

**Cambios en la actividad de despliegue de *Manacus manacus*  
en relación al tamaño del lek, Gómez Plata - Antioquia**

**Álvaro José Rodríguez Cardona**

**Tesis de grado para optar al título de Biólogo**

**Asesor: Héctor Fabio Rivera Gutiérrez  
Profesor asistente Universidad de Antioquia**

**Universidad de Antioquia  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales  
Instituto de Biología  
Medellín  
2016**

## **Dedicatoria**

A la naturaleza en todo su esplendor, por nunca dejar sorprenderme con sus maravillas que me sacan sonrisas y por acoger a todos aquellos fantásticos seres que son el eje principal de mi vida: mi familia, mi novia y mis mascotas.

## Agradecimientos

La curiosidad por entender el maravilloso mundo que nos rodea, es algo común para todos aquellos que decidimos dedicar nuestra vida a la ciencia, sin embargo, solo basta con empezar a materializar nuestros sueños, para darnos cuenta que así nos guíe el asombro y la pasión por ciertos temas, el camino que tenemos que recorrer para responder las preguntas que nos planteamos, no es para nada fácil y por más que creamos conocer nuestro objeto de estudio siempre nos encontraremos escollos en nuestro recorrido.

Lo anterior solo para ilustrar el hecho de que no se puede hacer ciencia de manera solitaria y por tanto hay muchas personas a quien debo agradecer su compañía y colaboración en este largo viaje que empezó en mi niñez al querer comprender eso tan complejo que llaman vida, que culmina un peldaño en este momento al materializar esta investigación y que espero pueda continuar por mucho tiempo.

Quiero en primer lugar agradecer a todos aquellos precursores de la ciencia, quienes, guiados por su pasión, fueron capaces de decir ¡no! a los paradigmas religiosos de la época y generar nuevas preguntas que permitieron ampliar nuestro conocimiento sobre el mundo y cuyas respuestas son la base de muchos de los planteamientos modernos.

Quiero agradecer a mis abuelos por sus historias del campo y a todos aquellos que se dedican a realizar documentales sobre la naturaleza, todas esas maravillosas historias de animales que escuché en mi infancia, fueron los precursores para que un niño de ciudad se fascinara por la vida y sus complejidades.

Quiero agradecer a mis padres quienes me han acompañado y apoyado siempre en mis decisiones y gracias a quienes fue posible estudiar esta carrera y realizar esta investigación.

A todos los profesores de biología que me compartieron sus conocimientos durante sus clases y a partir de los cuales pude guiar mi camino, especialmente a los profesores Brian Bock y Vivian Páez cuyas clases han sido mi mayor fuente de inspiración biológica, al profesor Gabriel Colorado por adentrarme en el fascinante mundo de las aves, a la profesora Andrea Morales por guiarme durante mis primeras incursiones a campo y al profesor Héctor Rivera por guiarme y asesorarme en este trabajo y plantearme soluciones cuando yo solo veía problemas.

Al grupo de ecología y evolución de vertebrados y al grupo de mastozoología, ambos de la Universidad de Antioquia por todos los equipos de campo que me facilitaron para realizar esta investigación.

A los compañeros que me acompañaron durante la toma de datos en campo, Mateo Sánchez, Edwin Hurtado y Jefry Betancur, su ayuda fue realmente valiosa.

A mis amigos de biología, pero principalmente a Cristian Ariza, Alexandra Pardo y Mateo Ibarra, con los cuales empecé esta carrera en el segundo semestre del 2008 y quienes hicieron que todo este recorrido fuera mucho más ameno.

Pero especialmente y en mayor medida quiero agradecer a mi amiga, novia y compañera, Natalia Andrea Yepes, quien fue quien más me acompañó durante todas las fases de la ejecución de este proyecto, desde el planteamiento de la pregunta, pasando por el trabajo en campo y los análisis de los datos, hasta la redacción de este manuscrito final, y fue quien más me brindó su apoyo y comprensión ante las condiciones adversas que se presentaban, además de hacer feliz mi vida con su maravillosa sonrisa.

Finalmente quiero agradecer a todos a quienes su curiosidad por el mundo de las aves los lleve a leer este manuscrito, me siento muy halagado con su lectura de este trabajo y espero pueda servirles de algo en la resolución de sus preguntas.

