orificio en la corola fueran visitadas con menor frecuencia o después que las flores no robadas, sin importar la presencia o ausencia de néctar. Sin embargo, ya que en el experimento había un tratamiento con marca de robo pero que si tenía néctar, también se esperaba que eventualmente, ya sea durante la primera prueba, segunda o tercera, la señal de robo de néctar se volviera irrelevante como señal del contenido de néctar en la flor.

Así mismo, se ha observado que los colibríes tienden a visitar flores que previamente han visitado y que aún tienen néctar. Numerosos estudios sugieren que los colibríes muestran dicha conducta al aprender la ubicación de las flores con néctar (Sherry y Schacter, 1987; Capaldi *et al.* 1999; Dukas 2004). Es así que, se esperaba que durante la segunda y tercera prueba los colibríes incorporaran las señales espaciales al reconocimiento del sitio de forrajeo, y como las señales de robo resultarían irrelevantes, los colibríes visitarían primero las flores en las posiciones donde previamente habían encontrado flores con néctar.

El arreglo en cuadrícula, se formó por 4 líneas de plantas, una por tratamiento, con tres plantas por línea a una distancia de 15 cm entre ellas y cada planta con 3 flores. El orden en el que se presentaron los tratamientos fue distinto para cada prueba. Para la primera prueba, de izquierda a derecha las líneas de los tratamientos siguieron el orden Fcn, Fsn, FRcn y FRsn en las posiciones 1, 2, 3 y 4, respectivamente. Para la segunda prueba, los tratamientos se invirtieron a Fsn, Fcn, FRsn y FRcn en las respectivas posiciones 1, 2, 3 y 4. Finalmente, para la tercera y última prueba, el orden de las posiciones de los tratamientos regresó al original Fcn, Fsn, FRcn y FRsn.



Figura 6. Esquema del experimento en cuadrícula en la que cada tratamiento se presentaba en una línea de tres palos con flores naturales insertadas. El esquema representa el orden de los tratamientos en las tres pruebas. Las posiciones no cambian pero con cada prueba los tratamientos cambian de posición. Las marcas de robo están señaladas con un círculo punteado.

4.5. *Arreglo en círculo*

En el arreglo en círculo se presentaron los mismos 4 tratamientos usados en el arreglo en cuadrícula. Sin embargo, en el experimento circular, las plantas de cada tratamiento no se encontraban juntas una tras otra, sino intercaladas por plantas de los otros tres tratamientos (Fig. 7). Para la primera y tercera prueba (empezando por el 1 y siguiendo el sentido de las manecillas del reloj) el orden de los tratamientos fue Fcn (posiciones 1, 5 y 9), Fsn (posiciones 2, 6 y 10), FRcn (posiciones 3, 7 y 11) y FRsn (posiciones 4, 8 y 12). Mientras que para la segunda prueba el orden se invirtió a Fsn (posiciones 1, 5 y 9), Fcn (posiciones 2, 6 y 10), FRsn (posiciones 3, 7 y 11) y FRcn (posiciones 4, 8 y 12). Para evitar confusiones, de ahora en adelante las tres posiciones de cada tratamiento serán referidas solamente con los primeros números de cada tratamiento, es decir, 1, 2, 3 y 4.

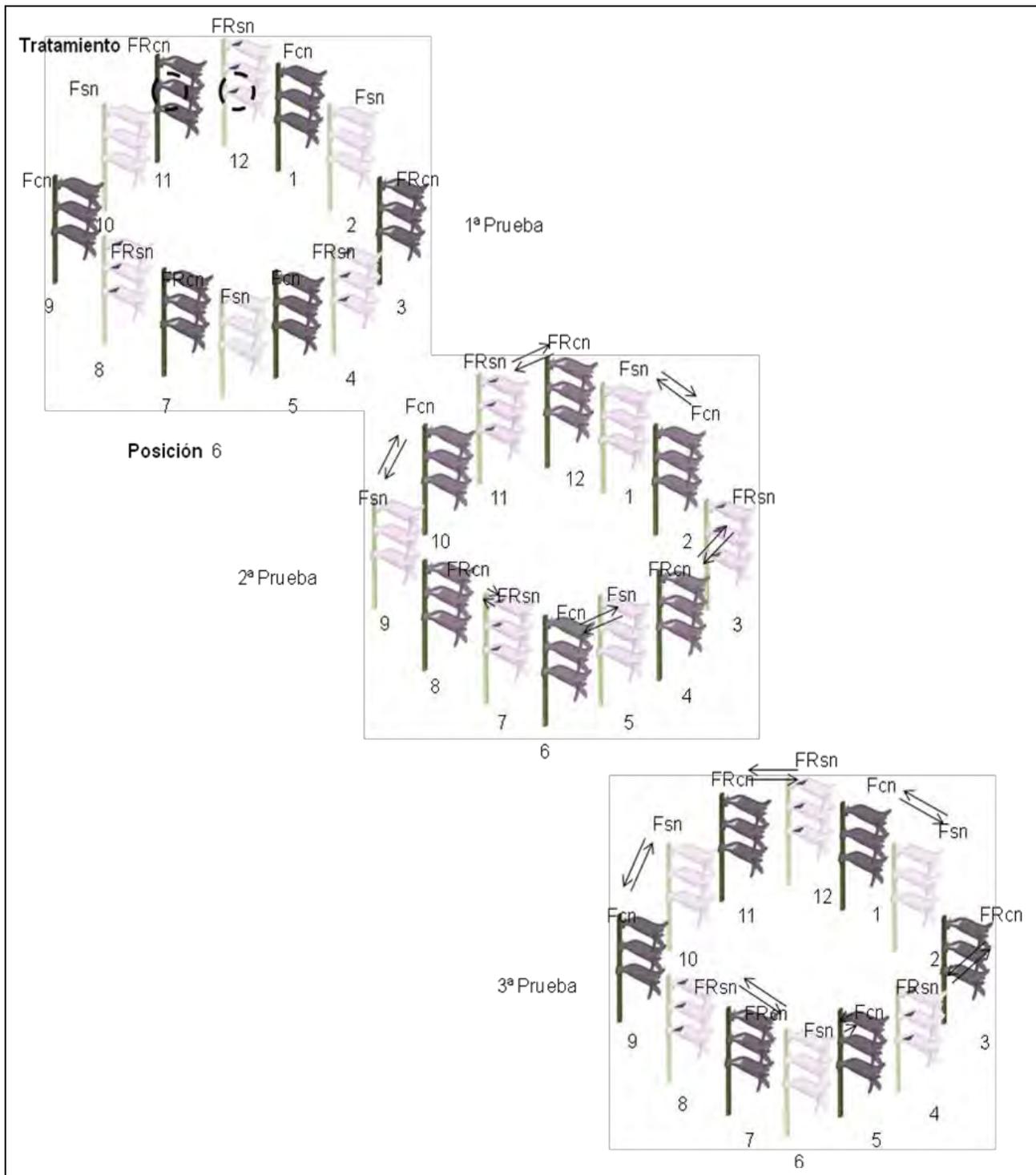


Figura 7. Esquema del experimento circular en el que tres series de los 4 tratamientos se presentaron de forma consecutiva. El esquema representa el orden de los tratamientos en las tres pruebas. Mientras que los tratamientos cambian de posición, éstos permanecen en cada prueba. Las marcas de robo están señaladas con un círculo punteado

4.6. Análisis estadístico

Para ambos arreglos se registraron las mismas variables de respuesta: número de visitas a cada tratamiento, la primera visita en cada prueba y el número de visitas a flores con néctar (aciertos). Análisis exploratorios preliminares mostraron que la actividad de los colibríes fue significativamente mayor durante los dos primeros minutos de cada prueba. Por lo anterior, el análisis del número de visitas a cada tratamiento, así como el número de aciertos, se llevó a cabo con el registró de sólo los primeros dos minutos, por ser éstos los más informativos.

Para evaluar el posible efecto de los 3 factores de interés en nuestro estudio (tratamiento, tipo de arreglo “cuadrícula” o “círculo” y el sexo) sobre las variables de respuesta antes mencionadas se realizaron diferentes tipos de pruebas estadísticas. El efecto que los 3 factores tienen en el número de visitas fue evaluado con una Estimación General de Ecuación (EGE) que es un caso específico de los Modelos Lineales Generalizados (MLG) que tiene la bondad de permitir datos con distribución de Poisson, (los datos mostraron tener dicha distribución al ser evaluados de manera gráfica), y medidas repetidas (en este caso, las visitas en cada una de las tres pruebas) (Ziegler *et al*, 1998). En dicho análisis se incluyó una covariable (total de visitas) con el propósito de corregir la varianza entre el número de visitas de cada colibrí. En este modelo la mediana del número de visitas a cada tratamiento fue usada como la variable de respuesta, el tratamiento como un factor de cuatro niveles, el arreglo como otro factor de dos niveles y el sexo como el último factor de dos niveles. La función de enlace se especificó como una función Log. Finalmente, las interacciones no significativas fueron removidas del modelo y el criterio de cuasi-verosimilitud corregido bajo el modelo de independencia.

