



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Efecto de las señales visuales y la calidad del néctar en la toma de decisiones económicas en *Apis mellifera*

Juan Carlos Hernández Peña

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Maestría en Ciencias Biología
Bogotá, Colombia
2019

Efecto de las señales visuales y la calidad del néctar en la toma de decisiones económicas en *Apis mellifera*

Juan Carlos Hernández Peña

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

Magister en Ciencias Biología

Directora:

Marisol Amaya Márquez Ph.D.

Instituto de Ciencias Naturales

Codirector:

Jair García Mendoza Ph.D.

Departamento de Media y Comunicación

Universidad RMIT

Línea de Investigación:

Ecología cognitiva

Universidad Nacional de Colombia Facultad
de Ciencias, Departamento de Biología

Bogotá, Colombia

2019

*Con cariño dedico este documento a mi
madre Luz Mila Peña Marín,
Su esfuerzo y determinación en la vida han
sido un ejemplo para mí.*

Agradecimientos

Las personas a continuación son parte del proceso que ha permitido desarrollar esta tesis y en el camino me han ayudado a formarme como mejor persona e investigador:

A la Doctora MARISOL AMAYA MÁRQUEZ, profesora asociada del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia y directora de esta tesis de maestría. Agradezco por su liderazgo y guía en el desarrollo la línea de investigación de la ecología cognitiva en las abejas, por sus enseñanzas y apoyo de gran ayuda que me permitieron afrontar de la mejor manera los retos durante el desarrollo de esta pregunta de tesis.

Al Doctor JAIR GARCÍA MENDOZA, investigador en el área de Ecología Visual de la Universidad RMIT en Melbourne (Australia) y codirector de esta tesis. Agradezco por su apoyo y guía en el análisis de espectral de color y análisis estadístico, por sus observaciones al documento tesis.

Al Doctor HARRINGTON WELLS, profesor de la Universidad de Tulsa en Oklahoma (EUA). Agradezco por sus observaciones durante el desarrollo del diseño experimental y ayuda en la elaboración de la arena experimental de gran importancia para la construcción de esta pregunta de investigación.

Al Magister VÍCTOR MANUEL SOLARTE, estudiante de doctorado de la Universidad Nacional de Colombia. Agradezco por su apoyo y compañerismo durante la fase de toma de datos.

Al estudiante EDWARD JAMES WALTHER PÉREZ RAYO de la Universidad Nacional de Colombia. Agradezco por su ayuda en la fase final de toma de datos.

Efecto de las señales visuales y la calidad del néctar en la toma de decisiones económicas en *Apis mellifera* var. africanizada

A la estudiante ELIZABETH GARZÓN NAVAS del Politécnico Gran Colombiano. Agradezco por su ayuda en la toma de datos y elaboración de material floral, por su compañía y apoyo emocional.

AI LABORATORIO DE ECOLOGÍA COGNITIVA del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad de Colombia por brindarme el espacio y logística sin el cual no hubiese sido posible desarrollar este trabajo de tesis.

AI LABORATORIO DE INVESTIGACIONES EN ABEJAS por el préstamo del material biológico para el desarrollo de esta tesis.

A la UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA por contribuir a mi formación académica y personal a través del programa de Maestría en Ciencias Biología. Por ser una excelente universidad que fomenta el pensamiento crítico y brinda bienestar a sus estudiantes.

Resumen

En la naturaleza los organismos se encuentran inmersos en situaciones donde múltiples factores actúan simultáneamente. La percepción de la complejidad ambiental impone tareas que requieren de habilidades en el manejo de la información para alcanzar respuestas de desempeño ecológico que maximicen la aptitud biológica. El color es una percepción causada por propiedades físicas y químicas de las flores en el espacio visual de las abejas y afecta su capacidad de discriminación perceptual. La disponibilidad y la calidad del néctar afectan la escogencia floral de los polinizadores. Este estudio evaluó simultáneamente el efecto de la distancia perceptual de color y la diferencia en la concentración del néctar en la escogencia floral de *A. mellifera* L. var. africanizada. Se utilizaron parches de flores artificiales en los que se controló la distancia entre flores, la forma floral, la densidad de cada tipo floral y el volumen de solución azucarada ofrecido. La aproximación experimental usó condicionamiento diferencial y visualización sucesiva de color en vuelo libre. Las abejas se vieron expuestas a parches florales con distinto grado de similitud perceptual de color. Se registraron las elecciones florales de las abejas durante su actividad de forrajeo en tres situaciones tratamiento donde se cambió la concentración de azúcares en la solución asociada al color floral. Las abejas presentaron respuestas conductuales mediadas por procesos de aprendizaje que afectaron su capacidad de optimización de recurso. La exactitud y velocidad de la escogencia correcta se vio afectada por la capacidad de las abejas de discriminar el color y la concentración del néctar asociado a los tipos florales. Las abejas generaron expectativa al color y ésta fue dependiente de la distancia perceptual del color y la diferencia de concentración del néctar asociado a cada tipo floral. Este fenómeno tuvo costos en la adaptación de la conducta de escogencia floral correcta cuando cambió la oferta de néctar.

Palabras clave: Toma de decisiones, Color floral, Optimización, Aprendizaje, Polinizadores, Cambio ambiental, Plasticidad comportamental

Abstract

In nature, organisms are immersed in situations where multiple factors act simultaneously. The perception of environmental complexity imposes tasks that require skills in the management of information to achieve ecological performance responses that maximize biological fitness. Color is a perception caused by the physical and chemical properties of flowers in the visual space of bees and affects their capacity for perceptual discrimination. The availability and quality of nectar affect the floral choice of pollinators. This study simultaneously evaluated the effect of the perceptual distance of color and the difference in the concentration of the nectar in the floral selection of *Apis mellifera* L. var. Africanized. Patches of artificial flowers were used in which the distance between flowers, the floral shape, the density of each floral type and the volume of sucrose solution were controlled. The experimental approach used differential conditioning and successive color visualization in free flying. The bees were exposed to floral patches with different degrees of perceptual color similarity. The floral choices of the bees were recorded during their foraging activity in three treatment situations where the concentration of the nectar associated with the floral color changed. The bees presented behavioral responses mediated by learning processes that affected their resource optimization capacity. The accuracy and speed of the correct choice was affected by the ability of the bees to discriminate the color and concentration of the nectar associated with the floral types. The bees generated expectation to the color and this was dependent on the perceptual distance of the color and the difference of concentration of the nectar associated with each floral type. This phenomenon had costs in adapting the correct floral choice behavior when the nectar supply changed.

Keywords: Decision making, Color flower, Optimization, Learning, Pollinators, Environmental change, Behavioral plasticity

Introducción.....	1
1. Marco teórico.....	3
1.1 Ecología cognitiva	3
1.1.1 Interacción señal y receptor	5
1.2 Forrajeo óptimo	6
1.2.1 Decisión.....	8
1.2.2 Constancia floral individual	9
1.3 Color floral.....	11
1.3.1 Color en el espacio visual de las abejas	12
1.3.2 Discriminación de color.....	17
1.3.3 Preferencia de color.....	20
1.4 Recurso floral	21
1.4.1 Concentración y volumen	23
1.4.2 Expectativa por el recurso floral.....	24
1.4.3 Riesgo	25
1.4.4 Percepción del recurso	26
1.5 Aprendizaje	27
1.5.1 Aprendizaje en abejas	28
1.5.2 Memoria.....	31
1.5.3 Tasa de aprendizaje	37
1.5.4 Plasticidad en el aprendizaje	38
1.6 Conducta Instrumental	40
1.6.1 Configuración experimental de la conducta instrumental	41
1.6.2 Aprendizaje asociativo en la conducta instrumental.....	43
1.6.3 Condicionamiento diferencial y visualización sucesiva del color	47
2. Planteamiento del problema.....	49
2.1 Hipótesis	50
2.1.1 Hipótesis general.....	50
2.1.2 Hipótesis específica.....	50
3. Objetivos.....	51
3.1 General	51
3.1.1 Específicos	51
4. Materiales y métodos	52
4.1 Parche floral	53
4.1.1 Reclutamiento y registro de visitas.....	54
4.2 Tipo de condicionamiento.....	55
4.3 Diseño experimental.....	56
4.3.1 Distancia de color	57
4.3.2 Concentración de azúcares en el néctar	61
4.4 Análisis de datos	61
4.4.1 Modelos Generalizados Lineales Mixtos	61
4.4.2 Distancia de color y la diferencia de concentración en la escogencia floral....	64
5. Resultados.....	67

5.1 Distancia de color y diferencia de concentración en la escogencia floral.....	67
5.1.1 Escogencia floral inicial (Tratamiento 1)	67
5.1.2 Escogencia floral optima (tratamiento 2)	70
5.1.3 Escogencia floral óptima en situación de cambio oferta de néctar (tratamiento 3).....	75
5.1.4 Escogencia floral al color entrenado entre tratamientos	81
6. Discusión.....	86
6.1 Distancia de color y diferencia de concentración de néctar en la escogencia floral.....	86
6.2 Cambio de oferta de néctar en la escogencia floral	90
7. Conclusiones	94
A. Anexo: Control de posición y marcas de abeja	96
Prueba de Contraste de Signos de Wilcoxon con corrección de continuidad.	97
B. Anexo: Análisis de Efectos Mixtos del Modelo Generalizado	98
C. Anexo: Cálculo probabilidad de escogencia correcta visualización simultánea	103
Bibliografía	104

Lista de Figuras

Figura 1-1: Representación en el espacio visual de <i>Apis mellifera</i> de los tipos de color y su valor de reflectancia.....	16
Figura 1-2: Representación en el espacio visual de <i>Apis mellifera</i> de los tipos de color y su valor de reflectancia.....	17
Figura 4-1: Ubicación de la zona experimental.....	52
Figura 4-2: Parche floral.....	53
Figura 4-3: Visitas florales.....	55
Figura 4-4: Contextos de distancia de color.....	58
Figura 4-5: Valores de reflectancia de los estímulos de color y adaptación cromática al fondo.....	59
Figura 4-6: Ubicación en el hexágono de color de los estímulos de color.....	60
Figura 4-7: Diseño factorial.....	64
Figura 5-1: Efecto de las visitas en la escogencia floral en el tratamiento 1.....	68
Figura 5-2: Efecto de la distancia de color y número de visitas en la escogencia floral en el tratamiento 1.....	69
Figura 5-3: Efecto de las visitas en la escogencia floral en el tratamiento 2.....	71
Figura 5-4: Efecto de la distancia de color y número de visitas en la escogencia floral en el tratamiento 2.....	72
Figura 5-5: Efecto de la diferencia de concentración y número de visitas en la escogencia floral en el tratamiento 2.....	73
Figura 5-6: Efecto de la distancia de color y número de visitas en la escogencia floral por cada nivel de diferencia de concentración en el tratamiento 2.....	74
Figura 5-7: Efecto de las visitas en la escogencia floral en el tratamiento 3.....	77
Figura 5-8: Efecto de la distancia de color y número de visitas en la escogencia floral en el tratamiento 3.....	78
Figura 5-9: Efecto de la diferencia de concentración y número de visitas en la escogencia floral en el tratamiento 3.....	79
Figura 5-10: Efecto de la distancia de color y número de visitas en la escogencia floral por cada nivel de diferencia de concentración en el tratamiento 3.....	80
Figura 5-11: Conducta de escogencia al color entrenado experimentos 1 y 2.....	82
Figura 5-12: Conducta de escogencia al color entrenado experimentos 3 y 4.....	83
Figura 5-13: Conducta de escogencia al color entrenado experimentos 5 y 6.....	84
Figura 5-14: Conducta de escogencia al color entrenado experimentos 7 y 8.....	85

Lista de tablas

Tabla 1-1. Tipos de condicionamiento instrumental según la contingencia respuesta-consecuencia y los resultados que genera.....	42
Tabla 4-1: Serie experimental.....	57
Tabla 5-1: Valores de significancia para los niveles de cada factor del modelo en el tratamiento 1.....	70
Tabla 5-2: Valores de significancia para los niveles de cada factor del modelo en el tratamiento 2.....	75
Tabla 5-3: Valores de significancia para los niveles de cada factor del modelo en el tratamiento 3.....	81

Introducción

Las abejas en su ciclo de forrajeras se ven expuestas a la toma de decisiones para poder desempeñar con éxito las tareas relacionadas con regresar a la colonia, explotar lugares para la búsqueda de alimento, sincronizarse en el día para realizar las tareas de forrajeo, presentar un patrón de escogencia floral óptimo. Este último, representa para las abejas forrajeras la tarea de buscar, visitar y acceder a flores para obtener recursos y llevarlos a la colmena (Oster & Wilson, 1978). Este resulta en un patrón de conducta susceptible de retroalimentación contexto dependiente (Weiss, 1971). Además, es indispensable para los individuos como las abejas que se caracterizan por recolectar recursos y almacenarlos en un nivel central (Frisch, 1957).

El paisaje floral es diverso dada la variación intraespecífica e interespecífica de especies de plantas que han desarrollado flores, además de los cambios a lo largo de la fenología floral (Linné, 1756; Núñez, 1977; Rathcke & Lacey, 1985; Chittka & Menzel, 1992; Amaya-Márquez, 2009a, 2009b; Renner, 2017), las condiciones ambientales y la competencia entre polinizadores (Núñez, 1977; Vogel, 1983; Baker & Baker, 1983, Nachev *et al.*, 2017). De manera que el paisaje floral resulta ser un sistema multidimensional que expone complejidad de texturas, formas, tamaños, olores, colores asociados a los recursos, los cuales en sí mismos son variables, y a lo cual las abejas forrajeras deben enfrentarse durante la búsqueda de alimento (Gould, 1987; Chittka & Thomson, 2001; Leonard *et al.*, 2011; Perry *et al.*, 2017). En ese sentido, el paisaje floral es un entorno físico que constantemente ofrece información que es susceptible de ser explotada según las capacidades de percepción, reconocimiento, y comparación de señales que pueden hacer las abejas (Kevan & Menzel, 2012). Se ha reconocido que las abejas son organismos que poseen habilidades cognitivas que les permiten ajustar su conducta para responder a una tarea a la cual están motivadas, como la consecución de néctar (Chittka & Menzel, 1992;

2 Efecto de las señales visuales y la calidad del néctar en la toma de decisiones económicas en *Apis mellifera* var. africanizada

Dyer & Neumeyer, 2005; Zhang *et al.*, 2006; Amaya-Márquez & Wells, 2008; Dyer *et al.*, 2012; Morawetz *et al.*, 2013).

El uso correcto de la información del ambiente es crítico para las abejas, máxime si se hallan expuestas a un ambiente de cambio. Esto resulta relevante en una etapa donde prima la búsqueda de recursos florales. La teoría de forrajeo óptimo predice que los forrajeros pueden maximizar la toma de energía y cambiar a un patrón de escogencia rentable (Stephens & Krebs, 1986). Pero en los procesos de escogencia, las abejas deben hacer uso de procesos cognitivos para discriminar, reconocer y elegir con base en estímulos predictores. En este sentido, la variabilidad en las propiedades de estímulos como el color y la calidad del recurso funcionan como señales que favorecen la tasa de aprendizaje y les permite a las abejas tener comportamiento con base en su capacidad de asociar las señales con la recompensa (Bitterman, 1976, 1996; Menzel, 1979, 1990; 1999; 2001, Menzel *et al.*, 2005; Krebs & Inman, 1994; Lehrer, 1993; Chittka & Thomson, 2001; Kunze & Gumbert, 2001; Cheng & Wignall, 2006; Gil *et al.*, 2007; Amaya-Márquez, 2009; Leonard *et al.*, 2011; Kevan & Menzel, 2012; Dyer *et al.*, 2012; Perry *et al.*, 2017).

Se ha reconocido que el aprendizaje permite a un organismo cambiar su conducta ante el cambio ambiental y adaptarse al optimizar su conducta según la tarea que deba desempeñar. Así como también el aprendizaje depende de las características de las señales y las capacidades del receptor para discriminarlas (Gould, 1993; Dukas, 1998; Domjan *et al.*, 2010; Bouton, 2016). De manera que aspectos económicos, cognitivos, y contextuales se derivan de la interacción planta-abeja y propician la expresión de fenotipos conductuales (Waser, 1986; Amaya-Márquez, 2008, 2009a, 2009b), los cuales son de interés para las abejas y han sido reconocidos por su influencia en su aptitud biológica y beneficios en los procesos de polinización (Kevan & Menzel, 2012; Perry *et al.*, 2017)

1. Marco teórico

1.1 Ecología cognitiva

La cognición de un organismo le permite adquirir, retener y usar información de forma flexible y adaptativa (Dukas, 1998). Esta dimensión determina rasgos del comportamiento que afectan la ecología y evolución de una especie tales como la selección de hábitat, la escogencia de alimento y diversidad de dieta, evitación de predadores, escogencia de pareja, comportamiento social y cambios comportamentales dirigidos a la radiación adaptativa entre otros (Mayr, 1963; Dukas, 1998). Los rasgos cognitivos están determinados por una mezcla de factores genéticos y ambientales (Richards, 1987; Plomins *et al.*, 2013). Los seres vivos deben de proveerse de recursos para sobrevivir y para ello la obtención de alimento juega un papel fundamental en el desarrollo y mantenimiento de las funciones básicas que un organismo necesita (Stephens & Krebs, 1986). Una especie biológica depende de la estabilidad de las poblaciones, las que a su vez se soportan en las capacidades y el éxito de los individuos que la conforman. En el éxito de un organismo pueden actuar varios aspectos biológicos como la morfología, fisiología, genética, y el comportamiento como su capacidad de cambiar de conducta respecto al cambio ambiental (Stephens & Krebs, 1986; Biesmeijer & Slaa, 2004; Domjan *et al.*, 2010).

Un insecto que vuela en búsqueda de alimento está sujeto a procesos de uso de la información de entrada en su sistema perceptivo y a hacer uso de la información previamente almacenada (Chittka, 1998). Para el caso de los insectos que extraen recursos de las flores, la elección de un tipo floral implica el manejo de la información asociada a la cantidad y calidad de la(s) señal(es) que posee esa fuente de alimento

(Leonard *et al.*, 2011). A partir del reconocimiento que puede hacer un organismo se definen aspectos en la calidad de la respuesta (Dukas, 1998). Se reconoce que *Apis mellifera* aprende a reconocer señales de color de las flores y a discriminar sobre las características de esta señal para su posterior explotación y obtención del recurso (Wells & Wells, 1986; Hill *et al.*, 1997; Chittka *et al.*, 2001; Dyer & Neumeyer, 2005; Amaya-Márquez, 2009a, 2009b; Perry *et al.*, 2017). La interacción entre las abejas y las flores plantea una situación permanente que se ajusta a la de cómo las señales florales buscan generar una(s) respuesta(s) por parte del receptor, el cual a su vez intenta reconocer estas señales porque le permiten tener acceso a una recompensa (Dukas, 1998; Leonard *et al.*, 2011). En este proceso evolutivo, aparecen mecanismos cognoscitivos y capacidades de percepción en el individuo, así como cualidades físicas y químicas en la señal que afectan eventos de elección como la escogencia floral en las abejas. El reconocimiento de la señal involucra un cotejo de la información presente en el ambiente y la preexistente en el individuo, lo cual en su mayoría involucra compromisos asociados al uso de la información como la velocidad y exactitud; la habilidad de generalización y especificidad; la capacidad de memoria; el costo energético entre otros (Dukas, 1998, 2002, 2004; Chittka *et al.*, 2003; Kunze & Gumbert, 2001; Dyer & Chittka, 2004; Burns & Dyer, 2008; Amaya-Márquez, 2009b; Amaya *et al.*, 2014). En ese sentido, el estudio de las capacidades cognitivas no puede dejar de lado el contexto ecológico y evolutivo de las abejas. Como por ejemplo la interpretación de las fases de memoria y su sustrato neurobiológico en términos de la ecología de forrajeo de las abejas (Menzel, 1999; Giurfa, 2007).

La cognición en animales polinizadores como las abejas, involucra procesos de expectativa, predicción, orientación espacial y temporal, y la comunicación (Papaj & Lewis, 1993). Esto implica la interrelación de varios componentes como la percepción, el aprendizaje, la memoria de trabajo, la memoria a largo plazo, la atención y la toma de decisiones (Dukas & Ratcliffe, 2009). Las habilidades cognitivas requieren el uso de la información del ambiente para hacer la elección correcta cuando existe la posibilidad de obtener una ganancia, en el caso de la conducta de forrajeo es de tipo calórica al escoger la mejor recompensa. Esto permite acceder a la fuente de alimento en un ambiente que cambia con rapidez. Se reconoce que el aprendizaje y el uso de la información del contexto maximiza la toma de energía, factor que repercute positivamente en la aptitud biológica de

la colonia (Stephens & Krebs, 1986; Menzel, 1990; Papaj & Lewis, 1993; Seeley, 1986, 1994; Ferguson *et al.*, 2001) y, repercute en el éxito de la población (Oster & Wilson, 1978). La interacción flor-abeja es un proceso continuo que define la evolución de las señales y los sistemas de reconocimiento de información del individuo, donde escoger el recurso con mayor valor energético es de vital importancia para la supervivencia del individuo y el fortalecimiento de la población a la que pertenece, como en el caso de insectos sociales como las abejas. De manera que la actividad de escogencia se convierte en un problema de resolución de problema económico donde el comportamiento de forrajeo es transversal a aspectos ecológicos y de aptitud biológica tanto para las abejas como las plantas (Kevan *et al.*, 1990; Kearns *et al.*, 1998; Kevan & Viana, 2003; Klein *et al.*, 2007; Aizen & Harder, 2009; Gallai *et al.*, 2009; Kevan & Menzel, 2012; Nates, 2016).

1.1.1 Interacción señal y receptor

En los animales el filtro sensorial debe ser ajustado para que exista una respuesta adecuada durante el comportamiento. Se han propuesto modelos sobre la interacción del señalizador y el receptor, donde se explica cómo la señal en el ambiente busca generar una(s) respuesta(s) del receptor, que a su vez intenta reconocerla(s) y responder satisfactoriamente. Allí se reconocen los mecanismos cognitivos del individuo sobre el reconocimiento de la señal y la evolución de la misma señal, porque se considera que existe un proceso de comparación continuo entre la naturaleza física de la señal y la representación cognitiva del individuo por parte de ésta (Enquist & Arak, 1998). Esto es relevante cuando se observan procesos de hetero especificidad en las comunidades de plantas (Feinsinger, 1987).

Los modelos de reconocimiento de la señal describen el acople de la información acerca del estímulo con la información preexistente acerca de este en el receptor. Plantean compromisos asociados al uso de la información como: 1) la velocidad y exactitud de transmisión de información, 2) habilidad de generalización por parte del receptor y/o la necesidad de especificidad en cuanto al tipo de información cuando los detalles importan, y 3) la capacidad de memoria asociada a esto, el costo de almacenamiento y la energía necesaria para funcionamiento del sistema nervioso del receptor (Enquist & Arak, 1998; Amaya-Márquez, 2009b). Para explicar los factores que influyen la respuesta selectiva de un individuo de una señal se han propuesto varios modelos respecto a los mecanismos

que permiten representar la señal y reconocerla, entre ellos: modelos de plantilla; prototipo; características, máquina probabilista y redes artificiales (Enquist & Arak, 1998). También, la evolución y selección de señales han sido expuestas bajo hipótesis explicativas sobre la tendencia del receptor a responder a la señal como: la estimulación diferencial por exageración de características de la señal y la tasa diferencial de aprendizaje por la factibilidad de aprender la señal. Propiedades de la señal como: la intensidad, conspicuidad, contraste, aprendizaje previo de la misma por parte del receptor, tipo de señal compuesta o simple, definen su éxito como señal al aumentar la probabilidad de que sean aprendidas con mayor rapidez por el receptor (Enquist & Arak, 1998).

1.2 Forrajeo óptimo

La toma de decisiones en las abejas se puede evidenciar en la escogencia floral a la que se ven enfrentadas ante la complejidad y variabilidad ambiental. En los modelos de explotación óptima del alimento se asume la capacidad del individuo para discriminar entre opciones antes de tomar la decisión (Stephens & Krebs, 1986). En este sentido, la toma de decisiones involucra la determinación de una acción dado un estado conocido de características relevantes del ambiente y la experiencia del individuo (Dukas, 1998). Se ha encontrado que las abejas pueden desarrollar una trayectoria de forrajeo que se refleja en una constancia floral al tipo escogido, la cual maximiza la tasa promedio de energía neta ganada en la explotación de alimento (Wells *et al.*, 1992; Amaya-Márquez *et al.*, 2014; Perry *et al.*, 2017).

La teoría de la optimización se enmarca en el enfoque adaptativo del estudio del comportamiento animal. Los modelos de optimización han generado predicciones que detallan aspectos del comportamiento que afecta el éxito biológico (Gill & Wolf, 1975). Sin embargo, se ha criticado la capacidad de los animales de desarrollar conductas óptimas y de que éstas sean evolutivamente estables debido al cambio ambiental y limitaciones de tipo fisiológico (Kamil, 1983). En la teoría de forrajeo óptimo se predice que los forrajeros pueden evaluar la calidad del parche buscando optimizar la tasa de ganancia neta y se mantienen en éste mientras el umbral de ganancia se encuentre dentro de lo esperado.

De manera que la disponibilidad de alimento determina la inversión en tiempo/energía que hacen durante la búsqueda de alimento (Charnov, 1976; Stephens & Krebs, 1986; Gil & De Marco, 2009). Sin embargo, la teoría de forrajeo óptimo no capta cómo los forrajeros realizan sus inversiones en ausencia de recompensa (Pyke, 1984; Gil & De Marco, 2009). Esto ha dado lugar a la proposición de otros modelos para explicar el comportamiento de forrajeo en contextos con niveles de recompensa variable (Devenport & Devenport, 1993, 1994; Mazur, 1996).

Los modelos de dieta óptima predicen que los animales explotan el alimento haciendo escogencia de presas e incluyendo en su dieta aquellas que les provean el mayor retorno neto de energía. La modelación matemática de este principio de optimización, por ejemplo, siguiendo a Stephens & Krebs (1986) presenta asunciones para modelar la explotación de presa y maximización de energía por los forrajeros: Las asunciones son: 1) asunción sobre la decisión que se considera la conducta a modelar, 2) asunciones de moneda que permiten evaluar la ganancia neta obtenida de acuerdo con las escogencias efectuadas por el forrajero, y 3) asunciones de limitación como los factores que limitan la libre escogencia y maximización de energía que se podrían obtener (Stephens & Krebs, 1986).

En el modelo de dieta óptima de presa, el forrajero puede o no atacar la presa durante su encuentro y esto depende de la rentabilidad de la presa respecto a la tasa neta de energía ganada por ataque. Existe un orden o rango de rentabilidad que establece si una presa puede ser o no atacada después de ser encontrada. De manera que, el forrajero puede atacar una presa que no es la de mejor rentabilidad dentro de las opciones posibles o hacer la búsqueda de una presa de mayor rango de rentabilidad haciendo uso del principio de oportunidad. Si la pérdida de oportunidad debido al ataque de una presa de bajo rango de rentabilidad excede la ganancia inmediata posible, no es óptimo atacarla independientemente si es encontrado durante la ruta de forrajeo. En ese sentido la conducta de ataque no es consecuencia del encuentro si no que depende de un proceso de toma de decisión. Las mejores decisiones son las que maximizan a lo largo del tiempo la tasa promedio de energía ganada (Stephens & Krebs, 1986).

La teoría de la optimización se superpone con el área de la etología y psicología comparada. En muchos modelos de optimización la experiencia previa juega un papel esencial. Por ejemplo, las tasas de estimación de ingesta calórica en un parche, implican experiencia por parte del forrajero, y la experiencia se encuentra asociada a procesos de aprendizaje y memoria. El área de forrajeo óptimo y el área de aprendizaje animal tienen enfoques interdependientes (Kamil, 1983; Kamil, 1985). Los modelos de forrajeo de dieta óptima predicen que debe haber un cambio repentino de muestreo en la explotación del recurso posterior a la experiencia. Desde el área de la psicología se ha encontrado que las curvas de aprendizaje dependen de la experiencia previa. El tipo de reforzamiento bajo el estudio de forrajeo óptimo implica que todas las elecciones se encuentren recompensadas. En los estudios de aprendizaje el desarrollo de tareas depende de las opciones que son recompensada. El rendimiento en la realización de una tarea puede ser representada como la que tendría un animal bajo un contexto de atacar o no, o escoger entre parches con diferente ganancia energética (Kamil, 1983).

1.2.1 Decisión

En los modelos de dieta óptima el predador debe elegir entre atacar o seguir buscando según el valor promedio de energía de manejo de la presa (Charnov & Orians, 1973). Se asume el forrajero puede hacer uso completo de la información, que el forrajero reconoce la presa o parche a explotar, que su comportamiento depende del tipo de presa que encuentra, y que tiene posibilidad de escoger cuando encuentra la presa (Stephens & Krebs, 1986). La decisión se define como el conjunto de probabilidades de atacar durante el encuentro con la presa, probabilidad que se encuentra entre 0 y 1. La decisión bajo el modelo de optimización reconoce que existe una mejor opción que puede elegirse y que hay un criterio que permite comparar los valores dadas las alternativas de ganancia a partir de una decisión. En este caso, obtener más energía se asume como la mejor elección que puede hacer un forrajero porque obtendrá más energía que aumentará la probabilidad de satisfacer su requerimiento metabólico y será capaz de gastar energía de repuesto en actividades no relacionadas con la alimentación como la lucha, huida y reproducción (Stephen & Krebs, 1986). En el marco de la ecología

cognitivas, la toma de decisiones involucra la ejecución de una acción de acuerdo con la información disponible sobre las características ambientales relevantes y experiencia previa (Brito et al., 2014). La toma de decisiones para la optimización en la toma de recurso por las abejas, requiere que éstas recolecten información para descubrir probabilidades de éxito. En ese sentido el comportamiento de forrajeo en las abejas implica un compromiso entre la colecta de alimento y la recolección de información (Papaj & Lewis, 1993).

1.2.2 Constancia floral individual

La fidelidad floral puede responder a un comportamiento innato dada la especialización en la interacción planta-polinizador, la cual es diferente a la fidelidad floral aprendida, donde diferentes individuos de la misma especie muestran preferencias a fuentes alternativas de flores y esta preferencia puede cambiar con la experiencia (Amaya-Márquez, 2009b). La constancia floral individual es un caso particular de fidelidad floral donde los individuos que forrajean en un parche presentan preferencia floral omitiendo otras alternativas con potencial recompensa (Wells & Wells, 1983; 1986; Chittka *et al.*, 1999; Heinrich, 2004; Hill *et al.*, 1997; Amaya-Márquez, 2009b). Este comportamiento ha sido documentado (Darwin, 1876/2009; Grant, 1950; Ribbands, 1953) y evaluado experimentalmente para señales de color (Wells & Wells, 1986; Hill *et al.*, 1997; Amaya-Márquez & Wells, 2008; Amaya-Márquez, 2009b; Amaya-Márquez *et al.*, 2014). Sobre este comportamiento se ha debatido sobre las causas que lo promueven (Tinbergen, 1951; Lindauer, 1975; Thomson, 1980; Menzel, 1985; Wells & Wells, 1986; Çakmak, 1993; Giurfa, 1995; Hill *et al.*, 1997; Banschbach, 1994; Ohyama, 1994; Brown, 1998; Dukas, 1998; Menzel, 1999; Chittka, 1999; Amaya-Márquez, 2009b; Grüter *et al.*, 2011). Se ha propuesto que el hecho que las abejas continúen visitando el mismo tipo floral posiblemente a pesar de tener alternativas disponibles se deba a limitaciones en la organización de su memoria y procesos de recuperación para el manejo de múltiples fuentes de recurso (Waser, 1986; Greggers & Menzel, 1993; Chittka & Menzel, 1992; Chittka *et al.*, 1999; Amaya-Márquez, 2009b). El desarrollo de tareas simples permitiría que los individuos se especialicen en una o pocas especies florales (Waser, 1986), lo cual sería beneficioso en términos de menores tiempos de visita a fuentes florales evitando cambiar entre flores con diferentes requerimientos de manejo (Darwin, 1876/2009; Amaya-Márquez, 2009b). Aunque las abejas pueden maximizar energía visitando las flores más cercanas (Levin & Anderson, 1970), la estrategia de constancia individual al color sucede sin tener en cuenta la distancia a la que

se encuentren las flores (Marden & Waddington; 1981) y no permite muestrear las opciones florales (Wells y Wells, 1986; Hill et al., 1997). La constancia floral por sí misma es una conducta que define al forrajero como un vector de transporte que afecta la probabilidad de encuentro de gametos conspecíficos, evento necesario para el éxito reproductivo de la planta (Grant, 1949; Free, 1963,1966; Free & Williams, 1983; Wells & Wells, 1985). Desde el punto de vista de la colonia de abejas, resulta ser una de las estrategias para la consecución de recursos (Dyer *et al.*, 2012) que es subóptima cuando las abejas no explotan el recurso de mayor valor energético (Wells & Wells, 1986; Amaya-Márquez & Wells, 2008)

Según los modelos de adaptación cromática y constancia de von Kries (Worthey & Brill, 1986), se predice que los fotorreceptores de las abejas no son capaces de proveer una constancia floral perfecta (Dyer, 1998; Dyer, 1999) y está correlacionado con el tipo de distribución de loci de color en el espacio visual de las abejas (Chittka *et al.*, 1994; Dyer, 1998; Kevan *et al.*, 2001). El modelo computacional de Vorobyev & Menzel (1999) concluye que hay poca presión evolutiva para que exista divergencia de color en las plantas con flores debido a la capacidad de las abejas para discriminar flores y hace que cometan menos equivocaciones entre señales de color de distintas flores. Sin embargo, observaciones en campo muestran que las abejas generalizan las flores de color similar y presentan constancia al color cuando las flores de un parche presentan una diferencia perceptual de color grande dada la distancia de color de sus señales de color (Chittka *et al.*, 1997; Gumbert, 2000; Chittka *et al.*, 2001). Por lo tanto, la tasa en la cual las abejas aprenden a discriminar entre estímulos es afectada según las distancias de color y esto se relaciona con la probabilidad de desarrollar constancia a un color fácilmente discriminable entre otros en el espacio visual de la abeja (Greggers & Menzel, 1993; Laverty, 1994a; Dyer & Chittka, 2004; Dyer, 2005; Dyer *et al.*, 2016; Bukovac *et al.*, 2017).

1.3 Color floral

La visión de color es una modalidad sensorial importante que permite a muchas especies de animales entre ellas las abejas, detectar correctamente (Giurfa *et al.*, 1996; Spaethe *et al.*, 2001; Dyer *et al.*, 2008) y discriminar correctamente entre estímulos (Erber, 1975; Wells & Wells, 1983; Amaya-Márquez, 2009; Dyer & Chittka, 2004; Giurfa, 2004; Dyer *et al.*, 2007, 2008). Este mecanismo está basado en las cualidades espectrales independientemente del brillo (Kemp *et al.*, 2015; García *et al.*, 2017, 2018). Las habilidades de discriminación espectral del color en las abejas afectan el rendimiento para realizar correctamente una tarea como obtener una recompensa en experimentos de vuelo libre (Peitsch *et al.*, 1992; Chittka, 1996; Dyer & Chittka, 2004; Dyer & Neumeyer, 2005; Spaethe *et al.*, 2014).

En las abejas se han evaluado principalmente las señales de tipo visual y olfativo (Menzel & Giurfa, 2006). Estas señales son de importancia siempre y cuando se encuentren en el rango de percepción del organismo. En este caso, la percepción es definida aquí como la traducción de señales ambientales en representaciones neuronales (Dukas, 1998, 2004). Dentro de la modalidad visual, el color es un factor que se ha demostrado que funciona como una señal efectiva que afecta la conducta de escogencia en las abejas (Frisch 1914; Dyer & Chittka, 2004). El color entendido no como una propiedad inherente a la superficie de los objetos sino como una evaluación de la superficie espectral de los objetos y el sistema nervioso que lo percibe (Chittka, 1992). Por ende, para representar gráficamente la percepción del color se deben tener en cuenta las características de los mecanismos de codificación del color del animal. Se han propuesto varios modelos explicativos acerca de la percepción de los colores en el espacio visual de las abejas melíferas, siendo el modelo de hexágono de color el más aceptado por las ventajas que ofrece. Este modelo permite agrupar en un espacio visual de color en las propiedades espectrales de los mismos a partir de la radiación que reflejan (Chittka, 1992; 1994). Aunque en el día las condiciones de iluminación pueden variar (Lythgoe, 1979; Dyer, 1998), la radiación reflejada por una flor como resultado de sus propiedades de reflectancia es la señal que es relevante biológicamente para la abeja que se corresponde a las propiedades espectrales de la flor (Dyer, 1998).

En las plantas, la evolución de señales que maximicen la probabilidad de la correcta identificación por parte de visitantes florales como las abejas es muy beneficioso, ya que permite la transferencia de polen específica y define procesos de diversificación (Grant, 1949; Levin, 1972; Jones, 1978; Campbell & Motten, 1985). Para los individuos como las abejas, ayuda a superar las limitaciones en el rendimiento de escogencia floral entre rasgos muy similares (Leonard *et al.*, 2011). La reflectancia espectral asociada a tipos de color es una propiedad que es usada para la discriminación en el ambiente por las abejas (Chittka, 1992). En la mayoría del follaje hay baja variación en la reflectancia a través del espectro visible de las abejas (Chittka *et al.*, 1994), pero las flores reflejan o absorben en picos distintivos de longitudes de radiación (Chittka & Menzel, 1992; Chittka *et al.*, 1994; Dyer & Chittka, 2004; García *et al.*, 2018). De manera que el color se concibe como la percepción causada por propiedades físicas y químicas de la microestructura de los pétalos y los pigmentos en las plantas con flores (van der Koi *et al.*, 2018).

La necesidad de producir señales visuales que permitan identificar especies florales se ha considerado una fuerza que condujo a la diversidad de colores de flores en la naturaleza (Chittka & Menzel, 1992; Kevan & Backhaus, 1998). Las abejas pueden discriminar el color (Frisch 1914), perciben los colores basado en la excitación diferencial de los tres fotorreceptores que poseen en su ojo (Chittka & Menzel, 1992). Aunque, las abejas no solo se guían por señales cromáticas, el paisaje y el contexto les ofrece información visual acromática que pueden detectar gracias a su sistema de tres fotorreceptores que abarca el espectro de luz entre los 344 nm y 544 nm (Chittka & Thomson, 2001). La información visual por la percepción de color no ocurre por el color per se, sino que influyen el fondo y contraste asociados que se genera con los canales de fotorreceptores UV, Azul y Verde (Spaethe *et al.*, 2001; Morawetz *et al.*, 2013).

1.3.1 Color en el espacio visual de las abejas

La mayoría de los himenópteros tienen visión a color tricromática con receptores UV, azul y verde, por lo tanto, cualquier señal en el receptor UV debe ser vista con relación a que

aporta los otros dos tipos de receptores (Kevan, 1979). Los colores de las flores se pueden clasificar en varios grupos dentro del espacio de percepción de color de una abeja (Chittka *et al.*, 1994). La formación de los grupos responde a la variabilidad de las curvas de reflectancia de cada color floral. El color verde de las hojas, materiales de fondo como los grises y café de las rocas y el suelo, y algunos tipos de flores forman un grupo distintivo en el sistema de clasificación de las funciones de reflectancia de las flores evaluadas en Chittka *et al* (1994). Se presentan las funciones de reflectancia espectral que involucran los receptores: ultravioleta (u), azul (b), verde (g) y rojo (r).

