



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 (Mettke-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 (cáñamo, 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 × 41 × 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).

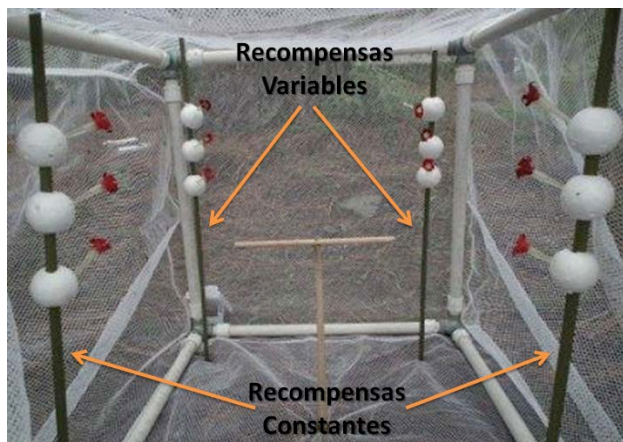


Figura 2. Posición de los arreglos en la jaula experimental. Se presentan dos arreglos variables (ubicados al fondo) con dos flores con 0.2 ml de néctar al 0% y una flor con 0.2 ml de néctar al 30% y dos arreglos constantes (ubicados al frente) con tres flores con 0.2 ml cada una con néctar al 10%.

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 rellenaron, 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 rellenados 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).

Selasporus 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 *Selasporus 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		

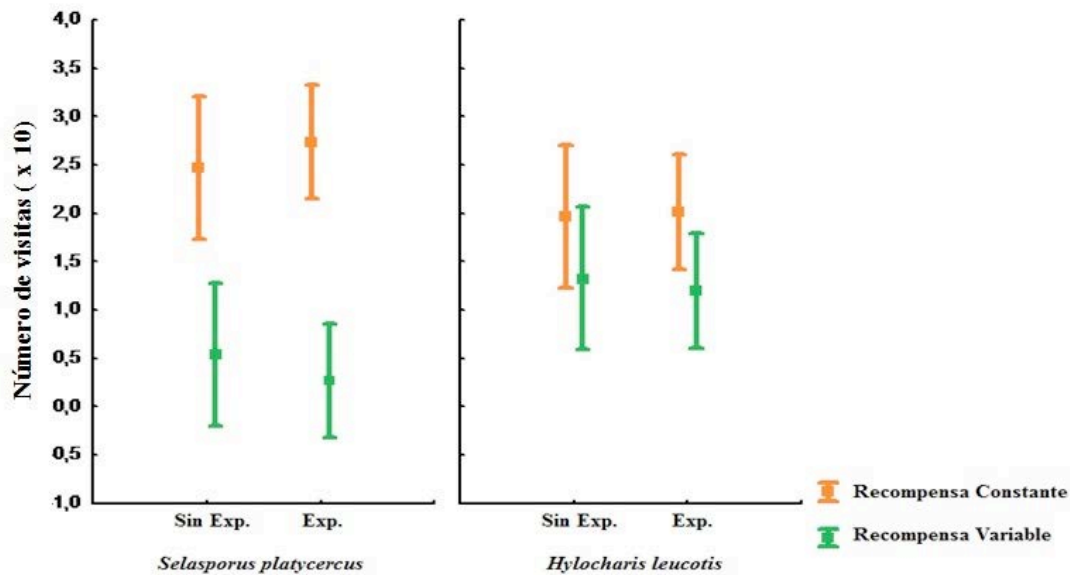


Figura 3. Número de visitas de dos especies de colibríes (*Hylocharis leucotis* y *Selasphorus platycercus*), con diferente nivel de experiencia (sin y con), a flores artificiales con dos tipos de recompensa (constante y variable). En las gráficas, se muestra el valor de la media ± 1 EE.

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 alguno 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 isótopos 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. Checklist of North American birds. 7ª 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.
- 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* 98:98-104.
- 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 Veegt, 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. Diaz-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.