



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS

**SENSIBILIDAD AL RIESGO DURANTE EL FORRAJEO EN COLIBRÍES:
EVALUACIÓN EN CONDICIONES NATURALES Y EL EFECTO DE LA
EXPERIENCIA PREVIA Y DE LAS HORMONAS ESTEROIDES**

T e s i s
para obtener el grado de
Doctora en Ciencias y Biodiversidad y Conservación
P r e s e n t a

M. en C. Leticia Gómez Rosas

Director: Dr. Raúl Ortiz Pulido

Co-Director: Dr. Carlos Lara Rodríguez



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS

**SENSIBILIDAD AL RIESGO DURANTE EL FORRAJEO EN COLIBRÍES:
EVALUACIÓN EN CONDICIONES NATURALES Y EL EFECTO DE LA
EXPERIENCIA PREVIA Y DE LAS HORMONAS ESTEROIDES**

T e s i s
para obtener el grado de
Doctora en Ciencias y Biodiversidad y Conservación
P r e s e n t a

M. en C. Leticia Gómez Rosas

Comité Tutorial:

Dr. Raúl Ortiz Pulido

Carlos Lara Rodríguez

Dra. Iriana Leticia Zuria Jordan

Dr. Numa Pompilio Pavón Hernández

El presente proyecto contó con el financiamiento de CONACYT con número (CVU/becario) 209372/201851 otorgada a la M. en C. Leticia Gómez Rosas para sus estudios de Doctorado.



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
 INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
 ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA
 DOCTORADO EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

M. EN A. JULIO CESAR LEINES MEDÉCIGO
 DIRECTOR DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
 PRESENTE

Por este conducto le comunico que, después de revisar el trabajo titulado "Sensibilidad a riesgo durante el forrajeo en colibríes: Evaluación en condiciones naturales y el efecto de la experiencia previa y de las hormonas esteroideas" que presenta la alumna del Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación, **M. en C. Leticia Gómez Rosas**, el Comité Revisor de tesis ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Comité Revisor.

PRESIDENTE: Dr. Numa P. Pavón Hernández
SECRETARIO: Dr. Carlos Lara Rodríguez
VOCAL: Dr. Raúl Ortiz Pulido
SUPLENTE: Dra. Iriana L. Zuria Jordan

Sin otro particular, reitero a Usted la seguridad de mi atenta consideración.

ATENTAMENTE
"AMOR, ORDEN Y PROGRESO"
 Mineral de la Reforma, Hgo., a 20 de noviembre del 2013.

DR. ORLANDO ÁVILA POZOS
 Director I.C.B.I.



Centro de Investigaciones Biológicas,
 Carretera Pachuca - Tulancingo Km. 4.5, Ciudad del Conocimiento,
 Colonia Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México, C.P. 42184
 Tel. +52 771 7 17 20 00 exts. 6652 y 6674
 Dra. Iriana L. Zuria Jordan izuria@yahoo.com



Somos humanos

No somos perfectos

Estamos vivos

Intentamos cosas

Cometemos errores

Caemos

Nos lastimamos

Nos levantamos de nuevo

Continuamos aprendiendo

Conseguimos crecer

Y agradecemos por esta

Preciada oportunidad llamada

Vida

AGRADECIMIENTOS

Gracias a todos y cada uno e los que hicieron esta experiencia posible, por su apoyo, su amor, sus consejos, su alegría, su compañía y sobre todo a aquellos seres que me llenaron de vida con su vuelo...

Namasté

ÍNDICE

RESUMEN	11
CAPÍTULO I	13
Sensibilidad al riesgo durante el forrajeo en colibríes:	
Evaluación en condiciones naturales y efecto de experiencia previa	
y de las hormonas esteroides	13
INTRODUCCIÓN	14
Pregunta de investigación	20
Objetivo general	20
Colibríes como modelo de estudio	20
Modelos Biológicos	21
Literatura Citada	23
CAPÍTULO II	28
Sensibilidad al riesgo en <i>Hylocharis leucotis</i> y <i>Selasphorus platycercus</i> en condiciones naturales de	
forrajeo	28
Resumen	29
Introducción	30

	8
Objetivo	32
Hipótesis	32
Materiales y Métodos	33
Sitio de estudio	33
Plantas visitadas y sus características	33
Elección y manejo de parches florales	34
Análisis estadísticos	36
Resultados	37
Discusión	39
Conclusión	42
Literatura Citada	43
CAPÍTULO III	47
Sensibilidad al riesgo: efecto de la experiencia previa en <i>Hylocharis leucotis</i> y <i>Selasphorus platycercus</i>	47
Sensibilidad al riesgo durante el forrajeo en los colibríes <i>Hylocharis leucotis</i> y <i>Selasphorus platycercus</i>.	48
Resumen	48
Introducción	48
Métodos	49

	9
<i>Sitio de estudio</i>	49
<i>Especies de estudio</i>	49
<i>Protocolo experimental</i>	50
<i>Análisis estadístico</i>	52
Resultados	52
Discusión	53
<i>Distinta sensibilidad</i>	53
<i>No efecto de la experiencia</i>	54
L i t e r a t u r a C i t a d a	55
CAPÍTULO IV	LVIII
Efecto de las hormonas esteroideas en la sensibilidad al riesgo del colibrí oreji-blanco (<i>Hylocharis leucotis</i>)	
	lviii
Resumen	lix
Introducción	lx
Objetivo	lxv
Hipótesis	lxv
Materiales y métodos	lxv
Sitio de estudio	lxv
Control hormonal	lxvii
Experimentos conductuales	lxix

	10
Análisis estadísticos	lxx
Resultados	lxxi
Discusión	lxxv
Conclusión	lxxx
Literatura Citada	lxxxii
CAPÍTULO V	LXXXIX
Conclusión General	lxxxix
Conclusión General	xc
Literatura Citada	xciii

Resumen

En la naturaleza la disposición espacial y temporal de los recursos alimenticios es generalmente incierta, debido a ello las decisiones de los animales durante el forrajeo pueden tener distintas consecuencias para su alimentación. Para aumentar las ganancias obtenidas en el forrajeo, los animales utilizan la información de su entorno para decidir qué acción llevar a cabo. En este sentido se ha demostrado que los animales pueden responder conductualmente a la variabilidad de los recursos alimenticios en el ambiente, fenómeno conocido como sensibilidad al riesgo. Este fenómeno plantea que la conducta de los animales depende del estado energético de los sujetos evaluados; es decir, los animales con presupuesto energético positivo podrían ser aversivos al riesgo y los animales con presupuesto energético negativo podrían ser propensos al riesgo. Sin embargo, existen otros factores que pueden influir en dicha conducta, este es el caso del entorno natural, la experiencia previa de forrajeo y los niveles de ciertas hormonas en los individuos. No obstante, los estudios realizados a la fecha únicamente hacen referencia de la sensibilidad al riesgo a nivel experimental y no en ambientes naturales. Aunado a eso, sólo en un estudio se ha hecho referencia al posible papel de la experiencia en los forrajeadores, y en ningún caso se ha considerado el efecto que tiene el nivel de hormonas en las decisiones que toman los individuos durante el forrajeo. En la presente tesis se evalúa la sensibilidad al riesgo en condiciones naturales y artificiales, considerando la variabilidad natural del recurso néctar, la experiencia previa y la concentración de hormonas (testosterona, corticosterona y estradiol) en *Hylocharis leucotis* y *Selasphorus platycercus*, dos especies de colibrís que habitan en el Parque Nacional La Malinche, Tlaxcala, México. Encontramos que en

condiciones naturales *H. leucotis* y *S. platycercus* son indiferentes al riesgo, y que en condiciones de laboratorio *H. leucotis* es indiferente al riesgo mientras que *S. platycercus* es aversivo al riesgo. Asimismo, nuestros datos mostraron que 10 minutos de experiencia previa en condiciones de laboratorio no afecta el tipo de sensibilidad al riesgo que presentan ambas especies. Por último, mostramos que la concentración de testosterona es mayor en individuos de *H. leucotis* propensos al riesgo. Estos resultados, nos permiten sugerir que la sensibilidad al riesgo que presentan los colibríes estudiados dependen de la especie y de algunas condiciones corporales internas (e.g. nivel de hormonas) y externas (i.e. calidad del néctar), mientras que otras, como la experiencia previa de corto plazo (i.e. 10 minutos) o las condiciones medio ambientales (i.e. variabilidad en número de flores y volumen y concentración de néctar), no parecen tener un efecto significativo en su sensibilidad. En el futuro es conveniente determinar la generalidad de los resultados obtenidos.

Capítulo I

Intróducción General

***Sensibilidad al riesgo durante el forrajeo en colibríes:
Evaluación en condiciones naturales y efecto de la experiencia previa
y de las hormonas esteroides***

Introducción

La selección natural favorece los rasgos que son útiles para el éxito reproductivo y la supervivencia. En este sentido la cuestión esencial es cómo los individuos desarrollan adaptaciones para maximizar su éxito reproductivo y supervivencia (Stephens & Krebs 1987).

Para evaluar cómo se desarrollan las adaptaciones existen modelos que intentan, a través de la observación, de aproximaciones experimentales y de un análisis riguroso, interpretar tales fenómenos biológicos (Stephens & Krebs 1987). Por ejemplo, uno de los fenómenos biológicos que ha sido de interés en ecología es la conducta durante el forrajeo. A través del estudio de la conducta al forrajeo, se pretende saber por qué y a través de qué mecanismos los animales eligen ciertos alimentos en su medio ambiente.

Debido a este interés MacArthur y Pianka (1966) desarrollaron una explicación teórica que ha permitido un mejor entendimiento de dicho fenómeno biológico, esta explicación ha recibido el nombre de teoría del forrajeo óptimo (OFT, por sus siglas en inglés). La OFT ha permitido tener una explicación evolutiva de por qué los animales eligen ciertos alimentos, maximizando su ganancia total de energía por unidad de tiempo (Kacelnik & Bateson 1997).

Uno de los modelos usados en la OFT es la sensibilidad al riesgo. Este modelo supone que los alimentos varían en el ambiente (Kacelnik & Bateson 1997) y que esta variabilidad es detectada por los animales, quienes modifican su conducta para obtener los mejores beneficios en su alimentación. El modelo de sensibilidad al riesgo provee una manera de organizar la evidencia existente y hacer predicciones acerca de los factores que pueden influenciar la sensibilidad del animal a la variabilidad de los alimentos que consume (Bateson 2002b, Bateson 2004). A la variación de los recursos alimenticios en el ambiente se le conoce como *riesgo*, y un animal susceptible a la variabilidad de éstos se define como *sensible al riesgo* (Bateson & Kacelnik 1998).

Considerando esto se ha propuesto que las decisiones diarias que pueden tomar los animales durante el forrajeo implican varios posibles resultados. Así los animales detectan los cambios en la

calidad del alimento y entonces deciden cómo y qué tan rápido ajustan su comportamiento para obtener la mayor ganancia. La velocidad con que un animal responde a los cambios dependerá de la información disponible (cognitiva, sensorial o psicológica) y de cómo influye dicha información en la toma de decisiones (Bacon *et al.* 2010).

La sensibilidad al riesgo define que un forrajeador (un animal en busca de alimento) puede responder conductualmente de tres formas al encontrarlo: (I) con aversión al riesgo, que ocurre cuando un animal prefiere como recompensa alimentos constantes (adyacentes a la media de las recompensas); (II) con propensión al riesgo, que se observa cuando el individuo opta por los alimentos más variables (i.e. retribuciones que se alejan de la distribución media de las recompensas) y; (III) con indiferencia al riesgo, que ocurre cuando los individuos no muestran una preferencia específica (Bateson & Kacelnik 1998).

Modelos usados en sensibilidad al riesgo

Hasta la fecha la teoría de la sensibilidad al riesgo en el forrajeo se ha probado a través de una colección de modelos que explican las preferencias de los organismos. Entre los modelos más importantes están: (1) presupuesto energético, (2) expectativa escalar, (3) número de opciones en el set de elección y (4) doble-umbral. A continuación se describirán las predicciones y supuestos de cada uno de estos modelos.

(1) El modelo del presupuesto energético predice que la dirección de las preferencias en sensibilidad al riesgo es influenciada por el presupuesto energético del forrajeador, sobre todo cuando la variabilidad a la que es enfrentado es en cantidad. Esto fue demostrado por Caraco *et al.*, (1980) mientras que Stephens lo formalizó en 1981 en la regla del presupuesto energético (Kacelnik & Bateson 1996, 1997). Esta regla indica que un animal con presupuesto energético positivo, i.e. sin riesgo de inanición, debería optar por ser aversivo al riesgo, eligiendo la opción de alimento constante. Por otra parte, un animal con presupuesto energético negativo, i.e. en peligro de inanición, tendría que elegir las opciones variables (tendería a ser propenso al riesgo), pues elegir la opción constante no le redituará lo energéticamente necesario para sobrevivir (Kacelnik & Bateson 1997, Bateson *et al.* 2002, Klassen

2005). Esto se reinterpreta como que los organismos con balance energético negativo maximizarán la varianza, mientras que los que se encuentren en balance energético positivo la minimizarán (Winterhalder *et al.* 1999, Klassen 2005).

(2) En la teoría de la expectativa escalar (Scalar expectancy theory-SET) se predice que el forrajeador es propenso al riesgo cuando la variabilidad está dada en el tiempo de espera para adquirir la recompensa, o por la cantidad de recompensa (Kacelnik & Bateson 1996, Klassen 2005). En el caso de espera no hay evidencia de que el presupuesto energético afecte el grado de propensión de los individuos (Kacelnik & Bateson 1996). En el caso de cantidad, existe evidencia de que el presupuesto energético puede afectar la dirección de dicha preferencia (Kacelnik & Bateson 1996).

(3) En el modelo de número de opciones en el set de elección se predice que la cantidad de opciones afecta la decisión del animal. La mayoría de los estudios hechos a la fecha se enfocan en elecciones con dos opciones de recompensa (constante y variable). Esto es porque de manera general se asume que las preferencias son jerárquicas. Por ejemplo, si la opción A es preferible a la opción B, se elegirá la opción A. Este modelo asume que dicha regularidad es alterada cuando se añade una tercera opción de recompensa, lo que provoca un cambio en la percepción del valor de las recompensas por parte del forrajeador (Hurly & Oseen 1999, Bateson 2002a, Bateson *et al.* 2002, Lara *et al.* 2013).

(4) Por último, en el modelo de doble-umbral, como en el modelo de presupuesto energético, se predice que un forrajeador que no puede adquirir un estado de energía por encima del umbral de inanición muere. Además, infiere que un forrajeador cuyo estado energético no supera el umbral de la reproducción sobrevive, pero no se reproduce (Hurly 2003, Klassen 2005). Este modelo fue desarrollado por McNamara *et al.* (1991) y Bednekoff (1996) quienes involucraron el umbral de reproducción y mostraron que el umbral de la reproducción suma ventajas al fitness. Hurly (2003), evaluó la consecuencia de incluir un segundo umbral de energía en el modelo del presupuesto energético; por ello, además de un umbral de inanición, su modelo consideró un umbral más alto, que representa la energía necesaria para participar en actividades reproductivas. El modelo de Hurly también consideró un set de tres opciones de recompensa, en lugar de las dos consideradas comúnmente en la mayoría de los experimentos en sensibilidad al riesgo.

Dichas opciones presentan una media en común, pero difieren en la variabilidad alrededor de dicha media.

Efecto de los modelos en el estudio de la sensibilidad al riesgo

Hasta la fecha la mayoría de las investigaciones enfocadas en sensibilidad al riesgo se enfocan en los modelos anteriormente descritos. Desarrollando, por ejemplo, experimentos donde los individuos eligen entre dos alternativas de recompensa —experimentos binarios— (Waddington *et al.* 1981, Case *et al.* 1995, Waddington & Pérez 1996, Waser & McRobert 1998), entre tres —experimentos trinaros— (Hurly & Oseen 1999, Bateson *et al.* 2002), o entre cuatro (Lara *et al.* 2013). Además, tales investigaciones se enfocan en manipular la calidad y/o la cantidad del alimento (Waddington & Pérez 1996, e Abreu & Kacelnik 1999), en medir el tiempo en que se obtiene una recompensa (Case *et al.* 1995) y en determinar el efecto del presupuesto energético y de la temperatura ambiental bajo la cual se encuentran los organismos al momento de las pruebas (Caraco *et al.* 1990).

Pese a estas investigaciones, los diversos estudios hechos a la fecha no han mostrado patrones constantes en las preferencias de animales (Bateson 2002b). Los resultados de dichas observaciones sugieren que existen diferentes mecanismos de elección y respuesta para cada especie, y que esto depende de las condiciones ambientales en que se encuentra cada organismo (Bateson & Kacelnik 1998, Bateson 2002b). Por lo anterior se considera que el protocolo experimental seguido en cada experimento influye en las respuestas conductuales que tendrán los organismos, y que esto, por lo tanto, influirá en la detección de la sensibilidad al riesgo que presenten dichos organismos (Bateson & Kacelnik 1998, Bateson 2002b).

Que falta realizar en sensibilidad al riesgo

A pesar de las muchas investigaciones efectuadas en la sensibilidad al riesgo (Kacelnik & Bateson 1997, Hurly & Oseen 1999, Bateson 2002a, Hurly 2003), hasta la fecha no se ha estudiado a detalle el

efecto de factores como (I) el medio ambiente natural de los individuos (II), la experiencia previa (Bateson *et al.* 2003) y (III) el nivel de hormonas (en particular testosterona y corticosterona) de los individuos al momento del forrajeo.

Pocos estudios se han hecho en condiciones naturales. En general, los experimentos en sensibilidad al riesgo durante el forrajeo se han efectuado en condiciones de laboratorio o bajo protocolos experimentales a los que les ha faltado evaluar la respuesta conductual de los individuos en entornos en los cuales no se modifique experimentalmente el ambiente. La falta de estos estudios ocasiona que algunos investigadores creen que los estudios experimentales no reflejan la realidad. Por ejemplo, Houston *et al.* (2007) consideran que hay características generales de los entornos de alimentación que son relevantes en el estudio y la interpretación de la sensibilidad al riesgo porque: (i) el medio ambiente puede contener otros forrajeadores, y por ello una regla que funciona bien para un individuo aislado (en un laboratorio) quizá no funciona bien cuando el animal tiene que competir con otros o en situaciones de grupo, y; (ii) el entorno puede cambiar; por ejemplo, si un conjunto de parámetros ambientales es constante, entonces es posible que el organismo desarrolle comportamientos óptimos fijos, sin embargo, estos comportamientos se convertirán en no óptimos si se produce algún cambio significativo en el ambiente. Por todo lo anterior, es adecuado pensar que si deseamos comprender la evolución del comportamiento de forrajeo, debemos buscar reglas que se desempeñen bien en toda la gama de condiciones naturales que un animal puede experimentar.

Por otra parte, pocos estudios han considerado el efecto de la experiencia previa de los individuos. Aun cuando este componente ha sido poco explorado se cree que puede influenciar de manera notoria la toma de decisiones durante el forrajeo en los individuos (Bacon *et al.* 2010). Por ejemplo, Marsh y Kacelnik (2002) evaluaron durante un experimento, si las condiciones presentes durante el forrajeo de los estorninos (*Sturnus vulgaris*) eran percibidas como mejores o peores que las condiciones pasadas. En este caso, 12 adultos de *S. vulgaris* fueron sometidos a dos protocolos experimentales, con y sin alimentos antes de las pruebas. En éstos protocolos las aves aprendieron a obtener recompensas de comida por el picoteo de cualquiera de dos botones con diferente color, uno les daba alimento y otro no. Cuando

estuvieron en privación de alimento los individuos prefirieron significativamente el botón que les había otorgado alimento. Con ello, Marsh y Kacelnik (2002) concluyeron que la experiencia sí afecta las decisiones de los estorninos. Con este resultado dichos autores demostraron la posibilidad de que los animales pueden usar un conocimiento previo de las características de su fuente de alimento (recompensa) para formarse una expectativa de la calidad de la recompensa (Bacon *et al.* 2010) y tomar decisiones.

Por último, hasta la fecha no ha sido evaluado el efecto que tiene el nivel hormonal en la sensibilidad al riesgo. Esto es a pesar de que existe evidencia que indica que los patrones de comportamiento en las aves se ven afectados por sus niveles internos de hormonas esteroides, como testosterona, estradiol y corticosterona (Wingfield 1984, Chandler *et al.* 1994, Lynn *et al.* 2000). Las hormonas testosterona (en machos) y estradiol (en hembras) aumentan la actividad y la persistencia territorial (Wingfield *et al.* 1990, Elekonich & Wingfield 2000), mientras que la corticosterona (ambos sexos) se ha relacionado con el tiempo de estadía de forrajeo (Kitaysky *et al.* 2001) y la tasa de consumo de alimentos (Angelier *et al.* 2008). Por lo tanto, todo sugiere que estas hormonas esteroides están directamente relacionadas con el comportamiento de alimentación, por lo que una posible variación en sus niveles podría estar asociada con las preferencias expresadas por un animal forrajeando en un contexto de sensibilidad al riesgo.

Tomando en cuenta lo anterior el objetivo de esta tesis fue evaluar el tipo de sensibilidad al riesgo que presentan dos especies de colibríes durante el forrajeo, *Hylocharis leucotis* y *Selasphorus platycercus*, en el Parque Nacional La Malinche (PNLM). El trabajo se llevó a cabo bajo condiciones naturales y controladas. En condiciones naturales se evaluó la variabilidad natural de los alimentos y la sensibilidad al riesgo que presentan los colibríes. En condiciones experimentales se manipuló la experiencia previa de los individuos y se efectuaron mediciones de las concentraciones de hormonas esteroides, para relacionar estas medidas con el comportamiento observado. Con este enfoque se puede evaluar el efecto que tienen dichos factores en las decisiones de forrajeo de estos colibríes.