Por otro lado, el análisis de las primeras visitas en cada prueba se llevó a cabo con una X^2 con tablas de contingencias de 2 x 2 comparando el porcentaje de hembras y de machos que como primera visita, visitaron cada tratamiento. Para cada prueba se hizo una

tabla de contingencia independiente. Posteriormente se calcularon los residuos ajustados de Haberman de cada tabla para determinar el sentido de las diferencias encontradas en las tablas de contingencias (Haberman, 1978).

Finalmente, se uso otro modelo de EGE para evaluar el efecto de los 3 factores de interés sobre la mediana del número de aciertos (número de visitas a flores con néctar) de cada colibrí. De la misma forma, los datos para este análisis mostraron distribuirse en forma Poisson y así como en el análisis para la variable de número de visitas, se incluyeron las tres pruebas como medidas repetidas y la covariable como el número total de visitas. El tratamiento se incluyó como un factor de cuatro niveles, el arreglo como otro factor de dos niveles y el sexo como el último factor de dos niveles. Una vez más la función de enlace se especificó como una función Log y las interacciones no significativas fueron removidas del modelo, mientras que el criterio de cuasi-verosimilitud fue corregido bajo el modelo de independencia.

Ambos análisis de EGE se llevaron a cabo con el programa SPSS Statistics 17.0 (SPSS Inc., 2008).

5. Resultados

5.1. ¿Los colibríes evitan las flores con marcas de robo de néctar?

En los experimentos de ambos arreglos, los colibríes de ambos sexos exploraron todo el arreglo floral y visitaron todos los tratamientos en proporciones similares (Tabla 1). Mientras que en el arreglo en cuadrícula los colibríes forrajearon de manera prevista, es decir, sin un orden aparente saltándose flores y haciendo pausas entre visitas, los colibríes en el arreglo circular forrajearon de una manera inesperada. Al empezar a forrajear en el arreglo circular, los colibríes lo hicieron con un patrón de movimiento definido, recorriendo todo el círculo completando una vuelta antes de hacer una segunda visita a una misma flor. Además, los colibríes, especialmente los machos, una vez que empezaban a forrajear, se perchaban sólo en raras ocasiones.

De esta manera a través de los análisis estadísticos se encontró que la mediana del número de visitas a cada tratamiento fue afectada significativamente sólo por el tipo de arreglo (X^2 de Wald= 38.87, gl= 1, $P < 0.000$) (Fig. 8). No se observaron diferencias entre el número de visitas a cada tratamiento (Tabla 2). Sin embargo, los colibríes, de ambos sexos, hicieron más visitas en el arreglo circular que en el de cuadrícula. Mientras que las hembras visitaron más flores en el arreglo en cuadrícula que los machos, ocurrió lo contrario en el arreglo circular, en el que los machos visitaron más flores que las hembras, aunque dichas diferencias entre el número de visitas entre sexos no fue significativa (Fig. 9).

Tabla 1. Total de las visitas realizadas por los colibríes, hembras y machos, a las flores de los cuatro tratamientos: (Fcn: flor con néctar, Fsn: flor sin néctar, FRcn: flor robada con néctar y FRsn: flor robada sin néctar) en (a) el experimento en cuadrícula y en (b) el experimento en círculo b). Entre paréntesis, al lado del total de visitas se encuentra el porcentaje de éstas para cada tratamiento.

Número de visitas						
	n	Fcn	Fsn	FRcn	FRsn	Total
a)	7 ♀	294 (26%)	290 (25.7%)	301 (26.7%)	243 (21.6%)	1128
	9 ♂	148 (25.5%)	136 (23.4%)	145 (24.9%)	152 (26.2%)	581
b)	8 ♀	281 (21.1%)	377 (28.3%)	350 (26.3%)	324 (24.3%)	1332
	10 ♂	685 (26.7%)	672 (26.2%)	622 (24.2%)	586 (22.9%)	2565

Tabla 2. Resumen del EGE de medidas repetidas con la variable dependiente como la mediana de las visitas a cada tratamiento evaluando el efecto que tres factores (tipo de arreglo, sexo y tratamiento), tienen en ésta y con el total de visitas como covariable, con un criterio de cuasi-verosimilitud = 329.7

Pruebas de los Efectos del Modelo

Fuente	Tipo III		
	X ² de Wald	g.l.	Sig.
(Intercepto)	54.951	1	.000
Arreglo	38.874	1	.000
Sexo	3.009	1	.083
Tratamiento	2.417	3	.491
Total	165.243	1	.000

Variable dependiente: Mediana

Modelo: (Intercepto), Arreglo, Sexo, Tratamiento, Total

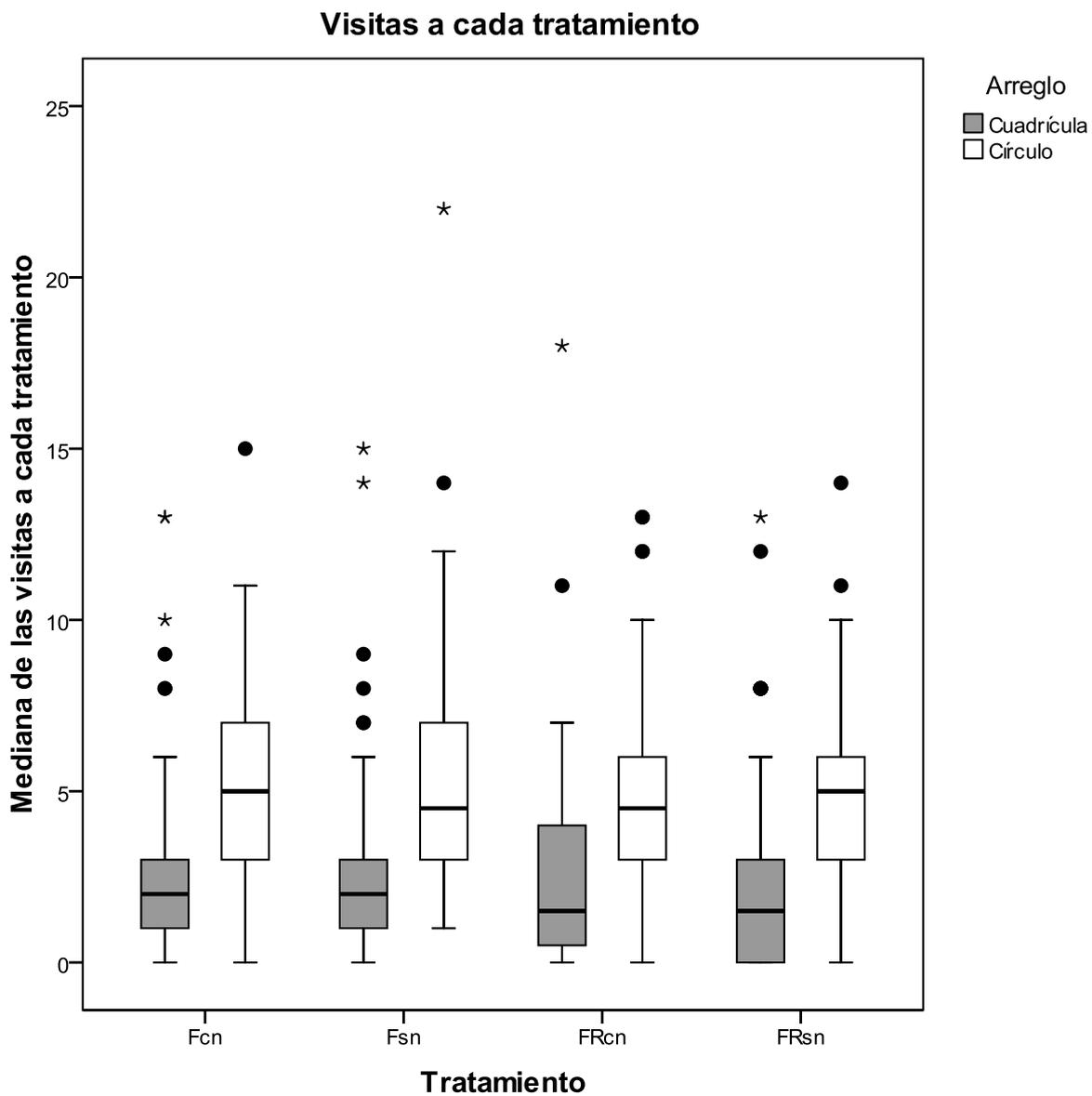


Figura 8. Mediana del total del número de visitas que los colibríes realizaron a cada tratamiento (Fcn: flor con néctar, Fsn: flor sin néctar, FRcn: flor robada con néctar y FRsn: flor robada sin néctar) durante los experimentos con arreglo en cuadrícula (gris) y con arreglo en círculo (blanco).