- $u+ b+g- r$

Este tipo abarca el 10 % de las plantas en Chittka *et al* (1994). Dentro de estas se encuentran especies como *Pulmonaria obscura* (Boraginaceae). Estas flores generan una fuerte estimulación al receptor UV, aparecen al ojo humano como azul, purpura y violeta, y azul-UV para las abejas (Figura 1-1a).

- $- b+g-r$ y $u- b+g/r$

Abarcan el 25,2 % de las muestras estudiadas en Chittka *et al* (1994). Para el primer caso se encuentra la planta *Polemonium coeruleum* (Figura 1-1b) y en el segundo *Knautia arvensis* (Dipsacaceae) (Figura 1-1c). Estas flores siempre absorben el UV y reflejan el azul y rojo. El primer tipo suele percibirse como azul o púrpura para el ojo humano, y el segundo como rosa. Sin embargo, no es clara la separación de estos colores en el espacio de color humano (Kevan, 1978; Chittka *et al.*, 1994).

- $u- b+g+ r$

Corresponde al 19,7 % de las flores muestreadas en Chittka *et al* (1994). Como la planta *Berteroa incana* (L.) Dc. (Brassicaceae). Al ojo humano son flores blancas. (Figura 1-1d).

- $u+ b- g+ r$

Corresponde al 13,1 % de las medidas de Chittka *et al* (1994), un ejemplo de este color es la planta *Senecio vernalis* W & K (Asteraceae). Son amarillas al ojo humano, estas flores reflejan en UV. La reflexión de onda corta decrece alrededor de 380 nm. Esta aparece amarilla a los ojos de los humanos porque estimula los receptores rojo y verde. Estas flores aparecen como UV-verde para las abejas, porque ambos receptores UV y Verde son fuertemente excitados (Figura 1-1e).

- $u - b - g+ r$

Corresponde al 16,6 % de todas las medidas hechas en Chittka *et al.* (1994) como la planta *Lotus corniculatus* L. (Fabaceae). Amarillo típico al ojo humano que absorbe entre 380 y 450 nm. Tiene un grado agudo alrededor de los 520 nm y refleja la luz sobre la parte larga de la longitud de onda del espectro (Figura 1-1f).

- $u+b+g+r$

Corresponden al 0,9 % de las flores en Chittka *et al* (1994). *Asphodelus aestivus* (Liliaceae), estas flores parecen blancas a los ojos humanos y no pueden ser discriminadas de las flores tipo $u- b+g+ r$. Esta estimula aproximadamente igual a los tres fotorreceptores del ojo de la abeja, sin embargo, estas son cualitativamente distintas para ellas de las del tipo $u- b+g+ r$. Estas flores corresponden solo al 4 % de las flores categorizadas por varios estudios (Chittka *et al.*, 1994). Esto podría deberse a que generan una excitación similar en los tres fotorreceptores de las abejas a las generadas por el follaje de la vegetación, el suelo y rocas (Kevan, 1978) y por ende serían difíciles de detectar por el ojo de las abejas (Chittka *et al.*, 1994) (Figura 1-2a).

- $u-b-g- r$

Estas corresponden al 2,8 % de las muestras en Chittka *et al* (1994). Una especie representativa es *Justicia rizzinii* (Acanthaceae). Estas plantas se ven rojas para el

ojo humano y sin color para las abejas, debido a la mínima excitación en sus tres fotorreceptores. Estas absorben entre los 300 nm y 590 nm. Estas flores son polinizadas frecuentemente por colibríes. Estas flores algunas veces tienen un pequeño pico en el azul dentro del dominio espectral (Figura 1-2b).

- u - b/g+ r

Estas corresponden al 3,8 % de las muestras en Chittka *et al.*, 1994. *Tillandsia incunda* (Bromeliaceae). Estas flores reflejan en el UV, tienen un pequeño pico en el azul y reflejan fuertemente en el amarillo y verde del espectro. Estas flores aparecen como un amarillo insaturado al ojo humano (crema). Para las abejas estas flores aparecen azul-verde (Figura 1-2c).

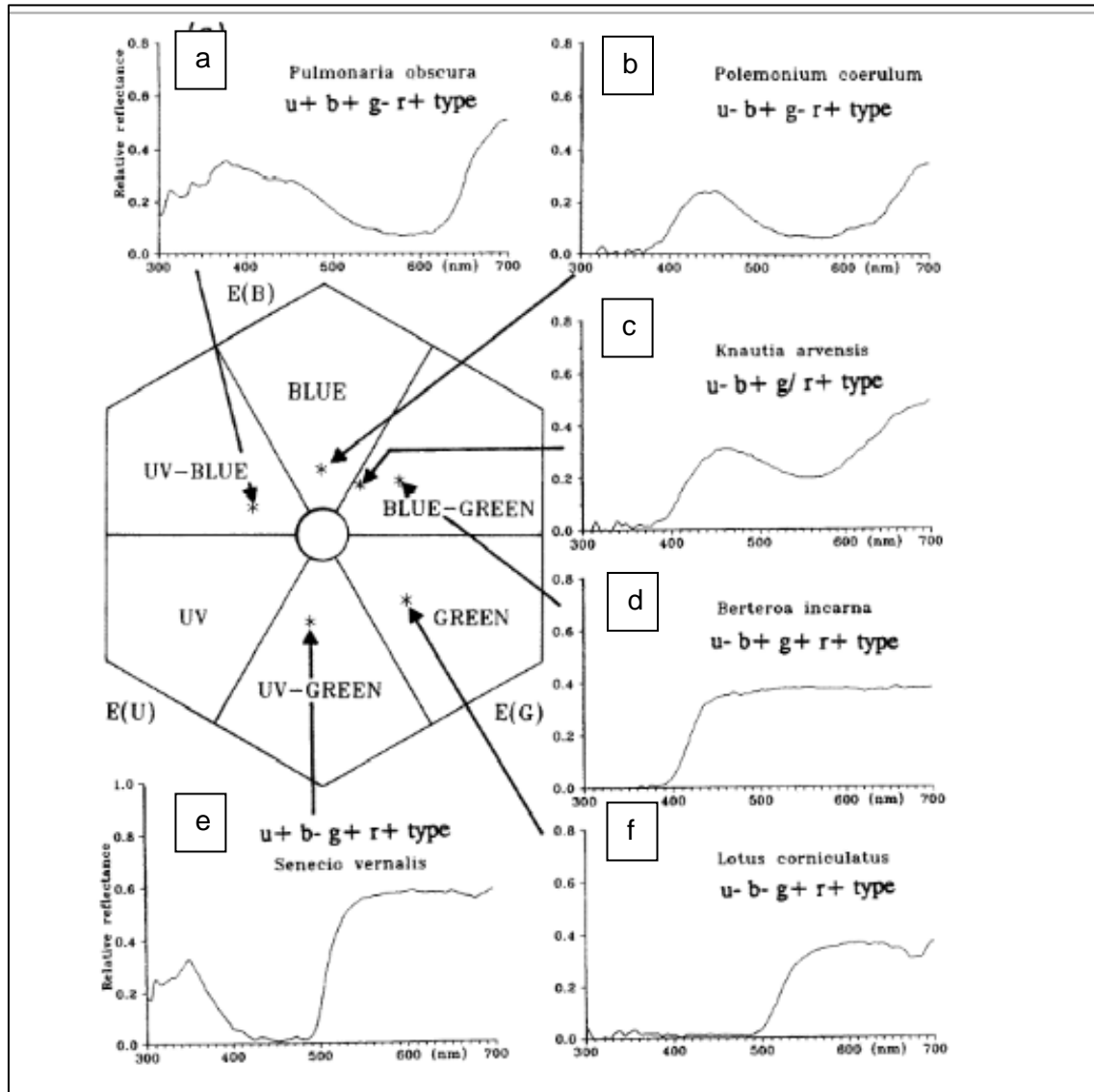
- u+ b- g- r

Estas flores correspondieron al 1,6 % en el estudio de Chittka *et al* (1994). En estas se encuentran plantas como *Papaver rhoeas* L., (Papaveraceae), estas flores parecen rojas para el ojo humano y UV para el ojo de las abejas. Estas absorben luz en todo el dominio espectral de los receptores azul y verde (Figura 1-2d).

- u/ b/g/ r

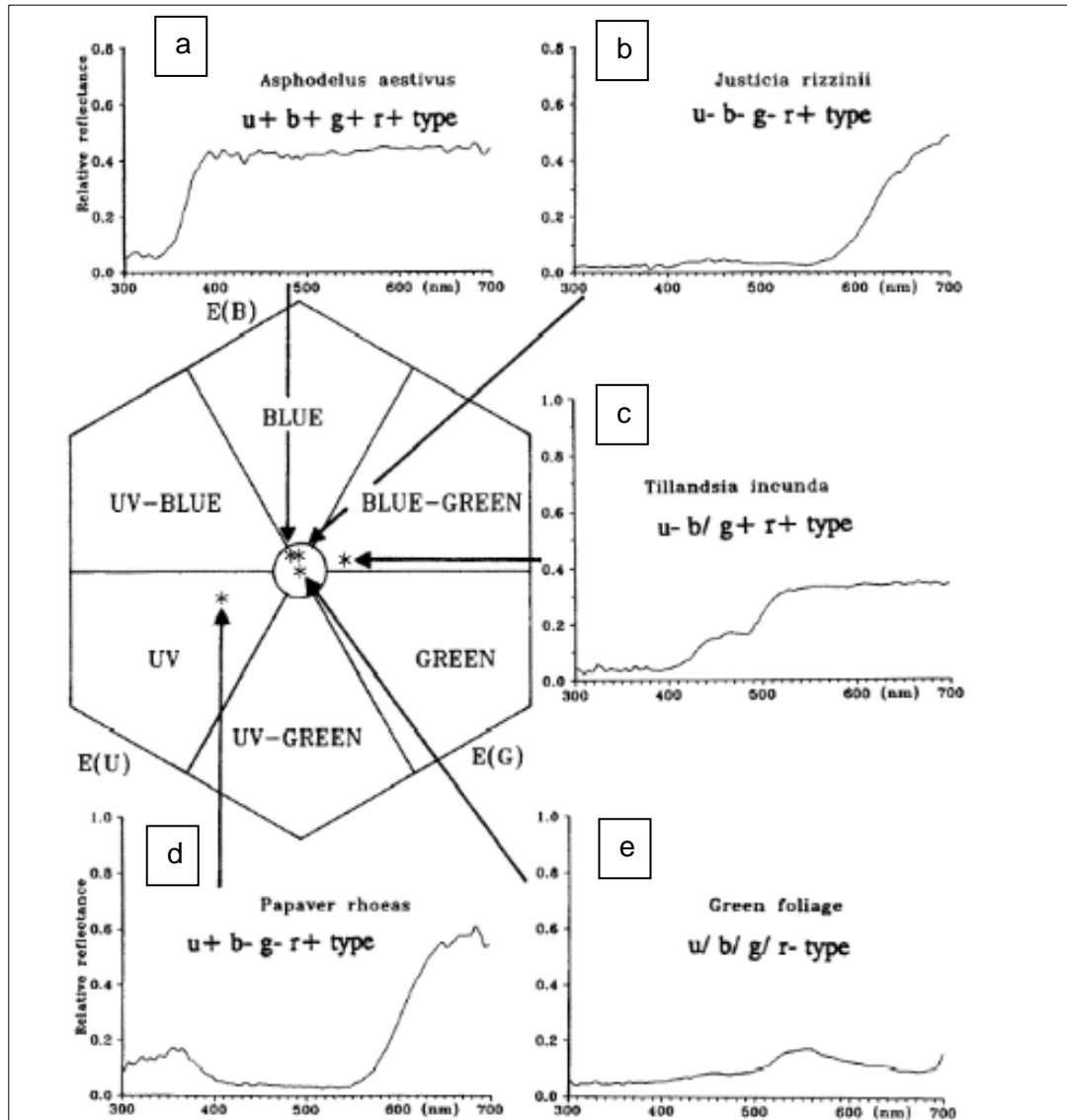
Este grupo formaron el 0,8 % de las flores evaluadas y el 100 % de las hojas en Chittka *et al* (1994). Corresponde a todas las hojas verdes, el follaje no absorbe o refleja selectivamente en ninguna parte del espectro. Estas pueden ser vistas como no coloridas o grises por las abejas (Figura 1-2e).

Figura 1-1: Representación en el espacio visual de *Apis mellifera* de los tipos de color y su valor de reflectancia.



Modificado de Chittka *et al.*, 1994. *Ultraviolet as a component of flower reflections, and the colour perception of hymenoptera*. Recuperado de [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(94\)90151-1](https://doi.org/10.1016/0042-6989(94)90151-1)

Figura 1-2: Representación en el espacio visual de *Apis mellifera* de los tipos de color y su valor de reflectancia.



Modificado de Chittka *et al.*, 1994. *Ultraviolet as a component of flower reflections, and the colour perception of hymenoptera*. Recuperado de [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(94\)90151-1](https://doi.org/10.1016/0042-6989(94)90151-1)

1.3.2 Discriminación de color

Las abejas pueden procesar la información asociada al contraste de UV, azul, verde y de color, así como poseen la capacidad de discriminar las señales de color de forma muy

precisa (Vorobyev & Menzel, 1999; Morawetz *et al.*, 2013; (Dyer & Neumeyer, 2005). Sin embargo, la transferencia entre polen con flores de colores similares puede ocurrir aún si los colores son distinguibles dada la capacidad visual de las abejas. Porque, aunque existe una potencial capacidad de discriminación de color por el sistema visual de la abeja, también ocurre el proceso de generalización generando que falle en la discriminación y escogencia correcta entre estímulos (Dyer & Chittka, 2004). En las abejas esta dificultad para discriminar correctamente entre estímulos de color se encuentra relacionada con la distancia perceptual en el espacio de color (Dyer & Chittka, 2004). Esta dificultad de discriminación entre un par de puntos o loci en el modelo de hexágono de color ha sido clasificada en tres regiones perceptuales: 1) distintivo o fácilmente discriminable, se refiere a cuando la distancia de color es igual mayor a 0.11 unidades de hexágono (uh); 2) similar, cuando la distancia de color se encuentra entre 0.04 y 0.11 y, 3) indistinguible o no factible de discriminar por las abejas si la distancia es menor a 0.04 uh (Dyer, 2005; Dyer *et al.*, 2012; Bukovac *et al.*, 2017). Esto es consistente con eventos ecológicos como la constancia floral en situaciones donde la coloración de las flores presenta mayor distancia de color (Dyer & Chittka., 2004) y el hecho de que las abejas tienden a generalizar colores muy similares (Chittka *et al.*, 1997; Gumbert, 2000). La similitud dada por la pequeña distancia de color entre estímulos distractores limita la capacidad de las abejas *Bombus terrestris* de escoger la flor objetivo. La frecuencia de error se incrementa en colores similares reduciendo la precisión en la tarea de forrajeo aun cuando estas distancias de color son superiores a las del umbral de discriminación (Vorobyev & Menzel, 1999; Dyer & Chittka, 2004; (Dyer & Neumeyer, 2005). En abejas melíferas que son capaces de discriminar estímulos similares, la frecuencia de escogencia correcta decrece y el tiempo para resolver problemas de escogencia aumenta en situaciones donde la distancia de color se reduce entre estímulos (Giurfa *et al.*, 1994; Lehrer & Bischof, 1995).

El fenómeno de que colores similares aumentan la dificultad de detección es la base de estrategia de camuflaje en algunos animales (Cott, 1957; Théry, 2002), pero en el caso de las flores estaría relacionado con evitar similitud con el fondo donde se encuentran (Bukovac *et al.*, 2017), así como diferenciarse de otros parches de flores que crecen simultáneamente dado el beneficio de la constancia floral al color presentada por las abejas

(Dyer & Chittka, 2004). En humanos, durante la búsqueda visual de un estímulo similar al fondo bajo una distancia de color menor se ha mostrado un incremento en el tiempo de reacción para localizar el estímulo (Farmer & Taylor, 1980). Se ha encontrado que las tasas de descarga de neuronas individuales en monos macacos (*Macaca fuscata*) se correlacionan con la posición relativa de la similitud de color de los estímulos en un mapa de color (Komatsu & Ideura, 1993). De esta manera Dyer & Chittka (2004) explican que, aunque la discriminación entre distancias de color cercanas es posible, la presentación de estímulos con distancias de color más grandes o lejanas aumenta la probabilidad de detección porque la discriminación mejora en las abejas.

Gran parte del conocimiento sobre la discriminación de color se basa en la construcción de modelos basados en características del sistema visual y asunciones de procesamiento de información en el cerebro (Voroyev & Menzel, 1999; García *et al.*, 2017). Sin embargo, en García *et al.* (2017) se ha precisado sobre funciones de discriminación de color basadas en parámetros fisiológicos y datos de comportamiento en la escogencia floral de especies cercanas de himenópteros, entre ellas *A. mellifera* [Ecuación (1.1)] (Ver Anexo C).

$$h(V) = \frac{M_0 K}{M_0 + (K - M_0) \exp(-rV)} \quad (1.1)$$

Esta aproximación considera la diferencia de la percepción cromática en términos de distancia euclidiana en el modelo del hexágono de color de Chittka (1992) y, se basa en datos de escogencia correcta para experimentos de discriminación de color entre estímulos usados en (Dyer & Neumeyer (2005); Dyer *et al.* (2008); y Spaethe *et al.* (2014). En estos estudios el entrenamiento realizado para la discriminación de estímulos de color se ha hecho bajo condicionamiento diferencial con visualización sucesiva, donde los estímulos distractores no tuvieron recompensa (Spaethe *et al.*, 2014) o tuvieron estímulo aversivo (Dyer & Neumeyer, 2005).

1.3.3 Preferencia de color

Se ha reconocido que existe una predisposición a aprender (Tinbergen, 1951; Lindauer, 1975) o preparación (Menzel, 1985, 1990) a asociar un color particular con la recompensa, estableciendo que dentro de la señal de color existen colores más efectivos que otros. En este sentido se ha propuesto que esta diferencia puede estar dada por la saliencia del color (Menzel, 1985; Menzel, 1990; Banschbach, 1994); la semejanza por la reflectancia espectral (Wells & Wells, 1986) y la incapacidad de discriminación de colores que son cercanos dentro del espacio visual de la abeja (Chittka, 1992, 1994, 1996; Hill *et al.*, 1997; Dyer & Neumeyer, 2005; Dyer & Chittka, 2004). La preferencia en la elección de color se ha explicado en términos de la elección más rentable por ganancia de energía neta según la concentración de azúcares en la recompensa (Loo & Bitterman, 1992; Couvillon & Bitterman, 1993). En un enfoque de parche floral, el contexto dado por las señales visuales afecta la optimización de la toma calórica y genera una conducta de preferencia al color dada la calidad del recurso que ofrecen (Wells & Wells, 1983, 1986; Amaya-Márquez *et al.*, 2014).

En situaciones donde la elección define la calidad a recibir, la preferencia espontánea de color no interfiere con la elección más rentable (Giurfa & Núñez, 1989), pero bajo determinados contextos de color la preferencia dada por constancia espontánea sí afecta la capacidad de muestreo y elección óptima (Wells & Wells, 1986; Amaya-Márquez & Wells, 2009; Amaya-Márquez, 2009b). La elección correcta entre recompensas se puede apreciar fácilmente cuando no hay preferencia inicial al color. Contextos que presentan señales que difieren en la preferencia inicial de señales de color afectan la toma de decisiones basadas en la maximización de toma de energía (Wells & Wells, 1986, Banschbach, 1994). Cuando la diferencia entre opciones es mínima, las abejas eligen la opción correcta solo cuando está asociada a la señal más efectiva. La preferencia a una señal de color puede decrecer cuando las diferencias de concentración de azúcares en el néctar se incrementan en favor del color contrario (Banschbach, 1994). Los mecanismos de interacción entre la calidad del néctar y las señales florales como el color pueden estar basados en los niveles de entrada de distintos estímulos en el sistema nervioso de las abejas (Banschbach, 1994), así también por la evolución de vías de percepción y aprendizaje del sistema nervioso hacia determinadas señales en *A. mellifera* (Gould,

1985,1986,1988; Laverty, 1994b; Menzel, 1990). Dada la variabilidad de color en las flores supera el ruido asociado a la potencial capacidad de discriminación visual en las abejas, requiere de capacidades de aprendizaje en éstas para diferenciar y hacer elecciones florales (García *et al.*, 2018).

Las abejas melíferas tienen la capacidad de responder ante situaciones novedosas, cambiar su conducta de elección y adaptarse a variaciones del ambiente con el fin de obtener recursos (Dyer *et al.*, 2012). A pesar de que las abejas presentan preferencias al color de las flores que visitan (Giurfa *et al.*,1995), pueden llegar a cambiar estas preferencias ante situaciones problema sobre la elección de la opción con la recompensa más rentable (Zhang *et al.*, 2006). Se ha comprobado que pueden hacer uso de varios tipos y formas temporales de memorias (Menzel,1990; Chittka *et al.*, 1999) y sincronizar su comportamiento en el tiempo y espacio de acuerdo con el tipo de tarea a realizar (Zhang *et al.*, 2006). Si bien es cierto que, bajo ciertos contextos y tipos de señal, puede sub optimizar su conducta (Wells & Wells, 1983, 1986; Hill *et al.*, 1997; Amaya- Márquez & Wells, 2014), esto puede estar relacionado con diferencias en la capacidad de discriminación de la señal de color (Dyer & Chittka, 2004). Esto es importante, dado que la capacidad de muestrear las opciones disponibles y reconocer las alternativas de recursos disponibles, es uno de los supuestos para lograr la maximización de energía descritos en Stephens & Krebs (1986).

1.4 Recurso floral

Las fuentes de comida de los insectos polinizadores se encuentran en las flores, las cuales compiten a su vez compiten por la visita de polinizadores y para ello optimizan su producción de néctar y polen. En este sentido, para las flores ofrecer pequeñas cantidades de recursos favorece su polinización ya que insectos como las abejas deben visitar muchas flores hasta conseguir la carga de recurso necesario y regresar a la colmena, lo cual aumenta la probabilidad de polinización exitosa en flores de una misma especie (Papaj & Lewis, 1993). La cantidad de comida encontrada por el polinizador depende de la especie de planta, las condiciones fisiológicas de la planta, el número de polinizadores que explotan el recurso simultáneamente y las condiciones ambientales (Baker & Baker, 1983). Por lo tanto, el recurso floral resulta altamente variable en el espacio y tiempo, sin embargo, los

insectos polinizadores buscan obtener mucha más comida con la menor inversión y riesgo posible al momento de escoger las fuentes de alimento siendo su comportamiento controlado por el criterio de optimización (MacArthur & Pianka, 1966).

La recompensa floral en función de la cantidad o calidad puede ser concebida como el refuerzo positivo (Papini, 2008; Skinner, 1956; Watson, 1914) y los principios de maximización de energía (Stephens & Krebs, 1986) son ampliamente usados para predecir el comportamiento de forrajeo en varios grupos taxonómicos, incluidas las abejas (Srinivasan, 2009). Por ende, el valor de la recompensa como el néctar para las abejas resulta de gran importancia (Sanderson *et al.*, 2013). El recurso floral para las abejas define parte de su biología y comportamiento (Frisch 1957), siendo relevante para los procesos motivacionales e incidiendo en sus patrones de comportamiento (Anselme, 2012). En la naturaleza, las abejas pueden escoger entre fuentes de alimentos que difieren en el valor de la recompensa. Los buscadores de néctar pueden asociar mejor las señales florales que les son más rentables, desde el punto de vista de su valor calórico o energía neta ganada (Wells & Wells, 1983, 1986; Banschbach, 1994; Amaya-Márquez, 2009a). Las abejas comparan las concentraciones de sacarosa y esto determina su comportamiento de escogencia, esto también se ha encontrado en la danza de las abejas (Richter & Waddington, 1993) y en el comportamiento de alimentación (Bitterman, 1976). Así también, la fidelidad al color en las abejas varía de acuerdo con las opciones presentadas que involucran cambio en la calidad y cantidad de néctar de las recompensas (Wells & Wells, 1986; Wells *et al.*, 1992).

Por otra parte, se ha encontrado que las cualidades del recurso como la concentración de azúcares y el volumen del néctar, afectan el aprendizaje en abejas en actividad de forrajeo (Cnaani *et al.*, 2006). Siendo la concentración de azúcares una cualidad con mayor incidencia que el volumen en el momento de hacer escogencias para las abejas melíferas (Bitterman, 1976; Whitham, 1977; Hodges & Wolf, 1981; Loo & Bitterman, 1992; Richter &

Waddington, 1993; Hill *et al.*, 2001; Cnaani *et al.*, 2006). El cambio en la concentración de azúcares incide en el incremento de viajes durante el forrajeo por unidad de tiempo, el tamaño de la carga recolectada y decrecimiento en la probabilidad de que la forrajera abandone la fuente (von Frisch, 1969; Seeley, 1995). Aunque en otras especies como la abeja solitaria *Osmia lignaria* se ha encontrado que el volumen es más importante que la concentración de azúcares en el néctar (Amaya-Márquez & Wells, 2008).

1.4.1 Concentración y volumen

El efecto diferencial de la concentración y volumen de la recompensa en la conducta de escogencia en vertebrados se ha evaluado ampliamente (Bateson *et al.*, 2002, 2003). Se ha encontrado que para polinizadores vertebrados e invertebrados, el tamaño corporal se correlaciona positivamente con las tasas de metabolización del néctar y negativamente con la concentración del néctar del recurso que prefieren explotar (Nachev *et al.*, 2017). En insectos como las abejas *Bombus impatiens* se ha cuantificado la velocidad y el grado de cambio a la cual las abejas responden al cambio de volumen y concentración de azúcares. Encontrándose que el cambio en la concentración del néctar tiene mayor efecto en la conducta de escogencia del tipo floral que los cambios en el volumen, aún en situaciones donde la rentabilidad neta es menor (Cnaani *et al* 2006).

La concentración del néctar resulta ser un rasgo más informativo para las abejas en el sentido que para una correcta valoración a partir de cualidades como el volumen, se requiere que se dé el consumo de toda la cantidad para lograr una completa integración de la información sensorial. Este fenómeno de lenta adquisición de información provoca que la abeja no termine de realizar una evaluación completa y explica un menor cambio en la respuesta por cambios en el volumen de la recompensa (Cnaani *et al.*, 2006). Para un individuo en modo forrajeo, lograr muestrear las flores alternativas conlleva el riesgo de hacer estimaciones incorrectas bajo el criterio del volumen, por ende, las abejas confieren mayor valor a cambios en la concentración del néctar. La concentración funciona como una señal más estable en invertebrados (Shafir *et al.*, 2003; Nachev *et al.*, 2017).

1.4.2 Expectativa por el recurso floral

Durante el forrajeo las abejas tienen el patrón de conducta de encontrar las flores, aterrizar e inspeccionar. Cambios en este patrón de visitas denotan que un forrajero espera una retroalimentación específica en contexto (Weiss, 1971). Modificaciones en este comportamiento han sido medidas y se ha denominado que las abejas pueden presentar persistencia en la búsqueda de alimento basadas en su experiencia (Gil & De marco, 2009). Aunque la probabilidad de que las abejas busquen alimento en un lugar o flor que ya no presentan recurso, disminuye con el tiempo, se ha observado que las abejas que experimentan diferencias de incremento de volumen variables presentan variación en el comportamiento de persistencia. Incrementos en los niveles de recompensa por sí mismos inducen cambios en el comportamiento a largo plazo (Gil *et al.*, 2007; Gil & De Marco, 2009). Las abejas ajustan su inversión de tiempo y energía durante el forrajeo en relación con el signo y magnitud de las variaciones de la recompensa que experimentan y se forman expectativas de la recompensa generando dependencia a un sitio de alimentación o señal de color (Gil *et al.*, 2007; Gil & de Marco, 2009). La confianza de un forrajero a visitar un sitio de alimentación y la fuerza de esta confianza aumenta con el incremento previo de la magnitud de la recompensa con la que las abejas han tenido experiencia, esto es detectado a partir de las visitas fallidas o persistencia (Gil & De marco, 2009).

La diferencia en la fuerza de expectativa afecta el rendimiento en tareas de escogencia correcta de una señal de color floral por parte de las abejas. Esta diferencia surge de la activación de procesos de memoria generados por los procesos de asociación entre el color y el valor de la recompensa durante el entrenamiento (Gil *et al.*, 2007). La expectativa en los procesos de escogencia floral depende de la cantidad y concentración de la recompensa (Greggers & Menzel, 1993; Bitterman, 1996; Greggers & Mauerlshagen, 1997; Gil *et al.*, 2007; Gil & De Marco, 2009), así como de la variabilidad de la recompensa en la oferta (Real, 1981; Shafir *et al.*, 1999; Shapiro *et al.*, 2001; Waddington, 2001; Drezner-Levy & Shafir, 2007). Esto también sucede en el comportamiento de la danza (Raveret-Richter & Waddington, 1993; De Marco & Farina, 2001; De Marco *et al.*, 2005). Las expectativas a corto plazo ayudan al animal a predecir el valor de la recompensa en situaciones del mismo contexto dada su experiencia de una situación similar (Waddington

& Gottlieb, 1990; Real, 1991; Greggers & Menzel, 1993; Fülöp & Menzel 2000; Wiegmann *et al.*, 2003). Los procesos de formación de memoria asociados a la expectativa, inciden críticamente en las elecciones de las abejas de dónde y cuándo forrajear (Gil *et al.*, 2007).

La expectativa sobre la recompensa determina el ajuste del comportamiento y depende de la formación y posterior activación de memorias sobre las propiedades específicas de la recompensa (Tolman, 1957; Logan, 1968; Schultz, 2000). La expectativa afecta el comportamiento intencional en varios grupos de animales (Crespi, 1942; Logan 1968; Peterson *et al.*, 1978; Holland & Straub, 1979; Gallagher *et al.*, 1999; Schultz, 2000; Watanabe *et al.*, 2001; O'Doherty *et al.*, 2001). La expectativa de una recompensa afecta la persistencia de búsqueda en las abejas, pero también el tiempo en que se mantienen en la colmena durante su viaje de regreso (Núñez, 1970; Grosclaude & Núñez, 1998; De Marco & Farina, 2001). Cuando la rentabilidad del alimento disminuye, las forrajeras se quedan en la colonia por más tiempo y se encuentran expuestas a otros tipos de señales que regulan sus actividades en curso (von Frisch, 1957; Ribbands, 1954).

1.4.3 Riesgo

La disponibilidad del néctar es variable en pocas horas dados los patrones de floración específicos de la especie de planta, las condiciones climáticas y la actividad de distintos polinizadores (Núñez, 1977; Rathcke & Lacey, 1985). Las tasas de secreción de néctar de las flores en ambientes naturales son bajas y variables (Núñez, 1977; Vogel, 1983; Baker & Baker, 1983), esto genera situaciones de riesgo en un contexto de cambio en las recompensas que afectan la respuesta del comportamiento de escogencia (Real & Rathcke, 1988; Kalcenik & Bateson, 1996). Tanto para abejas melíferas (Shafir *et al.*, 1999) como *Bombus edwardsii* (Real, 1981; Waddington *et al.*, 1981; Cartar & Dill, 1990) se ha identificado aversión al riesgo generado por la varianza en la recompensa. Las abejas responden mejor a señales asociadas recompensas constantes que variables, aun cuando el promedio es el mismo en ambas situaciones (Harder & Real, 1987; Real, 1991). Se ha asumido que las abejas hacen decisiones objetivas y no son afectadas por procesos de percepción subjetiva (Waddington & Gottlieb, 1990; Shafir *et al.*, 2002; Bateson *et al.*, 2002, 2003).

1.4.4 Percepción del recurso

Existe una diferencia entre la percepción y la diferencia real en la rentabilidad de la recompensa ofrecida en un contexto floral. Generalmente, la escogencia económica no presenta un comportamiento lineal en función de la utilidad. Estudios experimentales y de simulación virtual en vertebrados, han mostrado que la relación entre el valor del estímulo físico y las sensaciones subjetivas del mismo, tienen un comportamiento no lineal (Nachev *et al.*, 2017). Este patrón comportamental por los tomadores de decisiones depende de cuando se consideran simultáneamente múltiples dimensiones del valor del recurso lo cual conlleva a que el valor psicológico dado no sea completamente proporcional al incremento de la magnitud física del recurso. De esta manera la habilidad para discriminar cualidades del recurso como el volumen y concentración de néctar responde a curvas psicométricas consistentes con la ley de Weber (Nachev *et al.*, 2017).

En la ley de Weber, el procesamiento acerca de la proporcionalidad del valor del recurso en cualidades como el volumen y concentración es subyacente al valor subjetivo como un aspecto psicofísico del individuo. Esta relación no lineal entre la percepción y magnitud de los estímulos es una propiedad fundamental de la cognición de los organismos (Weber 1934/1996; Sanderson *et al.*, 2013; Nachev *et al.*, 2017). Se caracteriza porque la función que describe el valor de la recompensa que se da por parte del individuo, aumenta progresivamente con la magnitud del estímulo, pero tiene un decrecimiento de la pendiente (Kacelnik & Brito, 1998; Nachev & Winter, 2012). La dinámica de la interacción entre el consumo y oferta de néctar responde a decisiones económicas sujetas a los principios de la psicofísica y el refuerzo (Nachev *et al.*, 2017). En las abejas, la percepción no se corresponde estrictamente con el valor real de la recompensa, sino que la percepción sobre la rentabilidad es una función no lineal de la actual rentabilidad experimentada y está de acuerdo con la no linealidad predicha en la ley de Weber-Fechner (Bitterman *et al.*, 1983; Waddington & Gottlieb, 1990; Real, 1991; Shafir, 1994; Bateson & Kacelnik, 1995; Page *et al.*, 1998; Sanderson *et al.*, 2013).

Debido a que la motivación para escoger entre flores depende del nivel de rentabilidad, y la rentabilidad percibida puede no corresponder al valor real. Se ha sugerido que la escala perceptual y la motivación por el recurso deben ser incorporadas en los modelos de escogencia de alimento y, las predicciones de los modelos de forrajeo óptimo deben ser consideradas bajo este aspecto (Waddington & Gottlieb, 1989). Las predicciones sobre la escogencia basada en la ganancia de energía neta (Harder & Real, 1987; Stephen & Krebs, 1986) pueden ser afectadas debido a la percepción subjetiva acerca del recurso (Waddington & Gottlieb, 1990; Bateson *et al.*, 2002, 2003; Shafir *et al.*, 2002; Nachev *et al.*, 2017) y, la incapacidad de discriminar correctamente entre los estímulos (Dyer & Chittka, 2004; Bukovac *et al.*, 2017).

1.5 Aprendizaje

El aprendizaje es típicamente definido como un cambio en el comportamiento resultado de la experiencia. Si el comportamiento es considerado como un rasgo fenotípico de interés y la experiencia es considerada como la interacción con el ambiente, el aprendizaje puede verse como un rasgo con plasticidad fenotípica (Vía, 1987; West-Eberhard, 1989; Moran, 1992; Scheiner, 1993; Dukas, 1998). La historia de vida y los rasgos comportamentales pueden tener efectos diferenciales en la evolución de varias capacidades de aprendizaje (Dukas, 1998). El aprendizaje es un rasgo avanzado que hace susceptible la variación de la conducta dentro de una generación. Algunos tipos de aprendizaje necesitan un periodo de muestreo inicial, y en ese sentido la experiencia es un paso necesario y de ganancia que permite conocer acerca de los tipos de alternativas disponibles (Stephens & Krebs, 1986; Krebs & Inman, 1994). El aprendizaje permite al individuo adquirir información respecto al cambio ambiental, y allí se hace necesaria una tasa de aprendizaje adecuadamente rápida. Existen parámetros que afectan el valor de aptitud biológica que da el aprendizaje. Dichos parámetros corresponden a los costos iniciales de aprender una tarea, la tasa de aprendizaje, la tasa de cambio en la información adquirida y la esperanza de vida (Laverly, 1994a; Dukas, 1998; Amaya-Márquez, 2009b).

El aprendizaje también suele ser definido como la adquisición de información asociada a procesos de memoria que permiten al individuo alterar sus subsecuentes respuestas a cierto estímulo (Dukas, 1998). Estos procesos de adquisición de información tienen

representaciones neuronales correlacionada con información ambiental y permiten modificación de una respuesta en el periodo de vida de un organismo (Dukas, 1998; Dukas, 2004; Dukas & Ratcliffe, 2009; Britto et al., 2014). En muchas instancias, el aprendizaje permite a un individuo asociar estímulos con una respuesta a partir de la experiencia. Por lo tanto, el patrón de escogencia puede ser actualizado a través del ciclo de vida. La tasa de aprendizaje depende del contexto, en el sentido de que la tasa de aprendizaje efectiva puede ser baja por una reducción en el valor de la información ganada si el cambio ambiental ocurre más rápido. De modo que el beneficio del aprendizaje varía en función del incremento en el rendimiento dado por la experiencia y, el rendimiento obtenido de los cambios simultáneos en el ambiente que afectan el valor adaptativo de la tarea aprendida (Dukas, 1998). Por lo tanto, evaluar la capacidad de maximización de energía promedio neta de un organismo, no solo depende de la capacidad de éste para aprender, sino que tiene en cuenta la tasa en la que sucede ese aprendizaje y su valor adaptativo respecto a la tasa de cambio ambiental.

1.5.1 Aprendizaje en abejas

El cerebro de los insectos no es simple desde el punto de vista de la capacidad de manejar información y las capacidades de cognitivas, por ejemplo, el cerebro de la mosca *Drosophila* puede tener solo 100 000 neuronas, pero puede llegar a hacer 10 000 000 de conexiones sinápticas entre neuronas, dando un estimativo de la capacidad computacional de información en los insectos (Perry et al., 2017). En el caso de las abejas obreras de *A. mellifera*, su el cerebro tiene aproximadamente 1 000 000 neuronas y con un tamaño de 1 mm (Giurfa, 2007; Rössler & Groh, 2012). La arquitectura del cerebro de la abeja comprende de regiones especializadas denominadas neuropilos que se dedican a procesar información sensorial específica como la visual y olfativa, neuronas especializadas por su morfología y función sensori-motora, y centros de integración de alto orden donde convergen diferentes vías sensoriales de manera que la integración multimodal ocurre (Giurfa, 2007).

El aprendizaje asociativo permite a las abejas adquirir la información que se encuentra en el ambiente para ser representada en su sistema nervioso facilitándole tener un

comportamiento funcional e inclusive óptimo (Papaj & Lewis, 1993). Los insectos exhiben un repertorio de fuertes respuestas instintivas dentro de su comportamiento, y asignan un significado innato a ciertos estímulos presentes en su entorno natural (Papaj & Lewis, 1993). En el caso de insectos polinizadores como las abejas, cuando los quimiorreceptores de sus antenas hacen contacto con una solución azucarada, éstas presentan una serie de comportamientos como la extensión y succión con su probóscide, movimiento de búsqueda con las antenas y patas, movimiento de ventilación del abdomen. Por lo tanto, la sacarosa es un fuerte estímulo apetitivo, y sus efectos en el comportamiento de las abejas es susceptible de ser transferidos a otro estímulo cuya presentación ocurra de forma contingente a la aparición de un recurso como una solución azucarada (Papaj & Lewis, 1993). La contingencia entre eventos y estímulos del ambiente genera expectativas sobre la respuesta a estímulos ambientales, de manera que permite a los insectos transferir información a estímulos neutrales (color u olor) que se encuentran temporalmente cercanos a la aparición de un evento biológico relevante como la presencia de néctar en las flores (Papaj & Lewis, 1993). Por lo tanto, cada aterrizaje en una flor es una potencial experiencia de adquisición de información a través del aprendizaje para las abejas (Menzel & Erber, 1978; Papaj & Lewis, 1993).