En los siguientes capítulos se desarrollaron con más profundidad estos temas. Así, en el capítulo II se evaluó el tema de la sensibilidad al riesgo en un medio ambiente natural, en el III el efecto de la experiencia previa y en el IV el efecto de la concentración de las hormonas esteroides.

Pregunta de investigación

¿Cómo es la sensibilidad al riesgo en dos especies de colibríes con conductas de forrajeo y estatus de residencia similares? ¿Ocurre lo mismo bajo condiciones de laboratorio y campo? ¿Cómo ayuda conocer la experiencia previa y el nivel hormonal de los individuos a entender los resultados?

Objetivo general

Evaluar el tipo de sensibilidad al riesgo que presentan durante el forrajeo dos especies de colibríes (*Hylocharis leucotis* y *Selasphorus platycercus*), considerando condiciones naturales y de laboratorio y el efecto de la experiencia previa y el nivel de hormonas esteroides.

Colibríes como modelo de estudio

Los colibríes son excelentes modelos para poner a prueba predicciones hechas sobre la sensibilidad al riesgo. Esto es porque: (i) son organismos altamente especializados que dependen de un estrecho intervalo de fuentes alimenticias (principalmente flores con néctar) para alimentarse; (ii) enfrentan la variabilidad temporal y espacial de dichos recursos, efectuando movimientos dentro y entre hábitats, modificando su ámbito hogareño para lograr cubrir sus requerimientos energéticos (Montgomerie y Gass 1981, Ortiz-Pulido y Vargas-Licona 2008); (iii) tienen un alto requerimiento metabólico; (iv) su tamaño pequeño hace que su almacenamiento de energía sea austero, y; (v) existen evidencias que indican que poseen notables adaptaciones, muchas de ellas conductuales, para maximizar su eficiencia al explorar los recursos variables (Ortiz-Pulido y Vargas-Licona 2008).

Varios estudios efectuados en colibríes (Bacon *et al.* 2010, Caraco *et al.* 1990, Case *et al.* 1995, Doherty y Cowie 1994, Lotz *et al.* 2003, Lara *et al.* 2013, Waddington 1995) permiten concluir que los colibríes, al igual que otros nectarívoros, pueden comportarse como aversivos, propensos o indiferentes al riesgo, dependiendo de las circunstancias ecológicas que enfrenten, mostrando una evidente plasticidad conductual.

Modelos Biológicos

En este estudio se consideraron dos especies de colibríes, *Hylocharis leucotis* y *Selasphorus platycercus*.

Hylocharis leucotis (Vieillot) (Colibrí oreji-blanco; Fig. 1a), se distribuye desde Arizona hasta Nicaragua. Es una especie nativa de México y cuenta con poblaciones residentes en el PNLM (Lara 2006). En este sitio se alimenta principalmente de néctar de flores de *Buovardia ternifolia*, *Salvia elegans* y *Pentemon roseus*. Es un colibrí territorial, ya que defiende agresivamente de otros nectarívoros los parches florales en los que forrajea (Lara 2006). En otros sitios de México, y en el PNLM, se ha encontrado que algunos parámetros de su conducta se ven influidos por la disponibilidad de su recurso alimenticio (Ortiz-Pulido y Vargas-Licon 2008, Ortiz-Pulido y Lara 2011).

Selasphorus platycercus (Swainson) (Zumbador cola ancha; Fig. 1b), se distribuye desde Norte América hasta Guatemala (Johnsgard 1997). Tiene poblaciones residentes y migratorias en el centro de México y en el PNLM (AOU 1998, Ortiz-Pulido y Lara 2011). Forrajea en una amplia variedad de plantas que se distribuyen desde Norte América hasta Guatemala (Johnsgard 1997). En el centro este de México se le ha reportado visitando una amplia variedad de plantas con flores (Lara 2006, Lara-Rodríguez *et al.* 2012). En el PNLM aumenta su abundancia entre los meses de septiembre y enero. En esta área se alimenta principalmente de plantas como *B. ternifolia* y *P. roseus*, que defiende de manera territorial (Lara 2006). Ambas especies fueron elegidas para esta tesis, debido a que ambas especies son similares en cuanto a su estatus de residencia, territorialidad y especies de plantas sobre las que forrajean.

En el área de estudio, ambas especies parecen presentar poblaciones residentes y migratorias

(Obs. Pers), sin embargo, esto no ha sido corroborado. Por lo anterior, desconocemos si los individuos utilizados en este trabajo fueron residentes o migratorios.

Literatura Citada

- AOU (American Ornithologists' Union). 1998. Checklist of North American birds. 7^a ed. American Ornithologists' Union. Washington, DC, EUA.
- ANGELIER, F., C.A. BOST, M. GIRAUDEAU, G. BOUTELOUP, S. DANO, y O. CHASTEL. 2008. Corticosterone and foraging behavior in a diving seabird: The Adelie penguin, (*Pygoscelis adeliae*). *General and Comparative Endocrinology* 156, no. 1: 134-144.
- BACON, I.E., T.A. HURLY, y S. HEALY. 2010. Both the past and the present affect risk-sensitive decisions of foraging rufous hummingbirds. Oxford University Press. *Behavioral Ecology* 21, no. 3: 626-632.
- BATESON, M., y A. KACELNIK. 1998. Risk-Sensitive Foraging: Decision Making in Variable Environments. In R. Dukas (Ed.). *Cognitive Ecology: The Evolutionary Ecology of Information Processing and Decision Making*: 297-337. University of Chicago Press, Chicago.
- BATESON, M. 2002a. Context-dependent foraging choices in risk-sensitive starlings. *Animal Behaviour* 64, no. 2: 251-260.
- BATESON, M. 2002b. Recent advances in our understanding of risk-sensitive foraging preferences. *Proceedings of the Nutrition Society* 61, no. 4: 509-516.
- BATESON, M., S.D. HEALY, y T. A. HURLY. 2002. Irrational choices in hummingbird foraging behaviour. *Animal Behaviour* 63, no. 3: 587-596.
- BATESON, M. 2004. Mechanisms of decision-making and the interpretation of choice tests. *Animal Welfare-potters Bar Then Wheathampstead* 13, no. 6: 115-120.
- BATESON, M., S.D. HEALY, y T. A. HURLY. 2003. Context-dependent foraging decisions in rufous hummingbirds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270, no. 1521: 1271-1276.
- BEDNEKOFF, P.A. 1996. Risk-sensitive foraging, fitness, and life histories: Where does reproduction fit into the big picture?. *American Zoologist* 36, no. 4: 471-483.

- CARACO, T., S. MARTINDALE, y T. S. WHITTAM. 1980. An empirical demonstration of risk-sensitive foraging preferences. *Animal Behaviour* 28, no. 3: 820-830.
- CARACO, T., W.U. BLANCKENHORN, G. M. GREGORY, J. A. NEWMAN, G. M. RECER, y S. M. ZWICKER. 1990. Risk-sensitivity: ambient temperature affects foraging choice. *Animal Behaviour* 39, no. 2: 338-345.
- CASE, D.A., P. NICHOLS, y E. FANTINO. 1995. Pigeons' preference for variable-interval water reinforcement under widely varied water budgets. *Journal of the experimental analysis of behavior* 64, no. 3: 299-311.
- CHANDLER, C.R., E.D. KETTERSON, V. NOLAN JR, y C. ZIEGENFUS. 1994. Effects of testosterone on spatial activity in free-ranging male dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Animal Behaviour* 47, no. 6: 1445-1456.
- DOHERTY, S. y R.J. COWIE. 1994. Effects of early feeding experience on long-term seed choice by canaries (*Serinus canaria*). *Ethology* 97, no.3: 177-189.
- E ABREU, F.B., y A. KACELNIK. 1999. Energy budgets and risk-sensitive foraging in starlings. *Behavioral Ecology* 10, no. 3: 338-345.
- ELEKONICH, M.M., y J.C. WINGFIELD. 2000. Seasonality and hormonal control of territorial aggression in female song sparrows (Passeriformes: Emberizidae: *Melospiza melodia*). *Ethology* 106, no. 6: 493-510.
- HOUSTON, A.I., J.M. MCNAMARA, y M.D. STEER. 2007. Do we expect natural selection to produce rational behaviour? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362, no. 1485: 1531-1543.
- HURLY, T.A. y D. OSSEN. 1999. Context-dependent, risk sensitive foraging preferences in wild Rufous Hummingbirds. *Animal Behavior* 58, no. 1:59-66.
- HURLY, T.A. 2003. The twin threshold model: risk-intermediate foraging by rufous hummingbirds, (*Selasphorus rufus*). *Animal Behaviour* 66, no. 4: 751-761.
- JOHNSGARD, P.A. 1997. The hummingbirds of North America. Smithsonian Institution Press.

Washington, DC, EUA.

- KACELNIK, A., y M. BATESON. 1996. Risky theories-the effects of variance on foraging decisions. *American Zoologist* 36, no. 4: 402-434.
- KACELNIK, A., y M. BATESON. 1997. Risk-sensitivity: crossroads for theories of decision-making. *Trends in Cognitive Sciences* 1, no. 8: 304-309.
- KITAYSKY, A.S., J.C. WINGFIELD, y J.F. PIATT. 2001. Corticosterone facilitates begging and affects resource allocation in the black-legged kittiwake. *Behavioral Ecology* 12, no. 5: 619-625.
- KLASSEN, M.E. 2005. Risk-sensitive foraging in rufous hummingbirds (*Selasphorus Rufus*): a test of the twin-threshold model. Phd Dissertation. Lethbridge, Alta.: University of Lethbridge, Faculty of Arts and Science, 2005.
- LARA, C. 2006. Temporal dynamics of flowers use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecosciencie* 13, no. 1:23-29.
- LARA, C., L. GÓMEZ, A. VALERO, R. ORTIZ-PULIDO, y C. CASTILLO-GUEVARA. 2013. Risk indifference in White-eared hummingbird (*Hylocharis leucotis*) confronting multiple foraging options. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 84, no. 2: 630-683.
- LARA-RODRÍGUEZ, N.Z., R. DÍAZ-VALENZUELA, V. MARTÍNEZ- GARCÍA, E. MAURICIO-LOPÉZ, S.A. DÍAZ, O.I. VALLE, A.D. FISHER, C. LARA y R. ORTIZ-PULIDO. 2012. Redes de interacción planta-colibrí del centro-este de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83, no. 2:569-577.
- LOTZ, C.N., C. MARTÍNEZ DEL RIO, y S.W. NICOLSON. 2003. Hummingbirds pay a high cost for a warm drink. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 173, no. 6: 455-462.
- LYNN, S.E., A.M. HOUTMAN, W.W. WEATHERS, E.D. KETTERSON, y V. NOLAN JR. 2000. Testosterone increases activity but not daily energy expenditure in captive male dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Animal Behaviour* 60, no. 5: 581-587.

- MARSH, B., y A. KACELNIK. 2002. Framing effects and risky decisions in starlings. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99, no. 5: 3352-3355.
- MACARTHUR, H., y E.R. PIANKA. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*. 100, no. 916: 603-9.
- MCNAMARA, J.M., S. MERAD, y A.I. HOUSTON. 1991. A model of risk-sensitive foraging for a reproducing animal. *Animal Behaviour* 41, no. 5: 787-792.
- MONTGOMERIE, R. D., y C. L. GASS, 1981. Energy limitation of hummingbird populations in tropical and temperate communities. *Oecologia* 50 no. 2: 162-165.
- ORTIZ-PULIDO, R., y G. VARGAS-LICONA. 2008. Explorando la relación entre registros de colibríes y abundancia de flores con escalamiento espacio-temporal. *Ornitología Neotropical* 19 (Suppl.): 473-484.
- ORTIZ-PULIDO, R. y C. LARA. 2011. Is energy in nectar a good predictor of hummingbird activity at landscape scale?. *Italian Journal of Zoology* 79, no. 1: 100-104.
- STEPHENS, D.W. 1981. The logic of risk-sensitive foraging preferences. *Animal Behaviour* 29, no. 2: 628-629.
- STEPHENS, D.W., y J.R. KREBS. 1987. Foraging theory. *Monographs in Behaviour and Ecology*. Princeton University Press. Chinchester, West Sussex.
- WADDINGTON, K.D., T. ALLEN, y B. HEINRICH. 1981. Floral preferences of bumblebees (*Bombus edwardsii*) in relation to intermittent versus continuous rewards. *Animal Behaviour* 29, no. 3: 779-784.
- WADDINGTON, K.D. 1995. Bumblebees do not respond to variance in nectar concentration. *Ethology* 101, no. 1:33-38.
- WADDINGTON, K.D., y S.M. PÉREZ. 1996. Carpenter Bee (*Xylocopa micans*) Risk Indifference and a Review of Nectarivore Risk-sensitivity Studies. *American Zoologist* 36, no. 4: 435-446.
- WASER, N.M. y J.A. MCROBERT. 1998. Hummingbird foraging at experimental patches of flowers: evidence for weak risk-aversion. *Journal of Avian Biology* 29, no. 3:305-313.

- WINGFIELD, J.C. 1984. Androgens and mating systems: testosterone-induced polygyny in normally monogamous birds. *The Auk* 101, no. 4: 665-671.
- WINGFIELD, J.C., R.E. HEGNER, A.M. DUFTY JR, y G.F. BALL. 1990. The "Challenge Hypothesis": theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies. *American Naturalist* 136, no. 6: 829-846.
- WINTERHALDER B., F. LU, y B. TUCKER. 1999. Risksensitive adaptative tactics: models and evidence from subsistence studies. In *Biology and Anthropology Journal of Archaeological Research*. 7, no. 4: 301-348.

CAPÍTULO II

Sensibilidad al riesgo en Hylocharis leucotis y Selasphorus platycercus en condiciones naturales de forrajeo

Resumen

La sensibilidad al riesgo es la capacidad de responder conductualmente ante la variabilidad de los recursos disponibles. Usualmente los experimentos en sensibilidad al riesgo durante el forrajeo se han efectuado en condiciones de laboratorio o bajo protocolos experimentales donde no se ha considerado la respuesta conductual de los individuos en condiciones naturales. El objetivo de este capítulo es describir si el gradiente de respuestas conductuales de los animales —hablando de aversión, propensión e indiferencia al riesgo— es observado en vida libre en dos especies de colibríes, *Hylocharis leucotis* y *Selasphorus platycercus*. Aquí exploramos si la varianza en el número de flores, volumen, concentración y temperatura del néctar influyen en las decisiones de forrajeo de los individuos de estas especies. Para ello se hicieron observaciones de los colibríes en vida libre cuando forrajearon en agregaciones de flores, separadas espacial y temporalmente, de dos especies de plantas (*Salvia elegans* y *Buovardia ternifolia*), en el Parque Nacional La Malinche, Tlaxcala, México. Detectamos varianza natural en el número de flores (802-1200), volumen (0.0-10 μ l), concentración (0-32 grados Brix) y temperatura del néctar (3-6°C) en *S. elegans* y en el número de flores (793-1083), volumen (0.0-14.9 μ l), concentración (0.0-24 grados Brix) y temperatura del néctar (7.5-29°C) en *B. ternifolia*. A pesar de ello el número de visitas de ambas especies no estuvieron relacionadas estadísticamente con esas variables. Los resultados de este estudio, permiten concluir que *H. leucotis* y *S. platycercus* son indiferentes al riesgo durante el forrajeo bajo estas condiciones naturales.

Introducción

La sensibilidad al riesgo se define como la capacidad que tienen los animales de responder conductualmente a la varianza de las opciones disponibles durante el forrajeo (Kacelnik & Bateson 1997, Bateson 2002b). La teoría predice que los animales realizando actividades de forrajeo serán sensibles a la varianza de las recompensas (Kacelnik y Bateson 1996, Hurly y Oseen 1999, Bateson y Kacelnik 1998).

Múltiples estudios de sensibilidad al riesgo han revelado sensibilidad a la variación de las recompensas, atribuyéndola al presupuesto energético de los organismos, a la experiencia previa y a la temperatura del recurso (alimento) (Kacelnik y Bateson 1996, Waddington y Pérez 1996, Hurly y Ossen 1999, Abreu y Kacelnik 1999, Bateson *et al.* 2003), revelando aversión, propensión o indiferencia al riesgo (conductas definidas previamente en la introducción general).

Los estudios realizados en sensibilidad al riesgo se han llevado a cabo en su mayoría bajo condiciones de laboratorio (Waser y McRobert 1998, Kacelnik y Bateson 1996). Este es el caso de estudios que emplean como modelo biológico a los colibríes. En dichas investigaciones hasta la fecha no se ha determinado si la variabilidad natural de los factores a los que se atribuye su sensibilidad al riesgo puede afectar la conducta de estas aves; sobre todo mientras forrajean en condiciones naturales y sin ninguna manipulación. Teóricamente cabría la posibilidad de que la variabilidad afectará el comportamiento de los colibríes. Esto debido a que los colibríes al forrajear enfrentan una distribución desigual de recursos, tanto en cantidad como en calidad (Waser y McRobert 1998).

Tal es el caso del colibrí oreji-blanco (*Hylocharis leucotis*) y el colibrí cola ancha (*Selasphorus platycercus*). Especies descritas en el capítulo previo y que enfrentan una distribución variable del recurso néctar en el Parque Nacional La Malinche (PNLM), Tlaxcala, México (Lara 2006). En el PNLM estas especies visitan al menos diez especies de plantas fanerógamas.

Las visitas de estos colibríes a las plantas se realizan presumiblemente bajo condiciones variables del número de flores, volumen, concentración y temperatura del néctar. Por ejemplo, las plantas visitadas

por *H. leucotis* y *S. platycercus* florecen en diferentes áreas y momento del año y presentan por lo tanto una abundancia floral espacio-temporal variable (Lara 2006, Ortiz-Pulido y Lara 2011). En el caso de la temperatura, en el PNLM las temperaturas ambientales varían entre 4°C y 28°C (Obs. Pers.). Esto influye en el néctar, determinando su viscosidad y costo de procesamiento dentro del cuerpo de los colibríes y, por lo tanto, condicionando la dificultad con la que este es extraído de la flor y, por consiguiente, determinando el gasto energético que es necesario para aprovecharlo como alimento (Lotz *et al.* 2003). Debido al gasto energético implicado en su procesamiento, la temperatura del néctar también puede determinar la posición dominante que tengan un colibrí en un parche floral y la defensa del recurso que hagan otras especies de aves o abejas (Corbet 2003).

Por último, la variabilidad en el volumen y concentración del néctar se explica parcialmente porque la tasa de secreción de néctar puede variar intrínsecamente entre flores en una planta, entre plantas y entre poblaciones de una especie de planta, dependiendo en parte de las condiciones microclimáticas (Corbet 2003). Se cree que esta variabilidad en el néctar podría explicar la variación en la frecuencia de visitas de los colibríes a las flores, plantas y manchones de vegetación (Ortiz-Pulido & Vargas-Licona 2008, Ortiz-Pulido & Lara 2011). Ante tal variabilidad del recurso alimenticio (tanto en número de flores como en características del néctar), la frecuencia de visitas de los colibríes a parches florales puede verse afectada. Por lo tanto, la frecuencia de visitas a un recurso floral puede tomarse como medida para determinar si los colibríes presentan algún tipo de sensibilidad al riesgo durante su forrajeo.

De las diez especies de plantas registradas como visitadas por colibríes en el PNLM, las especies *Salvia elegans* (Labiatae) y *Penstemon roseus* (Scrophulariaceae) son de las más visitadas por colibríes (Lara 2006). Estas especies difieren entre sí en la tasa de secreción de néctar y en el volumen de néctar contenido en sus flores (Lara 2006, Ortiz-Pulido & Lara 2011).

Así, además de la variabilidad en la temperatura, los colibríes encuentran varianza en la cantidad y calidad del néctar entre especies, parches de vegetación y comunidades vegetales, lo que determina a su vez variabilidad a diferentes niveles de las escalas espacial y temporal (Ortiz-Pulido & Vargas-Licona 2008). Debido a ello, es factible que los colibríes deban tomar decisiones durante su forrajeo para lograr

un mayor beneficio alimenticio de los recursos que encuentran en el ambiente de manera natural. Entre estas decisiones están: cuáles parches florales visitar y cómo forrajear dentro de cada parche considerando la recompensa de néctar (Waser & McRobert 1998) y la dificultad que tengan para procesarlo.

El objetivo de este capítulo fue describir el comportamiento de *H. leucotis* y *S. platycercus* al enfrentar la variabilidad natural del néctar en el PNLM. Se pretendió determinar si estas especies exhiben sensibilidad al riesgo bajo condiciones de vida libre, evaluando si se comportan como aversivos, propensos o indiferentes al riesgo al enfrentarse a la variabilidad natural en el número de flores, volumen, concentración y temperatura del néctar disponibles en parches de dos especies de plantas (*S. elegans* y *B. ternifolia*). Dada la semejanza ecológica entre ambas especies de colibríes se pretendió determinar si las dos especies presentan patrones de comportamiento similares.

Objetivo

Evaluar si la sensibilidad al riesgo, medida como número de visitas a flores, durante el forrajeo en las especies de colibríes *H. leucotis* y *S. platycercus* está relacionada con la varianza de diferentes características del recurso alimenticio, i.e. número de flores, volumen, concentración y temperatura del néctar disponibles en el ambiente.

Hipótesis

Ya que ambas especies son similares en cuanto su tipo de forrajeo, probablemente su estrategia durante el mismo sea similar. Por lo tanto, para ambas especies considero que si las especies de colibríes evaluadas son aversivas al riesgo se registrarán más visitas a flores cuando el número de flores, volumen, concentración y temperatura del néctar sea poco variable.

Si las especies de colibríes son propensas al riesgo se registrarán más visitas cuando el número de flores, volumen, concentración y temperatura del néctar sean más variables.