Visitas de hembras y machos a cada tratamiento

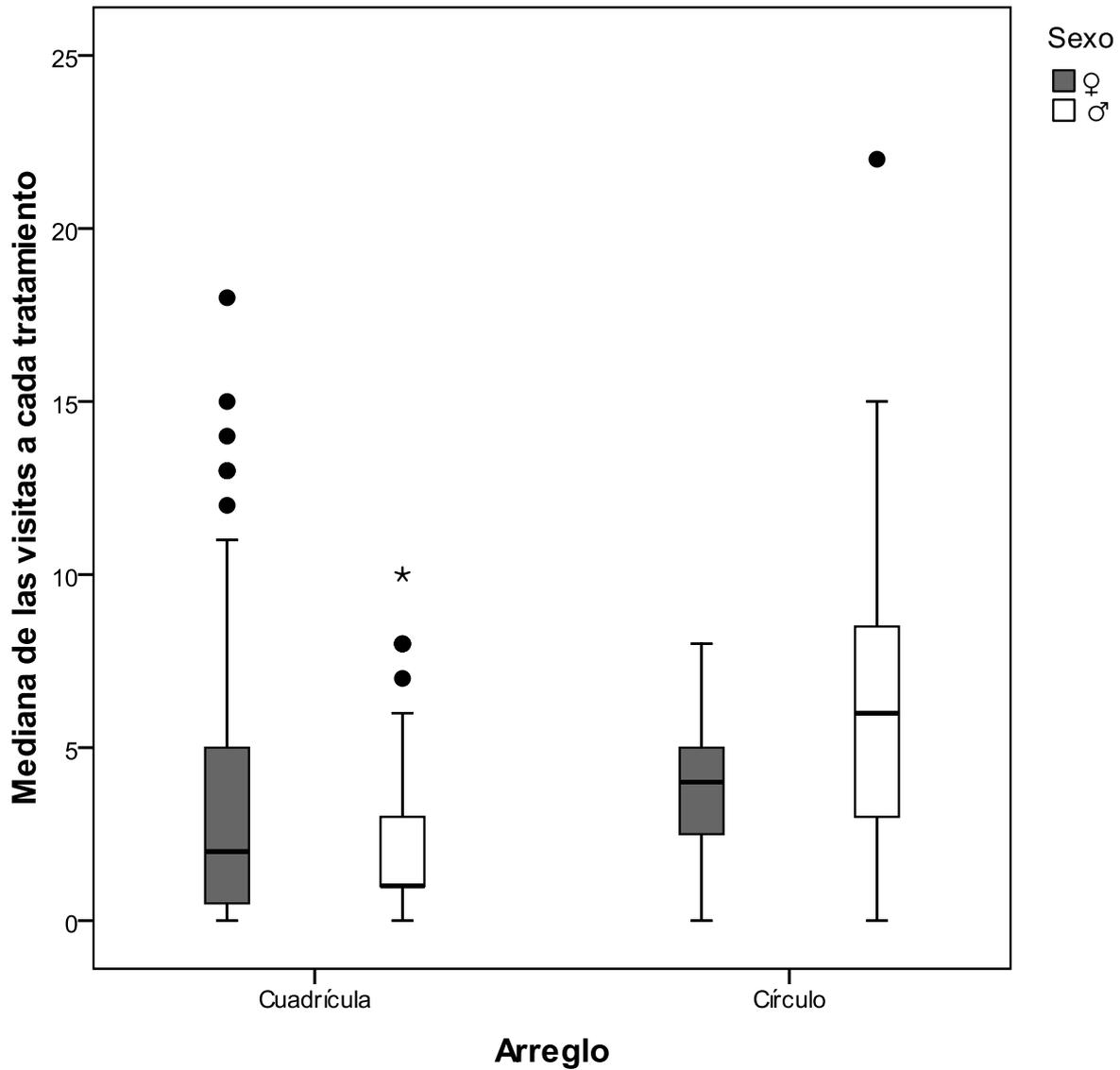


Figura 9. Mediana del total del número de visitas que los colibríes hembras (gris) y machos (blanco) realizaron en el experimento en cuadrícula y en círculo.

Lo anterior sugiere que los colibríes no evitan visitar los tratamientos con marca de robo de néctar. Sin embargo, ya que los colibríes tienden a hacer vuelos exploratorios (vuelos en los que visitan y exploran las flores de un sitio) en la naturaleza así como en cautiverio, es posible que el total de visitas, no sea la variable más informativa en cuanto a la “preferencia” de los colibríes hacia uno u otro tratamiento. Por lo anterior se decidió utilizar el porcentaje de colibríes, hembras y machos, que como primera visita visitan uno u otro tratamiento como la variable de respuesta para confirmar o descartar la aparente indiferencia de los colibríes hacia los distintos tratamientos.

El análisis de tablas de contingencia de X^2 de sólo las primeras visitas de los colibríes en cada prueba encontró diferencias significativas entre el porcentaje de hembras y machos que como primera visita visitan cada tratamiento (Tablas 3 y 4). En la Figura 10 se puede ver que durante la primera prueba en el arreglo en cuadrícula 75% las hembras visitaron primero una flor robada. Sin embargo, para la segunda y tercera prueba, el mayor porcentaje de hembras (85.71% y 57.13%, respectivamente) visitaron primero una flor sin marca de robo de néctar. Por otro lado, al contrario de las hembras, la mayoría de los machos (55.55%) en la primera prueba hicieron sus primeras visitas a las flores sin marca de robo de néctar, manteniendo esa tendencia durante la segunda y tercera prueba (55.55% y 77.77%, respectivamente). Lo anterior sugiere que en el arreglo en cuadrícula al menos al principio del forrajeo la mayoría de colibríes visitan primero las flores que no presentan marcas de robo de néctar. Sin embargo, no ocurre lo mismo en el arreglo en círculo en el que durante la primera prueba la mitad de las hembras primero visitan flores con marca de robo de néctar y la otra mitad, visitan flores sin marca de robo de néctar. Además, durante la segunda y la tercera prueba la mayoría de las hembras visitan primero las flores con marca de robo de néctar (62.5% y 75%, respectivamente). La mayoría de los machos, por su parte, siguieron evitando en sus primeras visitas a las flores de los tratamientos con marca de

robo de néctar durante la primera y tercera prueba (79% y 60%, respectivamente) en el arreglo en círculo, mientras que sólo la mitad lo hizo durante la segunda prueba.

Los resultados anteriores sugieren que aunque el análisis del número total de visitas no muestra diferencias entre las preferencias de los colibríes hacia los tratamientos con o sin marca de robo de néctar, el análisis de las primeras visitas sí lo hace. Dichos resultados sugieren un patrón en el que durante los experimentos en el arreglo en cuadrícula tanto hembras como machos discriminan las flores con marca de robo de néctar, mientras que en el arreglo circular, sólo los machos presentan dicho comportamiento.

Así mismo, el análisis de las diferencias en el porcentaje de hembras y machos que primero visitan cada tratamiento también nos permitió evaluar el uso de marcas espaciales para volver a las posiciones de los tratamientos que en pruebas anteriores presentaban néctar.