Entre los insectos, las abejas han sido un modelo exitoso para el estudio de aprendizaje asociativo (Srinivasan, 2009, Avargues-Weber et al., 2011; Zhang et al., 2012; Avargues-Weber & Giurfa, 2013). Se reconoce que las abejas tienen la capacidad de desarrollar aprendizaje asociativo elemental y no elemental (Giurfa, 2007). En contextos naturales las abejas aprenden y memorizan las señales locales asociadas a lugares de interés como la colmena y las fuentes de alimento (Menzel, 1985; Menzel et al., 1993; Collet & Zeil, 1998). En protocolos de aprendizaje visual en vuelo libre se encuentra que las abejas presentan formas de aprendizaje visual de alto orden (Avargues-Weber & Giurfa, 2013) como categorizar patrones artificiales (van Hateren et al., 1990; Avargues-Weber et al., 2010b), imágenes de contextos naturales (Zhang et al., 2004), navegación en laberintos (Zhang, 2000), modulación de la percepción visual de arriba y abajo (Zhang & Srinivasan, 1994). Las abejas también manejan distintas formas de aprendizaje no elemental que incluyen la regla de categorización, aprendizaje contextual y regla de la abstracción tanto en el dominio visual como olfatorio (Giurfa, 2007). Esto ha permitido que las abejas se conviertan en un modelo para el estudio del aprendizaje y la memoria (Menzel & Erber, 1978; Menzel,

1985; Menzel, 1993). Por otro lado, se ha encontrado que las abejas pueden aprender rápidamente relaciones conceptuales que implican aprendizaje del tipo diferencia, igual, más que entre otras, asociadas a estímulos visuales (Giurfa et al., 2001; Avargues-Weber & Giurfa, 2013).

- **Aprendizaje asociativo**

El aprendizaje asociativo es la capacidad ampliamente distribuida en los grupos animales que les permite extraer la lógica del funcionamiento de su ambiente. El aprendizaje asociativo consiste en establecer relaciones predictivas entre eventos contingentes en el entorno para así reducir la incertidumbre generando un comportamiento adaptativo resultado de la experiencia individual con estos eventos (Giurfa, 2007). Se reconocen dos formas de aprendizaje asociativo: uno en el condicionamiento clásico de Pavlov que se caracteriza porque los animales aprenden a asociar un estímulo neutro (EC) con un estímulo relevante biológicamente (EI). El segundo, es el condicionamiento operante de tipo instrumental de Skinner, donde los animales aprenden a asociar su propio comportamiento con un reforzador. Ambos tipos de aprendizaje suceden en las abejas y les permite predecir de forma segura un refuerzo ya sea apetitivo o aversivo, y les permite establecer conexiones entre dos eventos específicos en el ambiente (Giurfa, 2007). Esta conexión específica entre eventos en el ambiente, o un estímulo y una recompense se denomina aprendizaje elemental, tanto para el condicionamiento absoluto donde un solo estímulo es reforzado, o el condicionamiento diferencial donde uno de los dos estímulos es reforzado y el otro no (Giurfa, 2007). Las abejas presentan aprendizaje elemental apetitivo a estímulos de color en vuelo libre que les permite resolver tareas de orientación, percepción y discriminación visual (Lehrer, 1997; Srinivasan & Zhang, 1997; Giurfa, 2007). También se ha reportado que pueden aprender estímulos de color con condicionamiento clásico en situaciones de inmovilización (Jernigan et al., 2014). Las abejas pueden aprender estímulo de olor (Smith & Burden, 2014) y estímulos mecanosensoriales (Scheiner et al., 1999). También las abejas tienen la

capacidad de aprendizaje elemental aversivo (Vergoz et al., 2007; Avargues-Weber et al., 2010a).

Existen otras formas de aprendizaje asociativo denominadas no elemental en las abejas, como el que presentan en problemas de patrón donde éstas aprenden a discriminar un estímulo compuesto de sus componentes. Por ejemplo, cuando dos componentes son reforzados (A+, B+) pero el estímulo compuesto no (AB-). En estos casos el aprendizaje elemental no permite resolver el problema. Sino que se requieren estrategias como la de tratar el estímulo compuesto de forma no lineal, donde es más que la suma de las partes. Esta capacidad ha sido encontrada en algunos vertebrados (Jacobs, 2006), y teorías como la teoría de aprendizaje configuracional de Pearce (1994) y la teoría de la señal única de Whitlow & Wagner (1972) presentan sus explicaciones sobre como contribuyen a los procesos de discriminación en animales (Giurfa, 2007). En las abejas se ha encontrado que pueden realizar aprendizaje no elemental en tareas de discriminación bajo la modalidad visual en vuelo libre (Schubert et al., 2005) y en la modalidad olfativa en condiciones de inmovilización (Hellstern et al., 1995; Chandra & Smith, 1998; Sandoz & Menzel, 2001; Deisig et al., 2003; Komischke et al., 2003).

1.5.2 Memoria

El comportamiento es sensible a las contingencias del ambiente y depende del uso de procesos de memoria para generar probabilidades condicionales a partir de las cuales los individuos pueden tomar decisiones. Esto permite actualizar constantemente la información según la experiencia y el cambio ambiental (Enquist & Arak, 1998). En las abejas se ha encontrado que son capaces de aprender y recordar por largos periodos de tiempo señales como el color y el olor de las flores que producen néctar o polen (Menzel & Herber, 1978). Así como su capacidad de reconocer una señal y responder apropiadamente depende críticamente del almacenamiento en su memoria de alguna representación sobre la señal (Chittka *et al.*, 1999).

- **Memoria a corto plazo**

La atención a un estímulo particular está mediada por la información previamente almacenada en un estado activo y la información entrante que interactúa con la

información que se encuentra en ese estado activo. La STM está involucrada en la atención selectiva (Desimone, 1998). Varias memorias STMs pueden permanecer activas simultáneamente y por lo tanto no hay compromiso entre actividades distintas asociadas a este tipo de memoria. Aunque la habilidad de mantener varias memorias activas es más limitada que la habilidad de almacenar información, en los insectos se ha encontrado esta capacidad para manejar gran cantidad de información (Chittka, 1999). Piezas de información pueden ser almacenadas separadamente en memorias de STM y usadas por el individuo situaciones novedosas (Goldman-Rakic, 1995; Fuster, 1997).

En el marco de organismos como las abejas, la memoria de corto plazo (STM por sus siglas en inglés), se ha caracterizado por tener duración de unos pocos segundos a unos minutos (Menzel *et al.*, 1993). Este tipo de memoria decae rápidamente aún sin interrupción y es susceptible de ser borrada por competencia de información. A diferencia de la memoria a largo plazo (LTM por sus siglas en inglés) que puede durar muchos días, potencialmente a lo largo de todo el ciclo de vida y es mucho más resistente a ser borrada (Menzel, 1979; Menzel, 1990; Menzel, 1999; Menzel, 2001). La STM se ha definido como memoria de corta duración con contenidos menos específicos y, los insectos tienen varias formas de STM las cuales varían en sus propiedades (Menzel, 1999).

- **Memoria a largo plazo**

Las abejas son capaces de almacenar información sobre señales del paisaje y localizaciones que les permiten conectar con rutas específicas y acceder a varias fuentes de recursos, gracias a las capacidades de su memoria LTM (Menzel *et al.*, 1996, Zhang *et al.*, 1998). Este tipo de memoria permite a las abejas recordar estímulos sensoriales asociados con las recompensas florales, que una vez almacenados en LTM, pueden ser retenidos prácticamente por el ciclo de vida natural de una abeja forrajera (Menzel *et al.*, 1993). Las LTM no son borrables por interferencia dada por competencia de información como el aprendizaje de nuevas asociaciones (Menzel *et al.*, 1993).

- **Memoria de trabajo**

La memoria de trabajo ha sido ampliamente estudiada en vertebrados (Chapman, 1982), en abejas melíferas se ha encontrado con funciones similares a pesar de tener estructuras nerviosas distintas (Brown *et al.*, 1997). La memoria de trabajo es la activación de un conjunto de representaciones neuronales o información durante un corto periodo de tiempo (Britto *et al.*, 2014). Esta capacidad de recuperación puede darse de información almacenada en memoria de largo plazo (Dukas, 1998). La atención, definida como la capacidad de procesar información simultáneamente y la habilidad de procesarla selectivamente, se encuentra relacionada con la memoria de trabajo (Dukas, 1998). La memoria de trabajo mantiene piezas de información durante cortos periodos de tiempo (Honig, 1978) y hace uso de nueva información sensorial y de información activada desde la LTM. Esta combinación determina el comportamiento presente de un individuo. La información adquirida en la memoria de trabajo puede pasar a la LTM, así como se puede dar el proceso contrario. La memoria LTM contiene gran cantidad de información, pero solo una parte de ésta puede ser activada y mantenida en la memoria de trabajo. Algunos autores han definido la memoria de trabajo como la memoria de corto plazo (Baddeley, 1986).

El sistema nervioso de las abejas es flexible y puede almacenar temporalmente la información que le ha sido recientemente presentada. La existencia de una memoria sobre una identidad o señal con la cual una abeja ha tenido experiencia reciente puede afectar el comportamiento de la abeja de dos formas: la tendencia a visitar ese estímulo puede incrementar (Isneq *et al.*, 1997; Brown *et al.*, 1998; Ohyama *et al.*, 1995) o decrecer (Demas & Brown, 1995; Brown *et al.*, 1997), esto se ha denominado persistencia o alternancia de la señal. El comportamiento de escogencia en las abejas es afectado por la memoria de trabajo y ésta puede ser explicada en el contexto de la historia natural en cómo cambia la conducta de forrajeo de especies específicas de plantas en el tiempo (Winston, 1991; Ohyama, 1995; Brown *et al.*, 1997; Menzel *et al.*, 1999; Najera *et al.*, 2012). En las abejas, la memoria de trabajo no está limitada a un solo tipo de señal, sino que es usada para

propósitos generales de relevancia biológica (Brown *et al.*, 1997). Durante el forrajeo de polen y néctar, las abejas actualizan su posición espacial continuamente en relación con el nido, mantienen la información de su trayectoria de orientación respecto a su dirección de llegada a una flor. Mientras visitan otras flores pueden evaluar la calidad y cantidad promedio de las flores muestreadas. También pueden incluir en su estimación los riesgos de predación y alternativas disponibles (Dukas, 1998a). Toda esta información debe ser de fácil acceso a la memoria de trabajo porque su uso determina el presente comportamiento de la abeja.

- **Expectativa**

En condiciones naturales insectos como las abejas controlan el acceso a la recompensa coordinando su comportamiento de visita floral, sin embargo, cuando experimentan el evento de recibir una recompensa durante cada visita floral, su siguiente escogencia depende de la expectativa generada por la experiencia inmediata e información previa almacenada en la memoria de largo plazo (Papaj & Lewis, 1993). De manera que la probabilidad retornar a una fuente de recurso depende de la calidad de la recompensa adquirida en la última visita, y la probabilidad de cambiar a otra fuente es inversamente proporcional a la cantidad de recompensa experimentada la última (Gregers & Menzel, 1993). Esto es consistente con los hallazgos de la regla de la diferencia en las teorías de condicionamiento clásico e instrumental, donde la diferencia entre lo esperado y actualmente percibido de la recompensa, funciona como el principal factor de aprendizaje y cambio de conducta en animales (Papaj & Lewis, 1993).

En un parche floral la rápida sucesión de visitas entre flores genera procesos de información almacenados en la memoria de corto plazo afectando la escogencia floral en ese momento. Cuando las abejas realizan viajes a la colmena, y luego regresan a la búsqueda de alimento, la escogencia floral puede ser controlada por información almacenada en la memoria de largo plazo y la memoria de corto plazo.

En ese sentido, durante la escogencia en cortos periodos de tiempo es más probable que las abejas visiten el mismo tipo floral dado los procesos de expectativa en memoria de corto plazo, pero entre largos periodos de tiempo se hace más probable que las abejas visiten distintos tipos florales debido a procesos de recuperación de información por expectativas experimentadas previamente. De manera que la dinámica temporal de comportamiento está relacionada con los procesos de memoria (Papaj & Lewis, 1993; Menzel & Chittka, 2001).

- **Costos de la memoria**

Se ha discutido sobre los costos de memoria asociados al manejo de información para las abejas (Amaya-Márquez, 2009b). Se ha encontrado disminución en el rendimiento de una tarea aprendida, y se ha explicado por la competencia de respuestas de tareas aprendidas previamente por las abejas melíferas (Cheng & Wignall, 2006). La recuperación de la información asociada a una señal compete con las respuestas a una(s) característica(s) de la señal almacenadas en el cerebro en forma de memoria temprana, y afecta el rendimiento en la expresión de la memoria (Cheng & Wignall, 2005, 2006). Esto se ha explicado bajo el modelo de interferencia retroactiva el cual tiene mayor poder explicativo que las hipótesis de decaimiento de la memoria y/o inhibición retroactiva (Cheng & Wignall, 2006). En las abejas existe un decrecimiento en la eficiencia cuando se ven enfrentadas a realizar una tarea que implica recuperar información previamente aprendida pero que compete por la misma respuesta (Chittka, 1999). Se ha propuesto que el efecto de interferencia retroactiva le implica a la abeja actuar de forma incierta cuando procede a realizar una tarea como la elección de un tipo de señal, debido a que puede tener almacenados en su memoria dos o más tipos de respuesta distintas a señales distintas o iguales. (Cheng & Wignall, 2006). Las hipótesis sobre interferencia retroactiva son consistentes con las conclusiones obtenidas en los trabajos sobre memoria en vertebrados donde los errores en las tareas son atribuidos a problemas de recuperación y no a eventos de eliminación y/o degradación de la memoria (Bouton, 1993; Bouton *et al.*, 1999; Kraemer & Golding, 1997; Roberts, 1998; Zentall, 1997).

La interferencia retroactiva tiene un costo en la recuperación de información, pero permite mantener memorias sobre tareas que permiten aprender nuevas tareas, es decir, las memorias de largo plazo no son eliminadas (Cheng & Wignall, 2006). Puede ser que en las abejas no se elimine información de asociada al comportamiento de forrajeo porque la evolución ha favorecido la estrategia de colección de memorias de largo plazo en abejas melíferas. A pesar de que las consecuencias de ello, sean la competencia de respuestas y algunas veces la supresión de memorias Cheng & Wignall (2006). La organización, supresión y recuperación son procesos más exigentes que el almacenamiento de información, por lo menos en el caso de la memoria sensoriomotora (Chittka, 1998). Aunque mantener memorias de eventos pasados resulte costoso (Dukas, 1999), la redundancia de información sería necesaria si los beneficios exceden los costos. Por ejemplo, en las tareas de forrajeo la eliminación de memorias con gran cantidad de información puede ser muy costosa si los mecanismos necesarios para la escisión son energéticamente costosos o si el proceso de eliminación conlleva a la degradación de recuerdos necesarios (Cheng & Wignall, 2006).

La probabilidad de visitar un tipo floral con un rasgo particular aumenta excepcionalmente cuando se ha visitado un tipo con ese rasgo previamente. Se considera que cada vez que una abeja visita una flor, los rasgos de esta flor reactivan su STM para esos rasgos (Chittka *et al.*, 1999). Bajo la experiencia repetida la información de la memoria STM puede pasar a la memoria LTM, el tiempo de reacción para responder a una señal es más rápido si la información de esos rasgos está almacenada en LTM (Chittka *et al.*, 1997). El contenido en la LTM puede permanecer inactivo y según el contexto puede ser cargado a la memoria STM, lo cual permite a la abeja cambiar su respuesta comportamental. Sin embargo, la recuperación de información almacenada en LTM asociada a señales específicas y la tarea de comparar el tipo de información asociada a señales percibidas por el organismo demanda más tiempo que el gastado usando la información que se encuentra en la memoria STM (Chittka, 1999). Se ha referido que el comportamiento de constancia a un tipo floral, puede estar obviando tipos

de flores que se encuentran en su LTM, pero no han sido cargados a la memoria de trabajo (Chittka, 1999). Por esa razón, se ha propuesto que la omisión de flores observadas en el comportamiento de constancia floral puede darse por que la información asociada a un tipo de señales se recupera más rápidamente en su memoria de trabajo (Chittka *et al.*, 1999).

1.5.3 Tasa de aprendizaje

La tasa de aprendizaje depende de un conjunto de factores internos y externos. Por ejemplo, en la actividad de muestreo de alternativas disponibles, el tiempo de muestreo o el periodo de aprendizaje depende de los siguientes parámetros: 1) el número de alternativas distintas; 2) la magnitud de la diferencia en las cualidades promedio de las alternativas; 3) la varianza temporal y espacial de las alternativas; 4) la diferencia en la apariencia de las alternativas; 5) la capacidad perceptual del organismo para detectar diferencias entre cualidades y apariencia (Staddon, 1983; Stephens & Krebs, 1986; Dukas & Real, 1993; Krebs & Inman, 1994; Bateson & Kalcenik, 1998). Factores como la habilidad del organismo receptor para detectar diferencias entre alternativas, la precisión para guardar nueva información durante cada encuentro, afectan el rendimiento de un comportamiento motor (Dukas, 1998; Kunze & Gumbert, 2001; Dyer *et al.*, 2012; Amaya-Márquez *et al.*, 2014).

Entre los factores que pueden incidir en la tasa de aprendizaje floral en la naturaleza se encuentran las características de las señales que lo predicen, estas señales pueden estar en varias modalidades. La variación intrínseca asociada a la apariencia o cualidad de la señal o por el conjunto de señales, son factores que afectan la tasa de aprendizaje (Leonard *et al.*, 2011). Sin embargo, la tasa de aprendizaje puede ser limitada cuando un individuo debe distinguir y evaluar varias variables (Dukas, 1998). En el caso de un contexto floral, la calidad y cualidad de la señal compiten por atraer la atención del polinizador, afectan su tasa de aprendizaje (Kunze & Gumbert, 2001; Leonard *et al.*, 2011). La atención, definida como las representaciones neuronales activadas en cualquier momento (Dukas 1998, 2004; Perry *et al.*, 2017).

Desde el punto de vista de la teoría del aprendizaje asociativo, el aprendizaje es más rápido si los estímulos predictores tienen mayor saliencia (Bouton, 2016). El término saliencia tiene correspondencia con la perceptibilidad del estímulo o facilidad de discriminación de éste (Domjan *et al.*, 2010; Bouton 2016). El grado de perceptibilidad de un estímulo genera mayor atención en el organismo, y los procesos de atención selectiva son necesarios en el éxito de procesos de escogencia en vertebrados, así como en insectos como las abejas (Morawetz *et al.*, 2013; Perry *et al.*, 2017). Generalmente, la saliencia de un estímulo es relevante en relación con las necesidades biológicas del organismo y si se corresponde a las características de ese estímulo que se encuentra en el medio natural del animal (Domjan *et al.*, 2010). La respuesta de un organismo presenta mayor fuerza de asociación cuando los estímulos condicionados como el color e incondicionados como la recompensa presentan mayor saliencia. La intensidad en el valor de un estímulo como la concentración es una cualidad que aumenta la saliencia de un estímulo (Domjan *et al.*, 2010; Bouton, 2016; Perry *et al.*, 2017).

1.5.4 Plasticidad en el aprendizaje

Un insecto que vuela en promedio 50 cm/s puede llegar a encontrar en promedio 7 inflorescencias de hasta cinco especies de plantas. Es decir, pueden registrar en su espacio de búsqueda, inflorescencias cada 0.14 s (Chittka *et al.*, 1999). Esto indica que existe un límite de tiempo en el que un insecto comparara la información de entrada con las señales previamente almacenadas y las recompensas asociadas para así poder diferenciar entre flores que ofrecen recompensas de otras similares que no la ofrecen. Esto es más complejo si se tienen en cuenta las siguientes situaciones: 1) en la naturaleza existen flores que poseen señales que pueden ser muy similares entre sí como las señales de color (Dyer & Chittka, 2004), 2) flores miméticas con señales que no ofrecen recompensa pero que son similares a señales que son honestas en cuanto al recurso que predicen (Dafni, 1984), 3) fases temporales en las que fluctúa la cantidad de recurso en las flores de manera que no siempre ofrecen la misma calidad del mismo (Waddington *et al.*, 1981; Townsend-Mehler & Dyer, 2012), 4) flores que presentaban recompensa que se encuentran vacías debido a que otros polinizadores las han visitado (Townsend-Mehler & Dyer, 2012; Giurfa *et al.*, 1994; Chittka & Schürkens, 2001; Heinrich, 2004). La diversidad en la calidad de recurso que ofrecen las plantas demanda estrategias por parte de los

visitantes florales que implican mayor esfuerzo muestreo y costo energético, aunque favorecen la polinización de las plantas (Heinrich, 1975). La interacción entre las abejas melíferas y las flores es dinámica en el sentido que las señales buscan generar una(s) respuesta(s) del receptor, el cual a su vez intenta reconocer las señales que le provean mejor recompensa, de manera que el cambio de las condiciones en un contexto demanda flexibilidad en el aprendizaje de las abejas (Stephen & Krebs, 1986; Dukas, 1998; Amaya-Márquez & Wells, 2008).

Se ha encontrado que *A. mellifera* puede cambiar su preferencia dada por una conducta de escogencia de forrajeo de acuerdo con los cambios en la distribución espacial y temporal de la recompensa (Seeley, 1986). Las estrategias usadas por las forrajeras *A. mellifera* de una colonia implican cambiar rápidamente de conducta para resolver una tarea en función de la mejor opción (Sanderson *et al.*, 2006; Cakmak *et al.*, 2009). Sin embargo, esta capacidad de cambio para continuar una tarea de forrajeo óptima tiene limitaciones o puede que no ocurra (Ferguson *et al.*, 2001; Wells & Wells, 1983; Hill *et al.*, 1997; Dyer *et al.*, 2012; Amaya-Márquez *et al.*, 2014). Desde el punto de vista del aprendizaje asociativo, se conoce el aprendizaje de extinción que ha sido demostrado cuando un individuo deja de presentar una respuesta previamente aprendida en señales de color cuando estos se les presentan sin recurso (Buchanan & Bitterman; 1989). En estudios con abejas inmovilizadas, se reconoce que la reversión del aprendizaje discriminativo de olor puede darse hasta tres veces (Mota & Giurfa, 2010). La reversión en el aprendizaje se define como un individuo que invierte su comportamiento como la elección sobre una señal por otra. Alcanzar ese cambio de respuesta presenta mayor dificultad que aprender una tarea por primera vez porque tiende a persistir la respuesta original, pero puede alcanzarse a medida que aumenta el entrenamiento (Dyer *et al.*, 2012). La extensión del entrenamiento es importante para generar aprendizaje, por ejemplo, en la adquisición de habilidades motoras la práctica extensiva asegura velocidad, exactitud y coordinación en la respuesta entrenada (Newell, 1991, Sale, 1991; Stamps, 1995). Para la tarea de revertir una conducta robusta sobre señales con gran saliencia en *A. mellifera*, la extensión del entrenamiento mejora la respuesta (Erber, 1975; Dyer *et al.*, 2012).

1.6 Conducta Instrumental

En el condicionamiento clásico se considera que los organismos aprenden una asociación entre los estímulos condicionado (EC) e incondicionado (EI). Inicialmente, el estímulo condicionado (EC) no provoca una respuesta condicionada (RC), pero adquiere la capacidad de hacerlo como resultado del desarrollo de una asociación con el estímulo incondicionado (EI). Desde un principio, el estímulo incondicionado, provoca por sí mismo la respuesta denominada respuesta incondicionada (RI), es decir, respuesta que se obtienen sin ningún proceso de asociación. Cuando existe un proceso de aprendizaje asociativo, la presentación del EC activa la actividad conductual y neuronal relacionada con el EI, sin la presentación real del estímulo incondicionado (Domjan, 2010). En las abejas melífera, se han desarrollado estudios de aprendizaje en el ensayo de respuesta de la extensión de la probóscide (PER), la extensión de la probóscide es una conducta reflejo que se produce cuando los receptores gustativos de la antena, tarso o partes de la probóscide de una abeja, son estimulados con la sacarosa. Esta acción se define como la respuesta incondicionada dada por la presentación del estímulo incondicionado (sacarosa). Durante los ensayos PER, el emparejamiento de un estímulo condicionado que pueden ser un olor o color, y la sacarosa que actúa como estímulo incondicionado, permite que en el individuo genere aprendizaje asociativo (Menzel, 1993) y aprenda a realizar la respuesta incondicionada (extender la probóscide) en presencia del estímulo condicionado. En este punto, la extensión de la proboscide en presencia del EC, se denomina respuesta condicionada (Smith & Bourden, 2014). Este tipo de condicionamiento, genera que el individuo aprenda a realizar la respuesta cuando percibe el estímulo condicionado, por ende, se enmarca dentro de la definición de condicionamiento clásico excitatorio (Domjan, 2010).

En los experimentos de condicionamiento clásico, se utilizan procedimientos donde los organismos no tienen control sobre los estímulos a los que se exponen (Domjan, 2010). Por ejemplo, en los ensayos PER, las abejas reciben el estímulo EC según el tiempo de intervalo entre ensayo y luego se registra su conducta, que en el caso PER, es una respuesta de extensión de la probóscide. En los experimentos de condicionamiento instrumental, se generan situaciones de aprendizaje en las cuales los estímulos a los que

un organismo se enfrenta son resultado directo de su conducta, la cual generalmente se describe como una conducta dirigida a una meta (Domjan, 2010). En este tipo de condicionamiento, la conducta sirve de instrumento para conseguir un estímulo significativo o consecuencia, y generalmente ocurre porque el mismo tipo de acciones produjeron el mismo tipo de consecuencia en el pasado. La conducta sucede debido a que ha servido previamente como instrumento para producir consecuencias similares. Generalmente, el estudio de la conducta instrumental en la naturaleza plantea el desafío de lograr aislar los factores causantes por medio de la manipulación experimental (Domjan, 2010).

1.6.1 Configuración experimental de la conducta instrumental

Los procedimientos para evaluar la conducta instrumental del organismo pueden ofrecer limitadas oportunidades para responder según la programación del experimentador, en ese caso se denominan del tipo condicionamiento instrumental de ensayo discreto. Pero también puede suceder, que se permita que el organismo repita la respuesta instrumental una y otra vez sin restricciones, en ese caso es un condicionamiento instrumental de ensayo operante libre, término acuñado por Skinner en 1938 (Domjan, 2010). El condicionamiento instrumental de operante libre, permite analizar la conducta como una forma representativa a la que ocurre en el ambiente natural, sin embargo, exige que se defina una unidad de conducta medible. Debido a que la conducta en curso es un continuo, una actividad sigue a la otra, el término de operante propone dividir la conducta en unidades medibles con significado. Así surge la definición de respuesta operante, la cual consiste en la acción específica que produce un efecto en el ambiente, en este caso no importa los mecanismos musculares o formas de ejecutar la acción porque todas son funcionalmente equivalentes, lo que importa es la forma en como la conducta opera en el ambiente (Domjan, 2010). Por lo tanto, el concepto de operante requiere dividir la conducta en unidades medibles con significado.

En todas las situaciones de condicionamiento instrumental, el individuo realiza una respuesta y por tanto produce una consecuencia. Cuando la consecuencia es placentera se denomina técnicamente de estímulo apetitivo y cuando la consecuencia es molesta, se denomina de estímulo aversivo. Existen dos tipos de relaciones entre una respuesta y un reforzador, una es la relación temporal, que se refiere al tiempo que transcurre entre la

respuesta y el reforzador. En este caso, un tipo especial de relación temporal es la contigüidad temporal, a cuál se refiere a la entrega del reforzador inmediatamente después de la respuesta instrumental. El segundo tipo de relación entre una respuesta y el reforzador es la relación causal o la contingencia respuesta-reforzador. Esta se refiere al hecho de que la respuesta instrumental es necesaria y suficiente para la ocurrencia del reforzador o recompensa (Domjan, 2010). La respuesta puede proporcionar un estímulo o no, cuando la respuesta proporciona un estímulo se dice que surte efecto una contingencia positiva entre la respuesta y su estímulo consecuente. De forma alternativa, la respuesta instrumental puede retirar o eliminar un estímulo, en este caso existe un efecto de contingencia negativa entre la respuesta y su consecuencia. El resultado de un procedimiento de condicionamiento puede generar un aumento o disminución de la tasa de respuesta, y esto depende tanto de la contingencia respuesta-consecuencia como de la naturaleza de la consecuencia (Tabla 1-1).

Tabla 1-1. Tipos de condicionamiento instrumental según la contingencia respuesta-consecuencia y los resultados que genera

Nombre del procedimiento	Contingencia Respuesta-Consecuencia	Resultado
Reforzamiento Positivo	Positivo: La respuesta instrumental produce un estímulo o consecuencia positiva	Incremento en la tasa de respuesta
Castigo (Castigo positivo)	Positivo: La respuesta produce un estímulo aversivo	Disminución en la tasa de respuesta
Reforzamiento Negativo (escape o evitación)	Negativo: La respuesta previene o elimina un estímulo aversivo	Incremento en la tasa de respuesta
Entrenamiento de Omisión	Negativo: La respuesta elimina o previene la ocurrencia de un estímulo apetitivo.	Disminución en la tasa de respuesta

Tomado de Domjan, 2010.

La proporción de respuesta como medida de la conducta operante, en la técnica de condicionamiento instrumental de operante libre permite una observación continua durante largos periodos de tiempo. Este enfoque ofrece una oportunidad continua de respuesta, donde el organismo más que el experimentador, determina la frecuencia de su respuesta instrumental. Por lo tanto, se concibe, que las técnicas de operante libre proporcionan la posibilidad de observar cambios en la probabilidad de la conducta a lo largo del tiempo. Por ejemplo, tasa de ocurrencia de una conducta operante por unidad de tiempo, puede ser una medida de respuesta de la probabilidad de la respuesta (Domjan, 2010).

- **Cantidad y naturaleza del reforzador instrumental**

La efectividad de un reforzador depende no solo de sus propiedades, sino que también de como ese reforzador se compara con otros que el individuo ha experimentado. En el condicionamiento clásico la efectividad de un estímulo incondicionado depende de cómo se compare el EI con las expectativas del individuo basadas en la experiencia previa. Esta idea es producto del modelo de Rescorla-Wagner, y considera que, si el EI es mayor o más intenso de lo esperado, producirá condicionamiento excitatorio. Por el contrario, si el EI es menor (o más débil) de lo esperado, producirá condicionamiento inhibitorio (Domjan, 2010). Se define como contraste sucesivo positivo cuando la tasa de respuesta aumenta por una recompensa favorable resultado de una experiencia anterior con una recompensa menos atractiva (Domjan, 2010). Por el contrario, se define como contraste sucesivo negativo a una disminución en la tasa de respuesta generado por una recompensa desfavorable debido a una experiencia anterior con una recompensa más atractiva (Domjan, 2010), Se considera que un cambio a peor en la magnitud de la recompensa activa una serie de mecanismos cognitivos y conductuales, donde el encuentro inicial con la recompensa inesperadamente pequeña activa respuestas exploratorias y de búsqueda que pueden conducir al encuentro de una mejor fuente de recompensa (Domjan, 2010).

1.6.2 Aprendizaje asociativo en la conducta instrumental

Se sugiere que la conducta instrumental ocurre porque el organismo está motivado para obtener el reforzador y puede hacerlo solo realizando la respuesta instrumental. La

motivación de la respuesta instrumental ha sido considerada desde dos perspectivas, la primera es la estructura asociativa del condicionamiento instrumental, esta aproximación se soporta principalmente en el concepto de asociaciones y es compatible con la tradición teórica del condicionamiento pavloviano. Esta visión se centra en las respuestas individuales y sus antecedentes estimulares y consecuencias específicas. Debido a que las asociaciones tienen correspondencia en procesos en el sistema nervioso, la aproximación asociativa proporciona un marco conveniente para estudiar los mecanismos neurales del condicionamiento instrumental (Domjan, 2010). La otra aproximación alternativa a los procesos motivacionales en el aprendizaje instrumental es la regulación conductual. Esta considera el condicionamiento instrumental dentro en el contexto más amplio de las múltiples cosas que los organismos están constantemente haciendo. A diferencia de la aproximación asociativa, la regulación conductual considera la motivación de la conducta instrumental desde una perspectiva más molar. Considera las “metas” y como los organismos sacan provecho de la complejidad de su ambiente y de sus múltiples opciones conductuales para alcanzar las metas. Esta teoría ve la conducta instrumental desde una perspectiva funcional y no en el marco de los mecanismos neurales del aprendizaje instrumental (Domjan, 2010). La estructura de un procedimiento de condicionamiento instrumental permite el desarrollo de varios tipos diferentes de asociaciones según varias hipótesis, las cuales consideran el comportamiento generado durante el condicionamiento instrumental bajo tres componentes que son el contexto de estímulos (E), la respuesta instrumental (R), y la consecuencia o reforzador (C).

- La asociación E - R o Ley del Efecto

El primero, es una asociación entre los estímulos contextuales (E) y la respuesta instrumental (R), denominado asociación E-R. De acuerdo con la ley del efecto de Thorndike, establece que, si una respuesta en presencia de un estímulo es seguida por un suceso satisfactorio, la asociación entre el estímulo (E) y la respuesta (R) se fortalece. Si la respuesta es seguida por un suceso molesto, la asociación E-R se debilita. Por lo tanto, la ley efecto dicta que los animales aprenden una asociación entre la respuesta y los estímulos presentes cuando se ejecuta la respuesta. La

consecuencia o reforzador (C) no es un elemento que forme parte de la asociación, la consecuencia satisfactoria o molesta simplemente sirve para fortalecer o debilitar la asociación entre la respuesta instrumental y la situación estímulo. Por ende, la ley del efecto de Thorndike implica un aprendizaje E-R (Domjan, 2010).

En el caso de la escogencia floral, se traduce en un aprendizaje color floral - escogencia floral, el color floral actúa como el estímulo y la conducta de visitar un tipo floral como respuesta instrumental. Según este enfoque, el condicionamiento instrumental no incluye aprendizaje acerca del reforzador (C) o de la relación respuesta instrumental y consecuencia reforzante (la asociación R-C). Esta idea se ha considerado contraintuitiva y ha sido mantenida al margen en los estudios de formación de expectativas en los procesos cognitivos. El valor de la recompensa en la generación de expectativas de la recompensa como evento de motivación en la conducta instrumental, ha sido implementado en desarrollos modernos del condicionamiento pavloviano y su integración en la conducta instrumental (Domjan, 2010).

- **La asociación E-C o Expectativa de recompensa**

El condicionamiento pavloviano es el proceso básico del aprendizaje de señales, el cual se considera está involucrado en el aprendizaje instrumental para entender los procesos de expectativa de recompensa. Este consiste en que la especificación de una respuesta instrumental asegura que el organismo siempre experimentará ciertos estímulos distintivos (E) en conexión con la realización de la respuesta. Estos estímulos pueden incluir el lugar, la textura que se va a manipular, claves olfatorias o visuales. Cualesquiera que sean los estímulos, el reforzamiento de la respuesta instrumental producirá inevitablemente el reforzamiento entre la clave estimular E y la consecuencia de la respuesta o recompensa (C). Esto proporciona el potencial para el condicionamiento clásico y el establecimiento de una asociación entre E y C, siendo la base de la expectativa de la recompensa en el condicionamiento instrumental (Domjan, 2010).

- Asociaciones R-C

Se ha sugerido que el condicionamiento instrumental lleva al aprendizaje de asociaciones respuesta (R) – consecuencia (C). Experimentos que han devaluado el valor del reforzador después del condicionamiento instrumental para ver si esto disminuye la respuesta instrumental. Muestran que la respuesta instrumental está mediada por una asociación entre la respuesta y la consecuencia del reforzante (Domjan, 2010).

- Asociación tipo relación jerárquica E - (R-C)

Las asociaciones E-R de Thorndike y E-C pueden motivar la conducta instrumental, activando una expectativa específica de recompensa. Sin embargo, ninguna de las anteriores incluye una conexión directa entre la respuesta instrumental (R) y la consecuencia o reforzador (C). Por ejemplo, en una situación de condicionamiento instrumental, el reforzador C, no puede predecirse solamente a partir del estímulo E, sino más bien que C ocurre si el organismo realiza la respuesta R en presencia de E. Es decir, propone que el condicionamiento instrumental incluye una relación condicional en la que E es seguido por C sólo si ocurre R (Domjan, 2010).

Los organismos aprenden a asociar la respuesta instrumental con su consecuencia, sin embargo, las asociaciones R-C, no pueden actuar aisladamente para producir la conducta instrumental. El hecho de que la respuesta instrumental active una expectativa respecto del reforzador no es suficiente (Domjan, 2010). Es posible que la asociación R-C, sea activada por los estímulos E que están presentes cuando la respuesta es reforzada. Desde este punto de vista, E no activa R directamente, sino que activa la asociación R-C. Por lo tanto, en el individuo es evocada la asociación R-C, cuando se encuentra con E, y eso motiva a que realice la respuesta

instrumental (Domjan, 2010). La relación condicional de E, R y C, en el condicionamiento instrumental fue sugerida por Skinner (1938), evidencias directas e indirectas basadas en procedimientos de entrenamiento discriminativo soportan este tipo de aprendizaje relacional en el condicionamiento instrumental, (Domjan, 2010).

1.6.3 Condicionamiento diferencial y visualización sucesiva del color

En el condicionamiento absoluto la abeja aprende a escoger el estímulo objetivo en ausencia de distractores mientras que, en el condicionamiento diferencial, las abejas aprenden el estímulo objetivo en presencia de los estímulos distractores (Dyer & Chittka, 2004). Se ha encontrado que las abejas usan diferentes estrategias visuales dependiendo del tipo de condicionamiento usado en las tareas de reconocimiento de patrones (Giurfa *et al.*, 1999). También se ha visto que el condicionamiento diferencial demanda mayor atención de las abejas en un patrón de información, así como que el condicionamiento diferencial mejora la capacidad de discriminación de estímulos perceptualmente similares (Backhaus *et al.* 1987; Dyer & Chittka, 2004b). En los experimentos con condicionamiento diferencial, se ha usado el castigo para los estímulos distractores debido a que esto aumenta la motivación a evitarlos (Chittka *et al.*, 2003; Dyer & Chittka, 2004b; Dyer & Neumeyer, 2005; Avergùes-Weber, *et al.*, 2010).

En la visualización sucesiva, la presentación de los estímulos objetivo y distractor se da al mismo tiempo. Esto se logra cuando el estímulo presenta un patrón que tiene tanto los colores objetivo y distractor (Dyer & Neumeyer, 2005). En contraste, en la visualización sucesiva los estímulos de color objetivo y distractor se presentan de forma homogénea y espacialmente separados (Wells & Wells, 1983,1986; Backhaus & Menzel, 1987; Backhaus *et al.*, 1987; Backhaus, 1991; Brandt & Vorobyev, 1997; Vorobyev *et al.*, 2001; Dyer & Chittka, 2004a, 2004b; Giurfa, 2004; Dyer & Neumeyer, 2005; Amaya-Márquez, 2009; Amaya-Márquez *et al.*, 2014).