Materiales y Métodos

Sitio de estudio

El trabajo de campo se llevó a cabo en los alrededores de la Estación Científica La Malinche, localizada en el Parque Nacional La Malinche (PNLM; 19°14' N, 98°58' W; 2900 msnm). Ésta es una área natural protegida (45,711 ha) cuya cobertura vegetal es principalmente bosque de pino, encino y oyamel, así como pastizal, vegetación secundaria y áreas agrícolas. La precipitación media anual es de 800 mm y la temperatura media anual de 15°C. El clima es templado-húmedo la mayor parte del año (Lara 2006).

En el PNLM han sido descritas varias especies de plantas visitadas por colibríes (ver abajo) y 11 especies de colibríes visitantes: *Colibri thalassinus*, *Hylocharis leucotis*, *Lampornis clemenciae*, *Eugenes fulgens*, *Archilochus colubris*, *Selasphorus platycercus*, *Selasphorus rufus*, *Selasphorus sasin*, *Lampornis amethystinus*, *Amazilia beryllina* y *Atthis heloisa* (Lara 2006, Lara *et al.* 2012, Pérez *et al.* 2011).

Las especies de colibríes que se consideraron en este estudio fueron *H. leucotis* y *S. platycercus*. Esto es porque presentan semejanza biológica; ambas muestran conducta territorial durante el forrajeo y cuentan con poblaciones residentes y migratorias dentro del PNLM.

Plantas visitadas y sus características

De las 10 especies de plantas visitadas por colibríes en el PNLM se encuentran cuatro de la familia Scrophulariaceae (*Penstemon roseus*, *P. gentianoides*, *Castilleja tenuiflora* y *C. scorzonifolia*), tres Labiateae (*Salvia elegans*, *S. mocinoi* y *Prunilla vulgaris*) y tres de la familia Rubiaceae (*Bouvardia ternifolia*, *Echeveria gibbiflora* y *Fuchsia microphyla*). Estas especies presentan en común que sus flores tienen diferentes tonalidades de rojo en sus pétalos (Lara 2006, Ortiz-Pulido & Lara 2011, Lara *et al.* 2012, Pérez *et al.* 2011).

Debido a su periodo de floración y abundancia, en este trabajo se consideró a *B. ternifolia* y a *S. elegans* (Fig. 2). En el PNLM las dos especies florecen en diferentes momentos, *B. ternifolia* de mayo a agosto, con un aumento en su floración en julio, y *S. elegans* de diciembre a febrero (Lara 2006).

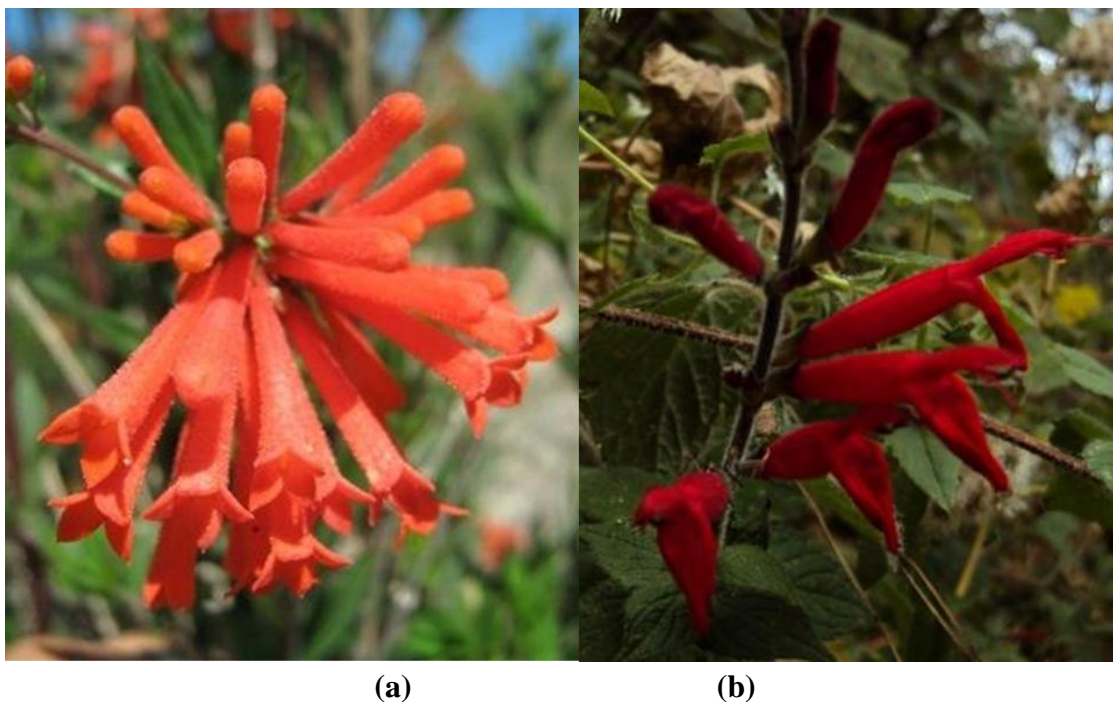


Figura 2. Flores de (a) *Buovardia ternifolia*, (b) *Salvia elegans*.

Elección y manejo de parches florales

Para evaluar si la varianza natural en volumen, concentración, temperatura del néctar y el número de flores influyen en la toma de decisiones de forrajeo de las dos especies de colibríes, se realizaron registros en parches florales de las dos especies de plantas mencionadas (Lara 2006, Ortiz-Pulido & Lara 2011). Los parches florales de estudio se eligieron considerando la floración de las dos especies de plantas por mes y de su abundancia de flores. En el mes de agosto del 2011 se consideraron parches de flores de *B. ternifolia* y en el mes de enero del 2012 parches de flores de *S. elegans*. Para cada especie de planta se eligieron 21 parches florales de 50 x 50 m. En cada parche se ubicaron tres cuadrantes de 6.25 m². En estos cuadrantes se determinó la abundancia promedio de flores, realizando un conteo manual de las flores en antesis.

Media hora antes de registrar la conducta de los colibríes por parche de 50 x 50 m se efectuaron mediciones de volumen, concentración y temperatura del néctar en al menos 20 flores localizadas en 20 individuos distintos de los tres cuadrantes de 6.25 m². Inmediatamente después se registró el número de visitas de colibríes y su actividad en los parches en un periodo de 20 minutos, registrando especie y número de visitas por especie. Se consideró una visita cuando un colibrí introdujo el pico en una flor de la especie de planta focal. Este procedimiento, (i.e. la medición de néctar y registro de actividades de colibríes), se hizo diariamente en tres horarios, 7:30, 9:00 y 10:30 h. La medición de las variables en los 21 parches de cada especie de plantas se realizó en siete días distintos. Así obtuvimos 21 mediciones (3 parches diarios x 7 días). Así para *B. ternifolia* se registraron visitas de *H. leucotis* y *S. platycercus* y para *S. elegans* únicamente se registraron visitas de *H. leucotis*, pues *S. platycercus* no visita dicha especie.

Se determinó el contenido de azúcar en el néctar calculando por flor el volumen y la concentración del néctar producido (Keasar *et al.* 2008). Para medir el volumen de néctar (µl) por flor se usaron tubos capilares graduados no heparinizados. Para determinar la concentración de azúcar del néctar en grados Brix se utilizó un refractómetro manual (Atago, modelo PR-32). La lectura en Brix equivale a la concentración equivalente de sacarosa y es una medida común sugerida en estudios realizados con plantas visitadas por colibríes (Bolten & Feinsinger 1978). Este método consiste en depositar una gota de néctar, extraída con los tubos capilares, en el centro del prisma del refractómetro, realizando la lectura inmediatamente para evitar una medición errónea por efecto de la evaporación del néctar (Corbet 2003).

Para medir la temperatura del néctar en las flores en cada periodo de registro se colocaron alrededor de los parches de flores estudiados puntas de micropipeta con néctar artificial al 20% de concentración (misma que fue determinada por medio de un refractómetro manual; Atago, modelo PR-32). Las puntas de micropipeta fueron colocadas un día anterior al registro de las visitas de colibríes para que el néctar artificial alcanzara la temperatura ambiente. La temperatura del néctar en las puntas fue medida 5 minutos antes de iniciar la observación de los colibríes. La temperatura del néctar artificial en las puntas de micropipeta fue considerada como igual a la temperatura del néctar dentro de las flores.

Análisis estadísticos

Para determinar si la sensibilidad al riesgo durante el forrajeo en las especies de colibríes *H. leucotis* y *S. platycercus* está relacionada con la varianza en número de flores y temperatura, concentración y volumen del néctar disponible naturalmente en el ambiente, se realizó una prueba de ANDEVA usando modelos lineales generalizados, considerando como variable de respuesta el número de visitas de cada especie de colibrí durante 20 minutos a cada uno de los 21 parches de flores (50 x 50 m) de cada especie de planta. Para correr los análisis se consideró la varianza encontrada en cada uno de los 21 parches florales de las dos especies de plantas para las cuatro variables independientes (i.e. número de flores, volumen, concentración y temperatura del néctar).

Para este análisis se utilizó el paquete estadístico GenStat versión 8 (VSN Internacional 2008) que permite analizar datos que tienen distribuciones paramétricas no normales. La distribución de la variable de respuesta se determinó a través de una prueba de bondad de ajuste de χ^2 . La distribución poisson fue probada para la variable y ésta no se ajustó a la prueba de bondad de ajuste de χ^2 . Ajustándose en las visitas una distribución de tipo gamma (en todos los casos $\chi^2 > 11.070$, $gl=5$, $P < 0.05$), misma que fue declarada en GenStat al correr el ANDEVA.. En el caso de que las variables presentaran sobre dispersión de los datos se realizó un ajuste del parámetro escalar y el valor resultante del ANDEVA se comparó con una distribución de F (Crawley 1993). Se efectuó una modelación con los factores analizados que resultaron significativos, por lo que en los resultados siguientes no se presentan todas las interacciones del ANDEVA.

Resultados

En total, se registró que *H. leucotis* hizo 305 visitas a *S. elegans* y 282 a *B. ternifolia*. Para *S. platycercus* se registraron 772 visitas en *B. ternifolia* y cero en *S. elegans* (explicado anteriormente en materiales y métodos).

Para *S. elegans* los intervalos registrados para las variables fueron de 802 a 1200 flores en cuadrantes de 6.25 m², 2.02 a 2.84 µl de volumen, 12.39 a 19.97 % de concentración y de 3 a 6°C de temperatura del néctar. Por otra parte, en el caso de *B. ternifolia* los valores límite registrados fueron 793 a 1083 flores en cuadrantes de 6.25 m², 0.37 a 2.38 µl de volumen, 1.6 a 6.85 % de concentración y 7.5 a 29°C de temperatura del néctar.

Los resultados de los ANDEVA's indicaron que ninguna variable (i.e. varianza en número de flores y temperatura, volumen y concentración de néctar, así como las interacciones) explicaron significativamente el número de visitas de colibríes registradas, ni para *H. leucotis* (Cuadro1) ni para *S. platycercus* (Cuadro 2). Además, la consideración de la especie de planta en el ANDEVA no explicó tampoco los resultados para *H. leucotis*. En *S. platycercus* no se evaluó el factor especie de planta porque esta especie no visitó a *S. elegans*.

Cuadro 1. Resultados del ANDEVA evaluando el efecto de especie de planta (*Salvia elegans* y *Buovardia ternifolia*) y varianza en número de flores y temperatura, volumen y concentración de néctar en las visitas realizadas por *Hylocharis leucotis* en PNLM, Tlaxcala, México. Algunos términos no significativos del modelo se eliminaron para simplificar este cuadro.

Factor	gl	Devianza	F	P
Especie de planta	1	0.056	0.03	0.874
Volumen de néctar	1	0.012	0.01	0.942
Concentración de néctar	1	8.467	3.82	0.058
Número de flores	1	4.568	2.06	0.160
Concentración de néctar * número de flores	1	4.582	2.07	0.159
Residual	36	79.715		
Total	41	97.400		

Cuadro 2. Resultados del ANDEVA evaluando el efecto de la varianza en número de flores y temperatura, volumen y concentración de néctar en las visitas realizadas por *Selasphorus platycercus* en PNLM, Tlaxcala, México a flores de *Buovardia ternifolia*. Algunos términos no significativos del modelo se eliminaron para simplificar este cuadro.

Factor	gl	Devianza	F	P
Volumen de néctar	1	1.467	0.87	0.363
Concentración de néctar	1	3.046	1.81	0.196
Número de flores	1	0.001	0.00	0.982
Residual	36	28.535		
Total	41	33.049		

Discusión

Los resultados de este estudio mostraron que bajo condiciones naturales de forrajeo las visitas a flores por parte de los colibríes *H. leucotis* y *S. platycercus* no están relacionadas a la varianza en cuatro características del recurso néctar. Así, ambas especies se comportan como indiferentes al riesgo durante el forrajeo. Esto ocurre a pesar de la variación presente por especie de planta (*S. elegans* y *B. ternifolia*) en número de flores, volumen, concentración y temperatura del néctar. Por lo tanto, concluyo que la varianza natural del recurso no fue determinante para observar un efecto en la sensibilidad al riesgo en *H. leucotis* y *S. platycercus*.

Considero que los resultados en el ambiente natural se vieron influenciados por: (1) el número de flores en el parche natural, (2) falta de aislamiento en los parches evaluados, (3) los rasgos de las especies de plantas, (4) semejanza de las especies de colibríes de estudio, e (5) interacciones inter e intra específicas. A continuación discuto cada una de estas razones.

(1) En un experimento de este tipo (i.e. considerando un parche natural de flores sin manipulación) el número de flores que se pueden visitar es grande y podría enmascarar los efectos que tienen las características de cada flor en la conducta de los colibríes. Esto es diferente a los experimentos en laboratorio donde sólo se ofrecen dos, tres o cuatro grupos de flores artificiales con diferente recompensa. Lo anterior podría significar que un conjunto mayor de opciones induce al ave a percibir las opciones como más similares entre sí, lo cual implicaría que le daría lo mismo elegir cualquier opción (Healy & Hurly 2013).

Hurly & Oseen (1999) estipularon que cuando se añade una tercera opción a los experimentos donde se ofrecen dos tipos de recompensa (constante y variable) se provoca un cambio en la percepción del valor de tales estímulos por parte del forrajeador (Bateson 2002a, Bateson *et al.* 2002). Esto fue demostrado por los autores al probar la sensibilidad al riesgo del colibrí rufo, *Selasphorus rufus*, con tres tipos de flores artificiales. Los tres tipos de flores proveían el mismo volumen medio, pero diferían en la variabilidad de la recompensa: constante, baja y alta varianza. En las pruebas con las tres opciones, los

individuos prefirieron la recompensa con baja varianza. No obstante, cuando los colibríes fueron enfrentados a una prueba habitual de dos opciones (binaria), mostraron una conducta convencional de aversión al riesgo, seleccionando la opción constante sobre las de baja o alta varianza. Los autores, considerando esto, sugieren que el valor asignado a una recompensa se modifica al tener otra opción disponible al mismo tiempo. Esta aproximación dio en su momento una nueva visión para comprender la sensibilidad al riesgo durante el forrajeo. En el caso actual esto puede explicar la indiferencia de *H. leucotis* y *S. platycercus*, quienes, al parecer modifican su percepción del valor de las recompensas disponibles al tener muchos tipos de recompensas y decidiendo al final que todas son iguales.

(2) Aunque los parches de 50 x 50 m seleccionados para los registros estaban delimitados, éstos no estaban aislados del resto de las plantas con flores en el área. Esto pudo influir fuertemente en la conducta de los individuos y su estado energético, ya que podían visitar otros recursos en otros parches. En los experimentos de laboratorio comunes las recompensas son delimitadas por jaulas (Caraco *et al.* 1980, 1990, Kacelnik & Bateson 1997, Bateson 2002a, 2002b, Hurly & Oseen 1999, Hurly 2003). Lo que impulsa a los organismos evaluados a tomar las recompensas que están a su alcance, sin poder elegir otras alternativas. Esto no ocurrió aquí, pues los animales pudieron elegir en todo el paisaje el sitio para forrajear. Además, debido a la nula manipulación del ambiente, en el registro de visitas a los parches no fue posible considerar si el número de visitas registradas eran del mismo individuo o no.

(3) Un rasgo de la planta que puede determinar la respuesta de sensibilidad al riesgo es la disponibilidad relativa de las flores. Para las plantas producir flores y néctar es sumamente costoso (Pyke 1991). Si las flores son escasas en relación a los polinizadores, las plantas pueden ofrecer recompensas con baja calidad y elevada variabilidad (Feinsinger 1978, Shafir *et al.* 2003). Feinsinger (1978) sugiere que de ser así, un colibrí se comportaría como propenso al riesgo si tales plantas son su única opción. Sin embargo, si las flores son abundantes en relación con los polinizadores, éstos puede ser más exigentes, y la competencia entre las plantas favorecerá a las que producen las flores más atractivas en cuanto a producción de néctar (Feinsinger 1978, Shafir *et al.* 2003). Shafir *et al.* (2003) sugiere que si la planta produce volúmenes y concentraciones de néctar que reducen la varianza e incrementan la media de la

recompensa, los individuos preferirán recompensas con baja varianza, comportándose como aversivos al riesgo. No obstante, a pesar de estas predicciones, en nuestro estudio no fueron observadas la aversión o la propensión al riesgo, lo que puede indicar que aunque las plantas presentaron una variabilidad elevada en cantidad y calidad, el número de flores disponibles era grande y por lo tanto no existió una competencia por el recurso alimenticio, provocando que la conducta de los colibríes fuera indiferente al riesgo.

(4) *Hilocharis leucotis* y *S. platycercus* son especies semejantes. Ambas presentan comportamiento territorial (Long 1997) y tienen poblaciones residentes en el PNLM (AOU 1998, Lara 2006), lo que sugería que su estrategia de forrajeo probablemente era similar (i.e. como ocurrió en el medio ambiente natural). Ahora bien, este tipo de resultado se ha obtenido también en especies que no son tan similares. Waser y McRobert (1998) reportaron comportamiento de aversión al riesgo en dos especies de colibríes que estudiaron, *Selasphorus platycercus* y *S. rufus*. Ello a pesar de que dichas especies fueron distintas en su estatus migratorio (*S. platycercus* es residente y *S. rufus* es migratorio) y se encontraban en una época reproductiva diferente (*S. platycercus* en época de cortejo y anidación y *S. rufus* en periodo no reproductivo). Ahora bien, aunque *S. platycercus* y *S. rufus* visitaron en vida libre agregaciones florales sembradas en macetas, Waser y McRobert (1998) sí manipularon el néctar (en cuanto a volumen y concentración). En mi estudio no manipulé tales factores. Así que el estudio de Waser y McRobert (1998) no evaluó en colibríes la sensibilidad al riesgo en un medio ambiente natural.

(5) Considero que existe una gran relación en la sensibilidad al riesgo a nivel natural de los individuos y las relaciones de competencia intra e interespecíficas. En la competencia, ante el uso de un recurso (néctar) utilizado por más de una especie (colibríes), la adecuación de un individuo es afectada por la presencia de otro organismo (Francisco *et al.* 2003). Por ejemplo, Waser y McRobert (1998) mostraron que las relaciones interespecíficas e intraespecíficas (colibrí-colibrí y colibrí-planta) se relacionan con la sensibilidad al riesgo durante el forrajeo. Durante las observaciones de Waser y McRobert (1998) comúnmente sólo un colibrí visitaba a la vez los arreglos. Cuando simultáneamente, más de un colibrí se acercó a los arreglos, uno de ellos era perseguido por el otro sacándolo del área.

Desafortunadamente, el análisis del comportamiento de los colibríes observados por Waser y McRobert (1998) no es robusto pues no fue posible saber si los individuos eran distintos o no.

Considero que en mi estudio las relaciones inter e intraespecíficas (colibrí-colibrí) afectan la sensibilidad al riesgo de los individuos. Sin embargo, en mi estudio no hubo registros significativos de relaciones intra e interespecíficas que permitan un análisis robusto de esta variable. En conclusión, el conjunto de los factores que influyen la conducta y las decisiones de los colibríes es difícil. Sobre todo cuando se hace sin manipulación alguna. Esto hace que este estudio muestre lo complejo que es determinar reglas de conducta. En los estudios experimentales esto no es tan difícil, pues sólo se manipula un factor que influye la conducta. En el futuro es conveniente seguir explorando en ambientes naturales la existencia de la sensibilidad al riesgo.

Conclusión

En condiciones naturales de forrajeo, la varianza en número de flores, volumen, concentración y temperatura del néctar no influyen en las decisiones de forrajeo de los individuos de *H. leucotis* y *S. platycercus*, quienes se comportan como indiferentes al riesgo. Es posible que esta indiferencia se deba a la alta variabilidad registrada en el ambiente natural.

Literatura Citada

- AOU (American Ornithologists' Union). 1998. Checklist of North American birds. 7^a ed. American Ornithologists' Union. Washington, DC, EUA.
- BATESON, M., y A. KACELNIK. 1998. Risk-Sensitive Foraging: Decision Making in Variable Environments. In R. Dukas (Ed.). *Cognitive Ecology: The Evolutionary Ecology of Information Processing and Decision Making*, pp. 297-337. University of Chicago Press, Chicago.
- BATESON, M. 2002a. Context-dependent foraging choices in risk-sensitive starlings. *Animal Behaviour* 64, no. 2: 251-260.
- BATESON, M. 2002b. Recent advances in our understanding of risk-sensitive foraging preferences. *Proceedings of the Nutrition Society* 61, no. 4: 509-516.
- BATESON, M., S.D. HEALY, y T.A. HURLY. 2002. Irrational choices in hummingbird foraging behaviour. *Animal Behaviour* 63, no. 3: 587-596.
- BATESON, M. 2004. Mechanisms of decision-making and the interpretation of choice tests. *ANIMAL WELFARE-POTTERS BAR THEN WHEATHAMPSTEAD- 13*: 115-120.
- BATESON, M., S.D. HEALY, y T.A. HURLY. 2003. Context-dependent foraging decisions in rufous hummingbirds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270, no. 1521: 1271-1276.
- BEDNEKOFF, P.A. 1996. Risk-sensitive foraging, fitness, and life histories: Where does reproduction fit into the big picture? *American Zoologist* 36, no. 4: 471-483.
- BOLTEN, A.B., y P. FEINSINGER. 1978. Why do hummingbird flowers secrete dilute nectar? *Biotropica* 10, no. 4: 307-309.
- CARACO, T., S. MARTINDALE, y T.S. WHITTAM. 1980. An empirical demonstration of risk-sensitive foraging preferences. *Animal Behaviour* 28, no. 3: 820-830.
- CARACO, T. 1981. Energy budgets, risk and foraging preferences in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8, no. 3: 213-217.