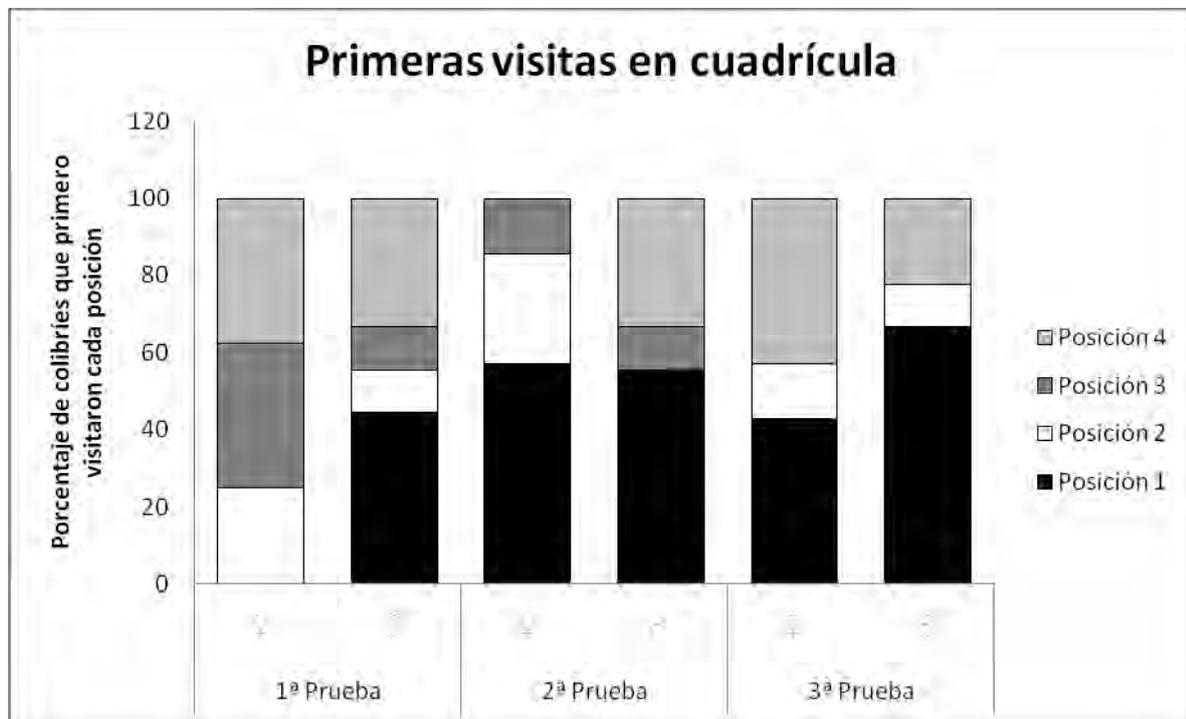


Figura 10. La gráfica muestra el porcentaje de colibríes, hembras y machos, que realizaron su primera visita a cualquiera de las 4 posiciones durante la 1ª, 2ª y 3ª prueba en el arreglo en cuadrícula. Durante las tres pruebas las posiciones 1 y 2 correspondieron a los tratamientos sin marca de robo de néctar (F_{cn} y F_{sn}), mientras que las posiciones 3 y 4 correspondieron a los tratamientos con marca de robo de néctar (FR_{cn} y FR_{sn}). Para detalle del cambio de posiciones de los tratamientos durante la segunda prueba referirse a la Figura 6 en la pag. 24.

Tabla 3. Resumen del análisis de X^2 con tablas de contingencias de 2 x 2 en el que se compararon las primeras visitas que hembras y machos hicieron a cada tratamiento en las tres pruebas del experimento en cuadrícula. Si el valor de la X^2 calculada es mayor a $X^2_{\infty 0.05, 3} = 7.815$ entonces se rechaza la H_0 por lo que el número de colibríes que primero visitan cada tratamiento depende del sexo de éstos (a). Residuos ajustados de Haberman para las primeras visitas de cada pruebas realizadas por hembras y machos. Los tratamientos con residuos ajustados de Haberman con valores mayores a 2 son los que cada sexo visita por primera vez con mayor frecuencia (b).

a)	GI	x^2	P
Prueba 1 (♀ vs ♂)	3	64.352	< 0.05
Prueba 2 (♀ vs ♂)	3	62.337	< 0.05
Prueba 3 (♀ vs ♂)	3	12.113	< 0.05

b)				
Prueba 1				
	Fcn	Fsn	FRcn	FRsn
♀	-7.557	2.5528	4.3502	0.6159
♂	7.557	-2.5528	-4.3502	-0.6159
Prueba 2				
	Fcn	Fsn	FRcn	FRsn
♀	0.2286	5.777	0.6776	-6.3236
♂	-0.2237	-5.772	-0.6708	6.3286
Prueba 3				
	Fcn	Fsn	FRcn	FRsn
♀	-3.3837	0.6739	0	3.1146
♂	3.3839	-0.6697	0	-3.1146

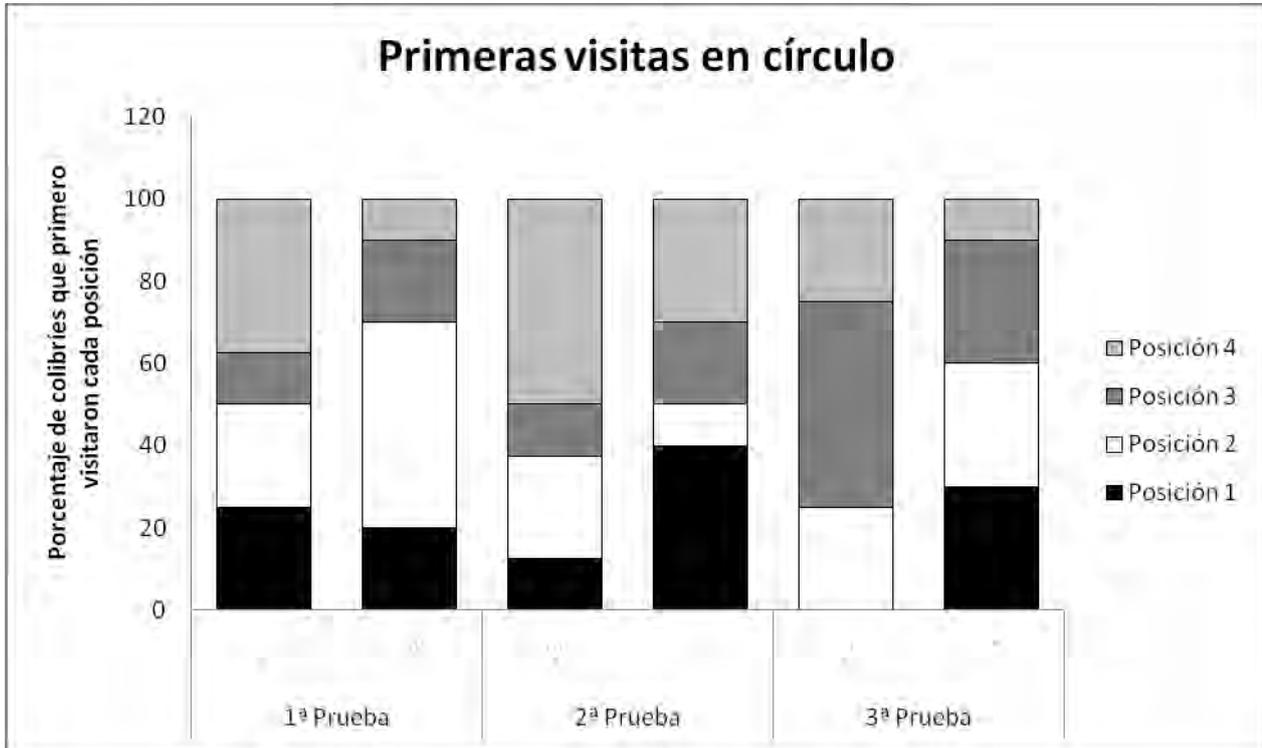


Figura 11. La gráfica muestra el porcentaje de colibríes, hembras y machos, que realizaron su primera visita a cualquiera de las 4 posiciones principales (pues dentro del círculo había 12 posiciones, 3 para cada una de las 4 posiciones principales) durante la 1ª, 2ª y 3ª prueba en el experimento en círculo. Durante las tres pruebas las posiciones 1 y 2 correspondieron a los tratamientos sin marca de robo de néctar (Fcn y Fsn), mientras que las posiciones 3 y 4 correspondieron a los tratamientos con marca de robo de néctar (FRcn y FRsn). Para detalle del cambio de posiciones de los tratamientos durante la segunda prueba referirse a la Figura 7 en la pag. 26.

Tabla 4. Resumen del análisis de X^2 con tablas de contingencias de 2 x 2 en el que se compararon las primeras visitas que hembras y machos hicieron a cada tratamiento en las tres pruebas del experimento en círculo. Si el valor de la X^2 calculada es mayor a $X^2_{\infty 0.05, 3} = 7.815$ entonces se rechaza la H_0 por lo que el número de colibríes que primero visitan cada tratamiento depende del sexo de éstos (a). Residuos ajustados de Haberman para las primeras visitas de cada pruebas realizadas por hembras y machos. Los tratamientos con residuos ajustados de Haberman con valores mayores a 2 son los que cada sexo visita por primera vez con mayor frecuencia (b).

a)	GI	x^2	P
Prueba 1 (♀ vs ♂)	3	26.536	< 0.05
Prueba 2 (♀ vs ♂)	3	27.562	< 0.05
Prueba 3 (♀ vs ♂)	3	41.875	< 0.05

b)		Fcn	Fsn	FRcn	FRsn
Prueba 1					
	♀	0.8465	-3.6514	-1.4374	4.5694
	♂	-0.8465	3.6514	1.4374	4.5694
Prueba 2					
	♀	-4.4194	2.7913	-1.4374	2.8866
	♂	4.4194	-2.7913	1.4374	-2.8866
Prueba 3					
	♀	-5.9407	-0.7917	2.8866	2.7913
	♂	5.9407	-0.7917	-2.8866	-2.7913

5.2. *¿Los colibríes aprenden las posiciones de las flores recompensadas?*

Dado que durante la primera prueba de cada experimento los colibríes fueron enfrentados a posiciones florales determinadas (fase de entrenamiento o prueba 1), que cambiaron para la segunda y tercera prueba, el análisis de la primera visita inmediata al inicio de la segunda y tercer prueba, además de permitir determinar si los colibríes usan señales visuales de reforzamiento en las flores (agujeros) también permitió evaluar si éstos regresan a la ubicación de las flores con néctar previamente visitadas, es decir si aprenden la posición. Asimismo, bajo esta aproximación pudimos explorar las diferencias entre hembras y machos al visitar ambos tipos de arreglo.