En los experimentos de tareas de escogencia en abejas, la capacidad de discriminación de color disminuye en condiciones de visualización sucesiva presentando rendimientos de

respuesta menores respecto a los experimentos con visualización simultánea, a pesar de que la visualización sucesiva es una condición que a menudo se encuentra en la naturaleza (Dyer & Neumeyer, 2005; Dyer & Chittka, 2004). Porque en un ambiente natural, las flores generalmente son encontradas una a la vez, dado el límite de la resolución de los ojos compuestos (Land 1997; Spaethe *et al.* 2001; Spaethe & Chittka 2003), de manera que el sistema visual de las abejas requiere hacer discriminaciones de las flores haciendo uso de la visualización sucesiva. En humanos se ha encontrado que la habilidad de diferenciar colores con precisión se reduce significativamente cuando son vistos de forma sucesiva en comparación a la visualización simultánea (Newhall *et al.*, 1957; Romero *et al.*, 1986). Esto se encuentra porque el tiempo en el cual se da deterioro de la imagen en condiciones de visualización sucesiva puede ser de 60 ms (Uchikawa & Ikeda, 1981), lo que aumenta la dificultad de evocar imágenes que faciliten el proceso de discriminación. Dyer & Neumeyer (2005) sugieren que en las abejas la discriminación sucesiva de estímulos de color puede deberse también a la ineficiencia en la que el cerebro de la abeja puede codificar y recuperar la información del color de la memoria cuando es visto de forma sucesiva.

2. Planteamiento del problema

Durante la búsqueda de alimento de las forrajeras *A. mellifera* se encuentran inmersas en un ambiente que les ofrece un paisaje floral que cambia en el tiempo. El color, definido como la percepción causada por propiedades físicas y químicas de los pigmentos en las plantas con flores (van der Koi *et al.*, 2018), y las características del sistema nervioso de las abejas (Chittka, 1992). Este fenómeno perceptual del color puede representarse en un modelo que permite conocer la forma en cómo se percibe en el espacio visual de las abejas (Chittka & Menzel, 1992, 1994). Por otro lado, el color es una señal que las abejas pueden asociar a las recompensas florales (Frisch, 1957; Wells & Wells, 1986; Menzel, 1990; Chittka & Menzel, 1992; Brown *et al.*, 1998; Giurfa *et al.*, 1994; Banschbach, 1994; Leonard *et al.*, 2011, Dyer *et al.*, 2012; Amaya-Márquez *et al.*, 2014; Perry *et al.*, 2017). Y, la diferencia en la calidad de estas recompensas florales, afecta su comportamiento de escogencia floral (von Frisch, 1969; Bitterman, 1976; Whitham, 1977; Hodges & Wolf, 1981; Loo & Bitterman, 1992; Richter & Waddington, 1993; Banschbach, 1994; Hill *et al.*, 2001; Cnaani, 2006; Wells & Wells, 1986; Sanderson *et al.*, 2006; Gil *et al.*, 2007; Gil & De Marco, 2009; Amaya-Márquez, 2009a; Amaya-Márquez *et al.*, 2014).

Las diferencias perceptuales del color para las abejas pueden ser expresadas en función de la distancia euclídea en el modelo de hexágono de color de Chittka (1992). Se ha encontrado que la distancia de color afecta la probabilidad de escogencia correcta que en tareas de escogencia con condicionamiento aversivo y visualización simultánea (Dyer & Chittka, 2004; Bukovac *et al.*, 2017; García *et al.*, 2017; 2018). Por otra parte, la concentración de azúcares afecta la conducta de escogencia en tareas de aprendizaje en abejas (Greggers & Menzel, 1993; Bitterman, 1996; Greggers & Mauerlshagen, 1997; Gil *et al.*, 2007; Cnaani *et al.*, 2006; Gil & De Marco, 2009; Nachev *et al.*, 2017). A partir de lo anterior, este estudio se aborda la pregunta sobre el efecto simultáneo de la distancia de color y la diferencia de concentración de azúcares entre opciones florales, en la toma de

decisiones de *A. mellifera* var. africanizada durante la escogencia floral. Para responder esta pregunta se hace una aproximación experimental simulando un contexto ecológico natural con cambios en la oferta de néctar asociado al color floral que implica condicionamiento diferencial exclusivamente apetitivo en condiciones de visualización sucesiva. De esta manera se busca aportar al conocimiento en el área de la ecología cognitiva relacionado a la tarea de forrajeo de la especie *A. mellifera* L. var. africanizada.

2.1 Hipótesis

2.1.1 Hipótesis general

La discriminación del color floral y diferencia en la calidad de oferta del néctar floral afecta la escogencia floral óptima en *A. mellifera* L. var. africanizada.

2.1.2 Hipótesis específica

La distancia de color afecta la conducta de forrajeo óptimo en en *A. mellifera* L. var. africanizada.

La diferencia en la concentración de azúcares en el néctar floral afecta la conducta de forrajeo óptimo en en *A. mellifera* L. var. africanizada.

3. Objetivos

3.1 General

Evaluar el efecto simultáneo de la distancia de color y la diferencia de concentración de azúcares entre opciones florales en la toma de decisiones de escogencia floral durante el forrajeo en *A. mellifera*.

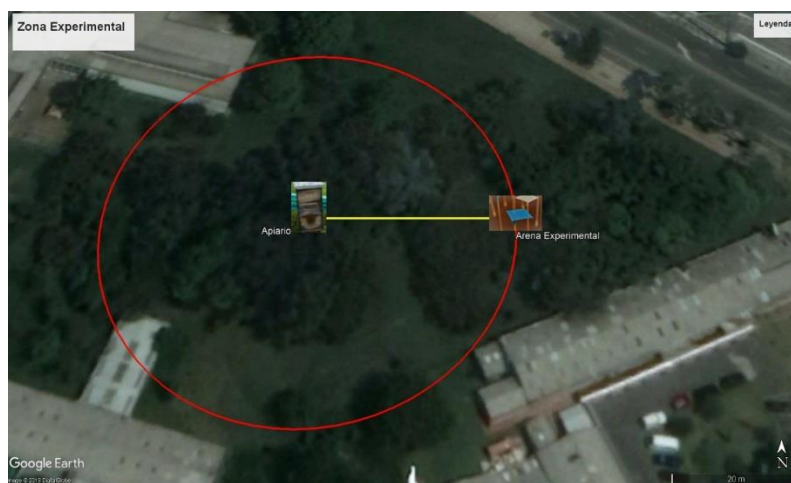
3.1.1 Específicos

- 1 Evaluar el efecto de distancia de color en la capacidad de discriminación floral de *Apis mellifera* L. var. africanizada.
- 2 Evaluar el efecto de diferencia en la concentración de azúcares en la escogencia floral de *Apis mellifera* L. var. africanizada.
- 3 Evaluar la conducta de escogencia floral de *Apis mellifera* L. var. africanizada en una situación de cambio en la concentración de azúcares.

4. Materiales y métodos

El estudio se realizó con la especie de abeja *Apis mellifera* L. variedad africanizada durante los meses de febrero a diciembre de 2017. Las pruebas experimentales se hicieron con individuos provenientes del apiario del departamento de biología en el Campus de la Universidad Nacional de Colombia Sede Bogotá (4° 38' 30.98" N y 74° 4' 52.66" O). Los datos fueron tomados en la franja diaria de las 10 a las 16 horas, intervalo de tiempo con condiciones climáticas para la actividad de forrajeo de *A. mellifera* L. La temperatura promedio fue de 18.25 °C, desviación estándar de 1,77 °C. La humedad relativa promedio fue de 57 % y desviación estándar de 10,4 %. El estudio se hizo con individuos de una colmena con presencia de reina y población activa. La distancia entre la colmena y la arena experimental fue de 40 m (Figura 4-1).

Figura 4-1: Ubicación de la zona experimental

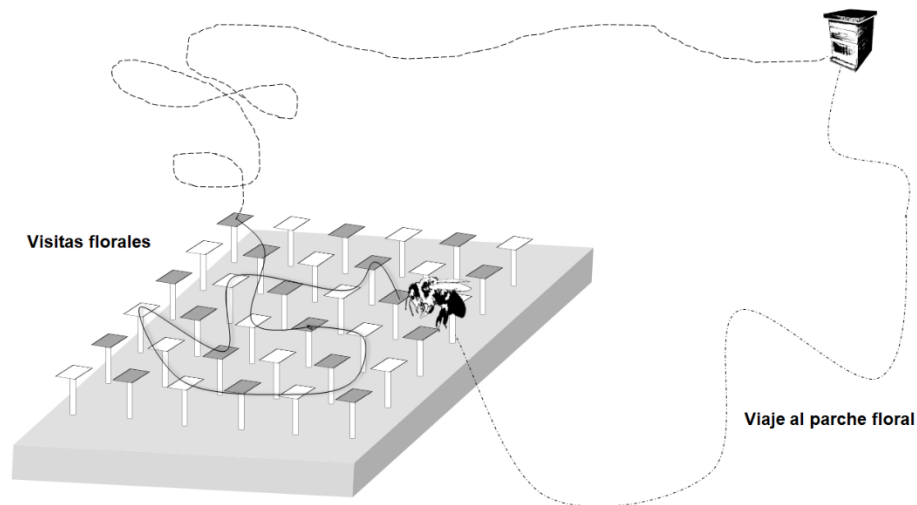


Campus de la Universidad Nacional de Colombia Bogotá (Colombia). La arena experimental se localizó a 40 metros del apiario. Fuente: Autor.

4.1 Parche floral

Para simular un espacio natural de oferta floral se utilizó como arena experimental el modelo de parche floral artificial usado por Wells & Wells (1986), Hill *et al.* (1997), y Amaya-Márquez & Wells (2008). La base del parche consistió en una superficie de madera cuadrada, plana, y pintada de color café con 36 agujeros, equidistantes entre sí 70 mm, en donde se insertaron flores artificiales. Las flores artificiales utilizadas tuvieron en común forma y tamaño, difiriendo solamente en color (ver sección estímulos de color abajo). Cada flor consistió en un pedicelo de 130 mm de longitud, una corola tubular de 8 mm de profundidad basalmente en forma de copa actuando como nectario, y un limbo adherido al tubo de la corola, el cual consistió en una superficie cuadrada de cartón plastificado de 3 cm de lado. El nectario y el limbo de la corola presentaron el mismo color. En los agujeros de la base de madera se insertaron flores artificiales de dos colores, 18 de cada uno creando un parche bicolor de 36 flores. La distribución de las flores se hizo de forma alternada buscando mantener la misma probabilidad de visita por distancia (Figura 4-2). Durante todos los experimentos cada flor presentó el mismo volumen de solución de sacarosa, 4 μ L depositados con micropipetas en el nectario después de cada visita. La concentración de la solución de sacarosa varió de acuerdo con el experimento (Tabla 1).

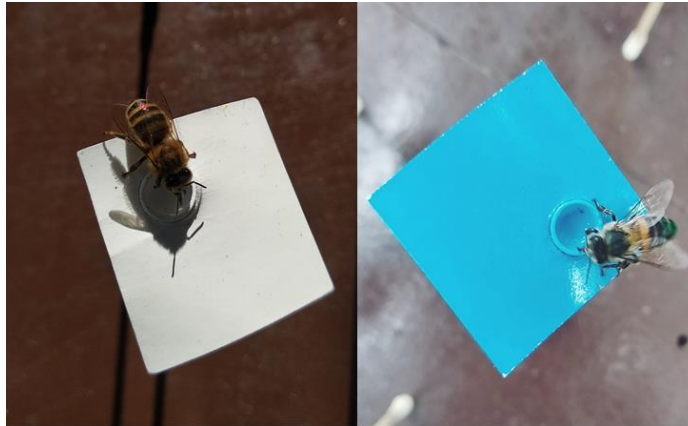
Figura 4-2: Parche floral



Actividad de forrajeo de *Apis mellifera* L. en el parche floral. Las líneas punteadas muestran los viajes entre la colmena y el parche floral. Las líneas continuas muestran las visitas entre flores. Fuente: Autor.

4.1.1 Reclutamiento y registro de visitas

Previo al inicio de la fase experimental, se hizo una fase de entrenamiento de las abejas de la colmena seleccionada para llegar a la zona donde se dispondría la arena experimental. Para esto se usó una solución de sacarosa al 20% peso/volumen sin olor como cebos dispuestos en cajas de Petri. Durante la fase experimental los individuos que llegaron a la zona de alimentación fueron entrenados a llegar al parche floral. Los individuos fueron marcados en el tórax o abdomen con pintura Testor una vez visitaron las flores y tomaron el recurso. Se registró como visita floral cuando la abeja aterrizó en la flor e hizo contacto con la recompensa en la flor usando las antenas, probóscide o primer par de patas. Luego de cada visita se rellenó de nuevo cada flor con una micropipeta automática. Una vez la abeja llegó al parche floral, realizó las visitas florales necesarias hasta alcanzar el límite de carga de néctar y regresar a la colmena, comportamiento descrito por von Frisch (1969). Cada viaje a la arena experimental estuvo conformado por más de una visita floral (Figura 4-2), y la secuencia de escogencia de color floral fue registrada en cada viaje. En todas las situaciones tratamiento las abejas realizaron máximo cinco viajes al parche floral. El número total de individuos registrados fue de 160 abejas forrajeras. Los cuales se distribuyeron en cada experimento realizado a lo largo del periodo de experimental. Durante la realización de cada experimento se registró la respuesta de uno o dos individuos que al finalizar el experimento fueron descartados.

Figura 4-3: Visitas florales

Las visitas se registraron cada vez que la abeja aterrizó e hizo contacto con la fuente de recompensa azucarada usando las antenas, probóscide o patas delanteras

4.2 Tipo de condicionamiento

Los experimentos de parche floral en vuelo libre utilizaron condicionamiento instrumental en todos los tratamientos porque las abejas definieron con su conducta si recibían o no, la recompensa de néctar. Las abejas fueron libres de visitar o no el parche floral, así como de visitar cualquier tipo floral sin importar su color. También fueron libres de consumir o no el recurso luego de verse expuesto a este como consecuencia de visitar la flor. No existió un límite en el número de visitas que la abeja pudo realizar durante cada viaje al parche floral, por lo tanto, el condicionamiento instrumental es de tipo ensayo operante libre. En todas las flores durante todos los tratamientos (1-3), cuando las abejas visitaron una flor recibieron como consecuencia la posibilidad de consumir una sustancia azucarada, es decir recibieron un estímulo apetitivo. Por esta razón, el condicionamiento instrumental operante utilizado fue del tipo reforzamiento positivo porque la contingencia respuesta-consecuencia siempre fue positiva.

En este estudio, la respuesta operante fue definida como el evento de visita a un color floral, dado que fue una conducta medible y con solo dos opciones posibles, porque en cada experimento se presentaron solo dos tipos de color floral. El color floral, fue el estímulo sobre el cual se midió el aprendizaje asociativo en cada abeja en cada

experimento de acuerdo con las variables de distancia perceptual de color y diferencia en la concentración de azúcares en el néctar que ofreció cada color. La conducta de respuesta operante o de escogencia floral de aterrizar o no en un color, se cuantificó como proporción de visitas al color en cada viaje al parche floral para cada individuo. Esto permitió visualizar si hubo cambios en la proporción de respuesta al color entre viajes al parche floral para cada tratamiento.

Definida la elección o escogencia floral como respuesta operante, se definió el color floral como la clave en el contexto de estímulos (E), la elección de color floral como la respuesta instrumental (R) y el recurso de néctar como la recompensa (C). La obtención de néctar como consecuencia de las visitas florales por las abejas se consideró como un evento de aprendizaje inicial y necesario para el desarrollo de la pregunta tesis donde en los tratamientos 2 y 3 se ofrecieron condiciones de diferencia en la concentración de azúcares en el néctar que se encontraban asociadas a cada color floral. Por ende, se mantuvo un reforzamiento de naturaleza apetitiva, en donde una de las opciones presentó néctar en una concentración que previamente fue explotado por las abejas en el tratamiento 1. Esto permitió evaluar la capacidad de las abejas para asociar señales de color perceptualmente distintas y con diferencia en la oferta de concentración de azúcares en el néctar.

4.3 Diseño experimental

Para evaluar el efecto simultáneo de la distancia de color y la recompensa en la escogencia floral (Tabla 4-1), se realizaron 8 experimentos que presentaron las dos distancias de color (Figura 4-4 y Figura 4-6) y, las cuatro diferencias de concentración de recompensa (Tabla 4-1). Los experimentos se llevaron a cabo con grupos independientes de abejas y se realizaron de forma aleatoria durante el periodo de estudio.

En todos los experimentos se presentaron tres situaciones tratamiento de forma consecutiva: tratamiento 1, tratamiento 2, y tratamiento 3 (Tabla 4-1). En tratamiento 1, todas las flores ofrecieron recompensa con igual concentración, en tratamiento 2 las flores de un color tuvieron mayor concentración respecto al color floral alternativo y, en tratamiento 3, se invirtió la situación presentada en tratamiento 2 de manera que el color

que antes ofreció mayor concentración tuvo menor concentración en tratamiento 3 (Tabla 4-1).

Tabla 4-1: Serie experimental

Experimento	Distancia Color	Diferencia Concentración Azúcares [% p/v]	Tratamiento 1	Tratamiento 2	Tratamiento 3
1	Cercana	10	20 vs 20	20 vs 30	30 vs 20
2		20	20 vs 20	20 vs 40	40 vs 20
3		30	20 vs 20	20 vs 50	50 vs 20
4		40	20 vs 20	20 vs 60	60 vs 20
5	Lejana	10	20 vs 20	20 vs 30	30 vs 20
6		20	20 vs 20	20 vs 40	40 vs 20
7		30	20 vs 20	20 vs 50	50 vs 20
8		40	20 vs 20	20 vs 60	60 vs 20

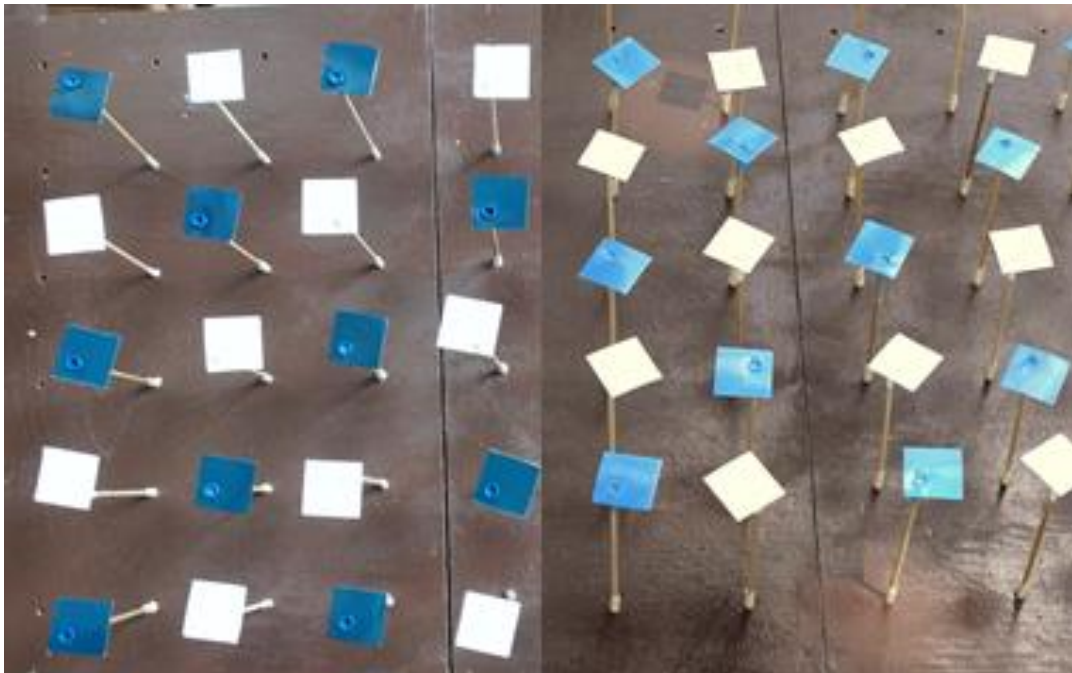
Experimentos realizados en función de la distancia de perceptual de color y la diferencia de la concentración de la recompensa. Se muestra la estructura de cada experimento y la variación de la recompensa entre tratamientos.

4.3.1 Distancia de color

Los experimentos 1 a 4, presentaron la distancia de color de 0,052 unidades de hexágono (uh) y los experimentos 5 a 8, presentaron la distancia de color de 0,142 uh (Figura 4-6). Los experimentos se balancearon respecto al estímulo de color entrenado usando grupos de abejas independientes. Se usaron cuatro tipos distintos de estímulo de color, dos “azules” y dos “blancos” al ojo humano, que conformaron dos contextos de color (Figura 4-4). Para calcular la distancia entre pares de colores en el espacio visual de la abeja, se midió la reflectancia de cada color y el color café del fondo del parche, utilizando un espectrofotómetro Varian Cary 5000 UV-Vis_NIR (Figura 4-5). La modelación para los

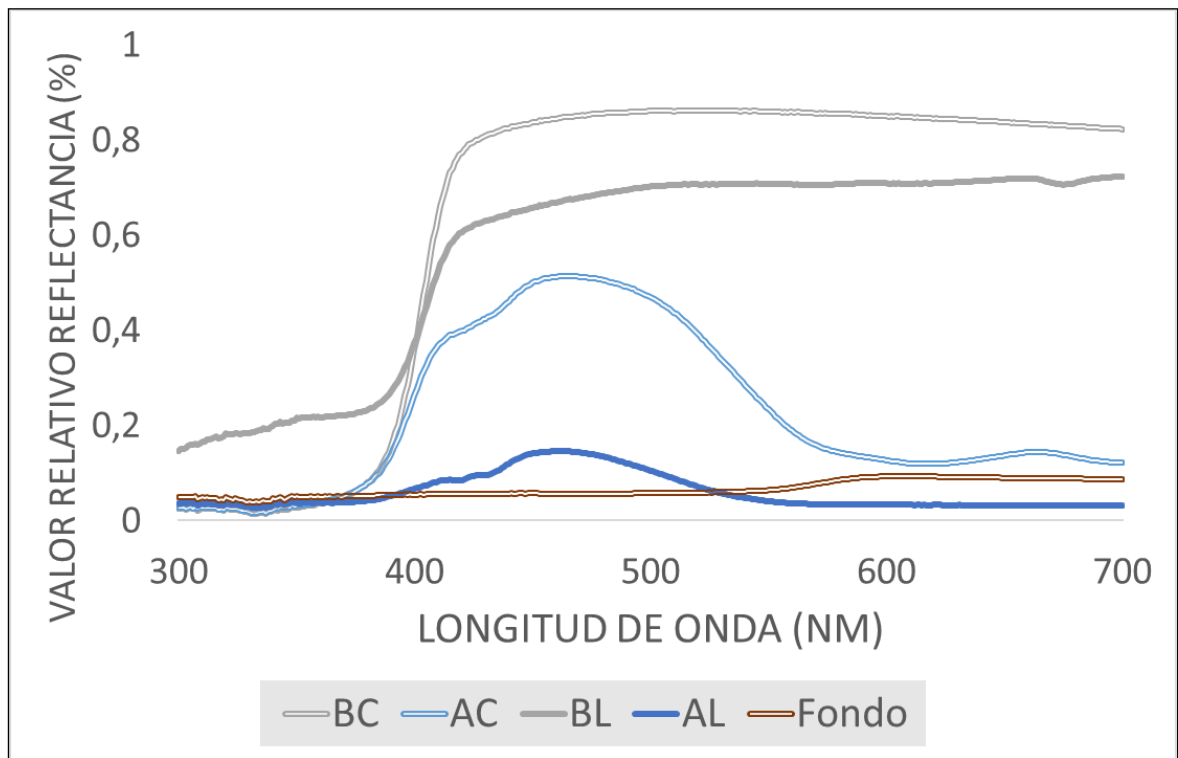
estímulos en el espacio visual de Chittka (1992) en una matriz de distancia euclidiana se hizo usando las sensibilidades espectrales de la especie *A. mellifera*, datos espectrales de la iluminación luz día de 6500 K según la CIE, reflectancia y adaptación cromática del fondo usado (Figura 4-6).

Figura 4-4: Contextos de distancia de color



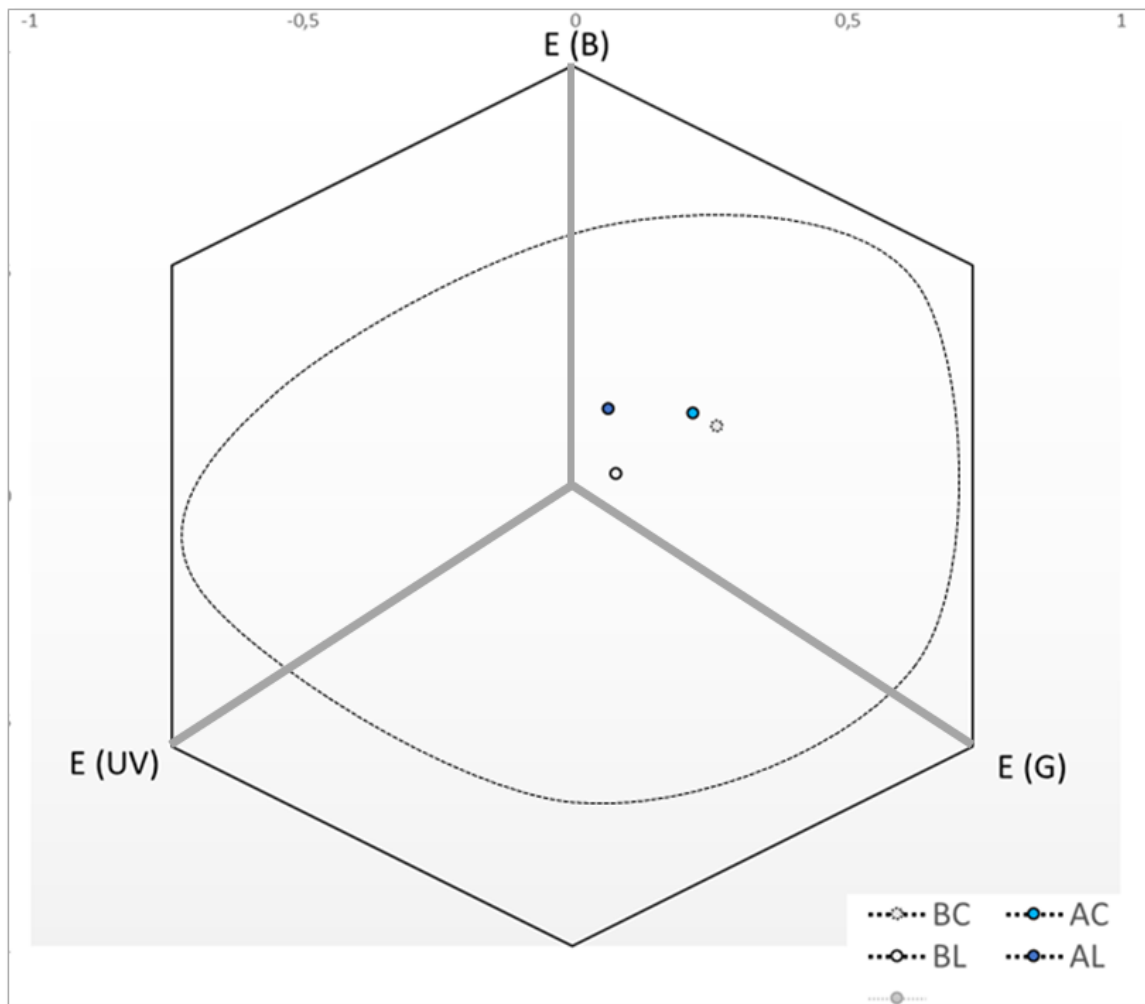
A. Contexto distancia de color lejana, flores AL (azul humano) y BL (blanco humano). **B.** Contexto distancia de color cercana, flores AC (azul humano) y BC (blanco humano) Fuente: Autor.

Figura 4-5: Valores de reflectancia de los estímulos de color y adaptación cromática al fondo.



Los colores BC y AC formaron el contexto de color distancia cercana y los colores BL y AL, el contexto de color distancia lejana. Fuente: Autor.

Figura 4-6: Ubicación en el hexágono de color de los estímulos de color



El hexágono de color. La excitación de los fotorreceptores es graficada en ángulos de 120° Chittka (1992). Se grafica los estímulos de color BC, AC, BL y AL. Entre los colores BC y AC hay una distancia de 0.052 uh de color, denominado contexto de color distancia cercana. Entre los colores BL y AL, hay una distancia de 0.142 uh, denominado contexto de color lejano. Fuente: Autor.

Los estímulos de color que entre sí presentan una distancia de color de 0.142 uh tienen una probabilidad de escogencia correcta de 99.99 % para *A. mellifera* y una probabilidad de escogencia correcta de 98.28 % para estímulos de color con una distancia de 0.052 uh (Ver anexo C). Sin embargo, estos datos se reportan para experimentos de escogencia con visualización simultánea y condicionamiento diferencial con castigo o sin recompensa (García *et al.*, 2017). La aproximación experimental de este trabajo presenta a las abejas

un parche floral simulando un contexto ecológico natural donde se presenta una tarea de forrajeo en condiciones de visualización sucesiva y condicionamiento diferencial sin castigo por sustancias amargas o flores vacías. Bajo estas condiciones, se reconoce que la tarea de hacer escogencias correctas es mucho más difícil para las abejas (Dyer & Neumeyer, 2005; Avergès-Weber *et al.*, 2010, Morawetz *et al.*, 2013).

4.3.2 Concentración de azúcares en el néctar

Para cada grupo de ocho experimentos de cada contexto de distancia de color, se realizaron experimentos generando en el tratamiento 2 diferencias en la concentración de azúcares en la recompensa entre los dos estímulos de color. Estas diferencias fueron de 10%, 20%, 30% y 40% p/v. Donde las concentraciones de azúcares usadas generar estas diferencias fueron 20% p/v, 30% p/v, 40% p/v, 50% p/v y 60% p/v. (Tabla 4-1).

4.4 Análisis de datos

4.4.1 Modelos Generalizados Lineales Mixtos

El modelado lineal mixto (GLMM) es una extensión de técnicas de regresión lineal y modelación aditiva que permite tratar heterogeneidad, datos anidados y estructuras de correlación espacial y temporal. El análisis GLMM favorece la reducción el riesgo de tipo I, además de que es a menudo más poderoso que los enfoques univariados o multivariados de anova, especialmente cuando la asunción de esfericidad es violada como suele ocurrir con datos sin transformar en GLMMs. La varianza y covarianza son modeladas explícitamente, lo cual permite modelar mejor la varianza heterogénea y la correlación de los datos. GLMM permite establecer una estructura jerárquica de los datos que permite extender los niveles de muestreo, por ejemplo, las observaciones dentro de individuos dentro de otra clase de mayor nivel como los mismos individuos. El análisis de modelos de efectos mixtos es robusto ante datos faltantes siempre que estos falten al azar, de manera que no es necesario imputar datos (Quené & van der Bergh, 2008). Estas son las principales ventajas del uso de GLMM por la cual se decidió hacer uso de este método de análisis.

Las observaciones de visitas florales de cada individuo durante cada viaje al parche floral se analizaron como datos binarios donde uno representó visita a un color y cero la visita al color alternativo, se usó la distribución binomial y la función de enlace logit para todos los modelos GLMM. Las observaciones de visitas florales estuvieron agrupadas en unidades de nivel más alto definida como “abeja”. Cada uno los experimentos (Tabla 4-1) se realizó con un grupo diferente de abejas, por ende, el factor abejas fue independiente para todos los experimentos y fue incluido en el modelo como factor aleatorio. Los factores fijos fueron incluidos como predictores de la respuesta en el modelo. Las visitas expresadas como el número de viajes al parche floral (Figura 4-2) fueron consideradas como un factor fijo en el modelo sobre las cuales se interpretó el efecto de las variables de interés de la pregunta de investigación. Para cada tratamiento se propuso un modelo para explicar el comportamiento de la respuesta de escogencia floral.

- Ajuste del modelo

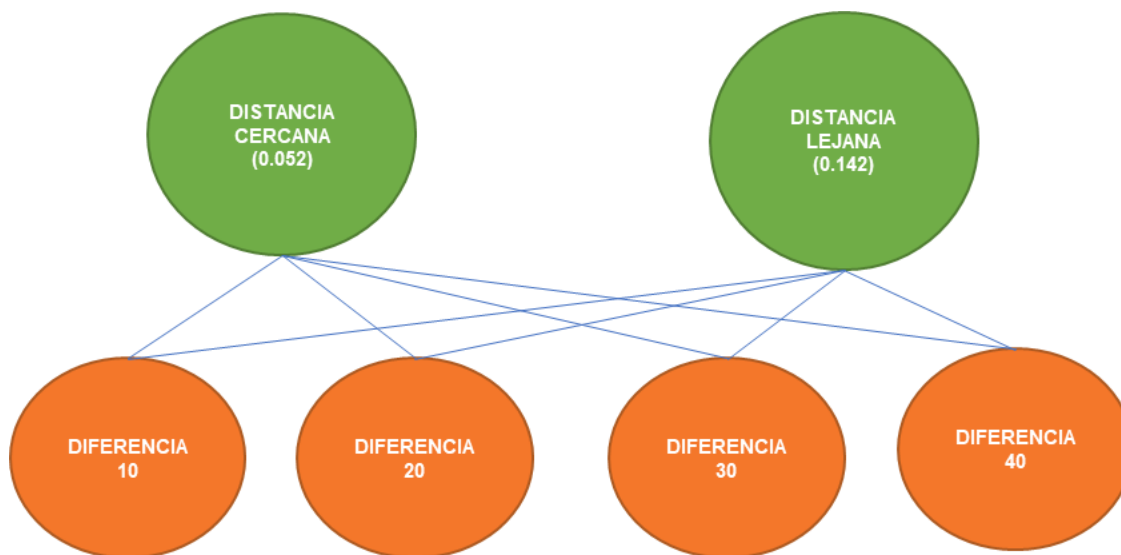
La selección del modelo fue realizada basados en el principio de parsimonia que propone la selección del modelo más simple a partir de un conjunto de modelos de mayor complejidad (Crawley, 2012). El modelo de partida estuvo conformado por todas las variables y todas las interacciones posibles (Zuur *et al.*, 2009). Para encontrar el modelo de mejor ajuste se usó el método de eliminación o selección hacia atrás (Faraway, 2016). El método de eliminación consistió en realizar iterativamente los siguientes tres pasos: 1) iniciar con el modelo que tuviera todos los términos o predictores disponibles incluidas sus interacciones. 2) comparar el modelo completo con todos los modelos que tuvieran un término menos y el p-valor computado correspondiente al término eliminado. 3) eliminar el término con el p-valor más grande que el valor crítico de 0.05. La selección del modelo fue basada en el valor del criterio de información de Akaike (AIC). El criterio de información de Akaike AIC (Burnham & Anderson, 2002) ha sido empleado en el método de selección de modelos (Myung, Forster, & Browne, 2000). El modelo que presentó el menor valor de AIC fue seleccionado.

El análisis estadístico fue desarrollado usando el paquete estadístico RStudio versión 1.1.456. Los efectos de las variables de interés fueron evaluados usando modelos lineales generalizados mixtos (distribución binomial) del paquete “lme4” versión 1.1.-18-1 (Bates *et al.*, 2011). El procedimiento de eliminación se realizó con la función “Drop1” del paquete “stats” versión 3.5.1. Cuando la función “Drop1” no mostró interacciones no significativas se usó la función “Anova” tipo III del paquete “car” para encontrar los términos del modelo cuyo efecto en el modelo no fueran significativo en la variable respuesta. La actualización del modelo se hizo con la función “update” del paquete “stats”, la determinación del modelo con menor valor AIC se hizo con la función “anova” del paquete “stats”.

- Interpretación de los efectos en el modelo

Las variables de interés, distancia de color y diferencia de concentración se definieron como factores fijos y la variación asociada a las distintas abejas fue mitigada usando la abeja como factor aleatorio. En este estudio los factores fijos presentaron un diseño factorial cruzado dado que todas las combinaciones de los niveles de cada factor y sus interacciones se usaron para estudiar el efecto en la respuesta (Figura 4-7). El factor aleatorio presentó un diseño anidado dentro de cada factor fijo, esto de acuerdo con la definición dada en Krzywinski *et al.*, (2014). El análisis de varianza para determinar valores de significancia se calculó usando la chi-cuadrada de Wald (Fox & Weisberg, 2011) con la función Anova del paquete “car”. Para los valores de significancia por contraste de niveles de factor, se usó la función “summary” del paquete “base” versión 3.5.1. La representación de los efectos de los factores usados en los modelos lineales generalizados mixtos se usó la función “effect” del paquete “effects” versión 4.1.0 (Fox, 2003). Los efectos se visualizaron usando los paquetes “ggplot2” versión 3.10 y “graphics” versión 3.5.1.

Figura 4-7: Diseño factorial



Diseño factorial cruzado donde cada nivel del factor diferencia de concentración de la recompensa se encuentra dentro de cada nivel del factor distancia de color. Fuente: Autor

4.4.2 Distancia de color y la diferencia de concentración en la escogencia floral

El efecto de la distancia de color y diferencia en la concentración del recurso floral fue analizado usando los datos de los experimentos 1 al 8 para cada tratamiento, es decir tratamiento 1, tratamiento 2 y tratamiento 3 por separado (Tabla 4-1).

- Escogencia floral inicial (tratamiento 1)

Para explicar el comportamiento de escogencia floral en el tratamiento 1, se propuso un modelo que tomó como efecto fijo las variables 1) distancia de color, 2) número de viajes y 3) todas las interacciones posibles entre las variables [Ver

Ecuación (4.1)]. En el tratamiento 1, los individuos no estuvieron expuestos a una situación de incentivo económico dado que no hubo diferencia en la concentración de néctar asociada a los colores florales. Por lo anterior, la diferencia de concentración del néctar fue cero y no es considerada como un factor explicativo en el modelo inicial.

$$\text{Escogencia floral} = \text{Visitas} * \text{Distancia de color} + 1 \mid \text{Abeja} \quad (4.1)$$

- **Escogencia floral óptima (tratamiento 2)**

En el tratamiento 2, las abejas fueron expuestas a realizar una tarea de escogencia entre alternativas que presentaron diferencia entre la calidad de recurso. Para explicar el comportamiento de escogencia floral correcta se propuso un modelo inicial con las variables 1) distancia de color, 2) diferencia en la concentración de recompensa, 3) número de viajes y 4) todas las interacciones posibles entre las variables (Ver Ecuación (4.2)).

$$\begin{aligned} \text{Escogencia floral correcta} \\ = \text{Visitas} * \text{Distancia de color} * \text{Diferencia de concentración} + 1 \mid \text{Abeja} \end{aligned} \quad (4.2)$$

- **Escogencia floral en situación de cambio (tratamiento 3)**

En el tratamiento 3, las abejas se expusieron a una situación en la cual debían enfrentarse a una situación de cambio. Para explicar su comportamiento de

escogencia floral correcta se propuso un modelo inicial con las variables 1) distancia de color, 2) diferencia en la concentración de recompensa, 3) número de viajes y 4) todas las interacciones posibles entre las variables (Ver Ecuación (4.3)).

Escogencia floral correcta

$$= \text{Visitas} * \text{Distancia de color} * \text{Diferencia de concentración} \\ + 1 | \text{Abeja}$$

(4.3)

5. Resultados

5.1 Distancia de color y diferencia de concentración en la escogencia floral

El efecto de la distancia de color y la diferencia de concentración en la escogencia floral de *A. mellifera* se analizó con un modelo GLMM para cada tratamiento. A continuación, se presenta la ecuación del modelo y efecto de las variables de explicativas en éste.