- CARTAR, R.V., y P.D. SMALLWOOD. 1996. Risk-Sensitive Behavior: Where Do We From Here? *American Zoologist* 36, no. 4: 530-531.
- CAMPBELL, D.R., N.M. WASER, M.V. PRICE, E.A. LYNCH, y R.J. MITCHELL. 1991. Components of phenotypic selection: pollen export and flower corolla width in *Ipomopsis aggregata*. *Evolution* 45, no. 6: 1458-1467.
- CORBET, S.A. 2003. Nectar sugar content: estimating standing crop and secretion rate in the field. *Apidologie* 34, no. 1: 1-10.
- E ABREU, F.B., y A. KACELNIK. 1999. Energy budgets and risk-sensitive foraging in starlings. *Behavioral Ecology* 10, no. 3: 338-345.
- FRANCISCO, J., C.V. ESPINO NUÑO, y E. LAWRENCE. 2003. *Diccionario Akal de Términos biológicos*. 12va. ed. Editoriales Akal. Madrid, España. Pp 687.
- FEINSINGER, P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. *Ecological Society of America. Ecological monographs* 48, no. 3: 269-287.
- HOUSTON, A.I., J.M. MCNAMARA, y M.D. STEER. 2007. Do we expect natural selection to produce rational behaviour?. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362, no. 1485: 1531-1543.
- HURLY, T.A. 2003. The twin threshold model: risk-intermediate foraging by rufous hummingbirds, (*Selasphorus rufus*). *Animal Behaviour* 66, no. 4: 751-761.
- KACELNIK, A., y M. BATESON. 1996. Risky theories-the effects of variance on foraging decisions. *American Zoologist* 36, no. 4: 402-434.
- KACELNIK, A., y M. BATESON. 1997. Risk-sensitivity: crossroads for theories of decision-making. *Trends in cognitive sciences* 1, no. 8: 304-309.
- KEASAR, T., A. SADEH, y A. SHMIDA. 2008. Variability in nectar production and standing crop, and their relation to pollinator visits in a Mediterranean shrub. *Arthropod-Plant Interactions* 2, no. 2: 117-123.

- KLASSEN, M.E. 2005. Risk-sensitive foraging in rufous hummingbirds (*Selasphorus Rufus*): a test of the twin-threshold model. Phd Dissertation. Lethbridge, Alta.: University of Lethbridge, Faculty of Arts and Science.
- LARA, C. 2006. Temporal dynamics of flowers use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecosciencie* 13, no. 1:23-29.
- LARA-RODRÍGUEZ, N.Z., R. DÍAZ-VALENZUELA, V. MARTÍNEZ- GARCÍA, E. MAURICIO-LOPÉZ, S.A. DÍAZ, O.I. VALLE, A.D. FISHER, C. LARA y R. ORTIZ-PULIDO. 2012. Redes de interacción planta-colibrí del centro-este de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83, no. 2:569-577.
- LOTZ, C.N., C. MARTÍNEZ DEL RIO, y S.W. NICOLSON. 2003. Hummingbirds pay a high cost for a warm drink. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 173, no. 6: 455-462.
- MCNAMARA, J.M., S. MERAD, y A.I. HOUSTON. 1991. A model of risk-sensitive foraging for a reproducing animal. *Animal Behaviour* 41, no. 5: 787-792.
- ORTIZ-PULIDO, R., y G. VARGAS-LICONA. 2008. Explorando la relación entre registros de colibríes y abundancia de flores con escalamiento espacio-temporal. *Ornitología Neotropical* 19 (Suppl.): 473-484.
- ORTIZ-PULIDO, R. y C. LARA. 2011. Is energy in nectar a good predictor of hummingbird activity at landscape scale?. *Italian Journal of Zoology* 79, no. 1: 100-104.
- PÉREZ, G., C. LARA, J. VICCON-PALE y M. SIGNORET-POILLON. 2011. Memory for location and visual cues in White-eared hummingbirds (*Hylocharis leucotis*). *Current Zoology* 57. No 4. 468-476.
- PYKE, G.H. 1991. What does it cost a plant to produce floral nectar?. *Nature* 350. 58-59.
- RATHCKE, B.J. 1992. Nectar Distributions, Pollinator Behavior, and Plant Reproductive Success. En M. D. Hunter. T. Ohgashi y P. W. Price (Eds.) *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*: 113-138. Academic Press, New York, New York.

- REBOREDA, J. C., y A. KACELNIK. 1991. Risk sensitivity in starlings: variability in food amount and food delay. *Behavioral Ecology* 2, no. 4: 301-308.
- SHAFIR, S., A. BECHAR, y E.U. WEBER. 2003. Cognition-mediated coevolution-context-dependent evaluations and sensitivity of pollinators to variability in nectar rewards. *Plant Systematics and Evolution* 238, no. 1-4: 195-209.
- STEPHENS, D.W. 1981. The logic of risk-sensitive foraging preferences. *Animal Behaviour* 29, no. 2: 628-629.
- STEPHENS, D.W., y J.R. KREBS. 1987. *Foraging theory*. Princeton University Press. Chichester, West Sussex.
- WADDINGTON, K.D., y S.M. PÉREZ. 1996. Carpenter Bee (*Xylocopa micans*) Risk Indifference and a Review of Nectarivore Risk-sensitivity Studies. *American Zoologist* 36, no. 4: 435-446.
- WASER, N.M. y J.A. MCROBERT. 1998. Hummingbird foraging at experimental patches of flowers: evidence for weak risk-aversion. *Journal of Avian Biology* 29, no. 3:305-313.

CAPÍTULO III

Sensibilidad al riesgo: efecto de la experiencia previa en *Hylocharis leucotis* y *Selasphorus platycercus*

(El siguiente capítulo se presenta en el formato publicado en Gómez *et al.* 2013. Huitzil 14: 7-16).



Sensibilidad al riesgo durante el forrajeo en los colibríes *Hylocharis leucotis* y *Selasphorus platycercus*.

Leticia Gómez Rosas,¹ Raúl Ortiz-Pulido^{1*} y Carlos Lara.²

¹Laboratorio de Ecología de Poblaciones, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Apartado Postal 69, Pachuca, Hidalgo, 42001, México. Correo electrónico: *raulortizpulido@yahoo.com.

²Centro de Investigación en Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Tlaxcala. Km 10.5 Autopista Tlaxcala-San Martín Texmelucan, San Felipe Ixtacuixtla, 90120, Tlaxcala, México.

Resumen

La sensibilidad al riesgo es la capacidad de una especie de responder conductualmente ante la variabilidad de las recompensas en un ambiente dado. Un organismo puede ser aversivo, propenso o indiferente al riesgo. A la fecha aún no se ha probado simultáneamente el tipo de sensibilidad al riesgo y el efecto de la experiencia previa en las especies de colibríes *Hylocharis leucotis* y *Selasphorus platycercus*. Debido a que ambas especies son similares en cuanto a su estatus de residencia, territorialidad y especies de plantas sobre las que forrajean, hipotetizamos la misma respuesta en ambos factores. En este estudio determinamos el tipo de sensibilidad al riesgo que presentan estas dos especies al exponerlas experimentalmente a una experiencia breve de 10 min visitando flores artificiales variando la calidad de la recompensa. *Hylocharis leucotis* no mostró preferencia por ningún tipo de recompensa (constante o variable) por lo que se comportó como indiferente al riesgo, mientras que *S. platycercus* mostró preferencia por el tipo de recompensa constante, por lo que se comportó como aversivo al riesgo. La breve experiencia previa no influyó significativamente en la sensibilidad al riesgo de dichas especies. Nuestros resultados indican que estas especies tienen diferente sensibilidad al riesgo y que una experiencia de 10 min no modificó su preferencia de recompensa.

Palabras clave: aversión, propenso al riesgo, indiferencia.

Risk sensitivity during foraging in *Hylocharis leucotis* and *Selasphorus platycercus* hummingbirds.

Abstract

The risk sensitivity is the ability of a species to respond behaviourally to the variability of the rewards in a given environment. An organism can be aversive, prone or indifferent to risk. Risk sensitivity and previous experience has not been tested in the hummingbirds *Hylocharis leucotis* and *Selasphorus platycercus*. Since both species have similar residence status, territoriality and they feed on the same plant species, we hypothesized the same response in both factors. In this study we determine the type of risk sensitivity that show the hummingbirds *H. leucotis* and *S. platycercus* when exposed to a 10 min experience visiting artificial flowers with reward quality variation. *Hylocharis leucotis* showed no preference for any rewards (constant or variable), so it behaved as indifferent to risk, while *S. platycercus* showed preference for a constant reward, behaving as a risk aversion species. We detected that a 10 min experience did not modify significantly the risk sensitivity behaviour of these species. Our results indicated that the tested species have different risk sensitivity and that a 10 min experience did not modify their reward preference.

Key words: aversive, risk prone, indifference.

HUITZIL (2013) 14(1):7-16

Introducción

A lo largo de su vida los animales se enfrentan a retos en su entorno. Entre estos retos están la interacción con otros organismos o cambios en la distribución y la calidad de sus recursos alimentarios (Bateson y Kacelnik 1998). Las decisiones sobre cómo reaccionar frente a estos retos pueden tener consecuencias importantes en el presente y en el futuro de los organismos (Metzke-Hofmann *et al.* 2005a, 2005b, 2009, Bacon *et al.* 2010). En los últimos años se ha acumulado evidencia de que los individuos desarrollan diferentes comportamientos y

estrategias fisiológicas para reaccionar a una gran variedad de desafíos en el ambiente. Estas estrategias son llamadas tácticas de afrontamiento (Koolhaas *et al.* 1999), personalidad (Budaev y Zhuikov 1998), temperamento (Visser *et al.* 2002) o sensibilidad al riesgo (Bateson y Kacelnik 1998, Bateson 2002). Éstas se caracterizan porque un individuo, por lo general, usa la misma estrategia a través del tiempo. En esta investigación nos enfocamos a estudiar una de estas estrategias, la sensibilidad al riesgo.

La sensibilidad al riesgo se define como la capacidad de responder conductualmente a la variabilidad de los recursos alimentarios en el ambiente (Bateson y Kacelnik 1998). La sensibilidad al riesgo permite hacer predicciones sobre cómo se debería comportar un animal en cuanto a las decisiones diarias que debe tomar, específicamente durante la búsqueda de alimento (Bacon *et al.* 2010). Así, un animal susceptible a la variabilidad de los recursos se define como sensible al riesgo (Bateson y Kacelnik 1998). Un animal que forrajea puede responder conductualmente como: (1) aversivo al riesgo, cuando prefiere como recompensa alimentos constantes (aquellos adyacentes a la media de las recompensas); (2) propenso al riesgo, cuando opta por los alimentos más variables (aquellos alejados de la media de las recompensas), e (3) indiferente al riesgo, cuando no muestra una preferencia específica por algún tipo de recompensa (Bateson y Kacelnik 1998, Bateson 2002).

Experimentalmente, el riesgo se genera al variar la calidad y la cantidad de las recompensas (Waddington *et al.* 1981, Case *et al.* 1995, Waddington 1995, Waser y McRobert 1998, Hurly y Ossen 1999, Bateson 2002); no obstante, hay otros factores que también pueden influir en la sensibilidad al riesgo de los organismos (Bateson y Kacelnik 1998, Biernarskie *et al.* 2002, Mettke-Hofmann *et al.* 2005a, 2005b, 2009). Entre estos factores está la experiencia previa de los individuos al momento del forrajeo (Doherty y Cowie 1994, Biernarskie *et al.* 2002) y el estado energético de los sujetos examinados (Caraco *et al.* 1980, 1990, Bateson y Kacelnik 1998, Bateson 2002). A la fecha no existen estudios en colibríes que evalúen conjuntamente la sensibilidad al riesgo durante el forrajeo y la experiencia previa.

La experiencia previa de los organismos al momento del forrajeo se define como el conocimiento previo de los recursos que serán buscados en eventos de alimentación. Existen diversos estudios que han investigado la existencia o no de un efecto de la experiencia previa. Por ejemplo, canarios jóvenes (*Serinus canaria*) alimentados desde su nacimiento con un solo tipo de semilla (cañamo, mijo o linaza) y posteriormente alimentados por 15 semanas con una mezcla de semillas, prefirieron el tipo de semillas con la cual fueron criados (Doherty y Cowie 1994). En el mismo sentido, machos del colibrí zumbador rufo (*Selasphorus rufus*) enfrentados dos días a cuatro combinaciones de néctar sólo mostraron un efecto de la experiencia previa en una de estas combinaciones (Bacon *et al.* 2010).

Considerando que hasta la fecha no se ha evaluado el posible efecto de una experiencia breve (≤ 10 min) en la sensibilidad al riesgo, el objetivo de este estudio es evaluar la sensibilidad al riesgo de dos especies de colibríes, *Hylocharis leucotis* y *Selasphorus platycercus*, exponiéndolos experimentalmente a una

experiencia de 10 min, a través del entrenamiento en arreglos florales artificiales conteniendo recompensas variables y constantes. En nuestro sitio de estudio estas dos especies son semejantes ecológicamente, pues presentan el mismo estatus de residencia, son territoriales (defienden parches donde hay néctar) y visitan flores de las mismas especies de plantas, por lo que cabría esperar la posibilidad que presenten la misma sensibilidad al riesgo y efecto de la experiencia previa. Con este trabajo buscamos responder a las siguientes preguntas: ¿Es semejante el tipo de sensibilidad al riesgo que presentan *H. leucotis* y *S. platycercus* durante el forrajeo? ¿Una experiencia de 10 min cambia sus preferencias?

Métodos

Sitio de estudio

El estudio lo llevamos a cabo en agosto de 2011 en los alrededores de las instalaciones de la Estación Científica La Malinche, localizada en el Parque Nacional La Malinche, México (PNLM; 19°14'N, 98°58'O; 2900 m snm). Ésta es una área natural protegida (45,711 ha) conformada principalmente de bosque de pino, encino y oyamel, con pequeñas zonas de pastizal, vegetación secundaria y áreas agrícolas (Lara 2006). La precipitación media anual es cercana a los 800 mm y la temperatura media anual de 15°C (Castañeda 2011). El clima es templado-húmedo la mayor parte del año, con una temporada fría y seca de octubre a marzo (Lara 2006). En agosto la temperatura va de 11.6 a 15.0 °C y la precipitación media mensual es de 137.8 mm (Castañeda 2011).

En el PNLM se han registrado principalmente ocho especies de plantas visitadas por colibríes: *Salvia elegans*, *S. mocinoi*, *Penstemon roseus*, *P. gentianoides*, *Buovardia ternifolia*, *Castilleja tenuiflora*, *C. scorzonrifolia* y *Prunella vulgaris* (Lara 2006, Ortiz-Pulido y Lara 2012).

Especies de estudio

En este estudio consideramos dos especies de colibríes (orden Apodiformes, familia Trochilidae). El primero, el colibrí oreji-blanco (*H. leucotis*), es una especie nativa de México y residente en el PNLM (Lara 2006). En el PNLM se encuentra a lo largo de todo el año, presentando un pico de abundancia poblacional entre los meses de junio a septiembre. En esta área se alimenta de ocho especies de plantas (Lara-Rodríguez *et al.* 2012), pero principalmente de *B. ternifolia* (Rubiaceae), *S. elegans* (Lamiaceae) y *P. roseus* (Plantaginaceae) (Lara 2006). Es un colibrí territorial ya que defiende agresivamente los parches florales de otros nectarívoros (Lara 2006).

La segunda especie, el zumbador cola ancha (*S. platycercus*), tiene poblaciones residentes y migratorias en el centro de México (AOU 1998). Forrajea en una

amplia variedad de plantas que se distribuyen desde Norte América hasta Guatemala (Johnsgard 1997). En el PNLM se le ha reportado visitando cuatro especies de plantas con flores (Lara-Rodríguez *et al.* 2012). En el PNLM tiene un pico de presencia entre los meses de septiembre y enero. En esta área se alimenta principalmente de plantas como *B. ternifolia* y *P. roseus*, que defiende de manera territorial (Lara 2006).

En el PNLM, creemos que ambas especies presentan poblaciones residentes y migratorias; sin embargo, esto no ha sido probado debido a la dificultad técnica que existe para hacerlo. Debido a esto desconocemos si los individuos utilizados en este trabajo fueron residentes o migratorios.

Protocolo experimental

Para la realización de la parte experimental de este proyecto contamos con una licencia de colector científico expedida por la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) con número de registro: FLOR-0032. Además, el proyecto fue aprobado por comités académicos del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo y del Centro de Investigaciones en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de Tlaxcala. Durante la realización de los experimentos seguimos las directivas éticas de manipulación de aves silvestres descritas por el Ornithological Council (Fair *et al.* 2010).

Las especies trabajadas no están protegidas por la normatividad mexicana (SEMARNAT 2010).

Capturamos 20 colibríes adultos (*sensu* Pyle 1997, National Geographic 2002), 10 por especie, siendo un macho y nueve hembras de *H. leucotis* y dos machos y ocho hembras de *S. platycercus*. La captura la efectuamos con redes de niebla (3 x 12 m, 35 mm de luz de malla) y sometimos los individuos a los experimentos de manera individual.

Los experimentos los realizamos sistemáticamente entre las 0800-1300 h. Mantuvimos los colibríes individualmente en jaulas desarmables de 41 x 41 x 41 cm, provistas de una percha de madera (Figura 1). Estas jaulas han sido utilizadas exitosamente en experimentos anteriores (Gómez 2008, Lara *et al.* 2009). Las jaulas fueron colocadas en la proximidad del sitio de captura para mantener a los colibríes en las mismas condiciones ambientales de luz y temperatura del lugar en que los atrapamos. Previo a las pruebas experimentales, permitimos que cada individuo se aclimatara en la jaula por 10-15 min, periodo durante el cual no fueron alimentados. Consideramos como señal de aclimatación cuando el colibrí capturado se posó sobre la percha (Figura 1) y entonces se inició el experimento (ver abajo). Si el individuo no se perchaba en el tiempo indicado, éste era liberado y continuábamos el protocolo establecido con otro individuo. En general, el 90% de los individuos capturados se percharon en los primeros 5 min después de su introducción a la jaula.



Figura 1. Jaula experimental (imagen izquierda) usada en este trabajo y colibrí perchado dentro de la jaula (imagen derecha) antes del inicio de las pruebas de forrajeo.

Para la evaluación de la sensibilidad al riesgo empleamos 12 flores artificiales. Elaboramos cada flor con una punta de micropipeta de 4.5 cm de longitud, que formó el tubo floral, y un plástico color rojo [tono predominante en las plantas probadas por colibríes en el PNLM (Lara 2006)] colocado en su extremo más ancho a manera de corola. Cada flor fue sostenida sobre un tallo artificial con una esfera de unicel, en un ángulo de 45 grados. Elaboramos cuatro arreglos de flores, con tres flores cada uno, separadas entre sí por 4 cm. Ubicamos dichos arreglos en posición vertical en las cuatro esquinas que conformaban la jaula (Figura 2).

Dentro de la jaula, asignamos dos arreglos con flores que presentaron recompensa constante y dos que presentaron recompensa variable en cuanto a la concentración de néctar (Figura 2). La concentración de azúcar fue regulada con un refractómetro manual (Atago, modelo PR-32) y el volumen (el mismo para todos los arreglos, ver abajo) fue regulado con una micropipeta ajustable (Eppendorf AG, Tuvdotcom, 100 μ l).

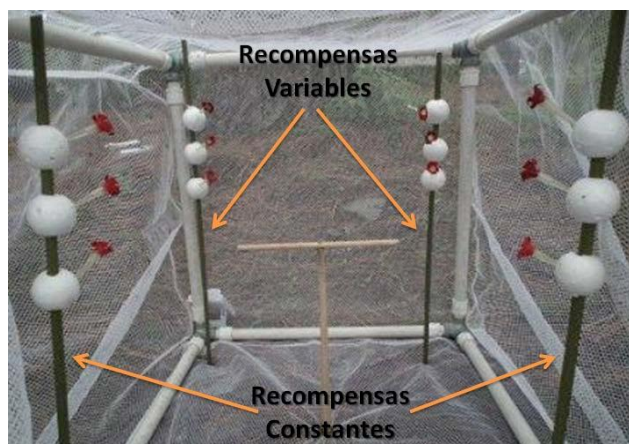


Figura 2. Posición de los arreglos en la jaula experimental. Se presentan dos arreglos variables (ubicados al fondo) con dos flores con 0.2 ml de néctar al 0% y una flor con 0.2 ml de néctar al 30% y dos arreglos constantes (ubicados al frente) con tres flores con 0.2 ml cada una con néctar al 10%.

Para determinar si la experiencia previa puede afectar la sensibilidad al riesgo en estas especies de colibríes, este experimento consistió en dos fases: de entrenamiento y de prueba.