Los datos indican que durante la segunda prueba en el arreglo en cuadrícula, tanto la mayoría de las hembras (71.41%) como la mayoría de los machos (66.66%) primero regresan a visitar las flores en las posiciones en las que durante la primera prueba había tratamientos con néctar (Fcn, posición 1 y FRcn, posición 3) (Fig. 10). Cabe resaltar que de los porcentajes anteriores más del 50% correspondieron a primeras visitas en las posiciones con néctar sin marca de robo. Lo anterior sugiere que tanto hembras como machos primero visitan las flores ubicadas en la misma posición que las flores con néctar en las pruebas pasadas, es decir, recuerdan la posición de las flores con néctar. Sin embargo, para la tercera prueba sólo las hembras parecen recordar la posición de las flores con néctar puesto que el 57.7% de éstas empieza a forrajear por aquellas posiciones en las que en la segunda prueba hubo néctar, mientras sólo el 33.33% de los machos regresa a dichas posiciones.

Por el contrario, al analizar las primeras visitas hechas por los colibríes en el arreglo circular durante la segunda prueba se encontró que sólo el 25% de las hembras regresaron a la posición de las flores que en la primera prueba tenían néctar. Sin embargo, la mayoría de los machos (60%) si visitó primero dichas posiciones (Fig. 11). Sin embargo, las primeras

visitas de ambos sexos en la tercera prueba no se hicieron a las posiciones con néctar durante la segunda prueba (Figura 11). Se encontró también, que a diferencia de los machos, la primera visita en cada prueba de las hembras fue a una flor robada. Durante la tercera prueba la mitad de las hembras visitan primero las posiciones de los tratamientos con néctar durante la segunda prueba y sólo el 40% de los machos visita primero dichas posiciones. Lo anterior sugiere que al igual que en el arreglo en cuadrícula, el aprendizaje o uso de marcas espaciales es menor en la tercera prueba. Así mismo, los datos sugieren que durante los experimentos en el arreglo circular las hembras tienen mayor dificultad para regresar a las posiciones de los tratamientos con néctar en pruebas previas. Además, el análisis de la primera visita en cada prueba vuelve a sugerir que los machos en el círculo también evitan visitar primero las flores con marcas de robo, no así las hembras (Tabla 4a y 4b).

5.3. ¿Hay diferencias en el desempeño de los colibríes entre distintos arreglos florales?

El análisis mediante un modelo de EGE demostró que sólo el arreglo afectó significativamente el número de aciertos (X^2 de Wald= 11.73, gl= 1, P= 0.001), siendo el arreglo en círculo en donde hubo mayor número de aciertos (Tabla 5) (Fig. 12). Lo anterior sugiere que la forma con la que se presentan las flores tiene un efecto en la capacidad de los colibríes para encontrar y visitar las flores con néctar dentro de un arreglo formado por flores con y sin néctar. Se observó que mientras que el desempeño de las hembras fue mejor en el experimento de cuadrícula, ocurrió lo contrario en el experimento circular (Fig. 12). Durante los experimentos en círculo los machos no pararon de visitar flores, de manera que visitaron más de 4 veces más, las flores que visitaron durante el arreglo en cuadrícula. Lo anterior sugiere que los colibríes son más exitosos en el círculo, es decir aciertan más, porque visitan más flores. Para poner a prueba dicha hipótesis se contruyó otro modelo de EGE donde la variable de respuesta fue una variable binomial que se contruyó a partir de la mediana de los aciertos de cada colibrí, donde el tipo de arreglo y el sexo fueron incluidos como factores de dos niveles y el total de visitas de cada colibrí como covariable. En dicho modelo se especificó una distribución Binomial con una función de enlace Log. las interacciones no significativas fueron removidas del modelo y el criterio de cuasi-verosimilitud corregido bajo el modelo de independencia.

Como resultado de dicho análisis se encontró que en efecto el número de aciertos es afectado por el número de visitas de cada colibrí (X^2 de Wald= 11.48, gl= 1, P= 0.001) (Tabla 6). Es decir, los colibríes visitan más flores con néctar en el arreglo en círculo porque en éste visitan más flores en total (Fig. 12).

Tabla 5. Resumen del EGE de medidas repetidas con la variable dependiente como la mediana de los aciertos evaluando el efecto que tres factores (tipo de arreglo, sexo y prueba), tienen en ésta y con el total de visitas como covariable, con un criterio de cuasi-verosimilitud = 250.2

Pruebas de los Efectos del Modelo

Fuente	Tipo III		
	X ² de Wald	g.l.	Sig.
(Intercepto)	411.139	1	.000
Arreglo	11.730	1	.001
Sexo	.187	1	.665
Prueba	.815	2	.665
Total	220.531	1	.000
Arreglo * Sexo	.900	1	.343

Variable dependiente: Aciertos

Modelo: (Intercepto), Arreglo, Sexo, Prueba, Total, Arreglo * Sexo

Tabla 6. Resumen del EGE de medidas repetidas con una variable dependiente binaria a partir de la mediana de los aciertos, evaluando el efecto que tres factores (tipo de arreglo, sexo y total de aciertos), con un criterio de cuasi-verosimilitud = 678. 5

Pruebas de los Efectos del Modelo

Fuente	Tipo III		
	X ² de Wald	g.l.	Sig.
(Intercepto)	13.112	1	.000
Arreglo	.924	1	.337
Sexo	.027	1	.869
Total	11.482	1	.001

Variable dependiente: Binario

Modelo: (Intercepto), Arreglo, Sexo, Total

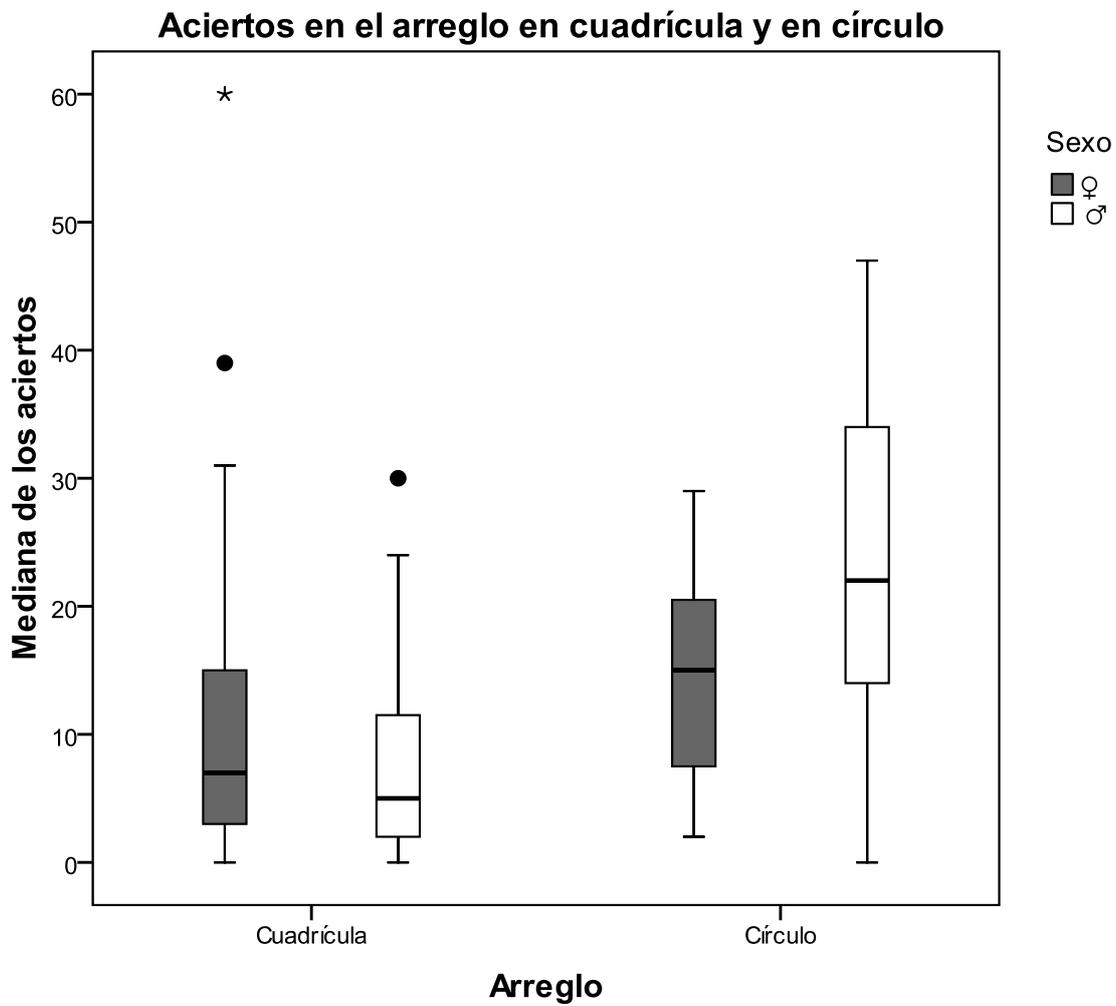


Figura 12. Porcentaje de aciertos (visitas a flores con néctar) que los colibríes hembras y machos hicieron durante las tres pruebas en el experimento en cuadrícula y en el circular.