## Contenido

Resumen .....	10
Introducción .....	11
1. Formulación del problema .....	16
2. Objetivos .....	18
2.1 Objetivo general .....	18
2.2 Objetivos específicos .....	18
3. Hipótesis.....	19
3.1 Predicciones .....	19
4. Área de estudio y métodos .....	20
4.1 Especie de estudio.....	20
4.2 Área de estudio.....	21
4.3 Trabajo de campo .....	22
4.4 Análisis de datos.....	25
5. Resultados .....	28
5.1 Ubicación de los leks y las arenas de despliegue.....	28
5.2 Vegetación .....	30
5.3 Actividad a lo largo del día .....	31
5.4 Actividad con relación al tamaño del lek .....	33

5.5 Condición de los machos .....	37
6.1 Ubicación de los leks y las arenas de despliegue .....	43
6.2 Determinación de la presencia de leks a partir de las características de la vegetación .....	44
6.3 Actividad a lo largo del día .....	45
6.4 Actividad en relación al tamaño del lek .....	46
6.5 Condición de los machos .....	47
Conclusiones .....	51
Bibliografía .....	52

## Lista de figuras

- Figura 1.** Macho de *M. manacus* capturado con redes de niebla en el municipio de Gómez Plata, Antioquia. ....20
- Figura 2.** Ubicación del área de estudio en Colombia (imagen izquierda) y Antioquia (imagen derecha superior). En la foto derecha inferior se evidencia la zona de bosque secundario perteneciente a la hacienda Vegas de la Clara (figura de casa verde) en el municipio de Gómez Plata, Antioquia. Imágenes tomadas de Google Earth Pro. ....22
- Figura 3.** Arena de despliegue de *M. manacus*, señalada con una flecha roja. Municipio de Gómez Plata, Antioquia. ....23
- Figura 4.** Leks de *M. manacus* encontrados en el bosque secundario perteneciente a la hacienda Vegas de la Clara en el municipio de Gómez Plata, Antioquia. Imagen tomada de Google Earth Pro.....28
- Figura 5.** Distribución de las arenas de despliegue en 4 leks de *M. manacus* en la hacienda Vegas de la Clara en el municipio de Gómez Plata, Antioquia. Imagen tomada de Google Earth Pro .....29
- Figura 6.** Gráfico de componente en espacio rotado, para las variables de la vegetación tomadas en 4 leks de *M. manacus* y en 4 parcelas de control en la hacienda Vegas de la Clara en el municipio de Gómez Plata, Antioquia.....31
- Figura 7.** Distribución de la actividad a lo largo del día en 4 leks de *M. manacus* de diferente tamaño en el municipio de Gómez Plata, Antioquia.....32
- Figura 8.** Variación en la actividad de despliegue promedio para cuatro leks de *M. manacus* en el municipio de Gómez Plata, Antioquia. ....33
- Figura 9.** Gráfica de regresión lineal entre la actividad de despliegue de *M. manacus* y el tamaño del lek en el municipio de Gómez Plata, Antioquia. ....34

<b>Figura 10.</b> Gráfica de regresión cuadrática y lineal entre la actividad de despliegue corregida por el número de machos y el tamaño del lek de <i>M. manacus</i> en el municipio de Gómez Plata, Antioquia. ....	35
<b>Figura 11.</b> Diagrama de caja y bigotes para ilustrar el cambio entre leks de la actividad de despliegue de <i>M. manacus</i> corregida, nótese la alta varianza que presentan los datos del lek 4. Municipio de Gómez Plata, Antioquia.....	36
<b>Figura 12.</b> Gráfica de regresión cuadrática y lineal al eliminar el lek 4 entre la actividad de despliegue corregida por el número de machos y el tamaño del lek, de <i>M. manacus</i> en el municipio de Gómez Plata, Antioquia. ....	37
<b>Figura 13.</b> Gráfica de regresión cuadrática y lineal al eliminar el lek 4 entre la actividad de despliegue corregida por el número de machos y el tamaño del lek, de <i>M. manacus</i> en el municipio de Gómez Plata, Antioquia. ....	38
<b>Figura 14.</b> Diagrama de caja y bigotes para ilustrar el cambio en la condición de los machos de <i>M. manacus</i> entre leks, en el municipio de Gómez Plata, Antioquia. ....	39