5.1.1 Escogencia floral inicial (Tratamiento 1)

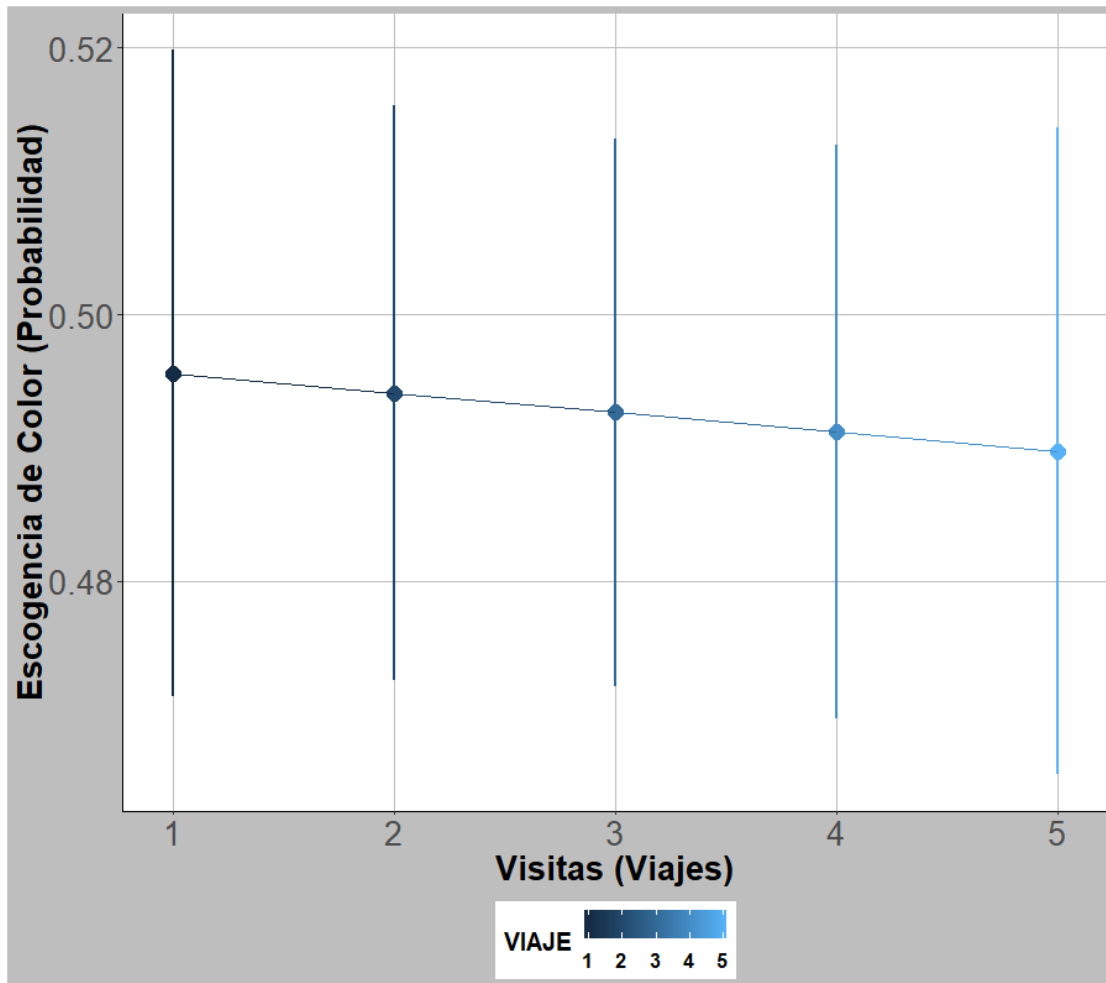
El modelo GLMM obtenido para explicar el comportamiento de escogencia floral inicial en el tratamiento 1 se describe en la Ecuación (5.1).

$$\text{Escogencia floral} = \text{Visitas} + \text{Distancia de color} + \text{Visitas: Distancia de color} + 1 | \text{Abeja}$$

(5.1)

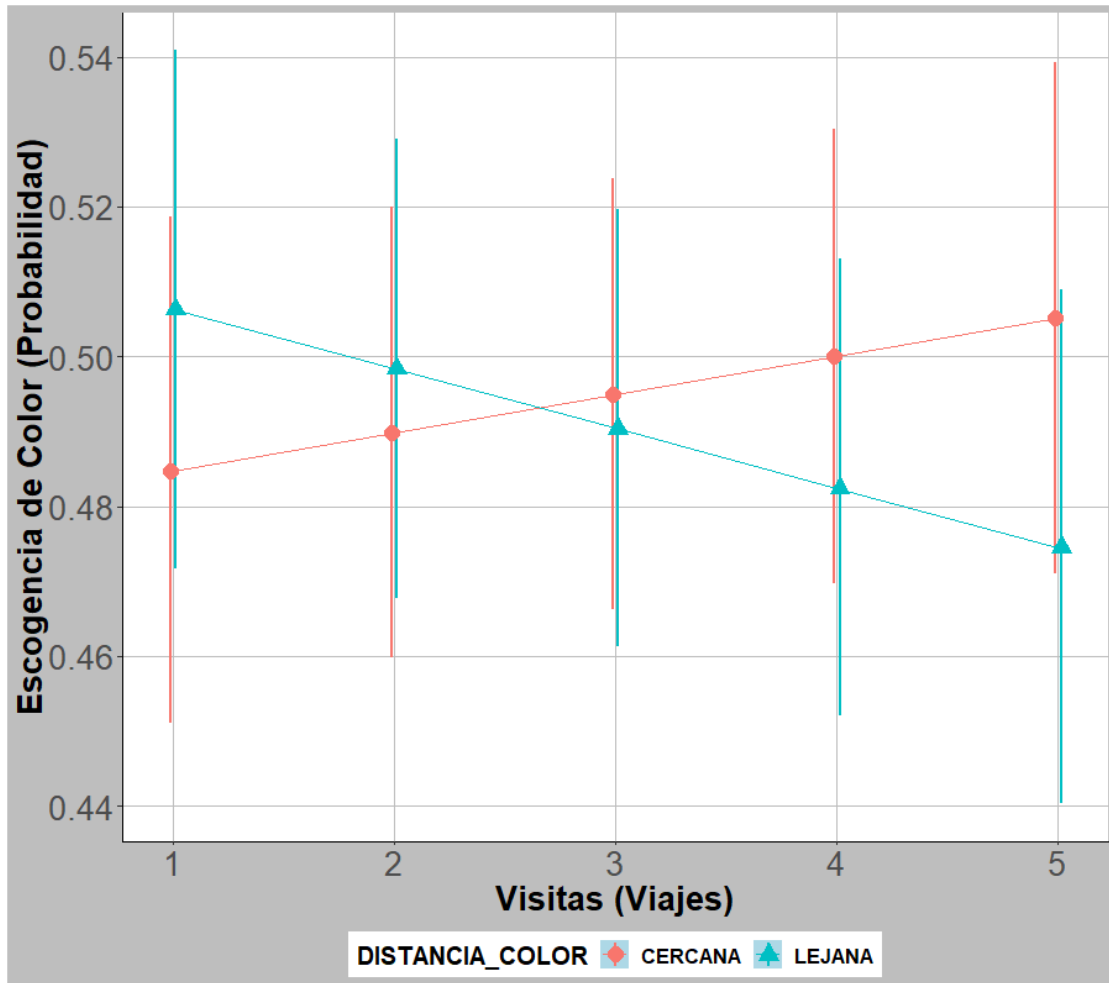
Las abejas presentaron una escogencia aleatoria con respecto al color floral con el número de visitas ($\chi^2_{(1)} = 1.20$, $P = 0.27$) (Figura 5-1). La distancia de color no afectó la escogencia floral ($\chi^2_{(1)} = 1.44$, $P = 0.22$). Sin embargo, la interacción entre distancia de color y número de visitas florales fue marginalmente significativa ($\chi^2_{(1)} = 3.90$, $P = 0.048$) (Figura 5-2). Esto se debió a la interacción distancia de color-lejana y número de visitas (Tabla 5-1) la cual varió en el rango de 0.44 - 0.54, valores muy cercanos al valor teórico aleatorio (0.5).

Figura 5-1: Efecto de las visitas en la escogencia floral en el tratamiento 1.



En la ordenada se grafica la probabilidad de respuesta de escogencia floral, y en la abscisa se grafica el número de visitas (reunidas por viaje) en el tratamiento 1. Se muestra el intervalo de confianza del 95 % alrededor del efecto estimado.

Figura 5-2: Efecto de la distancia de color y número de visitas en la escogencia floral en el tratamiento 1.



En la ordenada se grafica la probabilidad de respuesta de escogencia floral, y en la abscisa se grafica el número de visitas (reunidas por viaje) en el tratamiento 1. Se muestra el intervalo de confianza del 95 % alrededor del efecto estimado.

Tabla 5-1: Valores de significancia para los niveles de cada factor del modelo en el tratamiento 1.

<i>Parámetro</i>	<i>Estimado</i>	<i>Error estándar</i>	<i>P-Valor</i>
<i>Intercepto</i>	-0,08	0,08	0,31
<i>Visitas</i>	0,02	0,0185	0,27
<i>Distancia color Lejana</i>	0,13	0,11	0,23
<i>Visitas: Distancia color Lejana</i>	-0,05	0,026	0,048

Se muestran los valores de estimados para los coeficientes de los niveles de cada factor y sus interacciones para el modelo lineal general mixto ajustado a los datos en tratamiento 1, $n_{\text{Visitas de escogencia}} = 13096$, $n_{\text{Individuos}} = 160$.

5.1.2 Escogencia floral optima (tratamiento 2)

El modelo GLMM obtenido para explicar el comportamiento de escogencia floral en el tratamiento 2 se describe en la Ecuación (5.2).

Escogencia floral correcta

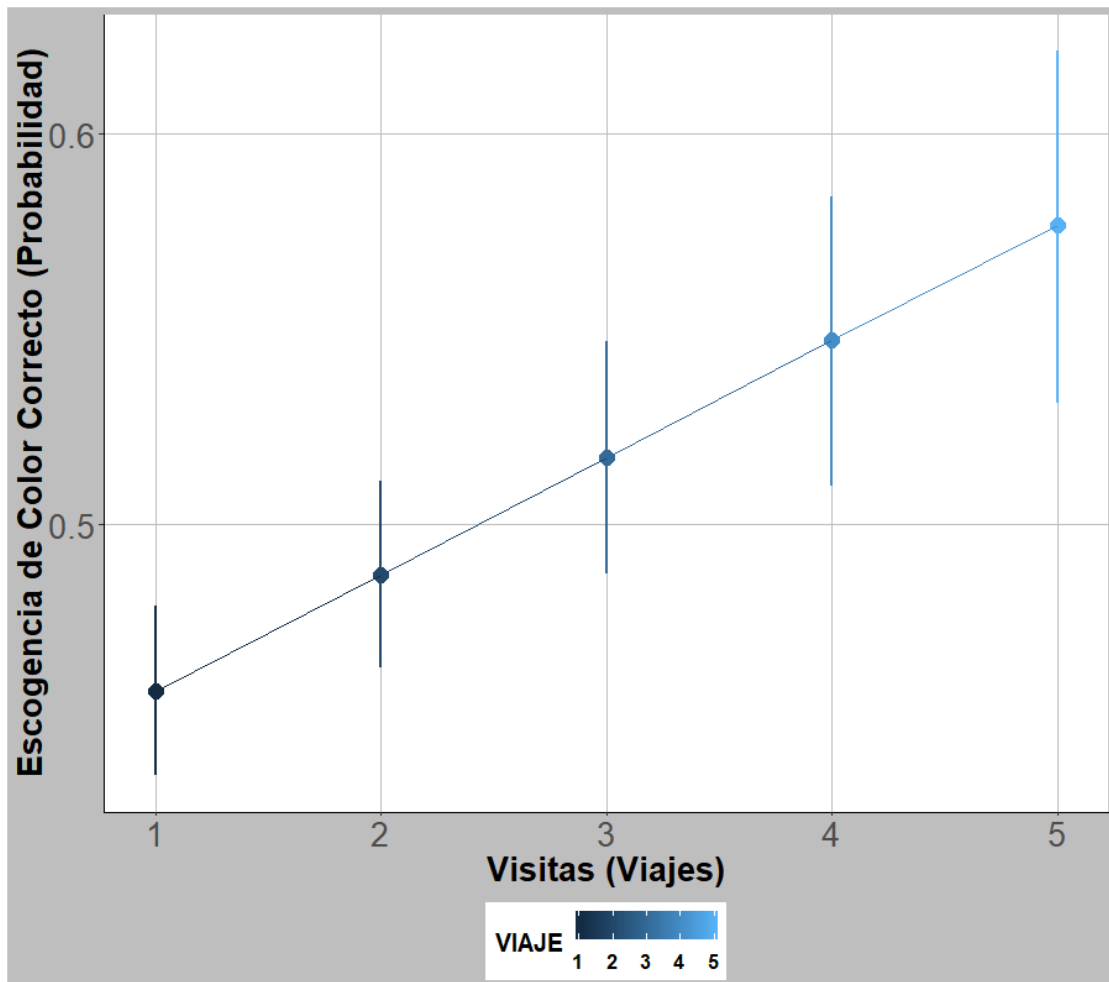
$$= \text{Visitas} + \text{Visitas: Distancia de color} + \text{Visitas: Diferencia de concentración} + 1| \text{ Abeja}$$

(5.2)

Las abejas modificaron la preferencia por el color floral correcto en el transcurso de la actividad de forrajeo, incrementando la respuesta correcta con el número de visitas ($\chi^2_{(1)} = 32.394$, $P < 0.001$) (Figura 5-3). La interacción entre la distancia de color y el número de visitas florales fue significativa ($\chi^2_{(1)} = 22.523$, $P < 0.001$). También fue significativa la interacción entre diferencia de concentración y número de visitas florales ($\chi^2_{(3)} = 87.68$, $P < 0.001$).

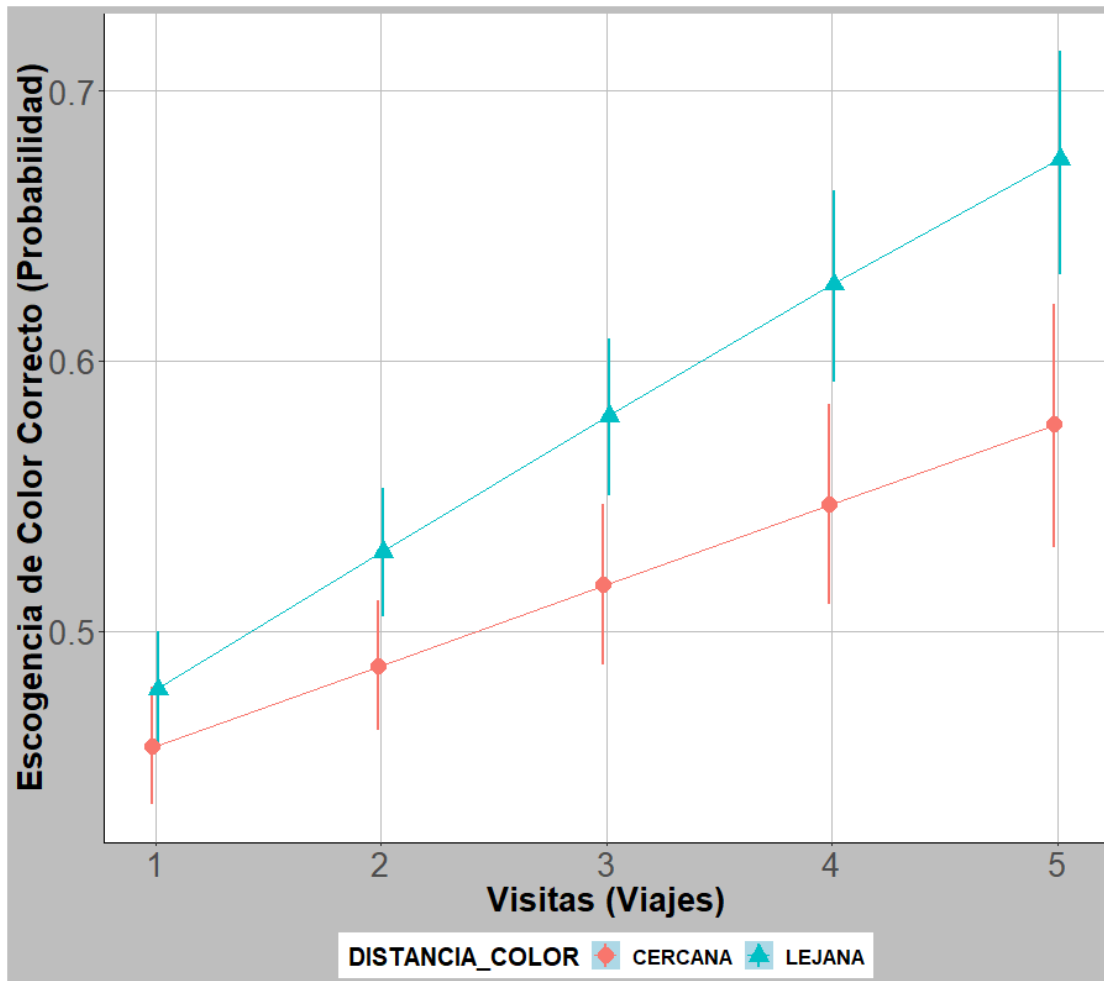
El análisis de los niveles de cada factor del modelo mostró que la interacción distancia de color-lejana y número de visitas, tiene mayor efecto en la escogencia correcta que la interacción distancia color-cercana y número de visitas (Tabla 5-2, Figura 5-4). Adicionalmente, el análisis mostró que diferencias de concentraciones más altas incrementan la escogencia floral correcta (Tabla 5-2, Figura 5-5). El efecto positivo de distancias de color lejana y la magnitud de la diferencia de concentración se evidenció en todas las combinaciones de nivel de factor en la serie experimental (Figura 5-6).

Figura 5-3: Efecto de las visitas en la escogencia floral en el tratamiento 2.



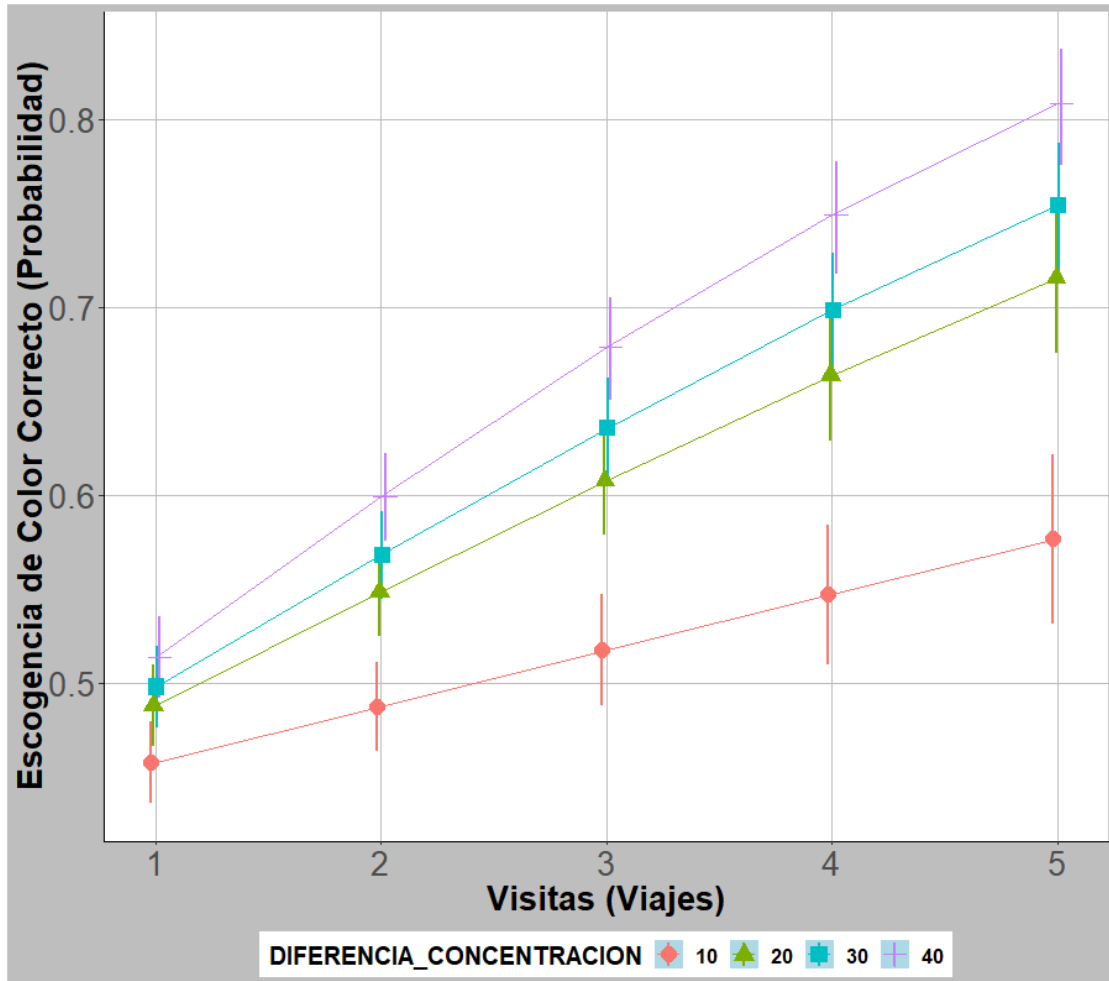
En la ordenada se grafica la probabilidad de respuesta de escogencia floral, y en la abscisa se grafica el número de visitas (reunidas por viaje) en el tratamiento 2. Se muestra el intervalo de confianza del 95 % alrededor del efecto estimado.

Figura 5-4: Efecto de la distancia de color y número de visitas en la escogencia floral en el tratamiento 2.



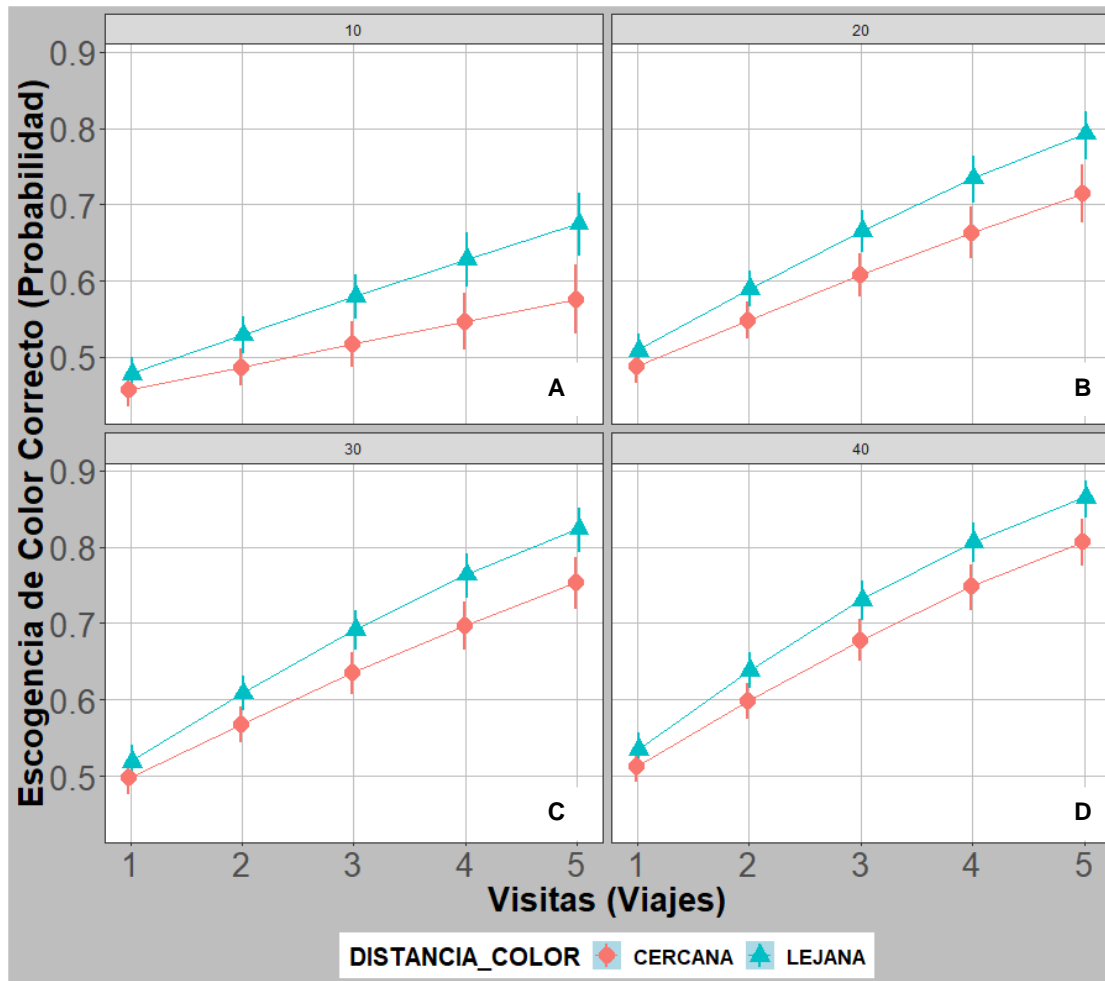
En la ordenada se grafica la probabilidad de respuesta de escogencia floral, y en la abscisa se grafica el número de visitas (reunidas por viaje) en el tratamiento 2. El efecto se muestra para todas las diferencias de concentración de azúcares. Se muestra el intervalo de confianza del 95 % alrededor del efecto estimado.

Figura 5-5: Efecto de la diferencia de concentración y número de visitas en la escogencia floral en el tratamiento 2.



En la ordenada se grafica la probabilidad de respuesta de escogencia floral, y en la abscisa se grafica el número de visitas (reunidas por viaje) en el tratamiento 2. El efectos se muestra para ambas distancias de color. Se muestra el intervalo de confianza del 95 % alrededor del efecto estimado.

Figura 5-6: Efecto de la distancia de color y número de visitas en la escogencia floral por cada nivel de diferencia de concentración en el tratamiento 2.



En la ordenada se grafica la probabilidad de respuesta de escogencia floral, y en la abscisa se grafica el número de visitas (reunidas por viaje) en el tratamiento 2. Se muestra el intervalo de confianza del 95% alrededor del efecto estimado. **A.** Diferencia de concentración 10%. **B.** Diferencia de concentración 20%. **C.** Diferencia de concentración 30%. **D.** Diferencia de concentración 40%.

Tabla 5-2: Valores de significancia para los niveles de cada factor del modelo en el tratamiento 2.

<i>Parámetro</i>	<i>Estimado</i>	<i>Error estándar</i>	<i>P-Valor</i>
<i>Intercepto Fijo</i>	-0,29	0,0497	<0,001
<i>Visitas</i>	0,12	0,0210	<0,001
<i>Visitas: Distancia color_Lejana</i>	0,084	0,0177	<0,001
<i>Visitas: Diferencia concentración_20</i>	0,123	0,0242	<0,001
<i>Visitas: Diferencia concentración_30</i>	0,16	0,0244	<0,001
<i>Visitas: Diferencia concentración_40</i>	0,23	0,0252	<0,001

Se muestran los valores de estimados para los coeficientes de los niveles de cada factor y sus interacciones para el modelo lineal general mixto ajustado a los datos en el tratamiento 2, $n_{\text{Visitas de escogencia}} = 14197$, $n_{\text{Individuos}} = 160$.

5.1.3 Escogencia floral óptima en situación de cambio oferta de néctar (tratamiento 3)

El modelo GLMM obtenido para explicar el comportamiento de escogencia floral en el tratamiento 3 se describe en la Ecuación (5.3).

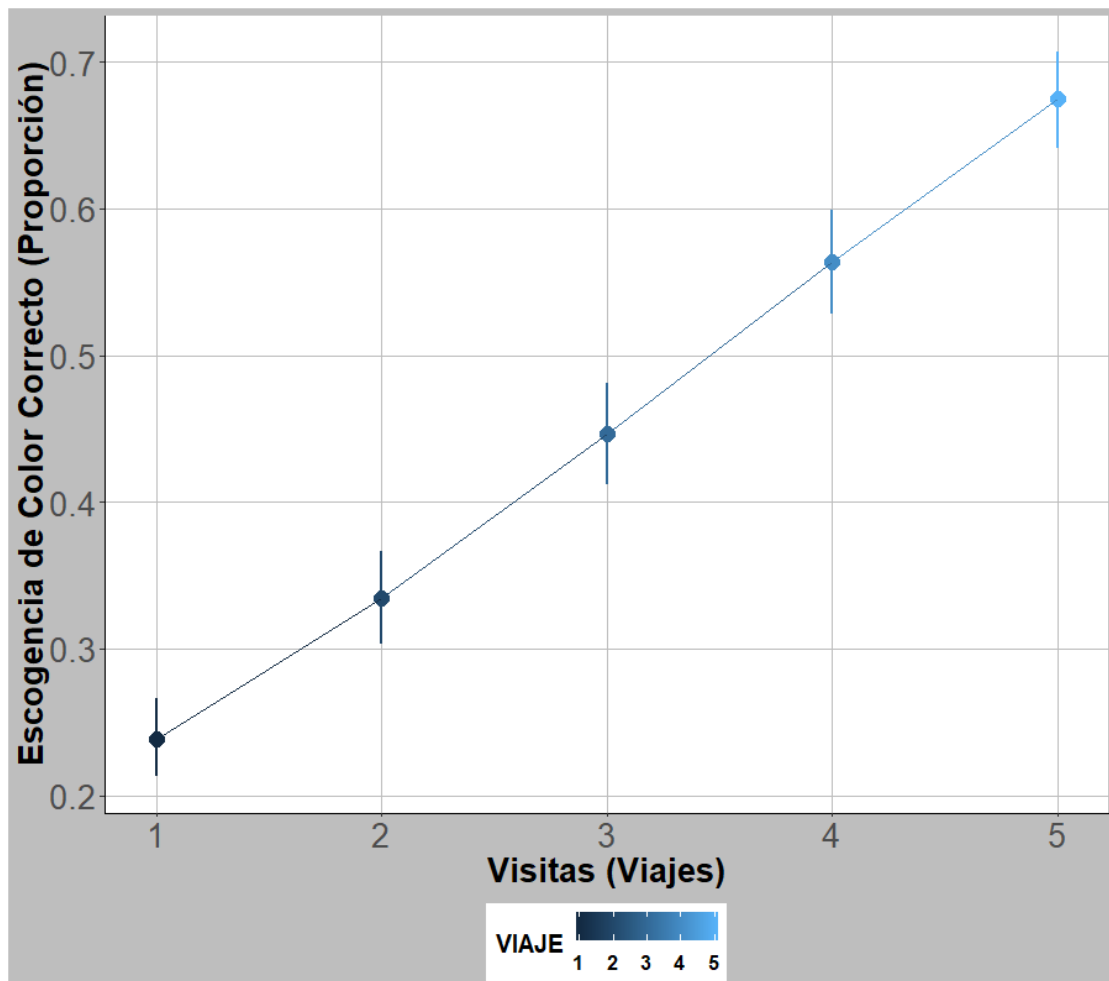
Escogencia floral correcta

$$\begin{aligned}
 &= \text{Visitas} + \text{Distancia de color} + \text{Diferencia de concentración} \\
 &+ \text{Visitas: Distancia de color} + \text{Visitas: Diferencia de concentración} + 1 | \text{ Abeja}
 \end{aligned}
 \tag{5.3}$$

Las abejas revirtieron la preferencia por el color floral escogido en el tratamiento 2, y en el transcurso de la actividad de forrajeo incrementaron la respuesta de escogencia correcta con el número de visitas ($\chi^2_{(1)} = 74.29$, $P < 0.001$) (Figura 5-7). El efecto de la interacción entre la distancia de color y el número de visitas fue significativo en la escogencia correcta

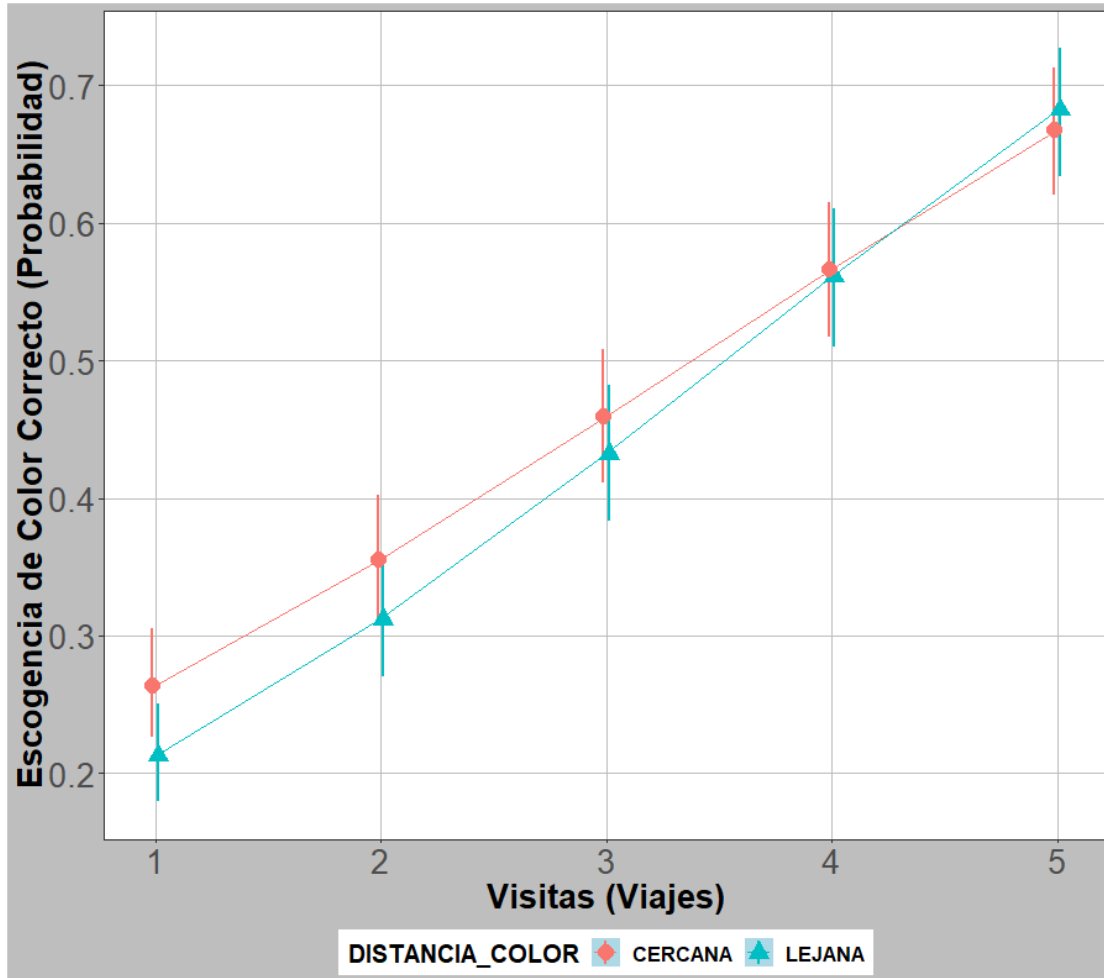
($\chi^2_{(1)} = 13.144$, $P < 0.001$). La interacción entre la diferencia de concentración y número de visitas florales fue significativa ($\chi^2_{(3)} = 95.941$, $P < 0.001$). El factor distancia color por sí solo afectó la escogencia correcta ($\chi^2_{(1)} = 5.444$, $P = 0.0196$) así como lo hizo el factor diferencia de concentración ($\chi^2_{(3)} = 29.847$, $P < 0.001$).

El análisis de los niveles de cada factor del modelo muestra que el cambio en la respuesta de escogencia correcta dado por la pendiente en la interacción distancia de color-lejana y número de visitas es mayor que el de la interacción distancia color-cercana y número de visitas (Tabla 5-3, Figura 5-8). Adicionalmente, el análisis muestra que en diferencias de concentraciones más altas el efecto en la escogencia floral correcta aumenta (Tabla 5-3, Figura 5-9). El efecto positivo de las interacciones distancia de color lejana y visitas, y diferencia de concentración y visitas, se evidenció en todas las combinaciones de nivel de factor en la serie experimental. Sin embargo, ocurre que la exactitud en la escogencia correcta al final del tratamiento 3 no se diferencia como ocurrió en el tratamiento 2 debido a que la proporción de escogencia correcta inicial al inicio de tratamiento no fue la misma (Figura 5-10). El factor distancia de color lejana por si solo, afecta negativamente la escogencia correcta (Tabla 5-3). Igualmente, se encontró un efecto negativo para los factores diferencia de concentración (Tabla 5-3).

Figura 5-7: Efecto de las visitas en la escogencia floral en el tratamiento 3.

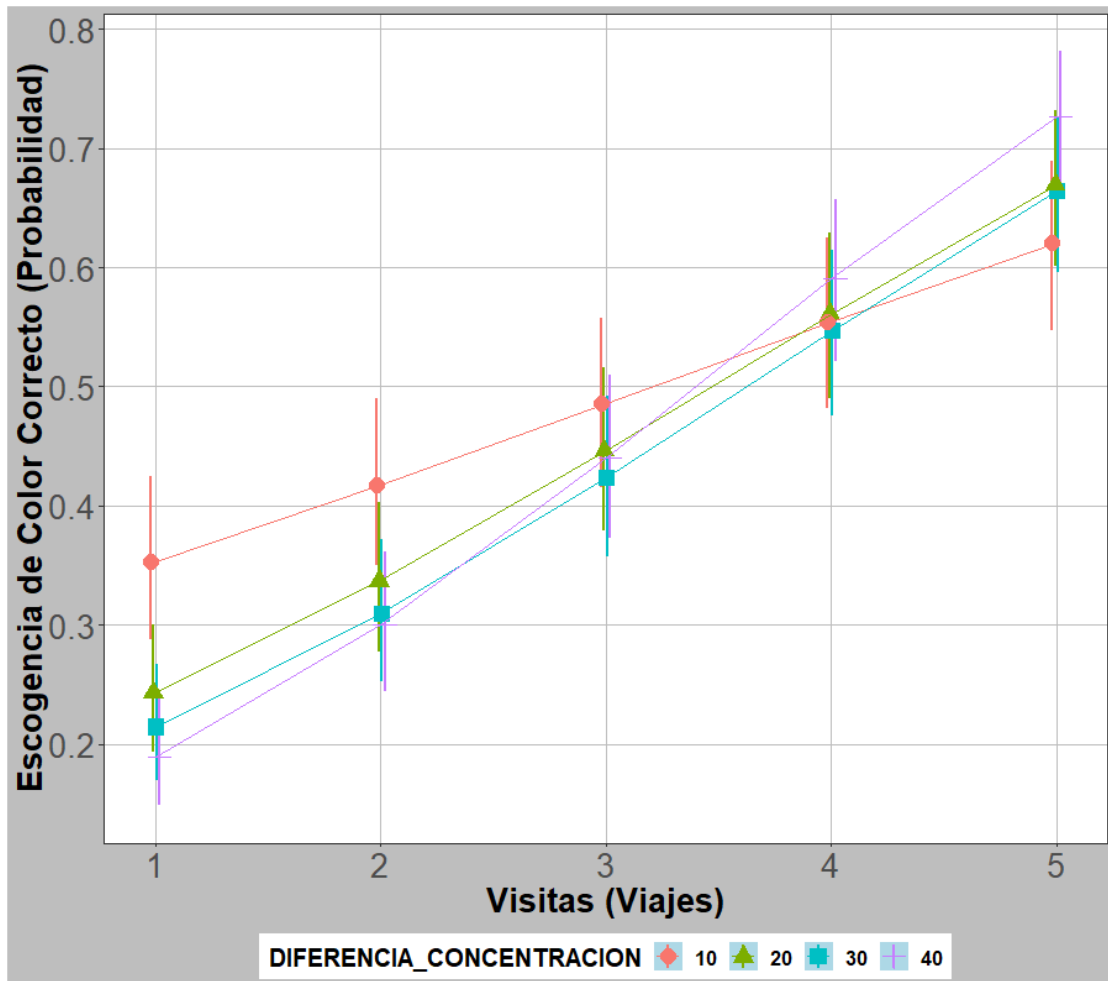
En la ordenada se grafica la probabilidad de respuesta de escogencia floral, y en la abscisa se grafica el número de visitas (reunidas por viaje) en el tratamiento 3. Se muestra el intervalo de confianza del 95 % alrededor del efecto estimado.