1) Primer turno de forrajeo: fase de entrenamiento (colibríes sin experiencia). En este turno los colibríes sin experiencia forrajearon simultáneamente en cuatro arreglos: dos arreglos con una recompensa constante (cada uno formado de tres flores conteniendo 200 μ l de néctar al 10% de concentración) y dos con una recompensa variable (cada uno formado por dos

flores con 200 μ l de néctar al 0% y una flor con 200 μ l de néctar al 30%; Figura. 2).

En cada prueba se introdujo a un colibrí a la jaula experimental (que tuvo la misma medida que la jaula descrita anteriormente) y se registraron sus visitas para probar flores en cada arreglo (constante o variable) por 10 minutos. En este protocolo experimental,

una visita se definió como la introducción del pico del colibrí a una flor (*sensu* Lara 2006), termino que ha sido referido así en otros trabajos donde se han usado flores artificiales y se ha medido sensibilidad al riesgo en colibríes (*e. g.*, Bacon *et al.* 2010, 2011). Al final del primer turno de forrajeo, el colibrí evaluado fue extraído y trasladado a otra jaula (de las mismas medidas y número de perchas), en la cual permaneció 5 minutos antes de iniciar la siguiente fase. En este periodo se rellenan en la jaula experimental, las flores de los arreglos artificiales a los niveles de néctar designados inicialmente.

2) Segundo turno de forrajeo: fase de prueba (colibríes con experiencia). Una vez rellenos los arreglos, el colibrí (ahora con experiencia) lo introdujimos nuevamente a la jaula experimental por otros 10 min, y registramos sus visitas en cada arreglo. En esta ocasión, los arreglos permanecieron en la misma posición que tuvieron en el primer turno y con la misma recompensa. La única variación la hicimos en la posición de la flor con néctar al 30% en los arreglos que representaron recompensa variable, cambiando la posición de esta flor verticalmente con relación a la que tuvo en el primer turno de forrajeo, es decir, la variabilidad se mantuvo, pero la posición de las flores que tenían o no recompensa en dicho arreglo variaron con relación al primer turno. Esto último lo hicimos con el objetivo de que dichos arreglos continuaran siendo variables en cuanto a la ubicación de la recompensa.

En todos los tratamientos y casos los colibríes consumieron néctar y siempre tuvieron néctar disponible para ser consumido. Esto lo dedujimos porque al final de cada fase, en todos los individuos probados, el néctar disponible inicialmente en las flores artificiales fue reducido, pero no consumido en su totalidad.

El periodo de observación total de los individuos fue de 20 min (10 en cada fase). Este periodo de tiempo se ha reportado como más que suficiente para que un colibrí visite flores (Johnsgard 1997) y, en experimentos previos, la autora principal ha encontrado que dicho tiempo es suficiente para observar cambios en la conducta o elección de recursos de *H. leucotis*, sin que los individuos de esta especie se muestren estresados (Gómez 2008).

Empleamos cada ejemplar una sola vez. Al terminar ambas fases de experimentación, marcamos los individuos evaluados con un corte diagonal en las plumas rectrices cinco y seis para evitar volver a usarlos en caso de recaptura. Después de este marcaje, liberamos a los individuos. Este método de marcaje ha sido reportado como seguro, pues el cambio de plumaje es anual (Pyle 1997).

Análisis estadístico

El diseño del experimento nos permitió determinar si existían diferencias significativas a nivel de experiencia (fase de entrenamiento vs. fase de prueba), entre recompensas (constantes vs. variables) y entre especies (*H. leucotis* vs. *S. platycercus*). El análisis lo realizamos utilizando un análisis de varianza (ANDEVA) de dos vías (recompensa y especie) de medidas repetidas (fase de entrenamiento vs. prueba), que lo realizamos usando modelos lineales generalizados ocupando el paquete estadístico GenStat versión 8 (VSN Internacional 2006) que permite analizar datos que tienen distribuciones paramétricas no normales. La variable de respuesta fue el número de visitas durante 10 min a los dos tipos de flores (constantes o variables). Determinamos el tipo de distribución de la variable de respuesta a través de una prueba de bondad de ajuste de chi-cuadrada, obteniendo en todos los casos una distribución de tipo exponencial ($\chi^2 > 6.766$, $gl=3$, $P < 0.05$), misma que fue declarada en GenStat al correr el ANDEVA. Los resultados no presentaron sobredispersión de los datos, por lo que, considerando esto y el tipo de distribución, el valor resultante de el ANDEVA lo comparamos con una distribución de χ^2 y no de F, como ha sido establecido (Crawley 1993).

Salvo que se indique lo contrario, los resultados se expresan como media \pm 1 EE.

Resultados

No registramos diferencias significativas entre sexos en ninguna de las especies ($\chi^2 = 0.304$, $gl=1$, $P < 0.05$). Por lo tanto, a partir de este punto, los datos se presentan uniendo la información de machos y hembras por especie. Alternativamente, debido a que probamos más hembras que machos, corrimos el análisis considerando sólo los datos de las hembras, obteniendo prácticamente los mismos resultados (ver abajo). Por ello el ANDEVA considerando sólo hembras no se presenta aquí.

Registramos diferencias significativas entre tipo de recompensa y en la interacción especie x recompensa (Cuadro 1, Figura 3). Las flores con recompensa constante fueron visitadas significativamente más que las de recompensa variable (13.95 ± 1.09 visitas vs. 4.05 ± 0.64 visitas).

Selasphorus platycercus realizó un número significativamente mayor de visitas a flores que representaron recompensa constante que a flores que representaron recompensa variable (Figura 3). Esta situación no ocurrió con *H. leucotis*, pues no presentó diferencias entre los dos tipos de recompensa (Cuadro 1, Figura 3).

No registramos ningún efecto significativo de la experiencia previa en la elección de las recompensas (Cuadro 1). Ninguna otra relación probada fue significativa (Cuadro 1). Los colibríes de ambas especies no dejaron de visitar, al menos una vez durante cada turno, las flores que representaron recompensa constante y variable en las fases con y sin experiencia.

Cuadro 1. ANDEVA de medidas repetidas. Resultados del análisis de la tendencia de pruebas de *Hylocharis leucotis* y *Selasphorus platycercus* a opciones de recompensa constantes y variables, en las dos fases experimentales (entrenamiento y prueba).

Factor	gl	Devianza	χ^2	P
Especies	1	0.0663	0.07	0.797
Experiencia	1	0.2771	0.28	0.599
Recompensa	1	20.3300	20.33	<0.001
Especies*Experiencia	1	0.1348	0.13	0.714
Especies*Recompensa	1	8.2100	8.21	0.004
Experiencia*Recompensa	1	0.0864	0.09	0.769
Especies*Experiencia*Recompensa	1	0.3558	0.36	0.551
Residual	72	31.753		
Total	79	61.2100		

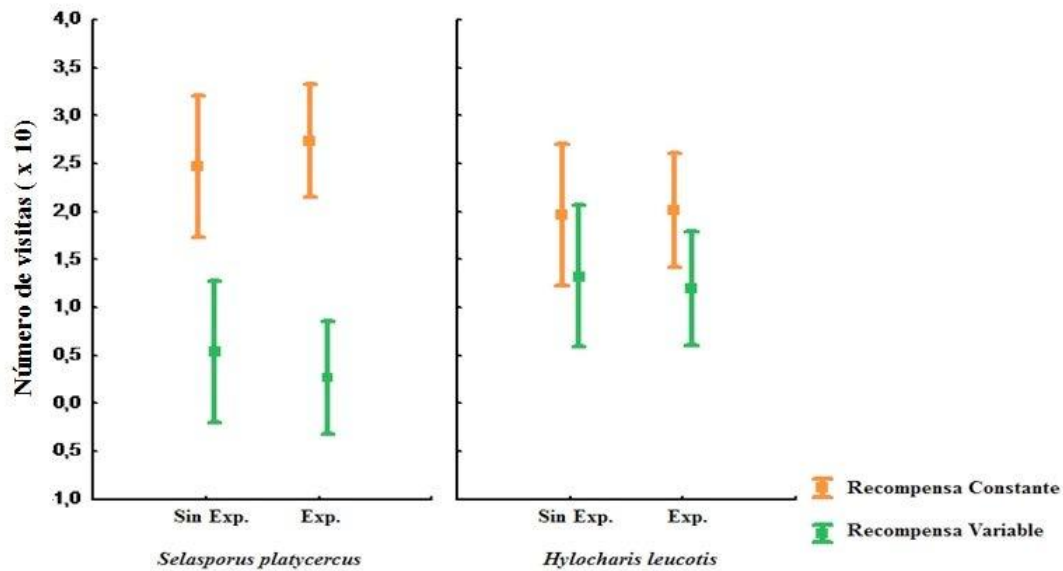


Figura 3. Número de visitas de dos especies de colibríes (*Hylocharis leucotis* y *Selasphorus platycercus*), con diferente nivel de experiencia (sin y con), a flores artificiales con dos tipos de recompensa (constante y variable). En las gráficas, se muestra el valor de la media \pm 1 EE.

Discusión

Los resultados que obtuvimos en el presente estudio nos permiten concluir que las especies puestas a prueba: (1) tienen distinta sensibilidad al riesgo y (2) que ninguna de ellas presentó un efecto de los 10 min de experiencia previa. Posibles explicaciones e implicaciones de estos resultados son detalladas a continuación.

Distinta sensibilidad

Las especies que pusimos a prueba en este estudio tienen distinta sensibilidad al riesgo. *Selasphorus platycercus* visitó más las flores que presentaron recompensa constante, lo que sugiere que esta especie es aversiva al riesgo; *H. leucotis* no visitó más ninguno de los tratamientos, lo que permite suponer que es indiferente al riesgo. Esto sugiere que la sensibilidad al riesgo mostrada por las especies evaluadas podría depender de alguna o algunas circunstancias (e. g., ecológicas, cognitivas) que enfrenta cada una. La pregunta entonces es ¿qué circunstancias podrían causar esta diferencia?

Una posible explicación a las conductas de indiferencia y aversión al riesgo presentadas por *H. leucotis* y *S. platycercus* puede darse a través de la teoría de la neofobia (i. e., evitar lo novedoso) y la neofilia (i. e., procurar lo nuevo). Esta teoría sugiere que hay especies que investigan los objetos o las recompensas (en este caso las fuentes de alimento) más rápido que otras especies (Van Oers *et al.* 2004, Mettke-Hofmann *et al.* 2005a, 2005b, Mettke-Hofmann y Greenberg 2005). Esta

teoría sólo se ha aplicado para explicar diferencias entre especies de aves residentes y migratorias, pues se ha observado que las residentes muestran ser neofílicas y las migratorias neofóbicas (Mettke-Hofmann *et al.* 2005a, 2005b, Mettke-Hofmann y Greenberg 2005). Esto no aplica a las especies que estudiamos en nuestro trabajo, pues en cuanto a estatus migratorio ambas son semejantes ya que tienen poblaciones residentes y migratorias en la zona. Además, con las técnicas existentes a la fecha es muy difícil determinar qué estatus tiene cada individuo capturado. En el futuro, sería interesante explorar la posibilidad de usar isotopos estables (Hobson *et al.* 2004) para determinar esto en cada individuo y relacionarlo con su sensibilidad al riesgo. Otras diferencias ecológicas entre ambas especies podrían explicar las diferencias en su sensibilidad. Ahora sabemos que ambas especies son ecológicamente similares en la zona en cuanto a las plantas visitadas y establecimiento de territorios (Lara 2006); sin embargo, recientemente ha aparecido evidencia que sugiere diferencias entre ambas especies en cuanto a la dominancia que tienen sobre otras especies de colibríes que invaden sus territorios (CL datos no pub.). Posiblemente, estas diferencias en dominancia podrían explicar la discrepancia en su sensibilidad, pues podrían estar evaluando de manera diferente la variación de los recursos en los parches. Más estudios a este respecto son requeridos en el futuro.

Otro factor que podría influenciar el tipo de sensibilidad al riesgo que presenta cada especie de colibrí es la energía corporal con la que llegan sus individuos al momento de ser puestos a prueba (Bateson y Kacelnik 1998). Se ha reportado que un colibrí puede tener energía presupuestada negativa (*i. e.*, no ha consumido suficiente energía y de continuar así podría morir) o positiva (*i. e.*, ha consumido y su vida no este en peligro por falta de energía; Bateson y Kacelnik 1998). Considerando que en una comunidad de colibríes hay especies dominantes y dominadas (Johnsgard 1997), el acceso diferencial a los recursos puede determinar que una especie tenga más comúnmente energía presupuestada negativa que otra. Estudios piloto que hemos realizado posteriormente con colibríes (LGR datos no publicados) nos indican que el tipo de sensibilidad al riesgo que presenta un individuo cambia dependiendo de la energía presupuestada con la que cuenta. En nuestro estudio no evaluamos que categoría de energía presupuestada (negativa o positiva) tenían los colibríes probados, ni cada especie. Este es un factor que sería conveniente considerar en estudios futuros.

El sexo es otra variable que podría condicionar el tipo de sensibilidad al riesgo que detectamos por especie. En muchas especies de colibríes se ha encontrado que los machos establecen territorios de forrajeo donde tienen acceso a recursos constantes de energía, y que las hembras no siempre pueden acceder libremente a estos recursos debido a la territorialidad de los machos (Johnsgard 1997). Esto podría condicionar que las hembras presentaran, más comúnmente que los machos, una energía presupuestada negativa. Esto a su vez podría determinar una respuesta de sensibilidad al riesgo distinta entre sexos. En nuestro caso, la mayoría de los individuos que probamos en campo fueron hembras (9 de 10 individuos en *H. leucotis* y 8 de 10 individuos en *S. platycercus*). Si existe una diferencia entre sexos en la obtención del recurso energético y esto afecta la sensibilidad al riesgo que presentan machos y hembras, nuestros resultados sólo podrían ser aplicados a las hembras. Si es el caso, entonces nosotros hemos detectado que existen diferencias entre las hembras de ambas especies en cuanto al tipo de sensibilidad al riesgo que presentan. Ahora bien, nuestros análisis estadísticos indican que los valores de visitas de los machos a los distintos tratamientos no difieren significativamente de los de las hembras. Estudios con tamaños de muestra mayores para cada sexo, realizados en diferentes épocas (*e. g.*, cortejo y no cortejo), podrían ayudar a determinar si existe diferencia entre sexos en cuanto a sensibilidad al riesgo dependiendo del momento fenológico que viven los individuos de las especies analizadas.

Considerando lo anterior, la siguiente pregunta es ¿a qué nivel se encuentran las diferencias entre especies? Tal vez a nivel de las habilidades cognitivas y

de mecanismos de toma de decisiones. Esto ha sido documentado en otras especies, tal es el caso de *Junco hyemalis* (Keiser *et al.* 2005), *Sylvia borin*, *S. melanocephala momus* (Mettke-Hofmann y Gwinner 2003, Mettke-Hofmann *et al.* 2005a) y psitácidos (Mettke-Hofmann *et al.* 2005b), con resultados que sugieren que hay especies que muestran tener mejor memoria que otras, algo que se relaciona con diferencias a nivel del hipocampo (Mettke-Hofmann y Gwinner 2003). Algunos autores han sugerido que las diferencias encontradas a este respecto pueden ser entendidas como adaptaciones a “estilos de vida” o condiciones ecológicas particulares en las cuales las especies se desarrollan (Keiser *et al.* 2005, Koolhaas *et al.* 1999, Mettke-Hofmann y Gwinner 2004, Mettke-Hofmann y Greenberg 2005, Mettke-Hofmann *et al.* 2009).

El comportamiento de indiferencia de *H. leucotis* registrado en este estudio concuerda con resultados previos para la especie (Gómez 2008). Esta conducta indiferente ante situaciones que implican cierta incertidumbre (como presencia o no de comida, familiaridad o no de un ambiente) ha sido explicada también en el contexto de la neofobia y neofilia. En el primer caso los organismos visitan más tardíamente y por menos tiempo un recurso nuevo, mientras que en el segundo caso lo hacen más rápido y por más tiempo. Mettke-Hofmann y Gwinner (2004) señalan que cuando un individuo investiga un nuevo sitio, este individuo podría, potencialmente, encontrar un territorio nuevo y por lo tanto, necesitar información detallada de la situación actual de dicho territorio. Bajo esta lógica, podríamos sugerir que *H. leucotis* prueba de forma indiferente los arreglos constantes y variables con la finalidad de obtener la mayor cantidad de información de su entorno.

Por su parte *S. platycercus* mostró aversión al riesgo. Este tipo de conducta poco arriesgada ha sido encontrada consistentemente en otras especies (Aborn y Moore 1997, Mettke-Hofmann y Gwinner 2003, Mettke-Hofmann y Greenberg 2005). Se han planteado hipótesis acerca de que las especies que presentan este tipo de conducta no exploran el ambiente al que son enfrentadas más de lo debidamente necesario; es decir, no tomarán el riesgo de buscar otra opción cuando finalmente eligen y localizan un recurso. Estas especies muestran una conducta pasiva ante un estímulo nuevo o variable (Mettke-Hofmann *et al.* 2005a, 2005b). Según nuestros resultados este parece ser el caso de *S. platycercus*.

No efecto de la experiencia

Las especies que pusimos a prueba no mostraron una modificación en su sensibilidad al riesgo después de tener 10 min de experiencia previa con las recompensas. Es posible que 10 min de muestreo más 5 min de descanso no sean suficientes para que un colibrí cambie

sus preferencias base. En otros estudios, donde se ha encontrado un efecto de la experiencia, los animales han sido expuestos a las recompensas por más de dos días (*e. g.*, Bacon *et al.* 2010). Desafortunadamente, aún no se conocen los procesos que determinan el tiempo que lleva adquirir un conocimiento, ni los procesos que condicionan cuando se reemplaza la información vieja por una nueva (Doherty y Cowie 1994, Biernaskie *et al.* 2002, Bacon *et al.* 2010, 2011).

Aunque otros estudios han mostrado evidencia del efecto de la experiencia previa en la sensibilidad al riesgo de los organismos durante su forrajeo (en *Sturnus vulgaris*, Cuthill *et al.* 1990; *Serinus canaria*, Doherty y Cowie 1994; *Apis mellifera*, Gil *et al.* 2007; *Selasphorus rufus*, Bacon *et al.* 2010), nuestros resultados no apoyan esa conclusión. La

diferencia en periodo de reconocimiento del recurso probablemente explique el comportamiento de las especies que estudiamos, que no mostraron diferencias en el número de sus visitas independientemente de si tuvieron o no experiencia. Esta falta de diferencia probablemente se deba a que los colibríes requieren más tiempo de experiencia (>10 min) para recordar el tipo de recompensas a las que son enfrentados, es decir, para interiorizar/modificar sus preferencias (Durisko *et al.* 2010, Bacon *et al.* 2011).

Ahora bien, las especies que evaluamos parecen estar adquiriendo experiencia o tal vez, verificando la que ya tienen. En este estudio, observamos que tanto *H. leucotis* como *S. platycercus* re-muestreaban constantemente la flores que tenían a la vista. A través de este muestreo continuo tal vez verificaban sistemáticamente la información de su ambiente, pues realizaban pruebas persistentes a todas las flores (constantes o variables), aunque en menor cantidad a algunas de ellas. Esto también sugiere que los colibríes pueden obtener la información de su entorno en un

tiempo corto y que esta información es corroborada constantemente (Pérez *et al.* 2012). Esta verificación de la variación ambiental se podría explicar por el alto grado de variación que enfrentan en condiciones naturales con respecto a sus sitios de forrajeo y las recompensas que encuentran en ellos (Aborn y Moore 1997, Bateson y Kacelnik 1998, Bateson 2002, Ortiz-Pulido y Vargas-Licona 2008). En futuros estudios sería interesante investigar la posibilidad de que la experiencia previa de los colibríes se vea influida por su capacidad para obtener información ambiental que verifican constantemente.

En síntesis, en nuestro estudio encontramos que *H. leucotis* se comportó como indiferente al riesgo mientras que *S. platycercus* presentó una conducta aversiva. Aun cuando no tenemos evidencia dura, creemos que estos comportamientos pueden explicarse aplicando la teoría de la neofobia y la neofilia, donde el comportamiento de cada especie se vería influido por circunstancias particulares que enfrenta (*e. g.*, ecológicas, cognitivas). Por otra parte, registramos que una experiencia de 10 min no afectó significativamente la selección de la recompensa, sugiriendo que en estas especies de colibríes este tiempo de experiencia no fue suficiente para modificar su sensibilidad al riesgo. Creemos que en el futuro es conveniente explorar la sensibilidad al riesgo contextualizada en el marco de las ideas de neofilia y neofobia.

Agradecimientos

Agradecemos a N.P. Pavón, I.L. Zuria y tres revisores anónimos sus valiosos comentarios y correcciones a versiones preliminares del manuscrito. A CONACyT por la beca de Doctorado (número 209372) otorgada a LGR. Al personal de la Estación Científica La Malinche, por las facilidades prestadas.

Literatura citada

Aborn, D.A. y F.R. Moore. 1997. Pattern of movement by summer tanagers (*Piranga rubra*) during migratory stopover: a telemetry study. *Behaviour* 134:1-24.

AOU (American Ornithologists' Union). 1998. Check-list of North American birds. 7^a ed. American Ornithologists' Union. Washington, DC, EUA.

Bacon, I.E., T.A. Hurly y S.D. Healy. 2010. Both the past and the present affect risk-sensitive decisions of foraging *Rufus* hummingbirds. *Behavioral Ecology* 21:626-632.

Bacon, I.E., T.A. Hurly y S.D. Healy. 2011. Hummingbirds choose not to rely on good taste: information use during foraging. *Behavioral Ecology* 22:471-477.

Bateson, M. 2002. Recent advances in our understanding of risk-sensitive foraging preferences. *Proceedings of the Nutrition Society* 61:509-516.