6. Discusión

En el Parque Nacional la Malinche se ha observado que los colibríes *H. leucotis* evitan visitar flores del arbusto *P. roseus* que han sido robadas (Lara C. obs. pers.). Los colibríes, en mayor medida los machos en comparación con las hembras, dirigieron preferentemente sus primeras visitas a flores sin marcas de robo, sin importar la presencia o ausencia de néctar en éstas. Durante la primera prueba, tanto en los arreglos en cuadrícula como en círculo, la mayoría de los machos (55.55% y 70%, respectivamente) sin conocer la ubicación de las flores con néctar dirigieron sus primeras visitas a los tratamientos sin marcas de robo, evitando así las flores robadas, incluso aquellas que sí tenían néctar. Por su parte, en el arreglo en cuadrícula el 75% de las hembras dirigieron su primera visita a las flores de los tratamientos con flores robadas, mientras que en el arreglo en círculo la mitad de las hembras primero visitó una flor robada y la otra mitad, una flor no robada. Lo anterior sugiere que los colibríes, en mayor medida los machos que las hembras, identifican la marca de robo de néctar en la base de la corola de las flores y son capaces de asociar dicha marca con la ausencia de néctar por lo que, consecuentemente, evitan visitar dichas flores.

Nuestros resultados contrastan con hallazgos previos que exploran la capacidad de los colibríes para discriminar flores perforadas por robadores de néctar. Por ejemplo, a través de pruebas experimentales de aviario utilizando flores naturales, Irwin (2000) encontró que los colibríes *Selasphorus platycercus* y *S. rufus*, evitan visitar las flores robadas de la planta *Ipomopsis aggregata*, sugiriendo que esta conducta es explicada por la asociación entre la ausencia de néctar de las flores robadas y su ubicación dentro de un arreglo, pero no por su habilidad para reconocer las perforaciones en las flores y evitar esas flores. Por el contrario, nuestros experimentos sugieren que los colibríes *Hylocharis leucotis*

evitan visitar las flores robadas pues son capaces de distinguir y asociar las marcas visuales de robo en las corolas de las flores con la ausencia de néctar.

Las diferencias entre las conclusiones del estudio de Irwin (2000) y el presente trabajo pueden deberse a varios factores. En primer lugar el presente estudio, a comparación del estudio previamente citado, utilizó flores naturalmente robadas, por lo que el estímulo visual durante el experimento fue el mismo que el que se encuentra en la naturaleza. En el caso de *P. roseus* cuando se simula de manera artificial el robo de néctar (tal y como se hizo en el estudio de Irwin), la coloración alrededor del hoyo no se presenta. Es decir, el uso de flores naturalmente robadas durante los experimentos puede ser un factor que influye en la percepción del hoyo dejado por los robadores de néctar y por consecuencia en el forrajeo de los colibríes. Además de que, a diferencia de las flores de *I. aggregata*, las flores de *P. roseus* no translucen el néctar dentro de ellas, por lo que los colibríes que no tienen experiencia previa en un arreglo con flores de *P. roseus* sólo pueden usar la marca de robo como señal próxima del contenido de néctar en las flores. En segundo lugar, el registro de las primeras visitas de cada colibrí, factor que no se registró en el estudio antes mencionado, permitió determinar las preferencias a cada tratamiento. Los colibríes en la naturaleza hacen vuelos exploratorios que aunque son altos en costos si visitan flores sin néctar, permitirán que en un futuro no se vuelvan a visitar éstas flores. Además, es posible que los vuelos exploratorios no resulten muy costosos si las distancias entre flores con néctar dentro de un arreglo son pequeñas o si la cantidad de néctar ingerida excede las necesidades del colibrí. Durante los experimentos del presente trabajo, los colibríes terminaron por visitar todas las flores del arreglo sin importar el tratamiento, realizando, al parecer, vuelos exploratorios. Sin embargo, al analizar las primeras visitas realizadas por los colibríes se encontró que los machos (y en menor medida las hembras) evitan empezar a forrajear por las flores con marca de robo. Es decir, el análisis de las primeras visitas en cada prueba de ambos

experimentos permitió diferenciar entre las “preferencias” de los colibríes y el forrajeo general de éstos.

Por otro lado, durante el presente estudio también se observó la capacidad de los colibríes para aprender la ubicación espacial de flores con néctar encontrada en estudios previos. Se observó que durante la segunda y tercera prueba en el arreglo en cuadrícula la mayoría de las hembras visitaron primero las posiciones en las que en la prueba anterior había flores con néctar. Sin embargo, sólo durante la segunda prueba la mayoría de los machos visitaron primero las posiciones en las que en la primera prueba había flores con néctar. Es decir, durante la tercera prueba en el arreglo en cuadrícula, la mayoría de los machos no visitaron primero una posición donde previamente había néctar, sino que “prefirieron” visitar primero los tratamientos sin marca de robo de néctar. No obstante, los datos de las primeras visitas durante la segunda prueba sugieren que tanto los machos como las hembras de *H. leucotis* son capaces de aprender las señales espaciales (posición) que están asociadas con flores en las que previamente han encontrado néctar y que por la cantidad de néctar que se les puso (10 μ l) no fueron vaciadas en su totalidad. Cuando las aves forrajean, es ventajoso abandonar los parches con menor recurso y dirigirse a parches con mayor cantidad de recursos, al mismo tiempo que resulta ventajoso quedarse en los parches que aún tienen recursos para ser explotados. En diversos estudios con distintas especies de colibríes se ha observado lo mismo, los colibríes tienen la capacidad de recordar la posición de las flores, plantas y parches con néctar durante el forrajeo (Cole *et al.* 1982; Gass & Sutherland 1985; Miller *et al.* 1985; Brown y Gass 1993; Sutherland y Gass 1995; Hurly y Healy 1996; Gonzalez-Gómez y Vazquez, 2006). Los resultados de estos estudios sugieren que los colibríes deben optimizar su forrajeo al aumentar la cantidad de néctar que obtienen en cada visita a un parche floral y disminuir el tiempo de vuelo entre ellos. De esta

forma, recordar los sitios o la posición de las flores con néctar (o en su defecto las flores robadas), resulta la mejor estrategia para ello.

Interesantemente, el tipo de arreglo floral probó ser un factor determinante en la estrategia de forrajeo de los colibríes. En el arreglo en cuadrícula los colibríes forrajearon de manera parecida a la descrita en estudios previos, es decir, moviéndose de flor en flor sin seguir reglas de movimiento específico y aprendiendo las posiciones de las flores con néctar (Wolf y Hainsworth, 1990; Cole *et al.* 1982). Sin embargo, durante el arreglo en círculo los colibríes recorrían uno a uno todos los tratamientos del arreglo floral en un solo sentido hasta completar una vuelta entera de 360°. Después de extensos estudios en el forrajeo de los colibríes una de las conclusiones más importantes ha sido que éstos no siguen patrones de movimiento determinado y que de hecho aprenden las posiciones de los mejores sitios para forrajear. Aunque este estudio ciertamente apoya el resultado anterior, también propone que, dependiendo de la conformación espacial del recurso a explotar los animales seguirán distintas estrategias de explotación. Mientras que en el arreglo en cuadrícula la mayoría de las hembras volvieron a las posiciones de las flores con néctar, en el arreglo en círculo no ocurrió lo mismo. Además de que sólo durante la segunda prueba la mayoría de los machos, primero regresaron a las posiciones en donde previamente había néctar. Es decir, el aprendizaje de marcas espaciales se vio entorpecido por la conformación circular del arreglo. Durante el experimento en círculo se observó que los colibríes no reservaron sus visitas a flores específicas, sino que visitaron en un orden “determinado”, y fue sólo hasta el final de cada prueba, que los colibríes empezaron a visitar las flores sin una trayectoria aparente. Además, para ambos sexos, pero especialmente para los machos, el arreglo circular tuvo un efecto no sólo en la forma sino en la cantidad el total de visitas (aumentando más de cuatro veces en los machos). Es posible que dentro de un arreglo circular el aprendizaje de señales espaciales sea más difícil, pues en un círculo los puntos de referencia son todos iguales.

También existe la posibilidad que dentro de un círculo la manera más “efectiva” de explotar el recurso (obtener más beneficio a menor costo) sea seguir una trayectoria en la que las distancias entre flores sean menores. Es decir, mientras que dentro del arreglo en cuadrícula el moverse en cualquier dirección dentro de la cuadrícula involucra que se encontrará una flor que puede o no tener néctar, en el círculo, atravesar de un lado a otro por el centro significa volar sin visitar ninguna flor en el transcurso. Sin duda el comportamiento de los colibríes en el arreglo circular fue una sorpresa, puesto que mientras que un menor porcentaje de colibríes regresaron a las posiciones de las flores más visitadas, el número de aciertos fue mayor en el arreglo circular que en el de cuadrícula.