Figura 5-8: Efecto de la distancia de color y número de visitas en la escogencia floral en el tratamiento 3.



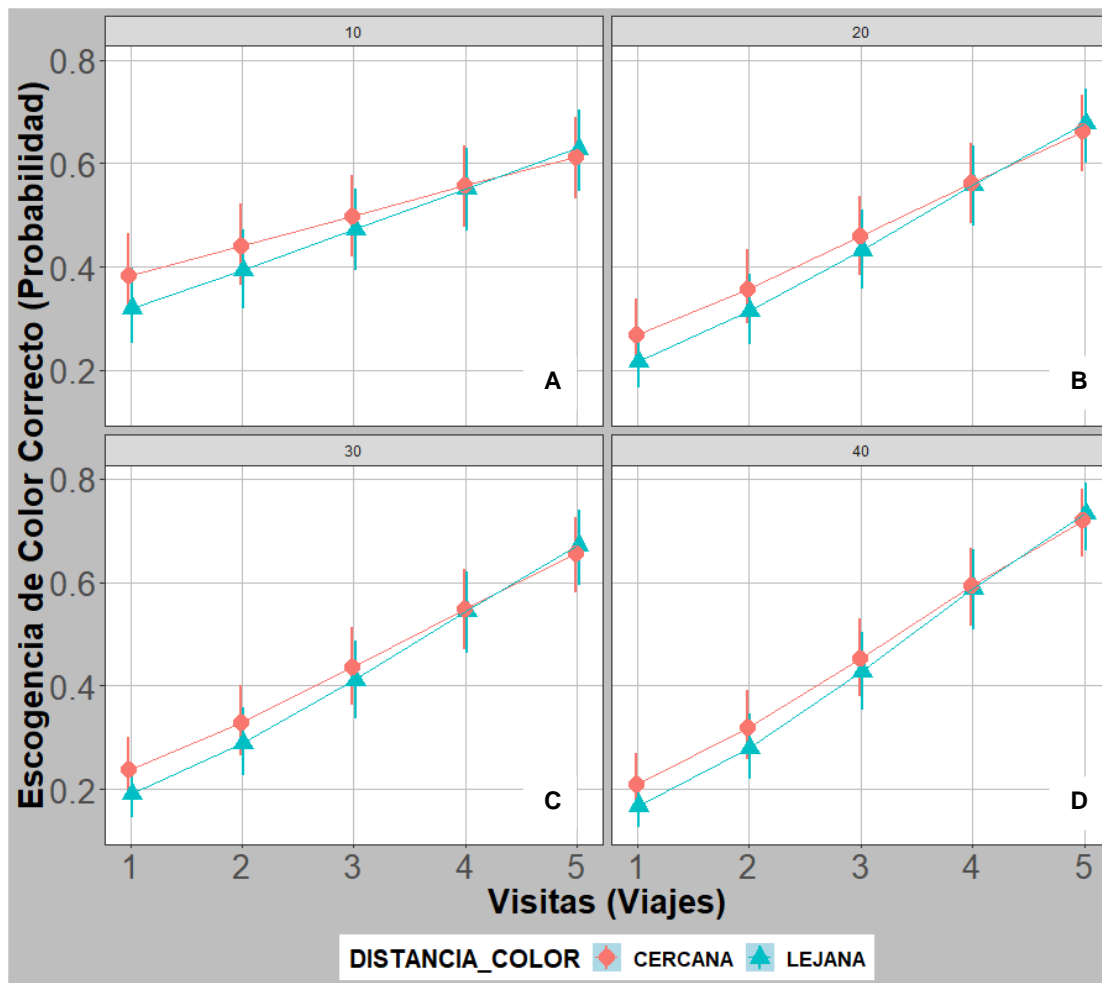
En la ordenada se grafica la probabilidad de respuesta de escogencia floral, y en la abscisa se grafica el número de visitas (reunidas por viaje) en el tratamiento 3. El efecto se muestra para todas las diferencias de concentración de azúcares. Se muestra el intervalo de confianza del 95 % alrededor del efecto estimado.

Figura 5-9: Efecto de la diferencia de concentración y número de visitas en la escogencia floral en el tratamiento 3.



En la ordenada se grafica la probabilidad de respuesta de escogencia floral, y en la abscisa se grafica el número de visitas (reunidas por viaje) en el tratamiento 3. El efecto se muestra para ambas distancias de color. Se muestra el intervalo de confianza del 95 % alrededor del efecto estimado.

Figura 5-10: Efecto de la distancia de color y número de visitas en la escogencia floral por cada nivel de diferencia de concentración en el tratamiento 3.



En la ordenada se grafica la probabilidad de respuesta de escogencia floral, y en la abscisa se grafica el número de visitas (reunidas por viaje) en el tratamiento 3. Se muestra el intervalo de confianza del 95 % alrededor del efecto estimado. **A.** Diferencia de concentración 10%. **B.** Diferencia de concentración 20%. **C.** Diferencia de concentración 30%. **D.** Diferencia de concentración 40%.

Tabla 5-3: Valores de significancia para los niveles de cada factor del modelo en el tratamiento 3.

<i>Parámetro</i>	<i>Estimado</i>	<i>Error estándar</i>	<i>P-Valor</i>
<i>Intercepto</i>	-0,70	0,18	<0.001
<i>Visitas</i>	0,23	0,0271	<0.001
<i>Distancia color Lejana</i>	-0,37	0,158	1,96e-02
<i>Diferencia concentración_20</i>	-0,71	0,226	1,51e-03
<i>Diferencia concentración_30</i>	-0,91	0,225	<0.001
<i>Diferencia concentración_40</i>	-1,18	0,226	<0.001
<i>Visitas: Distancia color Lejana</i>	0,086	0,238	<0.001
<i>Visitas: Diferencia concentración_20</i>	0,185	0,0336	<0.001
<i>Visitas: Diferencia concentración_30</i>	0,220	0,337	<0.001
<i>Visitas: Diferencia concentración_40</i>	0,333	0,0345	<0.001

Se muestra los valores de estimados para los coeficientes de los niveles de cada factor y sus interacciones para el modelo lineal general mixto ajustado a los datos en el tratamiento 3 hasta el quinto viaje de Visitas, $n_{\text{Visitas de escogencia}} = 18877$, $n_{\text{Individuos}} = 160$.

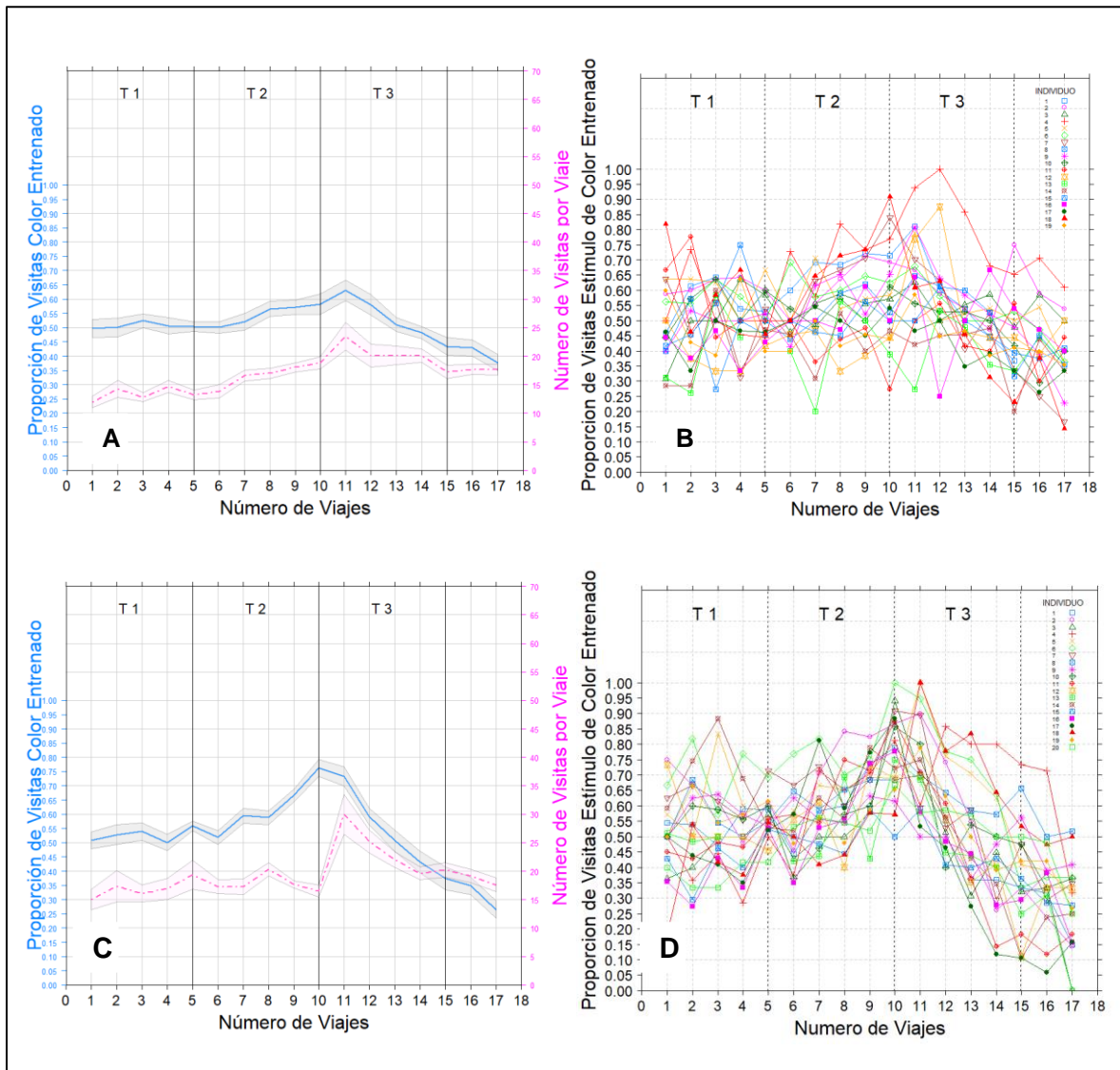
5.1.4 Escogencia floral al color entrenado entre tratamientos

Se muestra la proporción de escogencia al color que en el tratamiento 2 tuvo el néctar de mayor concentración de azúcares y en el tratamiento 3 pasó a tener el néctar de menor concentración de azúcares. Por lo tanto el color entrenado es el color correcto en el tratamiento 2 y la alternativa de color incorrecta en el tratamiento 3. Para los experimentos 1 a 4 se muestra la proporción de escogencia a los colores AC y BC (Figura 5-11B, 5-11D, 5-12B, 5-12D). Para los experimentos 5 a 8 se muestra la proporción de escogencia para los colores AL y BL (Figura 5-13B, 5-13D, 5-14B y 5-14D).

Para cada experimento se encontró similar tendencia en el cambio en la proporción de escogencia al color entrenado sin importar el color, BC o AC en los experimentos de distancia cercana y, BL o AL, en los experimentos de distancia lejana. Se encontró que la proporción de escogencia promedio al color entrenado cambia entre tratamientos para cada experimento. Se registró el número de visitas promedio en cada viaje realizado al

parche floral en cada tratamiento y se encontró que este aumenta en cuando las abejas se exponen al tratamiento 3 (Figura 5-11A, 5-11C, 5-12A, 5-12C, 5-13A, 5-13C, 5-14A, 5-14C).

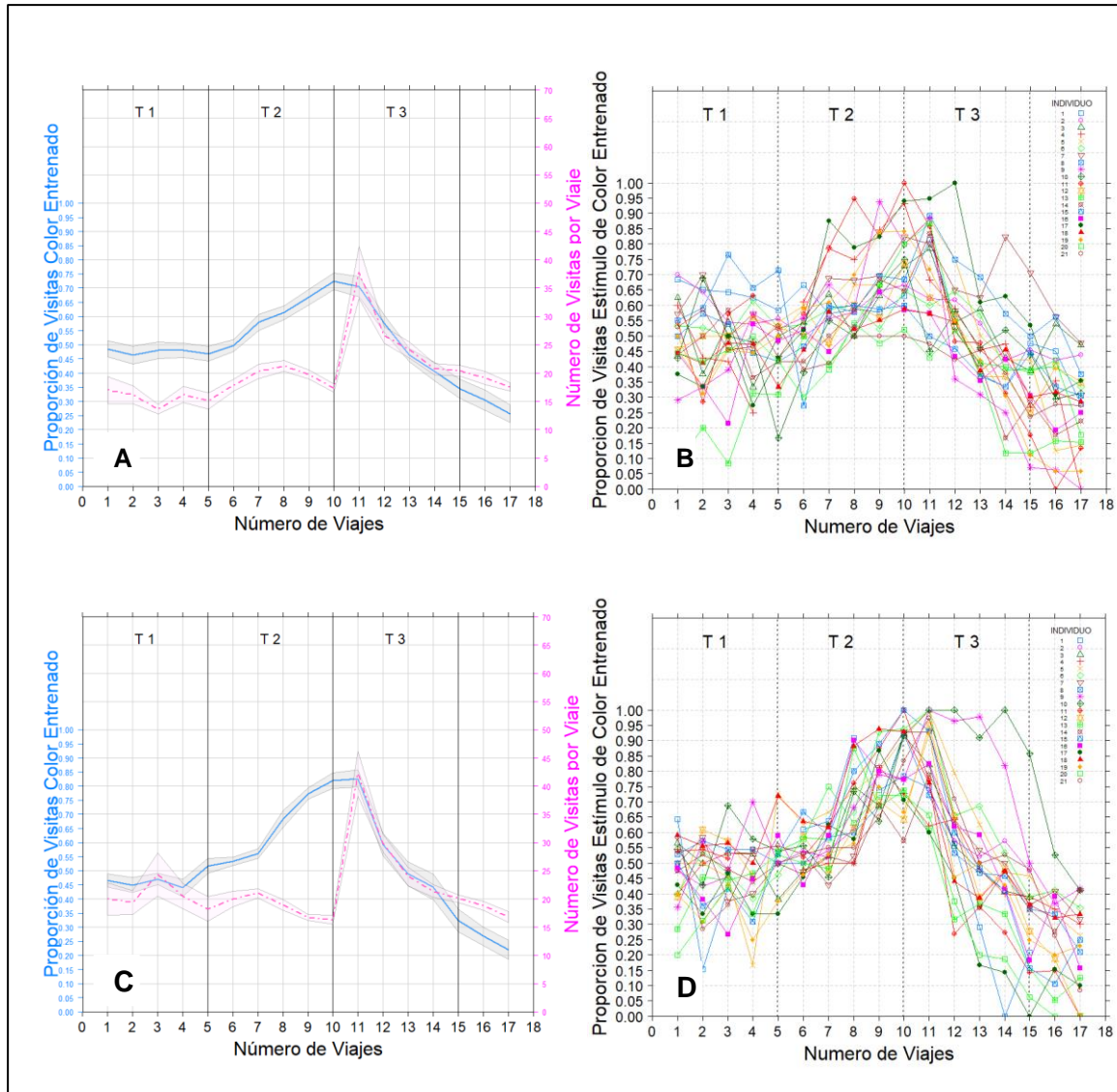
Figura 5-11: Conducta de escogencia al color entrenado experimentos 1 y 2.



En la ordenada Y_1 se muestra la proporción de visitas al color entrenado a lo largo de los viajes al parche floral para el tratamiento 1, tratamiento 2 y tratamiento 3. En la ordenada Y_2 se muestra el promedio de visitas total en cada viaje. Para ambos se muestra el error estándar. En la abscisa, se muestra el número de viajes al parche floral. **A.** Escogencia floral media registrada en el experimento 1, $n = 19$ individuos. **B.** Escogencia floral individual registrada en el experimento 1 (Tabla 4-1). Los individuos 1-10 cuando se entrenó al color BC, y los individuos 11-19 cuando se entrenó el color

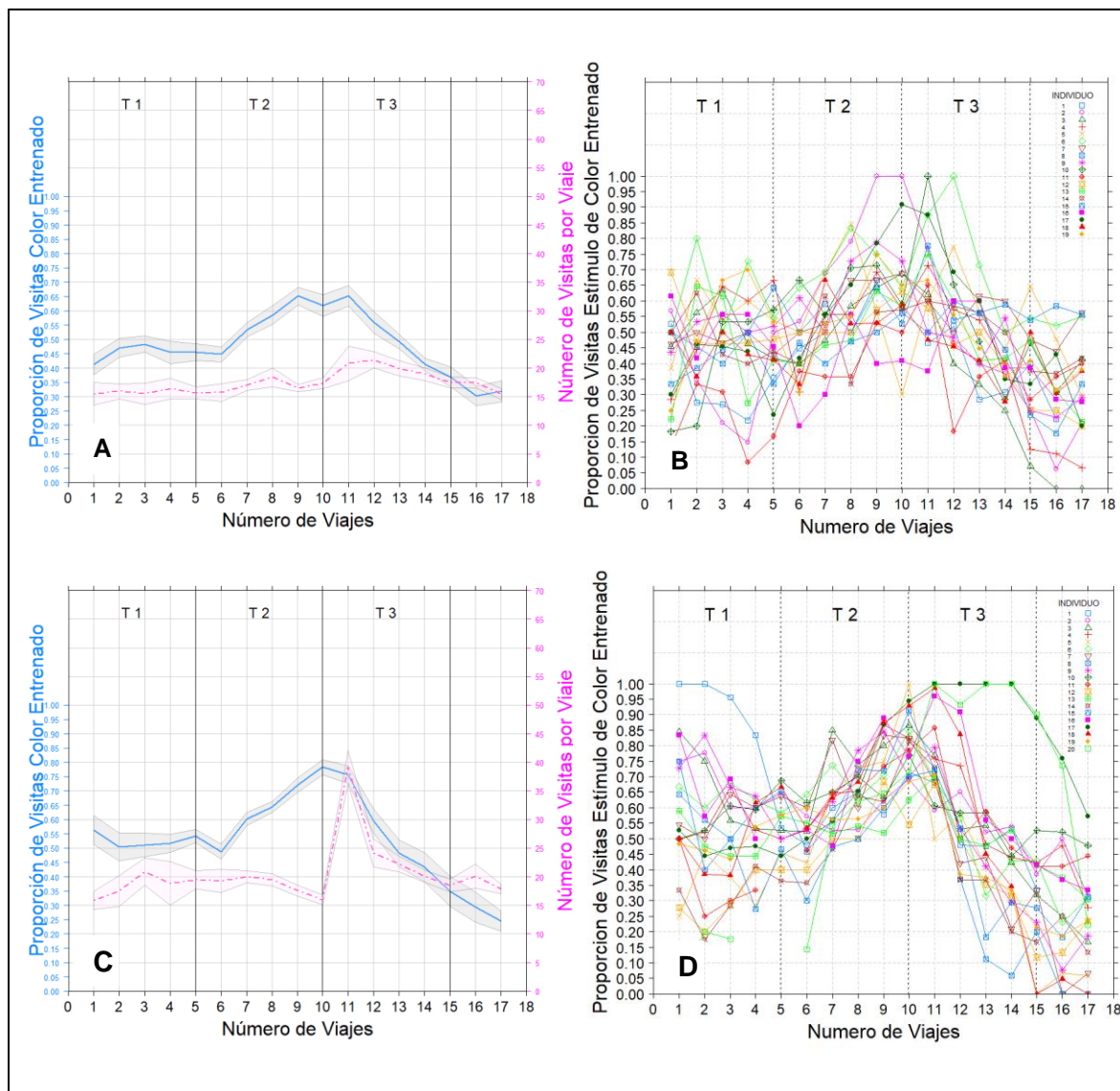
AC. **C.** Escogencia floral media registrada en el experimento 2, n= 20 individuos. **D.** Escogencia floral individual registrada en el experimento 2. Los individuos 1-10 cuando se entrenó al color BC, y los individuos 11-20 cuando se entrenó el color AC.

Figura 5-12: Conducta de escogencia al color entrenado experimentos 3 y 4.

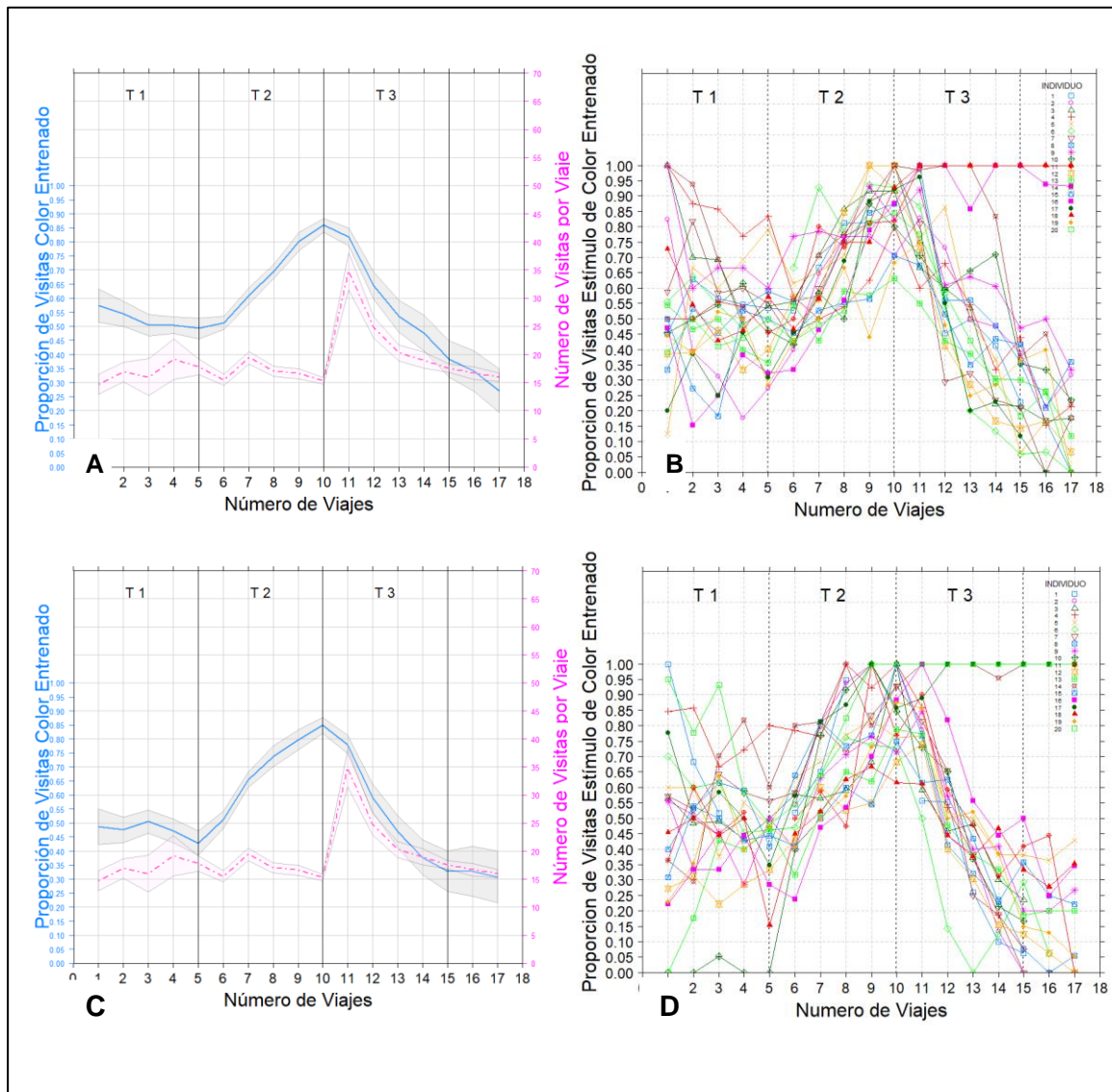


En la ordenada Y_1 se muestra la proporción de visitas al color entrenado a lo largo de los viajes al parche floral para el tratamiento 1, tratamiento 2 y tratamiento 3. En la ordenada Y_2 se muestra el promedio de visitas total en cada viaje. Para ambos se muestra el error estándar. En la abscisa, se muestra el número de viajes al parche floral. **A.** Escogencia floral media registrada en el experimento 3, n= 21 individuos. **B.** Escogencia floral individual registrada en el experimento 3. Los individuos 1-11 cuando se entrenó al color BC, y los individuos 12-21 cuando se entrenó el color AC. **C.** Escogencia floral media registrada en el experimento 4, n= 21 individuos. **D.** Escogencia floral individual registrada en el experimento 4. Los individuos 1-11 cuando se entrenó al color BC, y los individuos 12-21 cuando se entrenó el color AC.

Figura 5-13: Conducta de escogencia al color entrenado experimentos 5 y 6.



En la ordenada Y_1 se muestra la proporción de visitas al color entrenado a lo largo de los viajes al parche floral para el tratamiento 1, tratamiento 2 y tratamiento 3. En la ordenada Y_2 se muestra el promedio de visitas total en cada viaje. Para ambos se muestra el error estándar. En la abscisa, se muestra el número de viajes al parche floral. **A.** Escogencia floral media registrada en el experimento 5, $n= 19$ individuos. **B.** Escogencia floral individual registrada en el experimento 5. Los individuos 1-9 cuando se entrenó al color BL, y los individuos 10-19 cuando se entrenó el color AL. **C.** Escogencia floral media registrada en el experimento 6, $n= 20$ individuos. **D.** Escogencia floral individual registrada en el experimento 6. Los individuos 1-10 cuando se entrenó al color BL, y los individuos 11-20 cuando se entrenó el color AL.

Figura 5-14: Conducta de escogencia al color entrenado experimentos 7 y 8.

En la ordenada Y_1 se muestra la proporción de visitas al color entrenado a lo largo de los viajes al parche floral para el tratamiento 1, tratamiento 2 y tratamiento 3. En la ordenada Y_2 se muestra el promedio de visitas total en cada viaje. Para ambos se muestra el error estándar. En la abscisa, se muestra el número de viajes al parche floral. **A.** Escogencia floral media registrada en el experimento 7, $n=20$ individuos. **B.** Escogencia floral individual registrada en el experimento 7. Los individuos 1-10 cuando se entrenó al color BL, y los individuos 11-20 cuando se entrenó el color AL. **C.** Escogencia floral media registrada en el experimento 8, $n=20$ individuos. **D.** Escogencia floral individual registrada en el experimento 8. Los individuos 1-9 cuando se entrenó al color BL, y los individuos 10-20 cuando se entrenó el color AL.

6. Discusión

6.1 Distancia de color y diferencia de concentración de néctar en la escogencia floral

Las abejas respondieron diferencialmente a la distribución de las recompensas de néctar presentadas en los parches florales. En todos los experimentos se observó cambio en la conducta de escogencia floral entre tratamientos (Figuras 5-1, 5-3, 5-7). En el tratamiento 1, no hubo efecto de la distancia de color en la escogencia floral. Las abejas visitaron aleatoriamente las dos opciones de color indicando que, en ausencia de incentivo económico en el valor del néctar, las abejas no desarrollan escogencia floral espontánea al color. Esta conducta se mantuvo a lo largo del tratamiento 1 (Figura 5-1) y ocurrió indistintamente de la distancia de color (Figura 5-2). Indicando que las abejas inician sin preferencia inicial por los colores usados en la prueba. En los tratamientos 2 y 3, las abejas modificaron la preferencia floral por el color con el néctar de mayor concentración. Esto indica que las abejas fueron capaces de discriminar los cuatro colores utilizados en las pruebas, distinguiendo entre pares de colores. El cambio de preferencia indica que las abejas utilizaron el color como señal para explotar el recurso floral de mayor valor. Sin embargo, la preferencia por la flor correcta fue mayor en parches con alternativas florales de mayor distancia de color entre sí (Figura 5-4) y mayor diferencia de concentración entre sí (Figura 5-5). Los dos factores tuvieron un efecto aditivo positivo en la respuesta de escogencia floral correcta, generando patrones de forrajeo diferenciales en el cambio de pendiente o velocidad, y exactitud en la que se alcanzó la máxima proporción de escogencia correcta definida en términos del cambio de pendiente del efecto en la variable

respuesta. La exactitud de la respuesta se incrementó con la experiencia de las abejas alcanzando el valor máximo al final del tratamiento (Figura 5-6, Ecuación (5.2), Tabla 5-2).

Se encontró una relación positiva entre la discriminación del color y la diferencia de concentración en el néctar de las flores, como lo evidencia la mayor proporción de escogencias correctas en las diferencias más altas (Figura 5-5). La concentración del néctar afectó la motivación y los procesos de asociación al color en las abejas forrajeras, permitiéndoles aprender el color del recurso de mayor concentración y optimizar la explotación del parche floral, aunque de manera diferencial, y ocurrió indistintamente de la distancia perceptual (lejana/cercana) (Figura 5-6). Este último resultado es coherente con hallazgos previos en estudios de aprendizaje, en los que se ha reportado que la variación en la intensidad de la recompensa afecta la tasa de aprendizaje (Domjan *et al.*, 2010; Bouton, 2016).

Las distancias de color en el espacio visual de *A. mellifera* utilizadas en este estudio fueron 0.142 uh (lejana) distinguible perceptualmente, y 0.052 uh (cercana), en la cual las señales se perciben como similares de acuerdo con Dyer & Chittka (2004). Los valores de discriminación correcta para la distancia de color de 0.142 uh son de 99.9% y para la distancia de color de 0.052 uh de 99.28 % probabilidades calculadas bajo situaciones ideales de respuesta en experimentos de escogencia con visualización simultánea y condicionamiento diferencial con castigo o flores sin recompensa (García *et al.*, 2017).

En el presente estudio se realizaron experimentos aproximando una situación de forrajeo natural de escogencia floral bajo visualización sucesiva y condicionamiento diferencial exclusivamente apetitivo. Se reconoce que bajo estas condiciones la tarea de escogencia del color floral correcto es más difícil para las abejas (Dyer & Neumeyer, 2005; Avargùes-Weber *et al.*, 2010, Morawetz *et al.*, 2013). Las condiciones anteriores son similares a las que enfrentan las abejas en forrajeo en contextos ecológicos en la naturaleza (Dyer & Chittka, 2004; Amaya-Márquez *et al.*, 2014; Bukovac *et al.*, 2017). Las diferencias en desempeño en la escogencia floral que se reportan en el presente estudio entre distancia cercana y lejana pueden ser atribuidas a los niveles de dificultad: 1) La dificultad en la

discriminación perceptual del color con la distancia utilizadas, y 2) el tipo de protocolo experimental aplicado. De manera interesante, las abejas que forrajearon en contextos de distancia cercana hicieron el esfuerzo de discriminación sólo lo cuando el incentivo de concentración de néctar fue alto (Figura 5-6). Sin embargo, en todos los casos el esfuerzo de discriminación en esta distancia se reflejó en un desempeño de escogencias correctas por debajo del que tuvieron las abejas resolviendo la tarea con flores más distinguibles entre sí. Este resultado señala que dificultades en la percepción de señales cercanas tienen un costo en la explotación óptima de parches florales. Resultado coherente con la teoría que señala que la cualidad de las señales que permiten discriminar mejor afecta la tasa de aprendizaje (Dukas, 1998, 2004). Estudios previos realizados con abejas han encontrado que el rendimiento en la escogencia floral correcta depende de las diferencias en la percepción del color (Erber, 1975; Wells & Wells, 1983; Dyer & Chittka, 2004; Giurfa, 2004; Dyer *et al.*, 2007, 2008; Kunze & Gumbert, 2001; Amaya-Márquez, 2009; Leonard *et al.*, 2011).

En la naturaleza, la percepción del color es causada por propiedades físicas y químicas de la microestructura de los pétalos y los pigmentos en las plantas con flores (van der Koi *et al.*, 2018) y la variabilidad en el color floral de las plantas polinizadas por las abejas es común y es causada por diferencias en las concentraciones de pigmentos (Papiorek *et al.*, 2013). En el presente estudio se muestra que la disimilitud de color de las flores afecta el comportamiento de escogencia floral de las abejas *A. mellifera* var. africanizadas y les permite desarrollar preferencias de color aprendidas. El efecto aditivo de la concentración de néctar y la distancia de color en la discriminación sugiere que en la naturaleza múltiples factores pueden afectar la discriminación floral y la tarea de escogencia del recurso óptimo.

La capacidad de escoger correctamente tiene un límite teórico que se alcanza cuando un individuo escoge siempre la presa o recurso de mayor retorno energético (Stephens & Krebs, 1986). En el caso de la escogencia de las opciones florales en el parche, dicho valor se alcanzaría si el 100% de las visitas realizadas por las abejas en cada viaje (Figura 4-2) fueran realizadas a las flores con el color correcto. Este límite rara vez es alcanzado en

sistemas biológicos, por ejemplo, en polinizadores como abejorros (*Bombus terrestris*) y abejas *A. mellifera* europeas, donde se ha reportado que no se alcanza este límite debido a que existen compromisos entre velocidad y exactitud (Chittka *et al.*, 2003; Dyer & Chittka, 2004; Burns & Dyer, 2008). En el presente estudio se verificó que el proceso de inclusión de una presa (flor) en la dieta de la abeja es mediado por un proceso de adquisición de información acerca del valor energético de las flores alternativas, y fue evidente que la disimilitud en el fenotipo de color-floral afectó la velocidad y exactitud de la respuesta de forrajeo. A medida que las abejas ganaron experiencia con el número de visitas realizadas, regresaron al parche floral y visitaron las flores para cosechar el recurso hasta regresar de nuevo a la colmena, la capacidad de escoger correctamente las flores con el color asociado al recurso de mayor concentración mejoró (Figura 5-6). En este punto se encuentra una conexión entre forrajeo óptimo y el aprendizaje animal que ha sido sugerida previamente (Kamil, 1983, 1985), donde se propone la experiencia como factor necesario en el aprendizaje animal que le permite llegar a comportarse como un organismo que hace elecciones 100% correctas al momento de escoger la presa más rentable en términos energéticos.

De otra parte, la exactitud y la velocidad de las trayectorias de las funciones de forrajeo modeladas en el tratamiento 2 incrementaron con la diferencia de concentración. El incremento cuando la diferencia de concentración pasó de 10% p/v a 20% p/v, no fue el mismo que cuando la diferencia pasó de 20% p/v a 30% p/v (Figura 5-5). Por lo tanto, no hubo correspondencia entre el incremento del valor de concentración del néctar y la exactitud en la escogencia floral correcta. Esto puede estar relacionado con el hecho de que la percepción de estímulos de recompensa que tienen organismos vivos como las abejas, no se corresponde con el cambio real del mismo (Bitterman *et al.*, 1983; Waddington & Gottlieb, 1990; Page *et al.*, 1998; Sanderson *et al.*, 2013), lo cual obedece al comportamiento de las curvas psicométricas descrita en la ley de Fechner-Weber (Weber 1934/1996), y se reconoce afecta la conducta de forrajeo floral y explotación de alimento en muchos animales (Bateson & Kalcenik, 1995; Kacelnik & Brito, 1998; Bateson *et al.*, 2002; Nachev & Winter, 2012; Nachev *et al.*, 2017).

Este fenómeno observado en las abejas y su efecto en su conducta de escogencia floral correcta sugiere que hay una relación decreciente entre el beneficio que pueden obtener las plantas que presentan señales de color y oferta de néctar fácilmente discriminable, y el costo de producir estas señales con estas características. Sin embargo, un paisaje de plantas con diferencias de concentración de néctar y señales de color entre flores, el color de las flores de las plantas que presenten el recurso de mayor concentración será aprendido con mayor rapidez y exactitud por las abejas, favoreciendo la fidelidad floral por constancia al color aprendida, comportamiento observado en las abejas y otros animales (Amaya-Márquez, 2009b).

6.2 Cambio de oferta de néctar en la escogencia floral

En el tratamiento 3 las abejas se enfrentaron a la tarea de optimización escogiendo de nuevo entre los dos colores florales utilizados en el tratamiento 2, a diferencia que en tratamiento 3 se invirtió el color asociado al néctar de mayor concentración. Se encontró que durante los primeros viajes en el tratamiento 3, las abejas continuaron visitando las flores con el color que habían aprendido en el tratamiento 2. Aunque las abejas no tomaron el néctar continuaron realizando visitas a las flores con ese color. Esto incrementó el número de visitas florales promedio por viaje al parche floral (Figura 5-11 a 5-14) y ocurrió con mayor fuerza en los experimentos donde la diferencia de concentración fue mayor a 10%. Por lo tanto, la capacidad de optimizar la toma de recurso durante los primeros viajes en el tratamiento 3 disminuyó porque las abejas hicieron más visitas florales y el rendimiento de escogencia correcta fue más bajo en comparación al tratamiento 2 (Figura 5-3, 5-7).

Este fenómeno puede ser explicado a partir de los procesos de expectativa generados por la calidad del recurso que previamente se había explotado, lo cual ha sido reportado para abejas melíferas cuando se enfrentan a situaciones donde cambia la cantidad de néctar en las flores que han explotado previamente en un mismo lugar (Gil *et al.*, 2007; Gil & De Marco, 2009). En el presente estudio, las abejas presentaron persistencia al color que habían aprendido en el tratamiento 2, pese a que en el tratamiento 3 la escogencia de ese

color no llevaba al recurso de mayor concentración en la oferta floral. Los procesos de persistencia a una señal o lugar están relacionados con la fuerza en la expectativa generados en el organismo y están relacionados con procesos de aprendizaje y memoria de información (Menzel, 1990; Greggers & Menzel, 1993; Demas & Brown, 1994; Ohyama *et al.*, 1995; Brown *et al.*, 1997; Isnec *et al.*, 1997; Brown *et al.*, 1998; Menzel, 1999; Fülöp & Menzel 2000; Wiegmann *et al.*, 2003; Cheng & Wignall, 2006).

La expectativa generada en las abejas fue más fuerte cuando escogieron el color correcto con mayor exactitud y rapidez en el tratamiento 2, lo cual sucedió cuando para los contextos florales con mejor discriminación de color y diferencia en la concentración del néctar. Por lo tanto, las abejas que presentaron mejor desempeño de aprendizaje del color en el tratamiento 2, en el inicio del tratamiento 3 tuvieron menor rendimiento en la escogencia floral correcta (Figura 5-8, 5-9). El modelo que explica la respuesta en el tratamiento 3 [Ecuación (5.3)], explica que la diferencia de concentración y la distancia de color experimentada en el tratamiento 2, tuvo efecto aditivo negativo en la probabilidad de que las abejas hicieran escogencia floral correcta (Tabla 5-3). Por lo tanto, esto explica por qué para las abejas elegir el color floral correcto al comienzo del tratamiento 3 fue menos probable (Figura 5-10).