Bateson, M. y A. Kacelnik. 1998. Risk-sensitive foraging: decision making in variable environments. Pp. 297-301. *In*: R. Dukas (ed.). *Cognitive Ecology: the evolutionary ecology of information processing and decision making*. University of Chicago. Chicago, Illinois, EUA.

Biernaskie, J.M., R.V. Cartar y T. A. Hurly 2002. Risk-averse inflorescence departure in hummingbirds and bumble bees: could plants benefit from variable nectar volumes? *Oikos* 98:98-104.

Budaev, S.V. y A.Y. Zhuikov. 1998. Avoidance learning and "personality" in the guppy (*Poecilia*

- reticulata*). Journal of Comparative Psychology 112:92-94.
- Caraco, T., S. Martindale y T.S. Whittam, 1980. An empirical demonstration of risk-sensitive foraging preferences. *Animal Behavior* 28:820-830.
- Caraco, T., W. Blanckenhorn, M.G. Gregory, J.A. Newman, G.M. Recer y S.M. Zwicker. 1990. Risk-sensitivity: ambient temperature affects foraging choice. *Animal Behavior* 39:338-345.
- Case, D.A., P. Nichols y E. Fantino. 1995. Pigeon's preference for variable-interval water reinforcement under widely varied water budgets. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* 64:299-311.
- Castañeda, A.D. 2011. Impacto del cambio climático en las comunidades vegetales en el Parque Nacional La Malinche, Tlaxcala, México. Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Crawley, M.J. 1993. GLIM for ecologist. Blackwell Scientific Publications. Londres, Inglaterra.
- Cuthill, I.C., A. Kacelnik, J.R. Krebs, P. Haccou y Y. Iwasa. 1990. Starlings exploiting patches: the effect of recent experience on foraging decisions. *Animal Behaviour* 40:625-640.
- Doherty, S. y R.J. Cowie. 1994. Effects of early feeding experience on long-term seed choice by canaries (*Serinus canaria*). *Ethology* 97:177-189.
- Durisko, Z., L. Shipp y R. Dukas. 2010. Effects of experience on short- and long-term foraging performance in bumblebees. *International Journal of Behavioural Biology* 117:49-55.
- Fair, J.M., E. Paul, J. Jones, A.B. Clark, C. Davie y G. Kaiser. 2010. Guidelines to the use of wild birds in research. 3ª ed. Ornithological Council. Washington, DC, EUA.
- Gil, M., R.J. De Marco y R. Menzel. 2007. Learning reward expectations in honeybees. *Learning Memory* 14: 491-496.
- Gómez, R.L. 2008. Sensibilidad al riesgo durante el forrajeo en *Hylocharis leucotis*: efecto del volumen y la concentración de néctar. Tesis de maestría, Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala. Tlaxcala, México.
- Hobson, K.A., L.I. Wassenaar, B. Mila, I. Lovette, C. Dingle y T.B. Smith. 2004. Stable isotopes as indicators of altitudinal distributions and movements in an Ecuadorean hummingbird community. *Oecologia* 136:302-308.
- Hurly, T.A. y D. Ossen. 1999. Context-dependent, risk-sensitive foraging preferences in wild Rufous Hummingbirds. *Animal Behavior* 58:59-66.
- Johnsgard, P.A. 1997. The hummingbirds of North America. Smithsonian Institution Press. Washington, DC, EUA.
- Keiser, J.T., C.W.S. Ziegenfus y D.A. Cristol. 2005. Homing success of migrant versus non migrant Dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Auk* 122:608-617.
- Koolhaas, J.M., S.M. Korte, S.F. de Boer, B.J. Van Der Vegt, C.G. Van Reenen, H. Hopster, I.C. De Jong, M.A.W. Ruis y H.J. Blokhuis. 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 23:925-935.
- Lara, C. 2006. Temporal dynamics of flowers use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience* 13:23-29.
- Lara, C., J.M. González y R. Hudson. 2009. Observational learning in the White-Eared Hummingbird (*Hylocharis leucotis*): experimental evidence. *Ethology* 115:872-878.
- Lara-Rodríguez, N.Z., R. Díaz-Valenzuela, V. Martínez-García, E. Mauricio-López, S.A. Díaz, O.I. Valle, A.D. Fisher, C. Lara y R. Ortiz-Pulido. 2012. Redes de interacción planta-colibrí del centro-este de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:569-577.
- Mettke-Hofmann, C. y E. Gwinner. 2003. Long-term memory for a life on the move. *Proceedings of the National Academic of Sciences of the United States of America* 100:5863-5866.
- Mettke-Hofmann, C. y E. Gwinner. 2004. Differential assessment of environmental information in a migratory and a non-migratory passerine. *Animal Behaviour* 68:1079-1086.
- Mettke-Hofmann, C. y R. Greenberg. 2005. Behavioral and cognitive adaptations to long distance migration. Pp. 114-123. *In*: R. Greenberg y P.P. Marra (eds.). *Birds of two worlds: the ecology and evolution of migratory birds*. Johns Hopkins University Press. Baltimore, Maryland, EUA.
- Mettke-Hofmann, C., C. Ebert, T. Schmidt, S. Steiger y S. Stieb. 2005a. Personality traits in resident and migratory warbler species. *Behaviour* 142:1357-1375.
- Mettke-Hofmann, C., M. Wink, H. Winkler y B. Leisler. 2005b. Exploration of environmental changes relates to lifestyle. *Behavior Ecology* 16:247-254.
- Mettke-Hofmann, C., S. Lorentzen, E. Schlicht, J. Schneider y F. Werner. 2009. Spatial neophilia and spatial neophobia in resident and migratory warblers (*Sylvia*). *Ethology* 115:482-492.
- National Geographic. 2002. Field guide to the birds of North America. National Geographic Society. 4ª ed. Washington, DC, EUA.

- Ortiz-Pulido, R. y C. Lara. 2012. Is energy in nectar a good predictor of hummingbird activity at landscape scale? *Italian Journal of Zoology* 79: 100-104.
- Ortiz-Pulido, R. y G. Vargas-Licona. 2008. Explorando la relación entre registros de colibríes y abundancia de flores con escalamiento espacio-temporal. *Ornitología Neotropical* 19:473-484.
- Pérez, G., C. Lara, J. Viccon-Pale y M. Signoret-Poillon. 2012. Evaluación del uso de señales visuales y de localización por el colibrí cola-ancha (*Selasphorus platycercus*) al visitar flores de *Penstemon roseus*. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:144-151.
- Pyle, P. 1997. Identification guide to North American birds. Part I. Slate Creek Press. Bolinas, California, EUA.
- SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059- SEMARNAT-2010. Protección ambiental — Especies nativas de México de flora y fauna silvestres — Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio — Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, México, D.F. (30 de diciembre 2010).
- VSN International. 2006. GenStat (General Statistic Software). VSN Internacional. Oxford, Reino Unido.
- Van Oers, K., P.J. Drent, P. de Goede y A.J. van Noordwijk. 2004. Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities. *Proceeding of the Royal Society B* 271:65-73.
- Visser, E.K., C.G. van Reenen, J.T.N. van der Werf, M.B.H. Schilder, J.H. Knaap, A. Barneveld y H.J. Blokhuis. 2002. Heart rate and heart rate variability during a novel object test and a handling test in young horses. *Physiology and Behavior* 76:289-296.
- Waddington, K.D. 1995. Bumblebees do not respond to variance in nectar concentration. *Ethology* 101:33-38.
- Waddington, K.D., T. Allen y B. Heinrich. 1981. Floral preferences of bumblebees (*Bombus edwardsii*) in relation to intermittent versus continuous rewards. *Animal Behaviour* 29:779-784.
- Waser, N.M. y J.A. McRobert. 1998. Hummingbird foraging at experimental patches of flowers: evidence for weak risk-aversion. *Journal of Avian Biology* 29:305-313.

Recibido: 13 de junio de 2012; Revisión aceptada: 22 de enero de 2013.
Editor asociado: Borja Mila.

CAPÍTULO IV

***Efecto de las hormonas esteroides en la sensibilidad al riesgo del
colibrí oreji-blanco (Hylocharis leucotis)***

Resumen

La sensibilidad al riesgo es la capacidad de responder conductualmente ante la variabilidad de los recursos disponibles. A pesar de que existe evidencia que indica que el comportamiento en aves se ve afectado por hormonas esteroides, como testosterona, estradiol y corticosterona, en los protocolos experimentales que prueban sensibilidad al riesgo no se ha considerado su posible efecto. El objetivo de este capítulo fue evaluar si la concentración de estas hormonas en heces fecales está relacionado con las respuestas conductuales del colibrí *Hylocharis leucotis*. Los resultados mostraron que en los individuos aversivos no hay una relación entre su actividad (medida como el número de visitas a las recompensas constantes) y los niveles de E2, CORT y T. Por otro lado, para los individuos propensos, tampoco no hubo una relación entre el número de visitas y el E2 y la CORT. Sin embargo, se encontró que los machos propensos al riesgo que se comportaron como propensos al riesgo presentaron niveles más elevados de testosterona que los individuos no propensos al riesgo. Estos resultados indican que las hormonas parecen estar determinando parte de la sensibilidad al riesgo en *Hylocharis leucotis*.

Introducción

Durante el forrajeo algunos animales muestran preferencia por fuentes de alimento que difieren en la varianza pero ofrecen la misma tasa promedio de ganancia (Bateson & Kacelnik 1998, Bateson 2002b). Esta capacidad de los individuos por elegir distintas fuentes de alimento de acuerdo a su varianza es un fenómeno conductual conocido como sensibilidad al riesgo (Caraco 1981, Bateson 2002b). Como ya he mencionado en capítulos previos, la literatura experimental indica que la dirección de las preferencias en sensibilidad al riesgo puede verse afectada por factores como la calidad o tiempo en obtener una recompensa y las necesidades energéticas del forrajeador (Kacelnik & Bateson 1996, Hurly & Oseen 1999, Bateson 2002a, Hurly 2003). Sin embargo, estos enfoques han ignorado factores que podrían afectar el proceso motivacional de los animales como el nivel de hormonas esteroides en los individuos analizados.

Una hormona es una sustancia química secretada por una célula o un grupo de células que ejerce efectos fisiológicos sobre otras células del organismo. Desde el punto de vista químico, las hormonas esteroides son derivadas del colesterol y son sintetizadas en el retículo endoplásmico liso de las células endócrinas. Se clasifican en glucocorticoides (e.g. corticosterona), mineralocorticoides (e.g. aldosterona) y esteroides sexuales (e.g. testosterona, estradiol).

En los machos la testosterona es el andrógeno principal, el cual mantiene la espermatogénesis, el crecimiento y la función de los órganos sexuales, provoca el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios y modula las conductas específicas de cada especie que se relacionan con la reproducción, la agresión, el cortejo y la cópula (Kleiman *et al.* 1996).

Hormonas como el estradiol y la progesterona regulan la conducta sexual de las hembras, la primera es responsable de todas las conductas de cortejo y cópula (Peretz, 1968); la corticosterona (CORT) se encuentra comúnmente asociada a la respuesta fisiológica ante el estrés y se ha demostrado que participa en múltiples funciones del organismo (Brousset *et al.* 2005). Es el glucocorticoide predominante en las aves, y es importante en la respuesta a la escasez de energía (Wingfield *et al.* 1990, 1994).

La mayoría de las hormonas esteroides se metabolizan en el hígado y en los riñones, y sus metabolitos son transportados en el torrente sanguíneo para posteriormente ser eliminados en orina y bilis (Siiteri 1981). La bilis se conjuga en el hígado, es almacenada en la vesícula biliar y luego pasa por el duodeno hasta llegar al yeyuno, en donde se absorben los nutrientes del quimo alimenticio y va al colon para ser expulsado del organismo. De esta forma los metabolitos de las hormonas esteroides están contenidos en el excremento.

Se ha comprobado que las hormonas esteroides como la testosterona (T), el estradiol (E2) y la corticosterona (CORT), afectan los patrones de comportamiento en las aves (Wingfield 1984, Chandler *et al.* 1994, Lynn *et al.* 2000). Por ejemplo, la testosterona (machos) y el estradiol (hembras) aumentan la actividad y la persistencia territorial (Wingfield *et al.* 1990, Elekonich & Wingfield 2000), mientras que la corticosterona (ambos sexos) se ha relacionado con el tiempo de forrajeo (Kitaysky *et al.* 2001) y la tasa de consumo de alimentos (Angelier *et al.* 2008). Por ejemplo, Chandler *et al.* (1994) evaluaron el efecto de la testosterona en machos de la especie *Junco phaeonotus*, durante el periodo de incubación y de alimentación de pichones. Ellos encontraron que los machos con implantes de testosterona (machos T) mostraron rangos territoriales 200% más grandes que los machos control (machos C). Además, los machos T redujeron la intrusión de otros

machos a sus territorios. Conductas que no ocurrieron en machos C. Por su parte, Elektronich y Winfield (2000) evaluaron en hembras del gorrión *Melospiza melodía* los niveles circulantes de testosterona, dihidrotestosterona, estradiol, progesterona y corticosterona entre hembras que experimentaron intrusión territorial o no. Los niveles de andrógenos circulantes fueron significativamente mayores en las hembras control que en las que experimentaron una intrusión territorial simulada. No hubo diferencias significativas en ninguna de las otras hormonas medidas. Ellos concluyeron que las agresiones entre las hembras parecen tener una base similar al comportamiento de agresión entre machos. Finalmente, Kitaysky *et al.* (2001) evaluaron si padres y polluelos de la gaviota *Rissa tridactyla* responden a la escasez de alimentos mediante el aumento de los niveles circulantes de corticosterona. Los resultados mostraron que en esta especie al aumentar el nivel circulante de corticosterona, los polluelos rogaban con más frecuencia y los padres aumentan el tiempo asignado a la alimentación de los polluelos. Por lo tanto, ellos sugirieron que la corticosterona podría ser el vínculo entre la condición fisiológica y las interacciones de comportamiento entre los adultos y sus crías.

Por todo lo anterior, es factible concluir que algunas hormonas esteroides están directamente relacionadas con el comportamiento de alimentación en aves y que una variación en los niveles que presenta un organismo forrajeando podría modificar las preferencias expresadas por el mismo en un contexto de sensibilidad al riesgo. Bajo este escenario, se puede predecir que las aves con preferencia por recompensa constante mostrarán bajos niveles de testosterona, estradiol y corticosterona. Por el contrario, aquellos individuos capaces de asumir el riesgo de moverse a sitios con recompensas inciertas, deben mostrar niveles más altos de estas hormonas esteroides. A pesar de la lógica de este pensamiento, estas predicciones aún no han sido probadas en campo con colibríes.

Los colibríes son candidatos ideales para poner a prueba las predicciones mencionadas. Esto es debido a varios aspectos de su ecología y fisiología. Por ejemplo, en estas aves la ingesta de alimentos proviene principalmente de néctar contenido en flores, un recurso de distribución irregular y de calidad variable (Gass *et al.* 1976). Además, debido a que el néctar se oculta dentro de la flor, es imposible para un ave determinar cuánto néctar estará disponible antes de visitar la flor, haciendo así al néctar un alimento riesgoso (Biernaskie *et al.* 2002). Además, los colibríes presentan el gasto energético más elevado de todos los animales de sangre caliente (Chai 1998). Debido a ello estas aves están casi siempre al borde de la inanición, por lo que necesitan ingerir mucho néctar cada día (Lotz *et al.* 2003). Debido a ello los colibríes deben reaccionar a la distribución espacial y a la variabilidad del néctar en el ambiente (Pyke 1978, 1991, Real & Caraco 1986). Por todo ello los colibríes son valiosos para el estudio de la regulación hormonal.

La principal desventaja de este grupo aviar para los estudios endócrinos es su pequeño tamaño corporal. Esto es porque los estudios endócrinos típicamente se llevan a cabo mediante la medición de las concentraciones de hormonas en el plasma sanguíneo. Debido a ello las pequeñas muestras que se pueden obtener a partir de colibríes son mucho menores que las requeridas para la mayoría de los análisis hormonales. Incluso la misma toma de muestra sanguínea, por efecto de estrés, aumenta las concentraciones de hormonas, como la corticosterona (Hiebert *et al.* 2002), lo que dificulta aún más la medición.

Por el interés de hacer uso del modelo de colibrí para los estudios que implican el papel hormonal en su comportamiento, se han desarrollado métodos no invasivos por los cuales la corticosterona y otras hormonas se pueden medir (Hiebert *et al.* 2002). Uno de estos métodos es la recolección de los productos de desecho (orina y heces). Este método es factible de usar en colibríes porque al alimentarse principalmente de una solución diluida

de azúcares simples (néctar) (Kleiman *et al.* 1996, Villafañe 2002) consumen un exceso de agua (Hiebert *et al.* 2002). En consecuencia, los colibríes orinan frecuentemente en volúmenes relativamente grandes para su tamaño corporal. Estos productos de desecho, además de agua, contienen hormonas (y/o sus metabolitos) en concentraciones que reflejan su presencia en el plasma (Hiebert *et al.* 2002). Ahora bien, hay que considerar que en los productos de desecho la aparición de las hormonas se retrasa con respecto a su aparición en el plasma sanguíneo. Debido a ello los picos de las concentraciones de hormonas tienden a durar más, aunque tienen una menor amplitud que en el plasma (Hiebert *et al.* 2002). Afortunadamente existen estudios que muestran que la concentración de hormonas se puede medir en el líquido cloacal (CF) de colibríes y que esta concentración es biológicamente significativa (Hiebert *et al.* 2002).

En este estudio se realizó un experimento de sensibilidad al riesgo usando al colibrí oreji-blanco (*Hylocharis leucotis*). En dicho experimento se probó si los individuos propensos al riesgo mostraban niveles más altos de testosterona, estradiol y corticosterona que los individuos con aversión al riesgo.

En nuestro conocimiento, este es el primer estudio experimental que intenta vincular el posible papel de las hormonas esteroides en las preferencias expresadas por los individuos en los estudios de sensibilidad de riesgo. Se consideró como modelo biológico a *H. leucotis* pues es una especie abundante en el Parque Nacional La Malinche (PNLM) y es un colibrí territorial (Lara 2006).

Objetivo

Evaluar la relación entre la propensión al riesgo de la especie *H. leucotis* y los niveles de testosterona, estradiol y corticosterona.

Hipótesis

Los individuos propensos al riesgo (preferencia por las recompensas variables) mostrarán niveles más elevados de testosterona, estradiol y corticosterona que los individuos aversivos al riesgo (que prefieren recompensas constantes).

Materiales y métodos

Sitio de estudio

De febrero a junio del 2012 se estudiaron individuos de la especie *H. leucotis*, en el PNLM, Tlaxcala, México (19°14' N, 98°58' W; 3000 msnm). *H. leucotis* es residente en el sitio y durante estas fechas no se encuentra en reproducción. En la zona machos y hembras forrajean durante todo el año en una amplia gama de plantas polinizadas por colibríes (Lara 2006; Lara-Rodríguez *et al.* 2012). Los machos presentan conducta territorial en flores de *B. ternifolia* (Rubiaceae), *P. roseus* (Plantaginaceae) y *S. elegans* (Lamiaceae). Las hembras suelen establecer rutas de forrajeo regulares para visitar diferentes recursos florales (Lara 2006).

Un total de 40 colibríes adultos (20 machos y 20 hembras) fueron capturados con redes de niebla. Después de la captura las aves se pesaron con una balanza digital (precisión de ± 0.01 g; Acculab V-200, Edwegood, E.U.A.) y se alojaron individualmente en jaulas de campo desarmables construidas de tubos de PVC (policloruro de vinilo) y cubiertas de

malla tipo tul (51 x 51 x 51 cm), que contuvieron una percha central y que permitieron la colecta de materia fecal y residuos de orina donde se midió concentración de hormonas (ver abajo).

Las jaulas se colocaron en un laboratorio en la Estación Científica La Malinche, bajo condiciones de temperatura (12°C promedio) y luz ambiental (12h). Los colibríes que mostraron signos de estrés, como revoloteos constantes en las paredes de las jaulas y que no se percharon, fueron liberados y no se tomaron en cuenta para los experimentos. Los colibríes que se percharon en las jaulas, continuaron con el protocolo experimental. Para este experimento, se liberaron 5 colibríes y se efectuó el protocolo experimental con 40 individuos. De éstos, las muestras de excretas fueron adecuadas para el análisis sólo de 26 ejemplares (18 machos y 8 hembras).

Estandarizamos el presupuesto energético en los colibríes cautivos mediante el control de la calidad de alimento puesto a su disposición. Así, los colibríes recibieron una solución de sacarosa al 20%, suplementada con minerales y vitaminas, proteínas (0.71 g en 50 ml de solución) (ProMod®, Abbott) y 5 g de nitrógeno aforado a 1000 ml. La dieta fue ofrecida durante un período de 24 h y el consumo fue *ad libitum* (sensu López-Calleja *et al.* 2003).

En cada jaula individual un colibrí se alimentó de cuatro arreglos verticales colocados en cada esquina de la jaula. Las flores artificiales se fabricaron a partir de puntas de micropipetas de 45 mm de longitud y 200 µl de capacidad. Debido a que en el PNLM esta especie de colibrí utiliza principalmente flores rojas, se colocaron en la abertura superior de las micropipetas pétalos de plástico de color rojo. Cada uno de los cuatro arreglos florales verticales consistió de tres flores artificiales, cada una separada entre sí por 3 cm. Estas flores fueron montadas en postes de madera de 30 cm de longitud.