En la naturaleza, los recursos son altamente variables, tanto en calidad, distribución, disponibilidad, como en los costos que involucra el obtenerlos. Dicha variabilidad en distintos factores relacionados con los recursos así como la escala a la que se explota, puede provocar que los animales adopten distintas estrategias conductuales. Por ejemplo, el arbusto *P. roseus* se distribuye de manera irregular, mientras que es frecuente encontrar individuos del arbusto alineados uno tras otro a los costados de un camino o brecha, también se les puede encontrar en sitios aislados. Así mismo un arbusto puede estar formado por una sola rama con inflorescencias o por varias ramas que crecen todas a partir de un mismo ápice, lo que le da al arbusto una conformación circular, parecida al arreglo circular de presente estudio. Dependiendo si el colibrí es territorial (se queda a defender un parche de plantas), rutero (establece una ruta en la cual visitará secuencialmente a varias plantas), está en época de reproducción o es un individuo juvenil, la relevancia de la escala a la que explota un recurso puede variar drásticamente. Mientras que para un individuo territorial el aprender las señales visuales de las flores que debe visitar o evitar resulta imperativo, para un rutero aprender los sitios que no son defendidos podría resultar en un mayor beneficio. Así mismo, los individuos que están en época reproductiva se beneficiarían al aprender los sitios de

mejor calidad y más cercanos al nido, mientras que los juveniles podrían beneficiarse más al hacer vuelos exploratorios. Las diferencias ecológicas de los individuos, junto con las diferencias en el ambiente pueden determinar la gran variabilidad observada entre el comportamiento entre los colibríes en ambos arreglos florales.

Finalmente, las diferencias conductuales entre hembras y machos encontradas a lo largo del estudio, conforman uno de los primeros reportes comparativos sobre el aprendizaje en colibríes. Para la especie *H. leucotis* se ha determinado que mientras que las hembras son ruteras, los machos, dependiendo del sitio y la época del año pueden ser territoriales o ruteros. En general es más fácil identificar un macho, pues son más coloridos y más activos, se les puede observar al defender su territorio y son capturados con mayor frecuencia en las redes. Las hembras por su parte, son capturadas con menor frecuencia, por lo que los estudios comparativos en colibríes son raros.

En el presente estudio se observó que mientras que los machos evitaron visitar las flores con marca de robo en ambos experimentos, en las hembras no se observó dicho comportamiento en el experimento en círculo. Aunque, es cierto que los machos eventualmente visitaron todas las flores, incluyendo las flores con marcas de robo, lo hicieron después que las flores sin marca de robo. Así mismo, durante la primera prueba, de ambos experimentos, la mayoría de los machos primero visitaron las flores de los tratamientos sin marcas de robo de néctar. Lo anterior sugiere que los machos, durante la experiencia previa en la naturaleza han aprendido a asociar la señal de la marca de robo en la base de la corola con la ausencia de néctar, y por lo tanto evitan visitar dichas flores. Las hembras, por su parte, primero visitaron las flores con marca de robo tanto en la primera como en la segunda y tercera prueba de cada arreglo, (con la única excepción de la segunda prueba del arreglo en cuadrícula), por lo que se puede inferir que éstas no han asociado la presencia de la marca de robo de néctar con la ausencia de néctar. Lo anterior puede

obedecer a varias posibles diferencias entre ambos sexos que se pueden analizar a distintos niveles. Por un lado, es posible suponer que las capacidades de aprendizaje de señales visuales son distintas en machos y hembras debido a diferencias neurofisiológicas de cada sexo, que al mismo tiempo pueden estar dadas por la experiencia previa o a la acción de hormonas durante el desarrollo de cada individuo (Healy *et al.*, 2009). En estudios previos se ha visto que por ejemplo fluctuaciones estacionales en la testosterona y variaciones cíclicas en el estrógeno llevan al aumento o disminución de las capacidades de aprendizaje espacial que a su vez está relacionado a cambios en el hipocampo en roedores (Galea *et al.* 1994; Gould *et al.* 1990). Así mismo, estas diferencias se pueden deber a las diferentes demandas ecológicas de cada sexo. Las aves territoriales que son capaces de memorizar el estado de distintos parches pueden aumentar su adecuación (Kamil, 1978), particularmente si otras demandas, como lo es el defender el territorio, limitan el tiempo que se le puede dedicar al forrajeo (Healy y Hurly, 1998). Es decir, los animales territoriales tienen una ventaja en el aprender a distinguir los sitios que poseen más recursos a menor costo (pues no tienen competencia o la calidad de los recursos es mejor que en otros lugares) al momento de establecer sus territorios (Stamps y Krisnan, 1999). En este sentido, se puede sugerir que para los machos de *H. leucotis*, por ser territoriales resultará ventajoso el aprender a asociar la presencia de un hoyo en la base de la corola de las flores con la ausencia de néctar y en consecuencia evitar defender territorios con un alto porcentaje de flores robadas. Por su parte, las hembras al no ser territoriales, forrajean en parches con distintas calidades y al encontrar uno con poco néctar simplemente tendrán que recordar la ubicación de éste para no volver. Es así que, el aprendizaje de distintos tipos de estímulos puede depender en gran parte de las condiciones y necesidades ecológicas de cada sujeto.

Sin embargo, los estudios antes mencionados, han investigado el aprendizaje espacial, tanto en hembras como en machos, pero sin poder comparar los resultados de ambos, pues

en general, las hembras no se acercan tan fácilmente a los bebederos y son capturadas con menor frecuencia. En el presente estudio se encontró que las hembras, al igual que los machos son capaces de aprender las posiciones de las flores con néctar. Lo anterior parece diferir de estudios previos en otros grupos de animales. En diversos estudios con ratas, aves y humanos, los machos han resultado tener una capacidad de aprendizaje espacial más desarrollada que el de las hembras (Astur *et al.* 2004; Silverman *et al.* 2000) Sin embargo, otros estudios no han reportado diferencias en las capacidades de aprendizaje espacial en ambos sexos (Bucci *et al.* 1995; Healy *et al.* 1999). En humanos, los hombres recuerdan tanto señales visuales como espaciales, mientras que las mujeres recuerdan preferentemente las señales visuales en comparación de las señales espaciales (Jones y Healy 2006). Sin embargo, en el presente estudio se observa lo opuesto, mientras que los machos aprenden tanto la señal visual como la espacial, las hembras sólo “aprendieron” la señal espacial.

Este estudio es el primero que compara el uso de marcas visuales y espaciales entre sexos en colibríes en dos arreglos florales distintos. Los resultados encontrados concuerdan con las diferencias sexuales encontradas en otros taxa, en las que los machos, que normalmente son territoriales, aprenden marcas visuales y espaciales con mayor facilidad que las hembras. Así mismo, sugiere que la forma en la que se distribuye un recurso permitirá el aprendizaje de ciertas señales que están relacionadas a dicho recurso sobre de otras.

7. Conclusiones

A partir de los resultados obtenidos podemos concluir lo siguiente:

- (1) Hay entre los sexos del colibrí *H. leucotis* una diferencia en el uso de perforaciones en las corolas de las flores robadas como una señal visual para discriminarlas.
- (2) Que ambos sexos son capaces de aprender la posición de las flores en donde encontraron recompensa previamente.
- (3) Pero que esta habilidad, puede verse afectada por el arreglo espacial (en cuadrícula o circular) que tengan las flores que visitan.
- (4) Por todo ello, nuestros resultados denotan una gran plasticidad conductual en ambos sexos, sugiriendo que las diferencias encontradas son producto de las distintas circunstancias ecológicas que enfrentan.

8. Bibliografía

- Astur R, Tropp J, Sava S, Constable T, Markus J (2004) Sex differences and correlations in a virtual Morris water task, a virtual radial arm maze, and mental rotation. *Behav Brain Res* 151:103–115
- Bitterman M (1996) Comparative analysis of learning in honeybees. *Anim Learn Behav* 24:123-141
- Brown G, Gass C (1993) Spatial association learning by hummingbirds. *Anim Behav* 46: 487-497
- Bucci D, Chiba A, Gallagher M (1995) Spatial learning in male and female Long-Evans rats. *Behav Neurosci* 109: 180–183
- Calderón G, Rzadowski J (2001) Flora fanerogámica del Valle de México. 2ª ed. Instituto de Ecología, Xalapa
- Capaldi E, Robinson G, Fahrbach S (1999) Neuroethology of spatial learning: The birds and the bees. *Annu Rev Psychol* 50: 651-682
- Clayton N, Krebs J (1994) Memory for spatial and object-specific cues in food-storing and non-storing birds. *J Comp Physiol A*. 174: 371-379
- Cole S, Hainsworth R, Kamil A, Mercier T, Wolf L (1982) Spatial learning as an adaptation in hummingbirds. *Science* 217: 655-657
- Dukas R (2004) Evolutionary biology of animal cognition. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 35: 347–74
- Feinsinger P (1987) Approaches to nectarivore–plant interactions in the New World. *Rev Chile Histor Nat* 60: 285–319
- Galea L, Kavaliers M, Ossenkopp K, Innes D, Hargreaves E (1994) Sexually dimorphic spatial learning varies seasonally in two populations of deer mice. *Brain Res* 635:18–26
- Gass C, Montgomerie R (1981) Hummingbird foraging behavior: decision-making and energy regulation. En: Kamil A, Sargent T (eds) *Foraging behavior: ecological, ethological and physiological approaches*. Garland, New York, pp. 159-194
- Gass C, Sutherland G (1985) Specialization by territorial hummingbirds on experimentally enriched patches of flowers: energetic profitability and learning. *Can J Zool* 63: 2125-2133
- Gaulin S, FitzGerald R (1986) Sex differences in spatial ability: An evolutionary hypothesis and test. *Am Natur* 127: 74-88