La situación observada en el tratamiento 3 evidencia un conflicto en la actualización de la información entre la información aprendida por el color que predecía el néctar de mayor concentración en el tratamiento 2 y la concentración del néctar que ofrecía en el tratamiento 3. Este resultado confirma que el aprendizaje y la memoria tienen costos en la adaptación comportamental cuando suceden a menor tasa que el cambio ambiental (Dukas, 1998). Con el número de visitas las abejas revirtieron la escogencia del color aprendido en el tratamiento 2 (Figura 5-11 a Figura 5-14), aumentando su escogencia del color floral correcto (Figura 5-7). De nuevo la distancia perceptual de color y la diferencia en la concentración con el número de visitas afectó la respuesta de escogencia floral correcta (Ecuación 5-3), la cual se alcanzó con mayor velocidad en los contextos florales con mayor discriminación de color y diferencia de concentración en la oferta de néctar (Figura 5-8, Figura 5-9, Tabla 5-3).

Algunas abejas no lograron revertir su conducta de escogencia de color floral en el tratamiento 2, y continuaron visitando el color floral aprendido a pesar de que ofreciera néctar de menor concentración, el cual las abejas evitaron explotar en el tratamiento 2. Estas abejas no presentaron aprendizaje reversible como se ha descrito en Dyer *et al.* (2012), y su comportamiento de forrajeo fue subóptima dado el comportamiento individual al color como se ha descrito en Wells & Wells (1986); Amaya-Márquez *et al.* (2014). Esto sucedió en los experimentos con diferencia de concentración de néctar de 30% y 40% p/v con mayor distancia de color (Figura 5-14B y Figura 5-14D). Es posible que las condiciones que generaran mayor expectativa al color impidan que las abejas actualicen su memoria de trabajo, proceso necesario para cambiar de conducta ante el cambio de ambiente (Menzel, 1999; Chittka *et al.*, 1999).

A partir de lo anterior, se predice que las abejas que en el tratamiento 2 aprendieron a escoger el color floral con mayor rapidez y exactitud (Figura 5-6D), en el tratamiento 3 no hubieran logrado revertir su conducta o por lo menos no con la misma rapidez si se hubieran enfrentado a un contexto floral con mayor dificultad de discriminación de color y menor diferencia en la concentración de las alternativas de néctar, porque en esas condiciones la velocidad y exactitud para alcanzar una conducta de escogencia correcta es mucho menor (Figura 5-10A). En la naturaleza es muy probable que esto ocurra dada la variabilidad en la oferta floral y el ambiente de señales de color al que se enfrentan las abejas (Kalcelnik & Bateson, 1996; Bateson & Kalcelnik, 1998; Chittka, 1994; Kunze & Gumbert, 2001; Papiorek *et al.*, 2013; Drezner *et al.*, 2007; Kevan & Menzel, 2012; Nachev *et al.*, 2017; Bukovac *et al.*, 2017). Estas predicciones podrían ser probadas en futuros experimentos que utilicen nuevas combinaciones de las variables de color y diferencias de concentración en situaciones de cambio y midan el efecto en la conducta de escogencia floral en las abejas.

La conducta de escogencia floral en *A. mellifera* fue afectada por la disimilitud del fenotipo floral, específicamente el fenotipo de color. La distinción de este rasgo fue suficiente para generar procesos de discriminación e incrementar la constancia floral. El color es un elemento importante del fenotipo floral sujeto a variación por la concentración de pigmentos (Papiorek *et al.*, 2013). Estos resultados demuestran que la variación en el rasgo de color permite a las abejas discriminar y presentar preferencia en sus elecciones florales, promoviendo conductas de constancia floral aprendida. Por ende, se encuentra que la variación en un solo rasgo puede generar conductas de constancia floral a diferencia de las predicciones de la hipótesis sobre la complejidad floral y variación en más de dos caracteres como factor explicativo de constancia individual de Gegear & Lavery (2001).

Las abejas lograron discriminar entre flores perceptualmente de cercanas de color. Sin embargo, la explotación del parche floral fue subóptima respecto a la lograda cuando la distancia perceptual de color fue mayor (Figura 5-4). En ese sentido, hay un costo en la capacidad de maximización en la toma de energía para las abejas cuando forrajean en parches florales donde la discriminación de color es más difícil. Los resultados del presente estudio encuentran que, a mayor distancia perceptual de color, las abejas escogen con mayor velocidad y exactitud las flores con mayor concentración de néctar (Figura 5-6 y Figura 5-10). Esto se encuentra en línea con los hallazgos de Spaethe *et al* (2001), en el sentido de que la toma de energía neta depende de las diferencias perceptuales de color de las flores. Por otro lado, estos resultados predicen que, en comunidades de plantas con flores similares en color, el comportamiento de escogencia de polinizadores como las abejas disminuirá la constancia floral a un color particular, esto tendrá un costo para las plantas porque recibirán cargas de polen hetero específicas disminuyendo su probabilidad de éxito reproductivo. También sugieren que, en comunidades de este tipo, las plantas mutantes con colores florales fácilmente diferenciables por las abejas, recibirán más visitas si simultáneamente presentan néctar con concentraciones más altas. Pero si presentan néctar con bajas concentraciones respecto a la oferta de néctar del ambiente, serán más fácilmente omitidas por polinizadores como las abejas.

7. Conclusiones

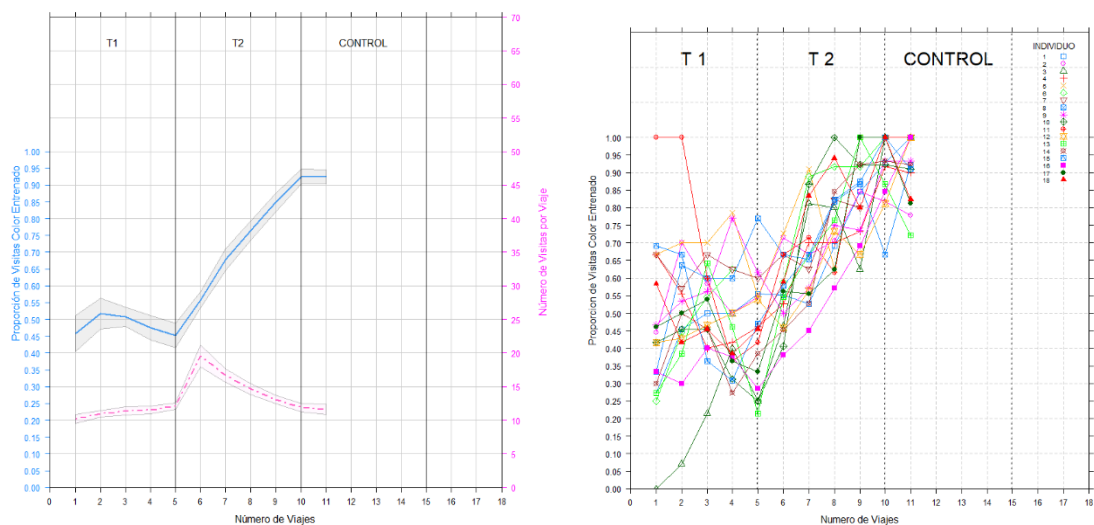
1. La conducta de forrajeo de *Apis mellifera* var. africanizada registrada en los experimentos realizados en este estudio, señala que esta especie, al igual que la abeja melífera europea, es capaz de evaluar opciones de dieta y tomar decisiones de escogencia floral sobre la base de un criterio económico.
2. La abeja *Apis mellifera* var. africanizada demostró capacidad en la discriminación del color en contextos perceptualmente similares y disimilares.
3. La abeja *Apis mellifera* var. africanizada puede usar la señal de color para escoger las flores que ofrezcan néctar de mayor concentración de azúcares.
4. La disimilitud de color afecta positivamente la velocidad y exactitud de escogencia floral que optimiza la ganancia de energía en *Apis mellifera* var. africanizada.
5. Mayor distancia perceptual de color y la diferencia de concentración de azúcares en la oferta floral aumenta la velocidad y exactitud del aprendizaje de señal de color en la escogencia floral óptima en *Apis mellifera* L. africanizada.
6. Las abejas *Apis mellifera* var. africanizada desarrollan expectativas por las señales de color que ofrecen recurso de néctar y esta depende de la discriminación y la diferencia de concentración de azúcares dada en la oferta floral del ambiente.

7. En las abejas *Apis mellifera* var. africanizada el aprendizaje a las señales de color afectan negativamente la escogencia floral de recurso óptima cuando cambia la oferta de néctar asociado al color.

8. Las abejas *Apis mellifera* var. africanizada lograron aprender a escoger la flor con el recurso de mayor concentración de azúcares después de ser expuestas a situaciones de cambio en la calidad de oferta de néctar asociada las señales de color.

A. Anexo: Control de posición y marcas de abeja

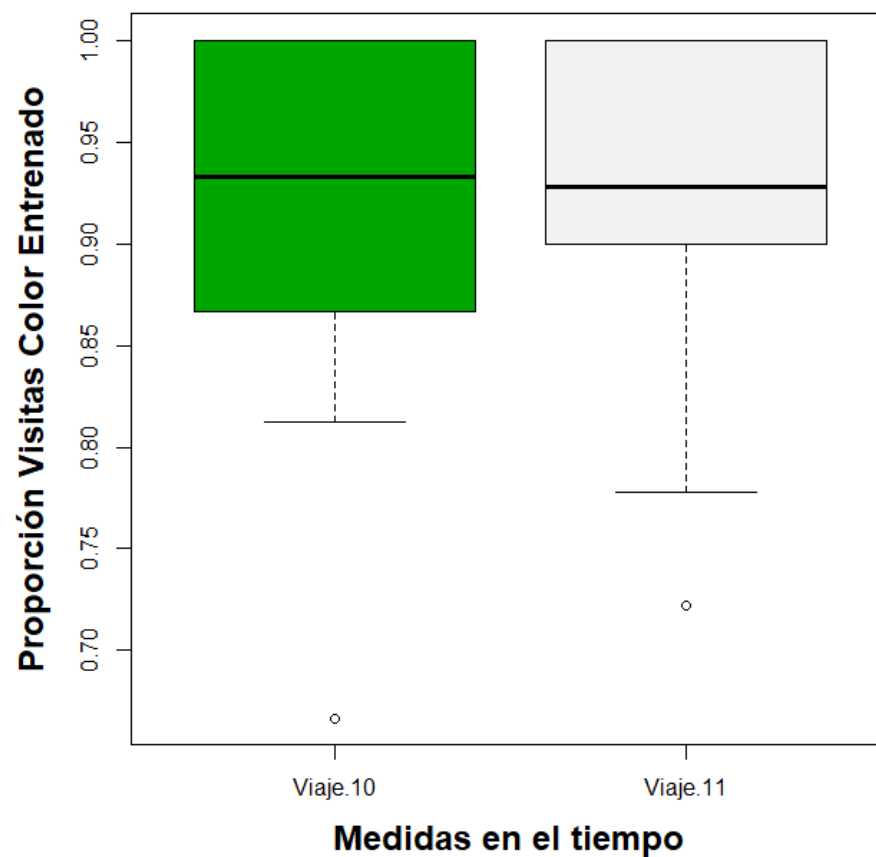
Se hizo un experimento control en el contexto de distancia lejana con diferencia de concentración de 40% p/v. Entre el viaje 10 y 11, se mantuvieron las condiciones de distancia de color y diferencia de concentración, pero se cambió el parche floral por uno nuevo que no había sido visitado por las abejas. Adicionalmente, se cambió el orden de las flores, distribuyéndolas de manera aleatoria. Se registró la secuencia de visitas el viaje 11.



A. En el eje Y₁ se muestra la proporción de visitas al color entrenado a lo largo de los viajes al parche floral para tratamiento 1, tratamiento 2 y situación control. En el eje Y₂ se muestra el promedio de visitas total en cada viaje. En ambos ejes se muestra el error estándar. Distancia de color lejana y diferencia de concentración 40% p/v, n= 18 individuos. B.

Escogencia floral individual. Los individuos 1-19 cuando se entrenó al color BL, y los individuos 11-18 cuando se entrenó el color AL.

Prueba de Contraste de Signos de Wilcoxon con corrección de continuidad.



$V = 42.5$, p -valor = 0.8139. Se acepta la hipótesis nula de que las variables son homogéneas entre el viaje 10 y el viaje 11. La proporción de escogencia es muy similar antes y después del cambio de flores y cambio de posición de las flores.

B. Anexo: Análisis de Efectos Mixtos del Modelo Generalizado

- Tratamiento 1

Modelo:

Escogencia floral = Visitas * Distancia de color + 1 | Abeja

<i>Parámetro</i>	χ^2	<i>df</i>	<i>P-valor</i>
<i>Intercepto</i>	1,0198	1	0,31257
<i>Visitas</i>	1,2096	1	0,27142
<i>Distancia color</i>	1,4413	1	0,22993
<i>Visitas: Distancia color</i>	3,9083	1	0,04805
<i>Valor sobredispersión</i>	0,9747756		
<i>Convergencia del modelo</i>	SI		

Análisis de varianza χ^2 de Wald anova tipo III de los efectos principales del GLMM. Códigos de significancia.

<i>Parámetro</i>	<i>Estimado</i>	<i>Error estándar</i>	<i>P-Valor</i>
<i>Intercepto Fijo</i>	-0,08137	0,08057	0,313
<i>Visitas</i>	0,0204	0,01855	0,271
<i>Distancia color Lejana</i>	0,13833	0,11522	0,23
<i>Visitas: Distancia color Lejana</i>	-0,05219	0,0264	0,048
<i>σ^2 Intercepto Aleatorio</i>	0,224	0,4733	
<i>AIC</i>	17752,5		
<i>BIC</i>	17789,9		
<i>N Observaciones (visitas)</i>	13096		
<i>N Grupos (Abejas)</i>	160		

Valores de estimados para los coeficientes de los niveles de cada factor y sus interacciones para el GLMM. Códigos de significancia.

- **Tratamiento 2**

Modelo:

Escogencia floral correcta = Visitas * Distancia de color * Diferencia de concentración + 1 | Abeja

<i>Parámetro</i>	<i>χ^2</i>	<i>df</i>	<i>P-valor</i>
<i>Intercepto</i>	34,152	1	5,096e-09
<i>Visitas</i>	32,394	1	1,025e-05
<i>Visitas: Distancia color</i>	22,523	1	2,076e-06
<i>Visitas: Diferencia concentración</i>	87,68	3	<2,2e-16
<i>Valor sobredispersión</i>	0,9770487		
<i>Convergencia del modelo</i>	SI		

1 Efecto de las señales visuales y la calidad del néctar en la toma de decisiones
 0 económicas en *Apis mellifera*
 0

Análisis de varianza χ^2 de Wald anova tipo III de los efectos principales del GLMM. Códigos de significancia.

Parámetro	Estimado	Error estándar	P-Valor
Intercepto Fijo	-0,29071	0,04974	5,10e-09
Visitas	0,12002	0,02109	1,26e-08
Visitas: Distancia color_ Lejana	0,08397	0,01769	2,08e-06
Visitas: Diferencia concentración_20	0,12265	0,02416	3,82e-07
Visitas: Diferencia concentración_30	0,16224	0,02437	2,78e-11
Visitas: Diferencia concentración_40	0,22573	0,02523	<2,2e-16
σ^2 Intercepto Aleatorio	0,118	0,3435	
AIC	18035,3		
BIC	18088,3		
N Observaciones (visitas)	14197		
N Grupos (Abejas)	160		

Valores de estimados para los coeficientes de los niveles de cada factor y sus interacciones para el GLMM. Códigos de significancia. 0 '****' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1.

- **Tratamiento 3**

Modelo:

Escogencia floral correcta
 = Visitas * Distancia de color * Diferencia de concentración + 1 | Abeja

<i>Parámetro</i>	χ^2	<i>df</i>	<i>P-valor</i>
<i>Intercepto</i>	15,2495	1	9,42e-05
<i>Visitas</i>	74,2906	1	<2,2e-16
<i>Distancia color</i>	5,4439	1	0,0196371
<i>Diferencia concentración</i>	29,8479	3	1,49e-06
<i>Visitas: Distancia color</i>	13,1444	1	0,0002884
<i>Visitas: Diferencia concentración</i>	95,9419	3	<2,2e-16
<i>Valor sobredispersión</i>	0,9543939		
<i>Convergencia del modelo</i>	SI		

Análisis de varianza χ^2 de Wald anova tipo III de los efectos principales del GLMM.
 Códigos de significancia. 0 '****' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1.

1 Efecto de las señales visuales y la calidad del néctar en la toma de decisiones
 0 económicas en *Apis mellifera*
 2

<i>Parámetro</i>	<i>Estimado</i>	<i>Error estándar</i>	<i>P-Valor</i>
<i>Intercepto Fijo</i>	-0,70468	0,18045	9,42e-05
<i>Visitas</i>	0,23354	0,0271	<2,2e-16
<i>Distancia color Lejana</i>	-0,36853	0,15795	0,01e637
<i>Diferencia concentración_20</i>	-0,71584	0,22565	1,51e-03
<i>Diferencia concentración_30</i>	-0,91304	0,225	4,95e-05
<i>Diferencia concentración_40</i>	-1,18182	0,22549	1,60e-07
<i>Visitas: Distancia color Lejana</i>	0,08645	0,02385	2,88e-04
<i>Visitas: Diferencia concentración_20</i>	0,1855	0,03365	3,55e-08
<i>Visitas: Diferencia concentración_30</i>	0,22003	0,3371	6,67e-11
<i>Visitas: Diferencia concentración_40</i>	0,33266	0,03453	<2,2e-16
<i>σ² Intercepto Aleatorio</i>			
<i>AIC</i>	23089,6		
<i>BIC</i>	23175,9		
<i>N Observaciones (visitas)</i>	18877		
<i>N Grupos (Abejas)</i>	160		

Valores de estimados para los coeficientes de los niveles de cada factor y sus interacciones para el GLMM. Códigos de significancia. 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1.

C. Anexo: Cálculo probabilidad de escogencia correcta visualización simultánea

- Ecuación logística 3 parámetros (García *et al.*, 2017).

$$h(V) = \frac{M_o K}{M_o + (K - M_o) \exp(-rV)}$$

- Valores para distancia cercana

$$h(V) = (0.492 * 1) / (0.492 + (1 - 0.492) \exp(-78.5 * 0.052))$$

- Valores para distancia lejana

$$h(V) = (0.492 * 1) / (0.492 + (1 - 0.492) \exp(-78.5 * 0.142))$$

La función describe la relación entre la frecuencia de escogencia correcta y la disimilitud del color medida como distancia euclidiana en el modelo de hexágono de color. Se usaron los valores de los coeficientes para el 50 % del cuantil de la distribución de la

función logística de 3-parámetros en García *et al.*, (2017) para determinar la probabilidad de discriminación correcta del estímulo de color azul.

Bibliografía

- Aizen, M. A., & Harder, L. D. (2009). The Global Stock of Domesticated Honey Bees Is Growing Slower Than Agricultural Demand for Pollination. *Current Biology*, 19(11), 915-918. <http://doi.org/10.1016/j.cub.2009.03.071>
- Amaya-Márquez, M., Hill, P., Abramson, C., Wells, H. (2014). Honey Bee Location- and Time-Linked Memory Use in Novel Foraging Situations: Floral Color Dependency. *Insects*. 5(1):243-69.
- Amaya-Márquez, M., & Wells, H. (2008). Social Complexity and Learning Foraging Tasks in bees / Complejidad social y aprendizaje de tareas de forrajeo en abejas. *Caldasia*. 30(2):469-77.
- Amaya-Márquez, M. (2009a). Memory And Learning In Bees' Floral Choices. *Acta Biológica Colombiana*.14(2):125–136.
- Amaya-Márquez, M. (2009b). Floral constancy in bees: a revision of theories and a comparison with other pollinators. *Revista Colombiana de Entomología*, 35, 206-216.
- Anselme, P. (2012). Modularity of mind and the role of incentive motivation in representing novelty. *Animal Cognition*, (4), 443.
- Avarguès-Weber, A., Brito Sanchez, M. G., Giurfa, M., & Dyer, A. G. (2010a). Aversive Reinforcement Improves Visual Discrimination Learning in Free-Flying Honeybees. *PLOS ONE*, 5(10), e15370. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0015370>
- Avarguès-Weber, A., Portelli, G., Benard, J., Dyer, A., & Giurfa, M. (2010b). Configural processing

- enables discrimination and categorization of face-like stimuli in honeybees. *The Journal of Experimental Biology*, 213(4), 593. <https://doi.org/10.1242/jeb.039263>
- Avargues-Weber, A., Deisig, N., & Giurfa, M. (2011). *Visual Cognition in Social Insects* (Vol. 56). <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120709-144855>
- Avargues-Weber, A., & Giurfa, M. (2013). *Conceptual learning by miniature brains* (Vol. 280). <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1907>
- Backhaus, W. (1991). Color opponent coding in the visual system of the honeybee. *Vision Research*, 31(7), 1381-1397. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(91\)90059-E](https://doi.org/10.1016/0042-6989(91)90059-E)
- Backhaus, W., & Menzel, R. (1987). Color distance derived from a receptor model of color vision in the honeybee (Vol. 55). <https://doi.org/10.1007/BF02281978>
- Backhaus, W., Menzel, R., & Kreissl, S. (1987). Multidimensional scaling of color similarity in bees (Vol. 56). <https://doi.org/10.1007/BF00319510>
- Baddeley, A. D. (1986). *Working Memory*. Clarendon Press. Recuperado a partir de https://books.google.com.co/books?id=ZKWbdv_vRMC
- Baker, H. G., & Baker, I. (1983). A brief historical review of the chemistry of floral nectar. Pp. 126-152. En B. Bentley & T. Elias (Eds.), *The biology of nectaries*. New York: Columbia University Press.
- Banschbach, V. S. (1994). Colour association influences honey bee choice between sucrose concentrations. *Journal of Comparative Physiology*, 175(1), 107-114. <https://doi.org/10.1007/BF00217441>
- Bateson, M., Healy, S. D., & Hurly, T. A. (2002). Irrational choices in hummingbird foraging behaviour. *Animal Behaviour*, 63(3), 587-596. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1925>
- Bateson, M., Healy, S. D., & Hurly, T. A. (2003). Context-Dependent Foraging Decisions in Rufous Hummingbirds. *Proceedings: Biological Sciences*, 270(1521), 1271-1276.
- Bateson, M., & Kacelnik, A. (1998). Risk-Sensitive Foraging: Decision Making in Variable Environments. pp. 297-342. Dukas R. ed. 1998. *Cognitive Ecology: The Evolutionary Ecology of Information Processing and Decision Making*. Chicago: Univ. Chicago Press.
- Bateson, M., & Kacelnik, A. (1995). Accuracy of memory for amount in the foraging starling, *Sturnus vulgaris*. *Animal Behaviour*, 50(2), 431-443. <https://doi.org/10.1006/anbe.1995.0257>
- Biesmeijer, J. C., & Slaa, E. J. (2004). Information flow and organization of stingless bee foraging.

Apidologie, 35(2), 143-157. <https://doi.org/10.1051/apido:2004003>

Bitterman, M. E., Menzel, R., Fietz, A., & Schäfer, S. (1983). Classical conditioning of proboscis extension in honeybees (*Apis mellifera*) (Vol. 97). <https://doi.org/10.1037//0735-7036.97.2.107>

Bitterman, M. E. (1976). Incentive Contrast in Honey Bees. *Science*, 192(4237), 380-382.

Bitterman, M. E. (1996). Comparative analysis of learning in honeybees. *Animal Learning & Behavior*, 24(2), 123-141. <https://doi.org/10.3758/BF03198961>

Bouton, M. E. (1993). Context, time, and memory retrieval in the interference paradigms of Pavlovian learning. *Psychol Bull*, 114(1), 80-99.

Bouton, M. E., Nelson, J. B., & Rosas, J. M. (1999). Stimulus generalization, context change, and forgetting. *Psychol Bull*, 125(2), 171-186. doi: 10.1037/0033-2909.125.2.171

Bouton, M. E. (2016). *Learning and Behavior*. *Sinauer*. Recuperado a partir de <https://books.google.com.co/books?id=QBqPjgEACAAJ>

Brito, R. (1998). Constraints on information processing and their effects on behavior. En *Cognitive ecology: The evolutionary ecology of information processing and decision making*. (pp. 89-127). Chicago, IL, US: University of Chicago Press.

Brito, V., Telles, F., & Lunau, K. (2014). Ecología cognitiva de la polinización. En *Biología de la polinización*. (pp. 417-438). Eds: A. Rech, K. Agostini, P. Oliveira, & I. Machado, eds. Rio de Janeiro. Projecto Cultural.

Brown, M. F., Mckeon, D., Curley, T., Weston, B., Lambert, C., & Lebowitz, B. (1998). Working memory for color in honeybees. *Animal Learning & Behavior*, 26(3), 264-271. <https://doi.org/10.3758/BF03199220>

Brown, M. F., Moore, J. A., Brown, C. H., & Langheld, K. D. (1997). The existence and extent of spatial working memory ability in honeybees. *Animal Learning & Behavior*, 25(4), 473-484. <https://doi.org/10.3758/BF03209853>

Buchanan, G. M., & Bitterman, M. E. (1989). Learning in honeybees as a function of amount of reward: Tests of the equal-asymptote assumption. *Animal Learning & Behavior*, 17(4), 475-480. <https://doi.org/10.3758/BF03205229>

- Bukovac, Z., Shrestha, M., Garcia, J. E., Burd, M., Dorin, A., & Dyer, A. G. (2017). Why background colour matters to bees and flowers. *Journal of Comparative Physiology A*, 203(5), 369-380. <https://doi.org/10.1007/s00359-017-1175-7>
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2007). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer New York. Recuperado de <https://books.google.com.co/books?id=IWUKBwAAQBAJ>
- Burnham, K., & R. Anderson, D. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach* (Vol. 67). <https://doi.org/10.1007/b97636>
- Burns, J., & Dyer, A. (2008). Diversity of speed-accuracy strategies benefits social insects (Vol. 18). <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.08.028>
- Çakmak, I. (1993). *Honey Bee Forager Individual Constancy: Innate Or Learned?* University of Tulsa. Recuperado de <https://books.google.com.co/books?id=CrdENwAACAAJ>
- Campbell, D. R., & Motten, A. F. (1985). The Mechanism of Competition for Pollination between Two Forest Herbs. *Ecology*, 66(2), 554-563. <https://doi.org/10.2307/1940404>
- Chandra, S., & Smith, B. H. (1998). An analysis of synthetic processing of odor mixtures in the honeybee (*Apis mellifera*). *Journal of Experimental Biology*, 201(22), 3113.
- Chapman, R. F. (1998). *The Insects: Structure and Function*. Cambridge University Press. Recuperado a partir de <https://books.google.com.co/books?id=jHUCdbgW4MAC>
- Cartar, R. V., & Dill, L. M. (1990). Why are bumble bees risk-sensitive foragers? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26(2), 121-127. <https://doi.org/10.1007/BF00171581>
- Charnov, E., & Orians, G. (1973). *Optimal Foraging: Some Theoretical Explorations*.
- Charnov, E. L. (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9(2), 129-136. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(76\)90040-X](https://doi.org/10.1016/0040-5809(76)90040-X)
- Cheng, K., & Wignall, A. E. (2006). Honeybees (*Apis mellifera*) holding on to memories: response competition causes retroactive interference effects. *Animal Cognition*, 9(2), 141-150. <https://doi.org/10.1007/s10071-005-0012-5>
- Cheng, K. (2005). Context cues eliminate retroactive interference effects in honeybees *Apis mellifera*. *Journal of Experimental Biology*, 208(6), 1019. <https://doi.org/10.1242/jeb.01499>
- Chittka, L., Dyer, A. G., Bock, F., & Dornhaus, A. (2003). Bees trade off foraging speed for accuracy.

Nature, 424, 388.

Chittka, L. (1997). Bee color vision is optimal for coding flower color, but flower colors are not optimal for being coded - Why? (Vol. 45). <https://doi.org/10.1080/07929978.1997.10676678>

Chittka, L., & Menzel, R. (1992). The evolutionary adaptation of flower colours and the insect pollinators' colour vision. *Journal of Comparative Physiology A*, 171(2), 171-181. <https://doi.org/10.1007/BF00188925>

Chittka, L., Dyer, A. G., Bock, F., & Dornhaus, A. (2003). Bees trade off foraging speed for accuracy. *Nature*, 424, 388.

Chittka, L., & Thomson, J. D. (1997). Sensori-Motor Learning and Its Relevance for Task Specialization in Bumble Bees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41(6), 385-398.

Chittka, L., Thomson, J. D., & Waser, N. M. (1999). Flower Constancy, Insect Psychology, and Plant Evolution. *Naturwissenschaften*, 86(8), 361-377. <https://doi.org/10.1007/s001140050636>

Chittka, L. 1992. The colour hexagon: a chromaticity diagram based on photoreceptor excitations as a generalized representation of colour opponency. *J. comp. Physiol. A*, 170, 533-543.

Chittka, B. (1998). Sensorimotor learning in bumblebees: long-term retention and reversal training. *The Journal of Experimental Biology*, 201(4), 515.

Chittka L., & Dornhaus, A (1999) Comparisons in physiology and evolution, and why bees can do the things they do. *Ciencia al Dia* 2, 1-17 <http://www.ciencia.cl/CienciaAlDia/volumen2/numero2/articulos/articulo5.html>

Chittka, L., & Schurkens, S. (2001). Successful invasion of a floral market. *Nature*, 411(6838), 653-653. <https://doi.org/10.1038/35079676>

Chittka, L., & Thomson, J. D. (Eds.). (2001). *Cognitive ecology of pollination: animal behavior and floral evolution*. Cambridge ; New York: Cambridge University Press.

Chittka, L. (1996). Optimal Sets of Color Receptors and Color Opponent Systems for Coding of Natural Objects in Insect Vision. *Journal of Theoretical Biology*, 181(2), 179-196. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1996.0124>

Chittka, L., Shmida, A., Troje, N., & Menzel, R. (1994). Ultraviolet as a component of flower reflections, and the colour perception of hymenoptera. *The Biology of Ultraviolet Reception*,

- 34(11), 1489-1508. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(94\)90151-1](https://doi.org/10.1016/0042-6989(94)90151-1)
- Cnaani, J., Thomson, J. D., & Papaj, D. R. (2006). Flower choice and learning in foraging bumblebees: effects of variation in nectar volume and concentration. *Ethology*, 112(3), 278–285.
- Cott, H. B. (1957). Adaptive coloration in animals. London: Methuen.
- Cakmak, i. & Wells, H. (1995). Honey bee forager individual constancy: innate or learned? *Bee Science*, 3, 165–173.
- Collett, T. S., & Zeil, J. (1998). Places and landmarks: An arthropod perspective. En *Spatial representation in animals*. (pp. 18-53). New York, NY, US: Oxford University Press.
- Couvillon, P. A., & Bitterman, M. E. (1993). Learning in honeybees as a function of amount of reward: Further experiments with color. *Animal Learning & Behavior*, 21(1), 23-28. <https://doi.org/10.3758/BF03197971>
- Crespi, L. P. (1942). Quantitative Variation of Incentive and Performance in the White Rat. *The American Journal of Psychology*, 55(4), 467-517. <https://doi.org/10.2307/1417120>
- Dafni, A. (1984). Mimicry and Deception in Pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15(1), 259-278. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.15.110184.001355>
- Darwin, C. (1876). *The Effects of Cross and Self Fertilisation in the Vegetable Kingdom*. Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511694202>
- Deisig, N., Sandoz, J.-C., Lachnit, H., Melchers, K., & Giurfa, M. (2003). A modified version of the unique cue theory accounts for olfactory compound processing in honeybees.
- Desimone, R. (1998). Visual attention mediated by biased competition in extrastriate visual cortex. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 353(1373), 1245-1255.
- Demas, G. E., & Brown, M. F. (1995). Honey bees are predisposed to win-shift but can learn to win-stay. *Animal Behaviour*, 50(4), 1041-1045. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)80104-9](https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)80104-9)
- De Marco, R., & Farina, W. (2001). Changes in food source profitability affect the trophallactic and dance behavior of forager honeybees (*Apis mellifera* L.). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50(5), 441-449. <https://doi.org/10.1007/s002650100382>
- De Marco, R. J., Gil, M., & Farina, W. M. (2005). Does an increase in reward affect the precision of the encoding of directional information in the honeybee waggle dance? *Journal of Comparative Physiology A*, 191(5), 413-419. <https://doi.org/10.1007/s00359-005-0602-3>

- Devenport, J. A., & Devenport, L. D. (1993). Time-dependent decisions in dogs (*Canis familiaris*). *Journal of Comparative Psychology*, 107(2), 169-173. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.107.2.169>
- Devenport, L. D., & Devenport, J. A. (1994). Time-dependent averaging of foraging information in least chipmunks and golden-mantled ground squirrels. *Animal Behaviour*, 47(4), 787-802. <https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1111>
- Domjan, M., Grau, J. W., & Krause, M. A. (2010). *The principles of learning and behavior* (6th ed). Australia ; Belmont, CA: Wadsworth Cenage Learning.
- Drezner-Levy, T., & Shafir, S. (2007). Parameters of variable reward distributions that affect risk sensitivity of honey bees. *Journal of Experimental Biology*, 210(2), 269. <https://doi.org/10.1242/jeb.02656>
- Dukas, R., & Real, L. A. (1993). Effects of recent experience on foraging decisions by bumble bees. *Oecologia*, 94(2), 244-246. <https://doi.org/10.1007/BF00341323>
- Dukas, R. (1998). Evolutionary ecology of learning pp. 129–174. Dukas R. ed. 1998. *Cognitive Ecology: The Evolutionary Ecology of Information Processing and Decision Making*. Chicago:Univ. Chicago Press
- Dukas, R. (2002). Behavioural and ecological consequences of limited attention. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 357(1427), 1539-1547. <https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1063>
- Dukas, R. (2004). Evolutionary Biology of Animal Cognition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35(1), 347-374. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.112202.130152>
- Dukas, R. (1999). Costs of Memory: Ideas and Predictions. *Journal of Theoretical Biology*, 197(1), 41-50. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1998.0856>
- Dukas, R., & M. Ratcliffe, J. (2009). *Cognitive Ecology II* (Vol. 177). <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226169378.001.0001>
- Dyer, A. G., Dorin, A., Reinhardt, V., & Rosa, M. G. (2012). Colour reverse learning and animal personalities: the advantage of behavioural diversity assessed with agent-based simulations. *Nature Precedings*, 20.

- Dyer, A.G., & Neumeyer, C. (2005). Simultaneous and successive colour discrimination in the honeybee (*Apis mellifera*). *J Comp Physiol A* 191(6),547–557. doi:10.1007/s00359-005-0622-z
- Dyer, A. (2005). Discrimination of flower colours in natural settings by the bumblebee species *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae) (Vol. 28).
- Dyer, A., Streinzer, M., & Garcia, J. (2016). Flower detection and acuity of the Australian native stingless bee *Tetragonula carbonaria* Sm (Vol. 202). <https://doi.org/10.1007/s00359-016-1107-y>
- Dyer, A. G., & Chittka, L. (2004a). Biological significance of distinguishing between similar colours in spectrally variable illumination: bumblebees (*Bombus terrestris*) as a case study. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol*, 190(2), 105-114. doi: 10.1007/s00359-003-0475-2
- Dyer, A., & Chittka, L. (2004b). Fine colour discrimination requires differential conditioning in bumblebees (Vol. 91). <https://doi.org/10.1007/s00114-004-0508-x>
- Dyer, A. G. (1998). The colour of flowers in spectrally variable illumination and insect pollinator vision. *Journal of Comparative Physiology A*, 183(2), 203-212. <https://doi.org/10.1007/s003590050248>
- Dyer, A. G. (1999). Broad spectral sensitivities in the honeybee's photoreceptors limit colour constancy. *Journal of Comparative Physiology A*, 185(5), 445-453. <https://doi.org/10.1007/s003590050405>
- Dyer, A., Spaethe, J., & Prack, S. (2008). Comparative psychophysics of bumblebee and honeybee colour discrimination and object detection (Vol. 194). <https://doi.org/10.1007/s00359-008-0335-1>
- Dyer, Adrian G., Whitney, H. M., Arnold, S. E. J., Glover, B. J., & Chittka, L. (2007). Mutations perturbing petal cell shape and anthocyanin synthesis influence bumblebee perception of *Antirrhinum majus* flower colour. *Arthropod-Plant Interactions*, 1(1), 45-55. <https://doi.org/10.1007/s11829-007-9002-7>
- Dyer, A., & Chittka, L. (2004). Bumblebees (*Bombus terrestris*) sacrifice foraging speed to solve difficult colour discrimination tasks (Vol. 190). <https://doi.org/10.1007/s00359-004-0547-y>
- Enquist & Arak. Neural Representation and the Evolution of Signal Form. In Cognitive Ecology. The evolutionary ecology of information processing and decision making. Ed Dukas,R. (1998). The University of Chicago Press Chicago and London.