Control hormonal

La cuantificación de hormonas esteroides sexuales se realizó a través de pruebas de inmunoanálisis de radioinmunoensayo (RIA). Con este análisis la concentración hormonal de un ave puede ser cuantificada en 2 tipos de muestra: sangre y residuos. El análisis sanguíneo es altamente invasivo y conlleva múltiples variables que afectan el resultado final, ya que se podría alterar la concentración basal de la corticosterona, al manipular al ave para obtener la muestra (Hiebert *et al.* 2000). Esta medida no sería útil debido al estímulo estresor. Exponer constantemente al animal a una situación de estrés provoca que se habitúe a dicho estímulo por lo que hay una atrofia en la magnitud y tiempo de respuesta del eje hipotálamo-hipófisis-gónada (Villafañe 2002), lo que afectaría la medición de las hormonas. Por lo tanto, se decidió usar la medición de hormonas sólo en residuos.

La muestra de residuos es fácil de obtener en el caso de animales en cautiverio, pero el principal problema es que la cantidad de residuos (líquido cloacal, en este caso) durante el día no es constante y la concentración de cualquier soluto se modifica a partir de la cantidad de agua filtrada por los riñones del animal (Hiebert *et al.* 2000). A pesar de ello en este estudio se decidió usar el análisis de residuos porque en los productos de desecho los picos de concentración tienden a durar más que en el plasma (Hiebert *et al.* 2000).

Para hacer los análisis de concentración de hormonas los residuos acumulados de tres horas de cada colibrí fueron colectados antes de los experimentos conductuales (ver abajo). Para ello se usó una micropipeta y se congelaron los residuos a -30°C hasta el análisis de laboratorio. En el líquido cloacal se determinó la concentración de testosterona, estradiol y corticosterona. Para ello la muestra se descongeló, se agitó durante 20 min y se centrifugó durante 20 min a $10\,000\text{ revoluciones min}^{-1}$.

En la mayoría de los casos se utilizó una dilución de 1:16 para corticosterona y 1:1 para testosterona y estradiol (dilución de buffer con pH fisiológico). Después, para cada hormona, se colocaron 100 µl de la dilución en tubos de radioinmunoensayo y se añadieron 100 µl de anti-testosterona (ICN 07-189016) y anti-estradiol (ICN 07-138016) y 100 µl de anticuerpo de anti-corticosterona (Sigma C-8784). Finalmente, se incorporaron 50 µl de testosterona tritiada (1,2,6,7-³H(N) Perkin Elmer, Boston, MA), 50 µl de estradiol tritiado (1,2,6,7-³H(N) Perkin Elmer, Boston, MA) y 50 µl de corticosterona tritiada (1,2,6,7-³H(N) Perkin Elmer, Boston, MA). Las muestras se incubaron por 20 hr a 4°C, separando los esteroides no unidos con carbón activado. Se midió la radiactividad con un contador de centelleo (Beckmann Instrumentos LS-6500).

Para cada hormona se efectuaron RIAs. Este método se validó para colibríes de la especie *H. leucotis* mediante el análisis de la recuperación de T exógena y CORT en relación a muestras de campo mediante la adición de T exógena, y CORT a un conjunto de muestras control. La tasa de recuperación para T fue de 83.4% y para Cort de 89 %. Los resultados mostraron que el ensayo es aplicable a las muestras de *H. leucotis* porque: (1) los extractos fecales en relación a la T y la curva estándar de CORT mostraron pendientes similares (testosterona; F3, 12 = 0.493; p = 0.345; CORT; F3, 12 = 0.383, p = 0.453) y (2) el éxito de la recuperación de T exógena y CORT fue adecuado. Las muestras se midieron en tres ensayos separados con coeficientes de variación de 3.69% y 4.75% en T, y de 4.92% y 2.28% en CORT. Todos los análisis de laboratorio se llevaron a cabo en el Departamento de Fisiología y Neurociencias del Centro de Investigaciones y Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional campus Zacatenco, México Distrito Federal.

Experimentos conductuales

Para evaluar la sensibilidad al riesgo el experimento consistió en probar a los colibríes de manera individual enfrentándolos simultáneamente a cuatro arreglos florales que difirieron en la concentración de azúcar contenida en sus flores. Todos los ensayos descritos a continuación se realizaron entre 0800-1500 h.

Cada colibrí se sometió a una etapa de preparación de 10 minutos donde cada arreglo tenía una variación particular de concentración de azúcar. El llenado de los arreglos se basó en la variación de azúcar floral reportada para el sitio de estudio, la cual fluctúa alrededor de 20% de concentración por flor (Lara 2006, Cap. I). La solución de azúcar (néctar artificial) de los cuatro arreglos florales contenía el mismo volumen (200 μ l por flor, regulado con una micropipeta ajustable Eppendorf AG, Tuvdotcom, 1000 μ l) pero difirió en la concentración de azúcar de la siguiente manera: (1) dos arreglos constantes con todas sus flores llenas de solución de sacarosa al 10%, y (2) dos arreglos variables, cada uno con dos flores llenas de agua (0% de azúcar) y una flor al 30% de concentración de néctar. Al final de esta etapa se llenaron de nuevo las flores con la solución de azúcar.

Para ello el colibrí fue sacado de la jaula experimental y se trasladó a otra jaula que no contuvo arreglos durante 5 minutos. Durante este periodo los arreglos fueron rellenados a su volumen inicial. Entonces se regresó al ave a la jaula experimental y se realizó otra etapa de observación de 10 minutos. Para evaluar la sensibilidad al riesgo, observamos el número de visitas por arreglo de cada individuo de colibrí y la latencia para aceptar una determinada opción. La latencia es el tiempo que pasa desde que es presentado un estímulo hasta que aparece la respuesta (Francisco *et al.* 2003). En este experimento, se consideró la latencia como el tiempo transcurrido a partir de que un colibrí es introducido a una jaula de

experimentación hasta la primera visita a un arreglo. Esto, con el fin de evaluar si la velocidad de las respuestas de los colibríes tiene una relación con el nivel hormonal de los mismos.

Todas las flores de todos los arreglos tuvieron néctar remanente al final de las dos etapas, lo que indica que las visitas repetidas de los colibríes a una flor específica no se vieron influenciadas por el agotamiento del néctar en algún arreglo. Después del experimento conductual, los individuos fueron marcados con un corte en la cola, en la 5ta rectriz (para evitar recapturas), y fueron liberados. Del total de individuos sometidos al protocolo experimental, únicamente se obtuvieron niveles hormonales adecuados para ser evaluados de 18 machos y 8 hembras de la especie de estudio, para continuar con el análisis.

Análisis estadísticos

Para evaluar si el estado fisiológico de los colibríes de la especie *H. leucotis* influye en las preferencias de forrajeo a recompensas de néctar constantes o variables, se efectuaron análisis de correlación entre los niveles de T (machos), E2 (hembras) y CORT (ambos sexos) y el número de las visitas a las flores con recompensas constantes y variables.

Posteriormente, para las correlaciones significativas (en esta caso, los niveles de T) se realizaron pruebas de t de student para demostrar la diferencia estadística entre los valores de testosterona de los dos grupos, los sujetos aversivos al riesgo (preferencia por las recompensas constantes) y los sujetos propensos al riesgo. Todos los datos fueron analizados con el programa JMP (S.A.S. Institute & Publishing 2009).

Todos los conjuntos de datos fueron transformados logarítmicamente para normalizar la varianza y cumplir los supuestos de normalidad del análisis de correlación, de acuerdo a Sokal y Rohlf (1969). Las pruebas utilizadas para evaluar normalidad, fueron pruebas de Shapiro-Wilk (Testosterona, $W= 0.97$, $p= 0.8469$; Corticosterona, $W=0.92$, $p=0.8576$) y una prueba de Spearman para el estradiol, pues no cumplió con los supuestos paramétricos (visitas a recompensa constante-estradiol $r=0.03$, $p=0.93$ y visitas a recompensa variable-estradiol $r= 0.10$, $p=0.81$).

Por último, se analizó el poder estadístico (post hoc) para cada correlación utilizando el programa G*Power (Faul *et al.* 2007). A medida que el poder de una prueba estadística aumenta, la probabilidad de un error tipo II disminuye, lo que nos permite evaluar si los resultados son estadísticamente robustos, independientemente de nuestro tamaño de la muestra. Se utilizó un valor de potencia mínima de 0.80 de acuerdo a Park (2008).

Resultados

No se encontró una correlación significativa entre el E2 y el número total de visitas a las recompensas constantes ($r=0.08$, $P =0.87$, poder estadístico=0.05, $n=8$ hembras) y a las recompensas variables ($r=0.41$, $P=0.41$, poder estadístico=0.13, $n=8$ hembras; Figura 1). El mismo patrón fue encontrado para la CORT (recompensa constante $r=0.02$, $P =0.91$, poder estadístico=0.05; recompensa variable: $r=0.001$, $P =0.33$, poder estadístico=0.13, $n=18$ machos, 8 hembras; Figura 2).

La correlación entre la T y el número de visitas a recompensas constantes, nuevamente, fue no significativa ($r=0.20$, $P=0.93$, poder estadístico=0.05, $n=18$ machos). Sin embargo, se encontró una correlación positiva entre la testosterona y los individuos que

visitaron más los arreglos variables ($r=0.64$, $P=0.007$, poder estadístico=0.80, $n=18$ machos; Figura 3).

La prueba t de Student mostró ($t=13.76$, $P=0.002$; Figura 4) que los machos propensos al riesgo (aquellos que visitaron más los arreglos variables dentro de su periodo de forrajeo experimental) presentaron significativamente niveles más elevados de T que los machos que dentro de su periodo de experimentación fueron aversivos al riesgo, es decir, que visitaron más las recompensas constantes.

La figura 5 muestra la latencia promedio en visitar un arreglo. La latencia para visitar una flor, fue más corta en los individuos que visitaron más los arreglos variables ($t=3.148$, $P=0.004$). Es decir, dichos individuos no solo visitan las recompensas inciertas, sino que lo hacen en un periodo más corto de tiempo.

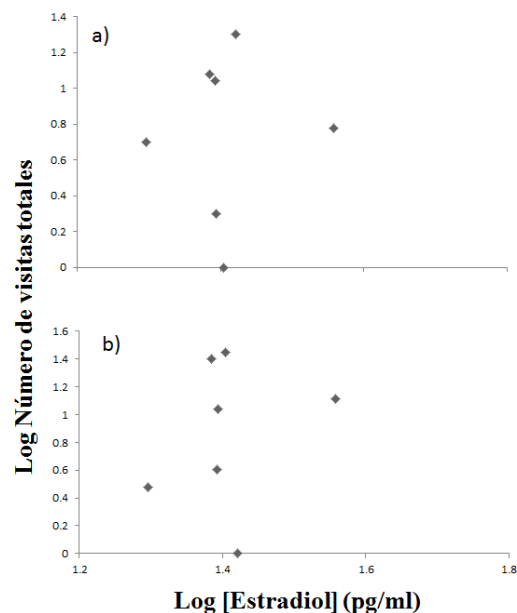


Figura 1. Correlación entre los valores de estradiol (log) y el número total de visitas (log) efectuadas por las hembras de *H. leucotis* a los arreglos florales con (a) recompensas constantes y (b) recompensas variables.

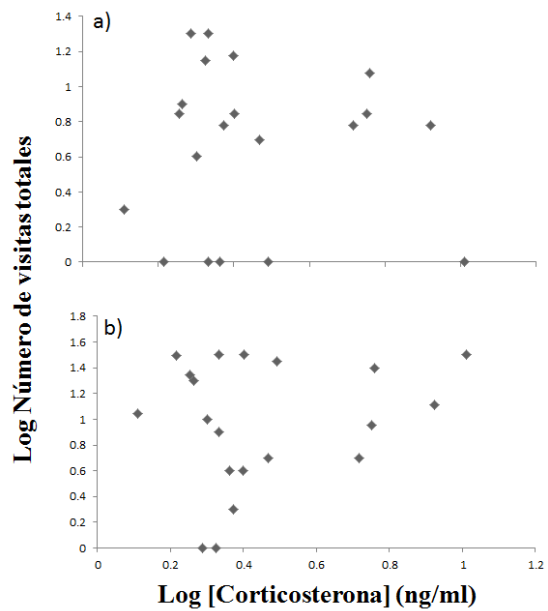


Figura 2. Correlación entre los valores de corticosterona (log) y el número total de visitas (log) efectuadas por ambos sexos de *H. leucotis* a los arreglos florales con (a) recompensas constantes y (b) recompensas variables.

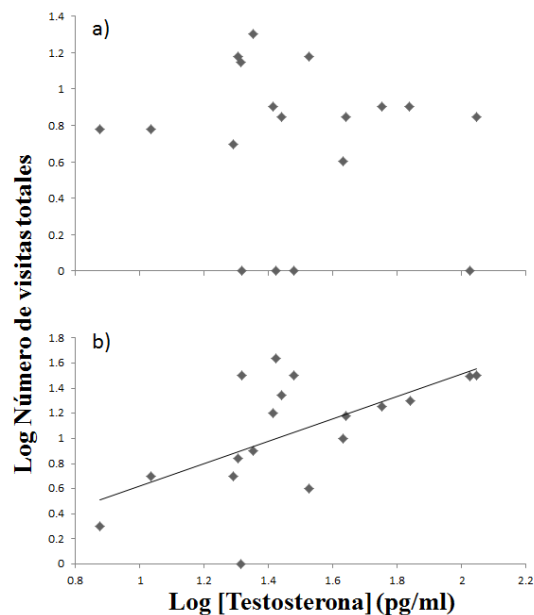


Figura 3. Correlación entre los valores de testosterona (log) y el número total de visitas efectuadas por los machos de *H. leucotis* a los arreglos florales con (a) recompensas constantes y (b) recompensas variables.

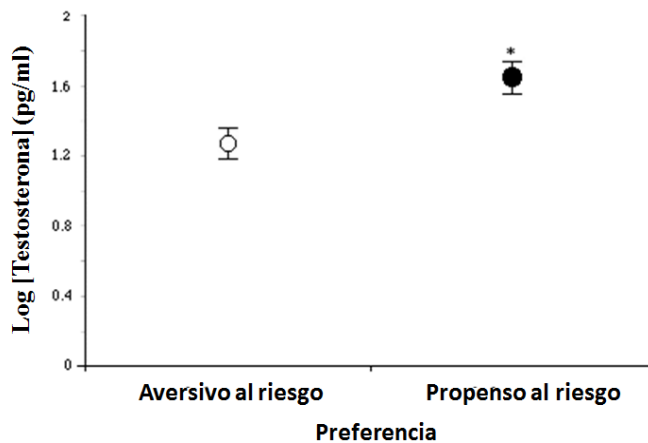


Figura 4. Valores de testosterona (media \pm SE) para los sujetos aversivos al riesgo (preferencia por las recompensas constantes) y por los sujetos propensos al riesgo (preferencia por las recompensas variables). * $P < 0.05$.

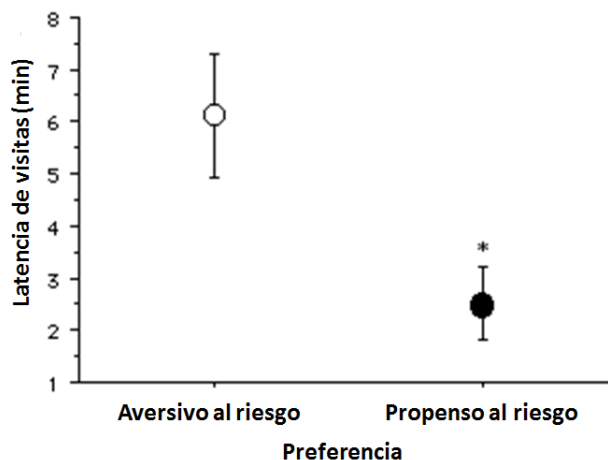


Figura 5. Latencia (min) de las visitas a arreglos florales y el inicio del forrajeo para los individuos aversivos y propensos al riesgo. Las medias son mostradas como \pm SE $N=26$ individuos.

Discusión

En este estudio se pusieron a prueba individuos de la especie *H. leucotis* como modelo para evaluar la sensibilidad al riesgo durante el forrajeo y su relación con los niveles de E2, CORT y T.

Los resultados de este capítulo mostraron que en los individuos aversivos no hay una relación entre su actividad (medida como el número de visitas a las recompensas constantes) y los niveles de E2, CORT y T. Por otro lado, para los individuos propensos, tampoco no hubo una relación entre el número de visitas y el E2 y la CORT. Sin embargo, se encontró que los machos propensos al riesgo presentaron significativamente niveles más elevados de T, a diferencia de los machos que dentro de su periodo de experimentación fueron aversivos al riesgo.

En relación al E2, hay dos explicaciones principales que se pueden mencionar para la falta de relación que fue encontrada entre esta hormona y la actividad de forrajeo.

En primer lugar, el reducido número de hembras (ocho) analizadas podría estar enmascarando una posible relación entre las concentraciones de hormonas y la preferencia por recompensas constantes o variables. En segundo lugar, los estrógenos circulantes en aves como el E2 pueden mostrar fluctuaciones que van desde niveles no detectables en la época no reproductiva a grandes cantidades en la época de reproducción (Wingfield 1994).

Como ya se mencionó, los niveles de E2, el más potente estrógeno natural, no mostraron una relación con nuestros experimentos de sensibilidad al riesgo. Esta hormona esteroide femenina es producida por el folículo maduro de ovario y la corteza suprarrenal. Además, es responsable de la receptividad sexual en el momento del estro. Es la hormona estrogénica dominante en las hembras no preñadas y se ha asociado con la actividad de forrajeo y la persistencia territorial (Wingfield *et al.* 1990, Elekonich & Wingfield 2000).

Por esta razón, es posible que, aunque el RIA que utilizamos para cuantificar la hormona tuvo una sensibilidad de hasta tres picogramos, probablemente no era lo suficientemente preciso para cuantificar la baja concentración existente.

En relación a la CORT, se ha mostrado su posible papel en la actividad de forrajeo de algunas especies de aves como los pingüinos Macaroni (Buchanan 2000; Partecke *et al.* 2006; Martin 2009, Cockrem *et al.* 2013), gaviotas tridáctilas de patas negras (Angelier *et al.* 2008) y petreles del Cabo (Angelier *et al.* 2012). En este estudio, hemos demostrado que los niveles de CORT de ambos sexos de colibrí fueron similares durante todo el experimento y sin ninguna relación aparente con respecto a la actividad de forrajeo en los arreglos constantes y variables.

La aparente falta de variación en los niveles de corticosterona principalmente sugiere que ambos sexos no perciben la presencia de un factor de estrés físico o emocional durante la prueba. En una revisión reciente, Cockrem *et al.*, (2013) sugieren que algunas aves pueden tener poca o ninguna respuesta a un factor de estrés que evoca una respuesta relativamente grande en otras aves, principalmente debido a que el factor estresante requiere la evaluación de la información en relación a la información almacenada que, o bien se aprende o es heredada.

Por el contrario, si durante nuestro estudio los colibríes percibieron imprevisibilidad de los recursos como un factor de estrés, entonces la falta de variación en los niveles de CORT podría explicarse por la llamada hipótesis de la regulación adaptativa, que describe cómo los animales hacen frente a la disponibilidad impredecible de alimentos. Con el objetivo de disminuir el gasto energético y fisiológico los organismos atenúan la secreción de hormonas esteroides, promoviendo así la conservación de la energía (Fauchald *et al.* 2004).

Algunos estudios han tratado de apoyar esta hipótesis con resultados mixtos. Por ejemplo, Bridge *et al.*, (2009) reportaron que no había diferencias en la secreción CORT entre los arrendajos de la especie *Aphelocoma californica*, sometidos a etapas de alimentación “impredecibles” y “predecibles”. Sin embargo, los estorninos de la especie *Sturnus vulgaris*, sometidos a una restricción alimentaria intermitente mostraron una CORT atenuada (Bauer *et al.* 2011).

Cualquiera que sea el mecanismo que promueve los niveles de CORT similares entre machos y hembras, son necesarios más análisis detallados sobre el posible papel del estrés en este tipo de pruebas experimentales.

En nuestro estudio, la T parece influir en las preferencias de alimentación de los colibríes. Los individuos con niveles más altos de esta hormona, visitaron más rápido y con mayor frecuencia las flores con recompensa variable comportándose consistentemente como forrajeadores propensos al riesgo.

Como era de esperar, los niveles de testosterona más altos estuvieron asociados con una mayor actividad de forrajeo de los colibríes. Sin embargo, este efecto sólo ocurrió en los machos que se alimentaron en su mayoría de los arreglos variables, no en los machos alimentados principalmente de los arreglos constantes. Debido a que se estandarizaron los presupuestos de energía de los colibríes mediante el control de la cantidad y la calidad del alimento, nuestros resultados sugieren que el efecto de la T no puede depender de la condición energética corporal, pero sí posiblemente de la variación individual con respecto a la motivación o necesidad, un factor que no suele ser considerado cuando se explican las preferencias de forrajeo en experimentos de sensibilidad al riesgo.

La T es una hormona clave en la regulación del comportamiento en los machos, en aves, ya que reorienta los comportamientos sexuales y competitivos (Wingfield *et al.* 1990, McGlothlin *et al.* 2010). Sin embargo, el papel de la T en la regulación del comportamiento en machos durante la búsqueda de alimento ha recibido muy poca atención. A pesar de que se ha demostrado que se puede vincular con un aumento en la actividad de forrajeo (Wingfield *et al.* 1990, Chandler *et al.* 1994,).

Por ejemplo, Wikelski *et al.* (1999) midieron la tasa metabólica en reposo durante la noche y el día en 12 machos castrados y 12 machos enteros de la especie *Zonotrichia leucophrys gambelii* con implantes con y sin testosterona. Los resultados mostraron que la fotoestimulación aumentó la testosterona, la tasa metabólica en reposo, la ingesta de alimentos, la actividad de salto y la masa corporal de los machos castrados y los intactos.

Los implantes con testosterona aumentaron la actividad y la ingesta de alimentos, pero disminuyeron la masa corporal. Y la extracción de los implantes de testosterona revirtió la actividad de los individuos y la ingesta de alimentos.