- Goldsmith T (1980) Hummingbirds see near ultraviolet light. *Science* 207: 786-788
- González-Gómez P, Vásquez R (2006) A field study of spatial memory in green-backed fire crown hummingbirds (*Sephanoides sephanoides*). *Ethology* 112: 790-795
- Gould E, Woolley C, Frankfurt M, McEwen B (1990) Gonadal steroids regulate dendritic spine density in hippocampal pyramidal cells in adulthood. *J Neurosci* 10: 1286–1291
- Grant K, Grant V (1968) *Hummingbirds and their flowers*. Columbia University Press, New York
- Graves G (2007) Diagnoses of hybrid hummingbirds (Aves: Trochilidae). 15. A new intergeneric hybrid (*Hylocharis leucotis* X *Selasphorus platycercus*) from the Huachuca Mountains, southeastern Arizona. *Proc Biol Soc Wash* 120: 99–105
- Greenberg R (1984) Differences in feeding neophobia in the tropical migrant wood warblers *Dendroica castanea* and *D. pensylvanica*. *J Comp Psychol* 98:131–136
- Haberman S (1978) *Analysis of qualitative data. Volume 1. Introductory topics*. Academic Press, New York
- Hainsworth R, Mercier T, Wolf L (1983) Floral arrangements and hummingbird feeding. *Oecologia* 58:225-229
- Healy S, Bacon I, Haggis O, Harris A, Kelley L (2009) Explanations for variation in cognitive ability: Behavioural ecology meets comparative cognition. *Behav Proc* 80: 288-294
- Healy S, Braham S, Braithwaite A (1999) Spatial working memory in rats: no differences between the sexes. *Proc R Soc Lon B*. 266: 2303–2308
- Healy S, Hurly T (2001) Foraging and spatial learning in hummingbirds. En: Chittka L y Thomson D (eds). *Cognitive ecology of pollination: Animal behavior and floral evolution*. Cambridge University Press. Cambridge, pp 127-147
- Healy S, Hurly T (1998) Rufous hummingbirds' (*Selasphorus rufus*) memory for flowers: patterns or actual spatial locations? *J Exp Psychol Anim Behav Proc* 24: 396–404
- Healy S, Krebs J (1993) Development of hippocampal specialization in a food-storing bird. *Behav Brain Res* 53: 127-131
- Henderson J, Hurly T, Bateson M, Healy S (2006) Timing in free-living rufous hummingbirds *Selasphorus rufus*. *Curr Biol* 16: 512–515

- Henderson J, Hurly T, Healy S (2001) Rufous hummingbirds' memory for flower location. *Anim Behav* 61: 981-986
- Hurly A (1996) Spatial memory in rufous hummingbirds: memory for rewarded and non-rewarded sites. *Anim Behav* 51: 177-183
- Hurly A, Healy S (1996) Memory for flowers in rufous hummingbirds: Location or local visual cues? *Anim Behav* 51:1149-1157
- InfoNatura: Aves, Mamíferos y Anfibios de América Latina [Aplicación de página web]. 2007. Versión 5.0. Arlington, Virginia (USA): NatureServe. Disponible en: <http://www.natureserve.org/infonatura>. (Acceso: Mayo 18, 2010).
- Irwin R (2000) Hummingbird avoidance of nectar-robbed plants: spatial location or visual cues. *Oikos* 91: 499-506
- Jacobs L, Gaulin S, Sherry D, Hoffman G (1990). Evolution of spatial cognition: Sex-specific patterns of spatial behavior predict hippocampal size. *Proc Natl Acad Sci* 87: 6349-6352
- Jones C, Healy S (2006) Differences in cue use and spatial memory in men and women. *Proc R Soc B-Biol Sci* 273: 2241–2247
- Kamil A (1978) Systematic foraging for nectar by amakihi, *Loxops virens*. *J Com Physiol Psychol* 92: 388-396
- Kodric-Brown A, Brown J (1978) Influence of economics, interspecific competition, and sexual dimorphism on territoriality of migrant rufous hummingbirds. *Ecology* 59: 285-296
- Lara C (2006) Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience* 13: 23-29
- Lara C, Ornelas J (2008) Pollination ecology of *Penstemon roseus* (Plantaginaceae): an endemic perennial shifted toward hummingbird specialization? *Plant Syst Evol* 271:223-237
- Lara C, Ornelas J (2002) Effects of nectar theft by flower mites on hummingbird behavior and the reproductive success of their host plant, *Moussonia deppeana* (Gesneriaceae). *Oikos* 96: 470–480
- Lara C, Ornelas J (2001) Preferential nectar robbing of flowers with long corollas: experimental studies of two hummingbird species visiting three plant species. *Oecology* 128: 263-273

- López- Domínguez J y Acosta R (2005) Descripción del parque nacional Malinche. En: Fernández J y López-Domínguez J (Comp). 2005. Biodiversidad del parque nacional Malinche. Tlaxcala, México. pp 3-23
- Maloof I, Inouye D (2000) Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology* 81: 2651-2661
- Miller R, Tamm S, Sutherland G, Gass C (1985) Cues for orientation in hummingbird foraging: color and position. *Can J Zool* 63:18–21
- Osorio D, Vorobyev M (2008) A review of the evolution of animal colour vision and visual communication signals. *Vis Res* 48: 2042-2051
- Pigliucci M, Murren C, Schlichting C (2006) Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *J Exp Biol* 209:2362-2367
- Pravosudov V, Clayton N (2002) A test of the adaptive specialization hypothesis: Population differences in caching, memory, and the hippocampus in black-capped chickadees (*Poecile atricapilla*). *Behav Neurosci* 116: 515-522
- Prior H, Güntürkün O (2001) Parallel working memory for spatial location and food-related object cues in foraging pigeons: binocular and lateralized monocular performance. *Learn Mem* 8: 44-51
- Pyke G (1981) Optimal foraging in hummingbirds: rule of movement between inflorescences. *Anim Behav* 29: 889-890
- Sherry D (1984) Food storage by black-capped chickadees: Memory for the location and contents of caches. *Anim Behav* 32: 451-464
- Sherry D, Schacter D (1987) The evolution of multiple memory systems. *Psychol Rev* 4: 439-454
- Silverman I, Choi J, Mackewn A, Fisher M, Moro J, Olshansky E (2000) Evolved mechanisms underlying wayfinding: further studies on the hunter-gatherer theory of spatial sex differences. *Evol Hum Behav* 21: 201–213
- SPSS Inc. (2008) SPSS para Windows, Rel. 17.0.0. Chicago
- Stamps J, Krishnan V (1999) A learning-based model of territory establishment. *Q Rev Biol* 74 : 291-318
- Sutherland G, Gass C (1995) Learning and remembering of spatial patterns by hummingbirds. *Anim Behav* 50: 1273–1286

- Thiele J, Winter Y (2005) Hierarchical strategy for relocating food targets in flower bats: spatial memory versus cue-directed search. *Anim Behav.* 69: 315-327
- Valone T (1992) Information for patch assessment: a field investigation with black chinned hummingbirds. *Behav Ecol* 3: 211-222
- Wiltschko R, Wiltschko W (2003) Avian navigation: from historical to modern concepts. *Anim Behav* 65: 257-272
- Wolf L, Hainsworth F (1991) Hummingbird foraging patterns: visits to clumps of *Ipomopsis aggregate* inflorescences. *Anim Behav* 41: 803-812
- Wolf L, Hainsworth F (1990) Non-random foraging by hummingbirds: patterns of movement between *Ipomopsis aggregata* (Pursch) V. *Grant* inflorescences. *Funct Ecol* 4:149-157
- Wolf L, Hainsworth F (1983) Economics of foraging strategies in sunbirds and hummingbirds. En: Aspey W, Lustick S (eds) *Behavioral energetics, the cost of survival in vertebrates*. Ohio State University Press, Columbus, pp.223-264
- Wolf L, Stiles F, Hainsworth F (1976) Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *Anim Ecol* 45: 349-379
- Ziegler A, Kastner C, Blettner M. (1998) The generalized estimation equations: an annotated bibliography. *Biometric J* 40: 115–139