- Erber, J. (1975). The dynamics of learning in the honey bee (*Apis mellifica carnica*). *Journal of comparative physiology*, 99(3), 243-255. <https://doi.org/10.1007/BF00613838>
- Faraway, J. J. (2016). *Extending the Linear Model with R: Generalized Linear, Mixed Effects and Nonparametric Regression Models*, Second Edition. CRC Press. Recuperado de <https://books.google.com.co/books?id=XAzYCwAAQBAJ>
- Farmer, E. W., & Taylor, R. M. (1980). Visual search through color displays: Effects of target-background similarity and background uniformity. *Perception & Psychophysics*, 27(3), 267-272. <https://doi.org/10.3758/BF03204265>
- Feinsinger, P. (1987). Effects of plant species on each other's pollination: Is community structure influenced? *Trends in Ecology & Evolution*, 2(5), 123-126. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(87\)90052-8](https://doi.org/10.1016/0169-5347(87)90052-8)
- Ferguson, H. J., Cobey, S., & Smith, B. H. (2001). Sensitivity to a change in reward is heritable in the honeybee, *Apis mellifera*. *Animal Behaviour*, 61(3), 527-534. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1635>
- Fox, J., & Weisberg, S. (2011). *An R Companion to Applied Regression*. SAGE Publications. Recuperado de <https://books.google.com.co/books?id=YH6NotdvzF0C>
- Free, J. B. (1963). The Flower Constancy of Honeybees. *Journal of Animal Ecology*, 32(1), 119-131. <https://doi.org/10.2307/2521>
- Free JB. (1966) The foraging behavior of bees and its effect on the isolation and speciation of plants. In: Hawkes JG (ed) *Reproductive biology and taxonomy of vascular plants*. Pergamon, Oxford, pp 76–91
- Free, J. B., & Williams, I. H. (1983). Foraging Behaviour of Honeybees and Bumble Bees on Brussels Sprout Grown to Produce Hybrid Seed. *Journal of Apicultural Research*, 22(2), 94-97. <https://doi.org/10.1080/00218839.1983.11100566>
- Fülöp, A., & Menzel, R. (2000). Risk-indifferent foraging behaviour in honeybees. *Animal Behaviour*, 60(5), 657-666. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1492>
- Fuster, J. M. (1997). Network memory. *Trends in neurosciences*, 20(10), 451–459.
- Gallai, N., Salles, J.-M., Settele, J., & Vaissière, B. E. (2009). Economic valuation of the vulnerability

- of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics*, 68(3), 810-821. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2008.06.014>
- Garcia, J. E., Shrestha, M., & Dyer, A. G. (2018). Flower signal variability overwhelms receptor-noise and requires plastic color learning in bees. *Behavioral Ecology*, 29(6), 1286-1297. <https://doi.org/10.1093/beheco/ary127>
- Garcia, J. E., Spaethe, J., & Dyer, A. G. (2017). The path to colour discrimination is S-shaped: behaviour determines the interpretation of colour models. *Journal of Comparative Physiology A*, 203(12), 983-997. <https://doi.org/10.1007/s00359-017-1208-2>
- Gegear, R. J., & Lavery, T. M. (2001). The effect of variation among floral traits on the flower constancy of pollinators. En J. D. Thomson & L. Chittka (Eds.), *Cognitive Ecology of Pollination: Animal Behaviour and Floral Evolution* (pp. 1-20). Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542268.002>
- Gil, M., & De Marco, R. (2009). Honeybees learn the sign and magnitude of reward variations (Vol. 212). <https://doi.org/10.1242/jeb.032623>
- Gil, M., De Marco, R. J., & Menzel, R. (2007). Learning reward expectations in honeybees. *Learning & memory* (Cold Spring Harbor, N.Y.), 14(7), 491-496. <https://doi.org/10.1101/lm.618907>
- Giurfa, M., Núñez, J., & Backhaus, W. (1994). Odour and colour information in the foraging choice behaviour of the honeybee. *Journal of Comparative Physiology A*, 175(6), 773-779. <https://doi.org/10.1007/BF00191849>
- Giurfa, M., Núñez, J., Chittka, L., & Menzel, R. (1995). Colour preferences of flower-naive honeybees. *Journal of Comparative Physiology A*, 177(3), 247-259. <https://doi.org/10.1007/BF00192415>
- Giurfa, M., Vorobyev, M., Kevan, P., & Menzel, R. (1996). Detection of coloured stimuli by honeybees: minimum visual angles and receptor specific contrasts. *Journal of Comparative Physiology A*, 178(5), 699-709. <https://doi.org/10.1007/BF00227381>
- Giurfa, M. (2004). Conditioning procedure and color discrimination in the honeybee *Apis mellifera* (Vol. 91). <https://doi.org/10.1007/s00114-004-0530-z>
- Giurfa, M., Hammer, M., Stach, S., Stollhoff, N., Deisig, N., & Myzirikki, C. (1999). Pattern learning by honeybees: Conditioning procedure and recognition strategy (Vol. 57). <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0957>
- Giurfa, M., & Núñez, J. (1989). Colour signals and choice behaviour of the honeybee (*Apis mellifera*)

- ligustica). *Journal of Insect Physiology*, 35(12), 907-910. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(89\)90012-7](https://doi.org/10.1016/0022-1910(89)90012-7)
- Giurfa, M. (2007). Behavioral and neural analysis of associative learning in the honeybee: A taste from the magic well (Vol. 193). <https://doi.org/10.1007/s00359-007-0235-9>
- Giurfa, M., Zhang, S., Jenett, A., Menzel, R., & V. Srinivasan, M. (2001). The concepts of `sameness' and `difference' in an insect (Vol. 410). <https://doi.org/10.1038/35073582>
- Goldman-Rakic, P. (1995). Cellular basis of working memory. *Neuron*, 14(3), 477-485. [https://doi.org/10.1016/0896-6273\(95\)90304-6](https://doi.org/10.1016/0896-6273(95)90304-6)
- Gould, J. L. (1987). Honey bees store learned flower-landing behaviour according to time of day. *Animal Behaviour*, 35(5), 1579-1581. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(87\)80038-6](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(87)80038-6)
- Gould, J. L. (1993). Ethological and Comparative Perspectives on Honey Bee Learning. En D. R. Papaj & A. C. Lewis (Eds.), *Insect Learning: Ecology and Evolutionary Perspectives* (pp. 18-50). Boston, MA: Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-2814-2_2
- Gould, J. L. (1985). How Bees Remember Flower Shapes. *Science*, 227(4693), 1492. <https://doi.org/10.1126/science.227.4693.1492>
- Gould, J. L. (1986). Pattern learning by honey bees. *Animal Behaviour*, 34(4), 990-997. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80157-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80157-9)
- Gould, J. L. (1988). Resolution of pattern learning by honey bees. *Journal of Insect Behavior*, 1(2), 225-233. <https://doi.org/10.1007/BF01052240>
- Grant, V. (1949). Pollination Systems as Isolating Mechanisms in Angiosperms. *Evolution*, 3(1), 82-97. <https://doi.org/10.2307/2405454>
- Grant, V. (1950). The Flower Constancy of Bees. *Botanical Review*, 16(7), 379-398.
- Greggers, U., & Menzel, R. (1993). Memory Dynamics and Foraging Strategies of Honeybees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32(1), 17-29.
- Greggers, U., & Mauelshagen, J. (1997). Matching behavior of honeybees in a multiple-choice situation: The differential effect of environmental stimuli on the choice process. *Animal Learning & Behavior*, 25(4), 458-472. <https://doi.org/10.3758/BF03209852>

- Grosclaude, F. E., & Núñez, J. A. (1998). Foraging pauses and their meaning as an economic strategy in the honeybee *Apis mellifera* L. *Journal of Comparative Physiology A*, 183(1), 61-68. <https://doi.org/10.1007/s003590050234>
- Grüter, C., Moore, H., Firmin, N., Helanterä, H., & Ratnieks, F. L. W. (2011). Flower constancy in honey bee workers *Apis mellifera* depends on ecologically realistic rewards. *The Journal of Experimental Biology*, 214(8), 1397. <https://doi.org/10.1242/jeb.050583>
- Grüter, I; Sanderson, C; Blocke; TD; Lisa, Pham L; Checotah, S; Norman, AA et al. (2009). Different solutions by bees to a foraging problem. *Animal Behaviour*. 77(5):1273-80.
- Gumbert, A. (2000). Color choices by bumble bees (*Bombus terrestris*): innate preferences and generalization after learning. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48(1), 36-43. <https://doi.org/10.1007/s002650000213>
- Harder, L. D., & Real, L. A. (1987). Why are Bumble Bees Risk Averse? *Ecology*, 68(4), 1104-1108. <https://doi.org/10.2307/1938384>
- Heinrich, B. (2004). *Bumblebee Economics*. Harvard University Press. Recuperado a partir de <https://books.google.com.co/books?id=73yeOpls5qsC>
- Heinrich, B. (1975). Energetics of Pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 6(1), 139-170. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.06.110175.001035>
- Hellstern, F., Wüstenberg, D., & Hammer, M. (1995). Contextual learning in honeybees under laboratory conditions.
- Hill, P. S. ., Wells, P. H., & Wells, H. (1997). Spontaneous flower constancy and learning in honey bees as a function of colour. *Animal Behaviour*, 54(3), 615-627. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0467>
- Hill, P. S. M., Hollis, J., & Wells, H. (2001). Foraging decisions in nectarivores: unexpected interactions between flower constancy and energetic rewards. *Animal Behaviour*, 62(4), 729-737. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1775>
- Hodges, C. M., & Wolf, L. L. (1981). Optimal Foraging in Bumblebees: Why Is Nectar Left behind in Flowers? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 9(1), 41-44.
- Holland, P., & J. Straub, J. (1979). Differential effects of two ways of devaluing the unconditioned stimulus after Pavlovian conditioning (Vol. 5). <https://doi.org/10.1037/0097-7403.5.1.65>
- Honig, W. K., Hulse, S. H., Fowler, H., & Honig, K. (1978). Studies of working memory in the pigeon.

Studies of Working Memory in the Pigeon Cognitive Processes in *Animal Behavior*, 211-248.

Isnec, M. R., Couvillon, P. A., & Bitterman, M. E. (1997). Short-term spatial memory in honeybees. *Animal Learning & Behavior*, 25(2), 165-170. <https://doi.org/10.3758/BF03199054>

Jacobs L.F. (2006). From Movement to Transitivity: The Role of Hippocampal Parallel Maps in Configural Learni. *Reviews in the Neurosciences*, 17(1-2), 99. <https://doi.org/10.1515/revneuro.2006.17.1-2.99>

Jernigan, C. M., Roubik, D. W., Wcislo, W. T., & Riveros, A. J. (2014). Color-dependent learning in restrained Africanized honey bees. *The Journal of Experimental Biology*, 217(3), 337. <https://doi.org/10.1242/jeb.091355>

Jones, C. E. (1978). Pollinator Constancy as a Pre-Pollination Isolating Mechanism Between Sympatric Species of *Cercidium*. *Evolution*, 32(1), 189-198. <https://doi.org/10.2307/2407419>

Kacelnik, A., & Brito e Abreu, F. (1998). Risky Choice and Weber's Law. *Journal of Theoretical Biology*, 194(2), 289-298. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1998.0763>

Kacelnik, A., & Bateson, M. (1996). Risky Theories: The Effects of Variance on Foraging Decisions. *American Zoologist*, 36(4), 402-434.

Kamil, A. C. (1983). Optimal Foraging Theory and the Psychology of Learning. *American Zoologist*, 23(2), 291-302.

Kamil, A. (1985). The Ecology of Foraging Behavior: Implications for Animal Learning and Memory (Vol. 36). <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.36.1.141>

Kearns, C., Inouye, D., & Waser, N. M. (1998). Endangered mutualism: The Conservation of Plant-Pollinator Interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29(1), 83-112. Recuperado a partir de <http://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.83>

Kemp, D. J., Herberstein, M. E., Fleishman, L. J., Endler, J. A., Bennett, A. T. D., Dyer, A. G., ... Whiting, M. J. (2015). An Integrative Framework for the Appraisal of Coloration in Nature. *The American Naturalist*, 185(6), 705-724. <https://doi.org/10.1086/681021>

Kevan, P. G. (1978). Floral coloration, its calorimetric and significance in anthecology. In Richards,

- A. J. (Ed.), The pollination offlowers by insects (pp. 51-78). Linnean Society Symposium Series.
- Kevan, P. G. (1979). Vegetation and floral colors revealed by ultra- violet light: Interpretational difficulties for functional significance. *American Journal of Botany*, 66, 749-75
- Kevan, P. G., Clark, E. A., & Thomas, V. G. (1990). Insect pollinators and sustainable agriculture. *American Journal of Alternative Agriculture*, 5(1), 13-22. <https://doi.org/10.1017/S0889189300003179>
- Kevan, P. G., & Menzel, R. (2012). The plight of pollination and the interface of neurobiology, ecology and food security. *The Environmentalist*, 32(3), 300-310. <https://doi.org/10.1007/s10669-012-9394-5>
- Kevan, P. G., & Viana, B. F. (2003). The global decline of pollination services. *Biodiversity*, 4(4), 3-8. <https://doi.org/10.1080/14888386.2003.9712703>
- Kevan, P. G., & Backhaus, W. G. (1998). Color vision: ecology and evolution in making the best of the photic environment. En W. Backhaus, R. Kliegl, & J. Werner (Eds.), *Color Vision. Perspectives From Different Disciplines*. De Gruyter.
- Kevan, P. G., Chittka, L., & Dyer, A. G. (2001). Limits to the salience of ultraviolet: lessons from colour vision in bees and birds. *Journal of Experimental Biology*, 204(14), 2571.
- Klein, A. M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., & Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1608), 303. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>
- Komatsu, H., & Ideura, Y. (1993). Relationships between color, shape, and pattern selectivities of neurons in the inferior temporal cortex of the monkey (Vol. 70). <https://doi.org/10.1152/jn.1993.70.2.677>
- Komischke, B., Sandoz, J.-C., Lachnit, H., & Giurfa, M. (2003). Non-elemental processing in olfactory discrimination tasks needs bilateral input in honeybees. *Behavioural Brain Research*, 145(1), 135-143. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(03\)00105-0](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(03)00105-0)
- Kraemer, P. J., & Golding, J. M. (1997). Adaptive forgetting in animals. *Psychonomic Bulletin & Review*, 4(4), 480-491. <https://doi.org/10.3758/BF03214337>
- Krebs, J. R., & Inman, A. J. (1994). *Learning and foraging: Individuals, groups, and populations*. Chicago, IL, US: University of Chicago Press.

- Krzywinski, M., Altman, N., & Blainey, P. (2014). Nested designs. *Nature Methods*, 11, 977.
- Kunze, J., & Gumbert, A. (2001). The combined effect of color and odor on flower choice behavior of bumble bees in flower mimicry systems. *Behavioral Ecology*, 12(4), 447-456. <https://doi.org/10.1093/beheco/12.4.447>
- Land, M. F. (1997). The resolution of insect compound eyes. *Israel Journal of Plant Sciences*, 45(2-3), 79-91. <https://doi.org/10.1080/07929978.1997.10676675>
- Laverty, T. M. (1994a). Costs to foraging bumble bees of switching plant species. *Canadian Journal of Zoology*, 72(1), 43-47. <https://doi.org/10.1139/z94-007>
- Laverty, T. M. (1994b). Bumble bee learning and flower morphology. *Animal Behaviour*, 47(3), 531-545. <https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1077>
- Lehrer, M. (1999). Dorsoventral asymmetry of colour discrimination in bees. *Journal of Comparative Physiology A*, 184(2), 195-206. <https://doi.org/10.1007/s003590050318>
- Lehrer, M. (1993). Why do bees turn back and look? *Journal of Comparative Physiology A*, 172(5), 549-563. <https://doi.org/10.1007/BF00213678>
- Lehrer, M., & Bischof, S. (1995). Detection of model flowers by honeybees: The role of chromatic and achromatic contrast. *Naturwissenschaften*, 82(3), 145-147. <https://doi.org/10.1007/BF01177278>
- Leonard, A. S., Dornhaus, A., & Papaj, D. R. (2011). Why are floral signals complex? an outline of functional hypotheses. In *The Systematics Association Special Volume 81: Evolution of Plant-Pollinator Relationships* (pp. 279-300). Cambridge University Press. DOI: 10.1017/CBO9781139014113.010
- Levin, D. A. (1972). The Adaptedness of Corolla-Color Variants in Experimental and Natural Populations of *Phlox drummondii*. *The American Naturalist*, 106(947), 57-70. <https://doi.org/10.1086/282751>
- Levin, D. A., & Anderson, W. W. (1970). Competition for Pollinators between Simultaneously Flowering Species. *The American Naturalist*, 104(939), 455-467.
- Lindauer, M. 1975. Evolutionary aspects of orientation and learning. In: *Function and Evolution in Behaviour: Essays in Honour of Professor Niko Tinbergen*, F.R.S. (Ed. by G. Baerends, C.

- Beer & A. Manning), pp. 228–242. Oxford: Clarendon Press
- Linné, C & Berger, AM. (1756). *Calendarium Florae*. Uppsala: excud. L. M. Hojer, Reg. Acad. typogr.5:19.
- Logan, F. A. (1968). Incentive Theory and Changes in Reward. En K. W. Spence & J. T. Spence (Eds.), *Psychology of Learning and Motivation* (Vol. 2, pp. 1-30). Academic Press.
[https://doi.org/10.1016/S0079-7421\(08\)60420-X](https://doi.org/10.1016/S0079-7421(08)60420-X)
- Loo, S. K., & Bitterman, M. E. (1992). Learning in honeybees (*Apis mellifera*) as a function of sucrose concentration. *Journal of Comparative Psychology*, 106(1), 29-36.
<https://doi.org/10.1037/0735-7036.106.1.29>
- Lythgoe, J. N. (1979). *The Ecology of Vision*. Clarendon Press. Recuperado de <https://books.google.com.co/books?id=bVIXAQAAIAAJ>
- Mangiafico, S. (2015). *An R Companion for the Handbook of Biological Statistics*.
- Marden, J. H., & Waddington K. D. (1981). Floral choices by honeybees in relation to the relative distances to flowers. *Physiological Entomology*, 6(4), 431-435.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1981.tb00658.x>
- Mayr, E. (1963). *Animal species and evolution*. Belknap Press of Harvard University Press. Recuperado a partir de <https://books.google.com.co/books?id=GDwuAAAAMAAJ>
- Mazur, J. (1996). Past experience, recency, and spontaneous recovery in choice behavior (Vol. 24).
<https://doi.org/10.3758/BF03198948>
- Menzel, R., & Giurfa, M. (2006). Dimensions of Cognition in an Insect, the Honeybee. *Behavioral and Cognitive Neuroscience Reviews*, 5(1), 24-40.
<https://doi.org/10.1177/1534582306289522>
- Menzel, R. (2001). Searching for the memory trace in a mini-brain, the honeybee. *Learning & Memory*, 8(2), 53–62.
- Menzel, R. (1979). Behavioural access to short-term memory in bees. *Nature*, 281(5730), 368-369.
<https://doi.org/10.1038/281368a0>
- Menzel, R. (1999). Memory dynamics in the honeybee. *Journal of Comparative Physiology A*, 185(4), 323-340. <https://doi.org/10.1007/s003590050392>
- Menzel, R., Geiger, K., Chittka, L., Joerges, J., Kunze, J., & Müller, U. (1996). The knowledge base of bee navigation. *The Journal of Experimental Biology*, 199(1), 141.

- Menzel, R., Greggers, U., & Hammer, M. (1993). Functional Organization of Appetitive Learning and Memory in a Generalist Pollinator, the Honey Bee. En D. R. Papaj & A. C. Lewis (Eds.), *Insect Learning: Ecology and Evolutionary Perspectives* (pp. 79-125). Boston, MA: Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-2814-2_4
- Menzel, R. (1993). Associative learning in honey bees. *Apidologie*, 24(3), 157-168. <https://doi.org/10.1051/apido:19930301>
- Menzel, R. (1990). Learning, memory, and «cognition» in honey bees. En R. P. Kesner & D. S. Olton (Eds.), *Neurobiology of Comparative Cognition*. Taylor & Francis. Recuperado a partir de <https://books.google.com.co/books?id=GhTsAgAAQBAJ>
- Menzel, R., & Erber, J. (1978). Learning and Memory in Bees. *Scientific American*, 239(1), 102-111.
- Menzel, R. (1985). Learning in honey bees in an ecological and behavioral context *Experimental Behavioral Ecology and Sociobiology: in Memoriam Karl von Frisch 1886-1982*. Holldobler B, Lindauer M, editors. Erlbaum Associates. Hillsdale, New Jersey.
- Menzel, R., Greggers, U., Smith, A; Berger, S., Brandt, R., Brunke, S., Bundrock, G., Hülse, S., Plümpe, T., Schaupp, F., Schüttler, E., Stach, S., Stindt, J., Stollhoff, N., Watzl, S. (2005). Honey bees navigate according to a map-like spatial memory 102 (8) 3040-3045, doi:10.1073/pnas.0408550102
- Mota, T., & Giurfa, M. (2010). Multiple reversal olfactory learning in honeybees. *Front Behav Neurosci*, 4. doi: 10.3389/fnbeh.2010.00048
- Morawetz, L., Svoboda, A., neume, J., & Dyer, A. G. (2013). Blue colour preference in honeybees distracts visual attention for learning closed shapes. *Journal of Comparative Physiology A*, 199(10), 817-827. <https://doi.org/10.1007/s00359-013-0843-5>
- Myung, I., Forster, M., & W. Browne, M. (2000). Special issue on model selection (Vol. 44). <https://doi.org/10.1006/jmps.2000.1325>
- Nachev, V., & Winter, Y. (2012). The psychophysics of uneconomical choice: non-linear reward evaluation by a nectar feeder. *Animal cognition*, 15(3), 393-400. <https://doi.org/10.1007/s10071-011-0465-7>
- Nachev, V., Stich, K. P., Winter, C., Bond, A., Kamil, A., & Winter, Y. (2017). Cognition-mediated evolution of low-quality floral nectars. *Science*, 355(6320), 75.

<https://doi.org/10.1126/science.aah4219>

- Najera, D., McCullough, E., & Jander, R. (2012). Interpatch foraging in honeybees-rational decision making at secondary hubs based upon time and motivation. *Animal Cognition*, 15(6), 1195.
- Nates-Parra G. (ed.). 2016. Iniciativa Colombiana de Polinizadores - Abejas - icpa. Bogotá, D. C. Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia. 364 pp.
- Newhall, S., W. Burnham, R., & R. Clark, J. (1957). Comparison of Successive with Simultaneous Color Matching (Vol. 47). <https://doi.org/10.1364/JOSA.47.000979>
- Newell, K. M. (1991). Motor Skill Acquisition. *Annual Review of Psychology*, 42(1), 213-237. <https://doi.org/10.1146/annurev.ps.42.020191.001241>
- Núñez, J. (1977). Nectar flow by melliferous flora and gathering flow by *Apis mellifera ligustica* (Vol. 23). [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(77\)90041-5](https://doi.org/10.1016/0022-1910(77)90041-5)
- Núñez, J. (1970). The relationship between sugar flow and foraging and recruiting behaviour of honey bees (*Apis mellifera* L.). *Animal Behaviour*, 18, 527-538. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(70\)90049-7](https://doi.org/10.1016/0003-3472(70)90049-7)
- O'Doherty, J., Kringelbach, M. L., Rolls, E. T., Hornak, J., & Andrews, C. (2001). Abstract reward and punishment representations in the human orbitofrontal cortex. *Nature Neuroscience*, 4, 95.
- Ohyama, T., Couvillon, P. A., & Bitterman, M. E. (1994). Perseveration in the color choices of honeybees. *Journal of Insect Behavior*, 8(3), 409-415. <https://doi.org/10.1007/BF01989368>
- Oster, G. F., & Wilson, E. O. (1978). *Caste and Ecology in the Social Insects*. Princeton University Press. Recuperado a partir de https://books.google.com.co/books?id=RGE0MwY_NWIC
- Page Jr, R. E., Erber, J., & Fondrk, M. K. (1998). The effect of genotype on response thresholds to sucrose and foraging behavior of honey bees (*Apis mellifera* L.). *Journal of Comparative Physiology A*, 182(4), 489-500. <https://doi.org/10.1007/s003590050196>
- Papaj, D & Lewis, C. (1993). *Insect learning: ecological and evolutionary perspectives*. Chapman & Hall, New York <https://doi.org/10.1007/978-1-4615-2814-2>
- Papini, M. R. (2008). *Comparative psychology: Evolution and development of behavior*, 2nd ed. New York, NY, US: Psychology Press.
- Papiorek, S., Rohde, K., & Lunau, K. (2013). Bees' subtle colour preferences: How bees respond to small changes in pigment concentration (Vol. 100). <https://doi.org/10.1007/s00114-013->

[1060-3](#)

Pearce, J. (1994). Similarity and Discrimination: a Selective Review and a Connectionist Model (Vol. 101). <https://doi.org/10.1037/0033-295X.101.4.587>

Peitsch, D., Fietz, A., Hertel, H., de Souza, J., Ventura, D. F., & Menzel, R. (1992). The spectral input systems of hymenopteran insects and their receptor-based colour vision. *Journal of Comparative Physiology A*, 170(1), 23-40. <https://doi.org/10.1007/BF00190398>

Perry, C. J., Barron, A. B., & Chittka, L. (2017). The frontiers of insect cognition. *Comparative cognition*, 16, 111-118. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2017.05.011>

Peterson, G. B., Wheeler, R. L., & Armstrong, G. D. (1978). Expectancies as mediators in the differential-reward conditional discrimination performance of pigeons. *Animal Learning & Behavior*, 6(3), 279-285. <https://doi.org/10.3758/BF03209614>

Plomin, R., DeFries, J. C., Knopik, V. S., & Neiderhiser, J. M. (2013). Behavioral genetics: a primer (Sixth edition). New York: Worth Publishers.

Pyke, G. H. (1984). Optimal Foraging Theory: A Critical Review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15(1), 523-575. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.15.110184.002515>

Quené, H., & van den Bergh, H. (2008). Examples of mixed-effects modeling with crossed random effects and with binomial data. Special Issue: Emerging Data Analysis, 59(4), 413-425. <https://doi.org/10.1016/j.jml.2008.02.002>

Rathcke, B., & Lacey, E. P. (1985). Phenological Patterns of Terrestrial Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16(1), 179-214. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.16.110185.001143>

Real, L. A. (1981). Uncertainty and Pollinator-Plant Interactions: The Foraging Behavior of Bees and Wasps on Artificial Flowers. *Ecology*, 62(1), 20-26. <https://doi.org/10.2307/1936663>

Real, L., & Rathcke, B. J. (1988). Patterns of Individual Variability in Floral Resources. *Ecology*, 69(3), 728-735. <https://doi.org/10.2307/1941021>

Real, L. A. 1991. Animal choice behavior and the evolution of cognitive architecture. *Science*, 253,980-985.

Renner, S. (2017). The evolutionary biology of floral mimicry. <https://doi.org/10.1111/evo.13303>

- Ribbands, C. R. (1954). Communication between honeybees. I: the response of crop-attached bees to the scent of their crop. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series A, General Entomology*, 29(10-12), 141-144. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1954.tb01187.x>
- Richards, R. J. (1987). Darwinism and the Emergence of Evolutionary Theories of Mind and Behavior. *Chicago and London*, 2(5), 385-387. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1989.2050385.x>
- Ribbands, C. R. 1953. *The Behavior and Social Life of Honey Bees*. London: Bee Research Association.
- Richter, M. R., & Waddington, K. D. (1993). Past foraging experience influences honey bee dance behaviour. *Animal Behaviour*, 46(1), 123-128. <https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1167>
- Roberts, W. A. (1998). *Principles of animal cognition*. Boston: McGraw-Hill.
- Romero, J., Hita, E., & Jiménez Del Barco, L. (1986). A comparative study of successive and simultaneous methods in color discrimination (Vol. 26). [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(86\)90189-6](https://doi.org/10.1016/0042-6989(86)90189-6)
- Rössler, W., & Groh, C. (2012). Plasticity of Synaptic Microcircuits in the Mushroom-Body Calyx of the Honey Bee. https://doi.org/10.1007/978-94-007-2099-2_12
- Sale, D.G. (1991). Neural adaptation to strength training. In: *Strength and Power in Sport* (ed P.V. Komi), pp. 249–265. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- Sandoz, J.-C., & Menzel, R. (2001). Side-Specificity of Olfactory Learning in the Honeybee: Generalization between Odors and Sides. *Learning & Memory*, 8(5), 286-294. <https://doi.org/10.1101/lm.41401>
- Sanderson, C., Cook, P., Hill, P., S Orozco, B., Abramson, C., & Wells, H. (2013). Nectar Quality Perception by Honey Bees (*Apis mellifera ligustica*) (Vol. 127). <https://doi.org/10.1037/a0032613>
- Sanderson, C; Orozco, B; Hill, P; Wells, H. (2006). Honeybee (*Apis mellifera ligustica*) Response to Differences in Handling Time, Rewards and Flower Colours. *Ethology*. 112(10):937-46.
- Scheiner, S. M. (1993). Genetics and Evolution of Phenotypic Plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24(1), 35-68. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.000343>
- Scheiner, R., Erber, J., & Page Jr., R. E. (1999). Tactile learning and the individual evaluation of the

- reward in honey bees (*Apis mellifera* L.). *Journal of Comparative Physiology A*, 185(1), 1-10. <https://doi.org/10.1007/s003590050360>
- Schubert, M., Lachnit, H., Francucci, S., & Giurfa, M. (2002). Nonelemental visual learning in honeybees. *Animal Behaviour*, 64(2), 175-184. <https://doi.org/10.1006/anbe.2002.3055>
- Schultz, W. (2000). Multiple reward signals in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 1, 199-207.
- Seeley, T. D., Camazine, S., & Sneyd, J. (1991). Collective decision-making in honey bees: how colonies choose among nectar sources. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28(4), 277-290. <https://doi.org/10.1007/BF00175101>
- Seeley, T. D. (1986). Social Foraging by Honeybees: How Colonies Allocate Foragers among Patches of Flowers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19(5), 343-354.
- Seeley, T. D. (1994). Honey Bee Foragers as Sensory Units of Their Colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34(1), 51-62.
- Seeley, T. D. (1995). *The Wisdom of the Hive*. Harvard University Press. Recuperado de <https://books.google.com.co/books?id=zjggAQAAMAAJ>
- Shafir, S. (1994). Intransitivity of preferences in honey bees: support for «comparative» evaluation of foraging options. *Animal Behaviour*, 48(1), 55-67. <https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1211>
- Shafir, S., Bechar, A., & Weber, E. U. (2003). Cognition-mediated coevolution – context-dependent evaluations and sensitivity of pollinators to variability in nectar rewards. *Plant Systematics and Evolution*, 238(1), 195-209. <https://doi.org/10.1007/s00606-003-0280-y>
- Shafir, S., Waite, T. A., & Smith, B. H. (2002). Context-dependent violations of rational choice in honeybees (*Apis mellifera*) and gray jays (*Perisoreus canadensis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51(2), 180-187. <https://doi.org/10.1007/s00265-001-0420-8>
- Shafir, S., Wiegmann, D. D., Smith, B. H., & Real, L. A. (1999). Risk-sensitive foraging: choice behaviour of honeybees in response to variability in volume of reward. *Animal Behaviour*, 57(5), 1055-1061. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.1078>
- Shapiro, M., Couvillon, P., & E Bitterman, M. (2001). Quantitative tests of an associative theory of risk-sensitivity in honeybees (Vol. 204).
- Skinner, B. F. (1956). A case history in scientific method. *American Psychologist*, 11(5), 221-233.

<https://doi.org/10.1037/h0047662>

- Smith, B. H., & Burden, C. M. (2014). A Proboscis Extension Response Protocol for Investigating Behavioral Plasticity in Insects: Application to Basic, Biomedical, and Agricultural Research. *Journal of Visualized Experiments*, (91). <https://doi.org/10.3791/51057>
- Spaethe, J., Streinzer, M., Eckert, J., May, S., & Dyer, A. G. (2014). Behavioural evidence of colour vision in free flying stingless bees. *Journal of Comparative Physiology A*, 200(6), 485-496. <https://doi.org/10.1007/s00359-014-0886-2>
- Spaethe, J., Tautz, J., & Chittka, L. (2001). Visual constraints in foraging bumblebees: Flower size and color affect search time and flight behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(7), 3898. <https://doi.org/10.1073/pnas.071053098>
- Spaethe, J., & Chittka, L. (2003). Interindividual variation of eye optics and single object resolution in bumblebees (Vol. 206). <https://doi.org/10.1242/jeb.00570>
- Srinivasan, M. (2009). Honey Bees as a Model for Vision, Perception, and Cognition (Vol. 55). <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.010908.164537>
- Staddon, J. E. R. (1983). *Adaptive Behavior and Learning*. Cambridge University Press. Recuperado a partir de <https://books.google.com.co/books?id=9Po3AAAAIAAJ>
- Stamps, J. (1995). Motor Learning and the Value of Familiar Space. *The American Naturalist*, 146(1), 41-58.
- Stephens, D; Krebs, J. (1986). *Foraging Theory* [Internet]. Vol. 1. New Jersey: Princenton University. 247 p. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1046/j.1420-9101.1988.1010086.x>
- Théry, M., & Casas, J. (2002). Predator and prey views of spider camouflage. *Nature*, 415, 133.
- Thomson, J. D. (1980). A Simulation of Optimal Foraging: The Nuts and Bolts Approach. *The American Biology Teacher*, 42(9), 528-533. <https://doi.org/10.2307/4447089>
- Tinbergen, N. (1951). *The study of instinct*. New York, NY, US: Clarendon Press/Oxford University Press.
- Tolman, E. C. (1957). *Principles of Purposive Behavior*. Recuperado de <https://books.google.com.co/books?id=DZAQAQAIAAJ>
- Townsend-Mehler, J. M., & Dyer, F. C. (2012). An integrated look at decision-making in bees as they abandon a depleted food source. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(2), 275-286. <https://doi.org/10.1007/s00265-011-1275-2>

- van der Kooi, C. J., Dyer, A. G., Kevan, P. G., & Lunau, K. (2018). Functional significance of the optical properties of flowers for visual signalling. *Annals of Botany*, 123(2), 263-276. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy119>
- van Hateren, J. H., Srinivasan, M. V., & Wait, P. B. (1990). Pattern recognition in bees: orientation discrimination. *Journal of Comparative Physiology A*, 167(5), 649-654. <https://doi.org/10.1007/BF00192658>
- Via, S. (1987). Genetic Constraints on the Evolution of Phenotypic Plasticity. En V. Loeschcke (Ed.), *Genetic Constraints on Adaptive Evolution* (pp. 47-71). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-72770-2_4
- Vogel, S. (1983). Ecophysiology of Zoophilic Pollination. En O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond, & H. Ziegler (Eds.), *Physiological Plant Ecology III: Responses to the Chemical and Biological Environment* (pp. 559-624). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-68153-0_16
- von Frisch, K. (1969). *The Dance Language and Orientation of Bees* (Vol. 5). <https://doi.org/10.2307/2785>
- von Frisch, K. (1957). *La vida de las abejas*. (E. Rodríguez, Trad.). Labor. Recuperado de <https://books.google.com.co/books?id=RDy7GQAACAAJ>
- Vorobyev, M., & Menzel, R. (1999). Flower advertisement for insects: Bees, a case study. En S. N. Archer, M. B. A. Djamgoz, E. R. Loew, J. C. Partridge, & S. Vallerga (Eds.), *Adaptive Mechanisms in the Ecology of Vision* (pp. 537-553). Dordrecht: Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-0619-3_18
- Vorobyev, M., & Brandt, R. (1997). How do insect pollinators discriminate colors? *Israel Journal of Plant Sciences*, 45(2-3), 103-113. <https://doi.org/10.1080/07929978.1997.10676677>
- Vorobyev, M., Brandt, R., Peitsch, D., Laughlin, S. B., & Menzel, R. (2001). Colour thresholds and receptor noise: behaviour and physiology compared. *Vision Research*, 41(5), 639-653. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(00\)00288-1](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(00)00288-1)
- Uchikawa, K., & Ikeda, M. (1981). Temporal deterioration of wavelength discrimination with successive comparison method. *Vision Research*, 21(4), 591-595.
- Waddington, K. D. (2001). Subjective evaluation and choice behavior by nectar-and pollen-collecting

- bees. En J. D. Thomson & L. Chittka (Eds.), *Cognitive Ecology of Pollination: Animal Behaviour and Floral Evolution* (pp. 41-60). Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542268.004>
- Waddington, K. D., Allen, T., & Heinrich, B. (1981). Floral preferences of bumblebees (*Bombus edwardsii*) in relation to intermittent versus continuous rewards. *Animal Behaviour*, 29(3), 779-784. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(81\)80011-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(81)80011-5)
- Waddington, K. D., & Gottlieb, N. (1990). Actual vs perceived profitability: A study of floral choice of honey bees. *Journal of Insect Behavior*, 3(4), 429-441. <https://doi.org/10.1007/BF01052010>
- Waddington, K. D. (1987). Perception of Foraging Costs and Intakes, and Foraging Decisions. En R. Menzel & A. Mercer (Eds.), *Neurobiology and Behavior of Honeybees* (pp. 66-75). Springer Berlin Heidelberg.
- Watanabe, M., Cromwell, H., Tremblay, L., R. Hollerman, J., Hikosaka, K., & Schultz, W. (2001). Behavioral reactions reflecting differential reward expectations in monkeys (Vol. 140). <https://doi.org/10.1007/s002210100856>
- Watson, J. B. (1914). *Behavior: an introduction to comparative psychology*. H. Holt and company. Recuperado de <https://books.google.com.co/books?id=5HBawAEACAAJ>
- Waser, N. M. (1978). Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. *Oecologia*, 36(2), 223-236. <https://doi.org/10.1007/BF00349811>
- Waser, N. M. (1986). Flower Constancy: Definition, Cause, and Measurement. *The American Naturalist*. 127(5):593-603.
- Weiss, P. A., & Buechner, H. K. (1971). Hierarchically organized systems in theory and practice. Hafner Pub. Co. Recuperado de <https://books.google.com.co/books?id=m9XwuAEACAAJ>
- West-Eberhard, M. J. (1989). Phenotypic Plasticity and the Origins of Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20(1), 249-278. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.001341>
- Weber, E. H. (1934/1996). On the sensitivity of the tactile senses. In H. E. Ross, & D. J. Murray (Eds. and Trans.), *E. H. Weber on the tactile senses* (pp. 21–136). Hove, England: Erlbaum UK Taylor & Francis (Original work published in 1934).
- Wiegmann, D. D., Wiegmann, D. A., & Waldron, F. A. (2003). Effects of a reward downshift on the consummatory behavior and flower choices of bumblebee foragers. *Physiology & Behavior*, 79(4), 561-566. [https://doi.org/10.1016/S0031-9384\(03\)00122-7](https://doi.org/10.1016/S0031-9384(03)00122-7)

- Wells, P. H., & Wells, H. (1985). Ethological Isolation of Plants 2. Odour Selection By Honeybees. *Journal of Apicultural Research*, 24(2), 86-92. <https://doi.org/10.1080/00218839.1985.11100654>
- Wells, H. & Wells, P. H. 1983. Honey bee foraging ecology: optimal diet, minimal uncertainty or individual constancy? *Journal of Animal Ecology*, 52, 829-836.
- Wells, P. H. & Wells, H. 1984. Can honey bees change foraging patterns? *Ecological Entomology*, 9, 467-473.
- Wells, H. & Wells, P. H. 1986. Optimal diet, minimal uncertainty and individual constancy in the foraging of honey bees, *Apis mellifera*. *Journal of Animal Ecology*, 55,375-384.
- Wells, H., Hill, P. S. & Wells, P. H. 1992. Nectarivore foraging ecology: rewards diVering in sugar types. *Ecol. Entomol.*, 17, 280–288.
- Whitham, T. G. (1977). Coevolution of Foraging in *Bombus* and Nectar Dispensing in *Chilopsis*: A Last Dreg Theory. *Science*, 197(4303), 593-596.
- Whitlow, J. W., & Wagner, A. R. (1972). Negative patterning in classical conditioning: Summation of response tendencies to isolable and configurai components. *Psychonomic Science*, 27(5), 299-301. <https://doi.org/10.3758/BF03328970>
- Winston, M. L. (1991). *The Biology of the Honey Bee*. Harvard University Press. Recuperado a partir de <https://books.google.com.co/books?id=-5iobWHLtAQC>
- Worthey, J. A., & Brill, M. H. (1986). Heuristic analysis of von Kries color constancy. *J. Opt. Soc. Am. A*, 3(10), 1708–1712. <https://doi.org/10.1364/JOSAA.3.001708>
- Zentall, T. R. (1997). Animal Memory: The Role of “Instructions”. *Learning and Motivation*, 28(2), 280-308. <https://doi.org/10.1006/lmot.1996.0968>
- Zhang, S., Lehrer, M., & Srinivasan, M. (1998) Stimulus-conditioned sequence learning in honeybees. In: Elsner, N., & Wehner, R (eds) *Proceedings of the 26th Göttingen Neurobiology Conference*. Thieme, Stuttgart, p 519
- Zhang, S., Schwarz, S., Pahl, M., Zhu, H., & Tautz, J. (2006). Honeybee memory: a honeybee knows what to do and when. *Journal of Experimental Biology*, 209(22), 4420. <https://doi.org/10.1242/jeb.02522>

- Zhang, S. (2000). Maze Navigation by Honeybees: Learning Path Regularity (Vol. 7). <https://doi.org/10.1101/lm.32900>
- Zhang, S., Si, A., & Pahl, M. (2012). Visually Guided Decision Making in Foraging Honeybees (Vol. 6). <https://doi.org/10.3389/fnins.2012.00088>
- Zhang, S., & Srinivasan, M. (1994). Prior experience enhances pattern discrimination in insect vision (Vol. 368). <https://doi.org/10.1038/368330a0>
- Zhang, S., Srinivasan, M. V., Zhu, H., & Wong, J. (2004). Grouping of visual objects by honeybees. *Journal of Experimental Biology*, 207(19), 3289. <https://doi.org/10.1242/jeb.01155>