Otro de los pocos estudios que muestran la relación de la T y la búsqueda del alimento es el estudio efectuado por Lynn *et al.* (2000). En este, los autores prolongaron el pico de los niveles plasmáticos de testosterona (T) durante la época reproductiva en machos de la especie *Junco hyemalis*. Durante toda la época reproductiva, se exploraron los costos energéticos de mantener elevada la T en machos con testosterona y machos control. Los machos con T, incrementaron la locomoción y la alimentación y disminuyeron los periodos de descanso, lo que sugiere que los niveles de T elevados pueden aumentar algunos componentes y disminuir otros.

Típicamente la toma de decisiones influenciada por la estocástica disponibilidad de los recursos (teoría de la sensibilidad al riesgo durante el forrajeo) ha sido explicada por las aproximaciones de la ecología del comportamiento y la psicología. Así, en los estudios que se enfocan en estas aproximaciones, se ha enfatizado en que únicamente los factores energéticos (i.e. el presupuesto energético) y los procesos cognitivos (i.e. la percepción y la experiencia previa) principalmente afectan las preferencias durante el riesgo al forrajeo.

Sin embargo, nuestros resultados sugieren la necesidad de considerar el estado hormonal de los animales ya que éste pueden determinar la dirección de las preferencias al momento del forrajeo. Las hormonas esteroides ejercen efectos sistémicos en muchos aspectos de la fisiología, morfología y el comportamiento de todos los organismos (Husak *et al.* 2009).

Por ejemplo, se ha sugerido que la impredecible variación del medio ambiente confrontada por un organismo está usualmente relacionada con la respuesta fisiológica ante

el estrés, la cual puede estar nombrada en diferentes formas en la literatura, i.e. timidez-audacia (Carere & van Oers 2004), lento-rápido (Dingemanse & de Goede 2004). Sin embargo, las variaciones fisiológicas en el estrés provocado a los animales en los experimentos de sensibilidad al riesgo no han sido evaluadas.

Recientemente, se ha sugerido que la variación en la personalidad refleja la variación fisiológica subyacente (While *et al.* 2010); a pesar de ello, hay pocos ensayos para poner a prueba esta hipótesis en animales silvestres (Schoech *et al.* 2012). Nuestros resultados pueden estar apuntando en esa dirección, y se necesitan más estudios para determinar el papel de la personalidad animal en la conducta de sensibilidad al riesgo.

Conclusión

En conclusión, nuestros resultados muestran que en la especie de colibrí *H. leucotis*, los machos con niveles de testosterona más elevados se comportan como forrajeadores propensos al riesgo, pues realizan más visitas a los arreglos florales con recompensas variables. Mientras que en las hembras, los niveles medidos de E no se asociaron con una preferencia específica de forrajeo.

Por otra parte, los niveles de CORT medidos en ambos sexos son intrigantes, y parecen sugerir que enfrentar recompensas variables y constantes en las pruebas de sensibilidad al riesgo no puede ser percibido como un factor de estrés por los forrajeadores, o que los individuos pueden reducir rápidamente los niveles de esta hormona para conservar la energía.

Estas son vías interesantes para el trabajo futuro, especialmente teniendo en cuenta la evidencia reciente que demuestra que los individuos pueden mostrar diferencias de comportamiento, que denotan una personalidad aparente. Y esto, puede estar asociado con la forma en que ellos responden fisiológica y conductualmente ante la variación ambiental.

Literatura Citada

- ANGELIER, F., C.A. BOST, M. GIRAudeau, G. BOUTELOUP, S. DANO, y O. CHASTEL. 2008. Corticosterone and foraging behavior in a diving seabird: The Adelie penguin, (*Pygoscelis adeliae*). *General and Comparative Endocrinology* 156, no. 1: 134-144.
- ANGELIER F., J.C. WINGFIELD, C. TROUVE, S. DE GRISSAC, y O. CHASTEL. 2012. Modulation of the prolactin and the corticosterone stress responses: Do they tell the same story in a long-lived bird, the Cape petrel. *General and Comparative Endocrinology* 182: 7-15.
- AOU (American Ornithologists' Union). 1998. Checklist of North American birds. 7^a ed. American Ornithologists' Union. Washington, DC, EUA.
- BATESON, M., y A. KACELNIK. 1998. Risk-Sensitive Foraging: Decision Making in Variable Environments. In R. Dukas (Ed.). *Cognitive Ecology: The Evolutionary Ecology of Information Processing and Decision Making*, pp. 297-337. University of Chicago Press, Chicago.
- BATESON, M. 2002a. Context-dependent foraging choices in risk-sensitive starlings. *Animal Behaviour* 64, no. 2: 251-260.
- BATESON, M. 2002b. Recent advances in our understanding of risk-sensitive foraging preferences. *Proceedings of the Nutrition Society* 61, no. 4: 509-516.
- BAUER C.M., L.W. GLASSMAN, N.E. CYR, y L.M. ROMERO. 2011. Effects of predictable and unpredictable food restriction on the stress response in molting and non-molting European starlings (*Sturnus vulgaris*). *Comparative Biochemistry and Physiology-Part A* 160, no. 3: 390-399.

- BIERNARSKIE, J.M., R.V. CARTAR y T.A. HURLY 2002. Risk averse inflorescence departure in hummingbirds and bumble bees: could plants benefit from variable nectar volumes?. *Oikos* 98, no. 1: 98-104.
- BROUSSET HERNÁNDEZ-JÁUREGUI D.M., M.F. GALINDO, P.R.A. VALDEZ, P. M. ROMANO, y A.A. SCHUNEMAN. 2005. Cortisol en saliva, orina y heces: evaluación no invasiva en mamíferos silvestres. *Veterinaria México* 36. No. 3: 225-237.
- BRIDGE, E.S., S.J. SCHOECH, R. BOWMAN, y J.C. WINGFIELD. 2009. Temporal predictability in food availability: effects upon the reproductive axis in scrub-jays. *Journal of Experimental Zoology Part-A* 311, no. 1: 35-44.
- BUCHANAN K.L. 2000. Stress and the evolution of condition-dependent signals. *Trends in Ecology and Evolution* 15, no.4: 156-160.
- CARACO, T. 1981. Energy budgets, risk and foraging preferences in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8, no. 3: 213-217.
- CARERE, C., y K. VAN OERS. 2004. Shy and bold great tits (*Parus major*): body temperature and breath rate in response to handling stress. *Physiology & behavior* 82, no. 5: 905-912.
- CHAI, P. 1998. Flight thermogenesis and energy conservation in hovering hummingbirds. *Journal of Experimental Biology* 201, no. 7: 963-968.
- CHANDLER, C.R., E.D. KETTERSON, V. NOLAN JR, y C. ZIEGENFUS. 1994. Effects of testosterone on spatial activity in free-ranging male dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Animal Behaviour* 47, no. 6: 1445-1456.

- COCKREM J.F. 2013. Corticosterone responses and personality in birds: individual variation and the ability to cope environmental changes due to climate change. *General and Comparative Endocrinology* 190: 156-163.
- DINGEMANSE, N.J., y P. DE GOEDE. 2004. The relation between dominance and exploratory behavior is context-dependent in wild great tits. *Behavioral Ecology* 15, no. 6: 1023-1030.
- ELEKONICH, M.M., y J.C. WINGFIELD. 2000. Seasonality and hormonal control of territorial aggression in female song sparrows (Passeriformes: Emberizidae: *Melospiza melodia*). *Ethology* 106, no. 6: 493-510.
- FRANCISCO, J., C.V. ESPINO NUÑO, y E. LAWRENCE. 2003. *Diccionario Akal de Términos biológicos*. 12va. ed. Editoriales Akal. Madrid, España. 687 pp.
- FAUL, F., E. ERDFELDER, A.G. LANG, y A. BUCHNER. 2007. G* Power 3: A flexible statistical power analysis program for the social, behavioral, and biomedical sciences. *Behavior research methods* 39, no 2: 175-191.
- FAUCHALD P., T. TVERAA, C. HENAUG, N. YOCCOZ N. 2004. Adaptive regulation of body reserves in reindeer, *Rangifer tarandus*: a feeding experiment. *Oikos* 107, no. 3: 583-591.
- GASS, C. L., G. ANGEHR, y J. CENTA. 1976. Regulation of food supply by feeding territoriality in the rufous hummingbird. *Canadian Journal of Zoology* 54, no. 12: 2046-2054.
- HIEBERT, S. M., M. RAMENOFSKY, K. SALVANTE, J.C. WINGFIELD, y C.L. GASS. 2000. Noninvasive methods for measuring and manipulating corticosterone in hummingbirds. *General and Comparative Endocrinology* 12, no. 02: 235-247.

- HUSAK, J.F., A.K. LAPPIN, y R.A. VAN DEN BUSSCHE. 2009. The fitness advantage of a high-performance weapon. *Biological Journal of the Linnean Society* 96, no. 4: 840-845.
- HURLY, T.A. y D. OSSEN. 1999. Context-dependent, risk sensitive foraging preferences in wild Rufous Hummingbirds. *Animal Behavior* 58, no. 1:59-66.
- HURLY, T.A. 2003. The twin threshold model: risk-intermediate foraging by rufous hummingbirds, (*Selasphorus rufus*). *Animal Behaviour* 66, no. 4: 751-761.
- KACELNIK, A., y M. BATESON. 1996. Risky theories-the effects of variance on foraging decisions. *American Zoologist* 36, no. 4: 402-434.
- KITAYSKY, A.S., J.C. WINGFIELD, y J.F. PIATT. 2001. Corticosterone facilitates begging and affects resource allocation in the black-legged kittiwake. *Behavioral Ecology* 12, no 5: 619-625.
- KLEIMAN, D., M. ALLEN, K. THOMPSON, y S. LUMPKIN. (eds). 1996. *Mild Mammals in captivity: Principles and Techniques*. 2da. Edición. The University Of Chicago Press. Chicago, IL/London. Pp. 390-416.
- LARA, C. 2006. Temporal dynamics of flowers use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecosciencie* 13, no. 1: 23-29.
- LARA-RODRÍGUEZ, N.Z., R. DÍAZ-VALENZUELA, V. MARTÍNEZ- GARCÍA, E. MAURICIO-LOPÉZ, S.A. DÍAZ, O.I. VALLE, A.D. FISHER, C. LARA y R. ORTIZ-PULIDO. 2012. Redes de interacción planta-colibrí del centro-este de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83, no. 2: 569-577.
- LÓPEZ-CALLEJA, M. V., M. J. FERNÁNDEZ, y F. BOZINOVIC. 2003. The integration of energy and nitrogen balance in the hummingbird *Sephanoides sephaniodes*. *Journal of Experimental Biology* 206, no. 19: 3349-3359.

- LOTZ, C.N., C. MARTÍNEZ DEL RIO, y S.W. NICOLSON. 2003. Hummingbirds pay a high cost for a warm drink. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 173, no. 6: 455-462.
- LYNN, S.E., A.M. HOUTMAN, W.W. WEATHERS, E.D. KETTERSON, y V. NOLAN JR. 2000. Testosterone increases activity but not daily energy expenditure in captive male dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Animal Behaviour* 60, no. 5: 581-587.
- MARTIN L.B. 2009. Stress and immunity in wild vertebrates: timing is everything. *General and Comparative Endocrinology* 163, no. 1: 70-76.
- MCGLOTHLIN, J.W., D.J. WHITTAKER, S.E. SCHROCK, N.M. GERLACH, J.M. JAWOR, E.a. SNAJDR, y E.D. KETTERSON. 2010. Natural selection on testosterone production in a wild songbird population. *The American Naturalist* 175, no. 6: 687-701.
- PARK H.M. 2008. Hypothesis testing and statistical power of a test. The University Information Technology Services (UITS) Center for Statistical and Mathematical Computing, Indiana University, Bloomington, IN: 41.
- PARTECKE J., I. SCHWABL, E. GWINNER. 2006. Stress and the city: urbanization and its effects on the stress physiology in European blackbirds. *Ecology* 87, no. 8: 1945-1952.
- PERETZ, E. (1968). Estrogen dose and duration of the mating period in cats. *Physiology and Behaviour* 3, no. 1: 41-43.
- PYKE, G.H. 1991. What does it cost a plant to produce floral nectar?. *Nature* 350. 58-59.
- PYKE, G.H. 1978. Optimal foraging in hummingbirds: testing the marginal value theorem. *American Zoologist* 18, no. 4: 739-752.
- S.A.S. INSTITUTE AND PUBLISHING. 2009. *Jmp 8 Statistics and Graphics Guide*.

- REAL, L., y T. CARACO. 1986. Risk and foraging in stochastic environments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 371-390.
- SCHOECH S.J., M.A. RENSEL, T.E. WILCOXEN. 2012. Here today, not gone tomorrow: long-term effects of corticosterone. *Journal Ornithology*. 153, no. 1: 217-226.
- SIITERI, P.K. 1981. Extraglandular oestrogen formation and serum binding of oestradiol: relationship to cancer. *The Journal of Endocrinology*. 89. Suppl: 119-129.
- SOKAL R.R., F.J. ROHLF .1969. *Biometry: The Principles and practice of statistics in Biology Research*. W.H. Freeman and Company Eds., New York, U.S: 404.
- VILLAFANE T.A. 2002. Concentración de hormonas esteroides y degradación física de excrementos de puma y jaguar. Tesis. Universidad Autónoma del Estado de México. Programa de maestría y doctorado en ciencias agropecuarias y recursos naturales.
- WHILE G.M., C. ISAKSSON, J. MCEVOY, D.L. SINN, J. KOMDEUR, E. WAPSTRA, T.G.G. GROOTHUIS. 2010. Repeteable intra-individual variation in plasma testosterone concentration and its sex-specific link to aggression in a social lizard. *Hormones and Behaviour* 58, no. 2: 208-213.
- WINGFIELD, J.C. 1984. Androgens and mating systems: testosterone-induced polygyny in normally monogamous birds. *The Auk* 101, no. 4: 665-671.
- WINGFIELD, J.C., R.E. HEGNER, A.M. DUFTY JR, y G.F. BALL. 1990. The "challenge hypothesis": theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies. *American Naturalist* 136, no. 6: 829-846.

- WINGFIELD, J.C. 1994. Modulation of the adrenocortical response to stress in birds. In: Davey, K.G., Peter, R.E., Tobe, S.S. (Eds.), Perspectives in Comparative Endocrinology, National Research Council, Canada, Ottawa: 520–528.
- WIKELSKI M., S. LYNN, J.C. BREUNER, J.C. WINGFIELD, G.J. KENAGY. 1999. Energy metabolism, testosterone and corticosterone in white-crowned sparrows. Journal of Comparative Physiology A 185, no. 5: 463- 470.

Capítulo 5

Conclusión General

Conclusión General

En esta tesis se ha analizado la sensibilidad al riesgo expresada por las especies de colibríes *H. leucotis* y *S. platycercus* en el PNLM. Este análisis se ha hecho considerando la sensibilidad al riesgo en condiciones naturales y artificiales, en este último caso tomando en cuenta la experiencia previa y el nivel de las hormonas esteroides.

Considerando el objetivo general del proyecto la conclusión general puede resumirse en cuatro puntos:

- (1) En condiciones naturales los individuos de las especies *H. leucotis* y *S. platycercus* se comportan como indiferentes al riesgo,
- (2) Bajo condiciones de laboratorio y con recompensas controladas, en número y calidad (flores artificiales con néctar artificial), *H. leucotis* continuó comportándose como indiferente al riesgo, mientras que *S. platycercus* mostró ser aversivo,
- (3) Se observó que una experiencia previa de 10 minutos no fue suficiente para modificar la conducta de las dos especies de colibríes en cuanto a su sensibilidad al riesgo, y;
- (4) La respuesta de *H. leucotis* puede variar dependiendo de la cantidad de hormonas esteroides presente en sus heces fecales, pues los individuos propensos al riesgo mostraron niveles más altos de testosterona que los individuos aversivos al riesgo.

El haber realizado un estudio tanto con una aproximación experimental como bajo condiciones naturales proporcionó evidencia de que los factores que interactúan durante el forrajeo en colibríes pueden modificar la conducta y la manera en que los individuos ven su entorno y así influir en sus decisiones de forrajeo (Bateson 2002a, Hurly y Osssen. 1999,

Hurly 2003, Healy y Hurley 2013). Es posible que este conocimiento nos lleve en el futuro a la comprensión de la sensibilidad al riesgo en colibríes (Healy y Hurly 2013).

Los datos de este trabajo confirman que en las decisiones de los individuos (Kacelnik y Bateson 1996) interfieren factores que incluso no han sido considerados (e.g. el nivel hormonal; Cap. IV). Tal es el caso de lo mostrado por *S. platycercus* quien tuvo una conducta de indiferencia en un medio ambiente natural y fue, por el contrario, aversivo al riesgo en un ambiente experimental. Ocurrió lo mismo con *H. leucotis*, que presentó indiferencia al riesgo en condiciones naturales, pero al determinarse el nivel de hormonas en la sangre resultó que los individuos con más testosterona eran más propensos al riesgo que los que tuvieron menos testosterona. Este tipo de conductas podrían explicarse, como se definió en el Cap. III, considerando los conceptos de neofobia y neofilia (Mettke-Hofmann y Gwinner 2003, 2004, Mettke-Hofmann y Greenberg 2005, Mettke-Hofmann *et al.* 2005a y 2005b, Mettke-Hofmann *et al.* 2009).

Es de esperar que el enfoque dado en este trabajo muestre que se pueden abordar de manera diferente las mismas preguntas sobre la toma de decisiones durante el forrajeo en colibríes. Los resultados permiten sugerir que la sensibilidad al riesgo depende de la especie y de algunas condiciones corporales internas (e.g. nivel de hormonas) (Hurly 1999, Elekonich y Winfield 2000, Lynn *et al.* 2000, Bateson 2002a, Hurly 2003, López-Calleja 2003) y externas (i.e. calidad del néctar) (Waser y McRobert 1998, Bateson 2002b) de los individuos, mientras que otras condiciones, como la experiencia previa de corto plazo (i.e. 10 minutos) o medio ambientales (i.e. variabilidad en número de flores y temperatura, volumen y concentración de néctar), no parecen tener un efecto significativo en su sensibilidad. En el futuro es conveniente determinar si los resultados encontrados en las especies estudiadas se repiten en otras especies de colibríes. Obtener más datos

comparativos ayudaría a determinar qué factores determinan las decisiones durante el forrajeo en colibríes (Healy y Hurley 2013).

Literatura Citada

- BATESON, M. 2002a. Context-dependent foraging choices in risk-sensitive starlings. *Animal Behaviour* 64, no. 2: 251-260.
- BATESON, M. 2002b. Recent advances in our understanding of risk-sensitive foraging preferences. *Proceedings of the Nutrition Society* 61, no. 4: 509-516.
- ELEKONICH, M.M., y J.C. WINGFIELD. 2000. Seasonality and hormonal control of territorial aggression in female song sparrows (Passeriformes: Emberizidae: *Melospiza melodia*). *Ethology* 106, no. 6: 493-510.
- HEALY, S.D. y T.A. HURLY. 2013. What hummingbirds can tell us about cognition in the wild. *Comparative Cognition & Behavior Reviews. Cognition in the Wild* 8: 33-28.
- HURLY, T.A. y D. OSSEN. 1999. Context-dependent, risk sensitive foraging preferences in wild Rufous Hummingbirds. *Animal Behavior* 58, no. 1:59-66.
- HURLY, T.A. 2003. The twin threshold model: risk-intermediate foraging by rufous hummingbirds, (*Selasphorus rufus*). *Animal Behaviour* 66, no. 4: 751-761.
- KACELNIK, A., y M. BATESON. 1996. Risky theories-the effects of variance on foraging decisions. *American Zoologist* 36, no. 4: 402-434.
- LYNN, S.E., A.M. HOUTMAN, W.W. WEATHERS, E.D. KETTERSON, y V. NOLAN JR. 2000. Testosterone increases activity but not daily energy expenditure in captive male dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Animal Behaviour* 60, no. 5: 581-587.
- LÓPEZ-CALLEJA, M.V., M.J. FERNÁNDEZ, y F. BOZINOVIC. 2003. The integration of energy and nitrogen balance in the hummingbird *Sephanoides sephaniodes*. *Journal of Experimental Biology* 206, no. 19: 3349-3359.
- METTKE-HOFMANN, C. y E. GWINNER. 2003. Long-term memory for a life on the

- move. Proceedings of the National Academic of Sciences of the United States of America 100, no. 10:5863-5866.
- METTKE-HOFMANN, C. y E. GWINNER. 2004. Differential assessment of environmental information in a migratory and a non-migratory passerine. *Animal Behaviour* 68, no. 5:1079-1086.
- METTKE-HOFMANN, C. y R. GREENBERG. 2005. Behavioral and cognitive adaptations to long distance migration. *In*: R. Greenberg y P.P. Marra (eds.). *Birds of two worlds: the ecology and evolution of migratory birds*. Johns Hopkins University Press. Baltimore, Maryland, EUA: 114-123.
- METTKE-HOFMANN, C., C. EBERT, T. SCHMIDT, S. STEIGER y S. STIEB. 2005a. Personality traits in resident and migratory warbler species. *Behaviour* 142:1357-1375.
- METTKE-HOFMANN, C., M. WINK, H. WINKLER y B. LEISLER. 2005b. Exploration of environmental changes relates to lifestyle. *Behavior Ecology* 16, no. 1: 247-254.
- METTKE-HOFMANN, C., S. LORENTZEN, E. SCHLICHT, J. SCHNEIDER y F.WERNER. 2009. Spatial neophilia and spatial noephobia in resident and migratory warblers (*Sylvia*). *Ethology* 115. No 5: 482-492.
- WASER, N.M. y J.A. MCROBERT. 1998. Hummingbird foraging at experimental patches of flowers: evidence for weak risk-aversion. *Journal of Avian Biology* 29, no. 3:305-313.