## Lista de tablas

- Tabla 1.** Distancia existente entre los puntos centrales de 4 leks de *M. manacus* en la hacienda Vegas de la Clara en el municipio de Gómez Plata, Antioquia. ....29
- Tabla 2.** Área, radio y circunferencia de los 4 lek de *M. manacus* encontrados en la hacienda Vegas de la Clara en el municipio de Gómez Plata, Antioquia. ....30
- Tabla 3.** Tabla de matriz de componente rotado, para las variables de la vegetación tomadas en 4 leks de *M. manacus* y en 4 parcelas de control en la hacienda Vegas de la Clara en el municipio de Gómez Plata, Antioquia.....30
- Tabla 4.** Análisis de componentes principales para las variables de vegetación en 8 parcelas en fragmentos de bosque secundario en Gómez Plata, Antioquia. ....31
- Tabla 5.** Porcentaje de actividad por hora en 4 leks de *M. manacus* de diferente tamaño en el municipio de Gómez Plata, Antioquia.....33
- Tabla 6.** Actividad en 4 leks de *M. manacus* en el municipio de Gómez Plata, Antioquia.....34
- Tabla 7.** Machos de *M. manacus* capturados y porcentaje de machos con valores residuales positivos en cada lek en el municipio de Gómez Plata, Antioquia. ....38
- Tabla 8.** Recuento de comportamientos de *M. manacus* obtenidos por observación directa. Gómez Plata, Antioquia.....42

## Resumen

El sistema reproductivo tipo lek se encuentra presente en varias especies de la familia Pipridae, entre las cuales encontramos a *Manacus manacus*. En este trabajo se evaluó el efecto del tamaño del lek en la condición de los machos y la preferencia de las hembras de esta especie, usando la actividad de despliegue de los machos como un índice de las visitas de las hembras a las zonas de despliegue y por tanto de su preferencia. Adicionalmente se evaluaron las variables ambientales que pueden llegar a determinar la ubicación de los leks y la variación de la actividad a lo largo del día. Se encontró que la ubicación de los leks estuvo determinada principalmente por el índice de ocupación vertical, la pendiente y la altura del dosel, mientras que la actividad en los leks varió de acuerdo a las horas del día, presentando dos picos de actividad. La actividad de despliegue fue mayor conforme aumentó el tamaño del lek, e igualmente varió en un patrón cuadrático al corregirla por el número de machos. Los leks no mostraron diferencias significativas en la condición que presentan sus machos, sin embargo, las diferencias existentes se encontraron relacionadas con la actividad de despliegue. Los resultados obtenidos sugieren que quizás no es el tamaño del lek el que afecta la preferencia de las hembras sino las características del lugar en donde se establecen los leks.

**Palabras clave:** *Manacus*, tamaño del lek, selección intrasexual, actividad de despliegue, condición.

## Introducción

En 1871, Darwin identificó la competencia entre machos y la selección por parte de las hembras como dos de los componentes de la selección sexual (Trivers 1972). Este tipo de selección juega un papel fundamental en la evolución de los sistemas reproductivos, los cuales pueden definirse como el proceso a través del cual se logra la fertilización y que incluye el cortejo, la selección de pareja, la formación de vínculos, la fertilización y el cuidado parental (Wootton & Smith 2014).

En la naturaleza podemos encontrar tres grandes tipos de sistemas reproductivos: la promiscuidad, la poligamia y la monogamia, que se definen en función del número de individuos con los cuales hay apareamiento (Jenni 1974, Wootton & Smith 2014). Las aves se consideran un grupo principalmente monógamo, ya que este sistema reproductivo se presenta en cerca del 90% de las especies (Clutton-Brock 1989, Webster 1991). En el porcentaje restante podemos encontrar casos de aves que exhiben sistemas reproductivos de poligamia y promiscuidad (Ryder *et al.* 2006).

Dentro de los sistemas reproductivos poligámicos, encontramos la poliginia, en la cual los machos establecen lazos reproductivos con dos o más hembras (Jenni 1974). Un caso particular de poliginia corresponde a los sistemas reproductivos tipo lek, en donde los machos realizan despliegues en áreas comunes y las hembras asisten a estos únicamente con el propósito de reproducirse (Alatalo *et al.* 1992).

No existe un consenso entre biólogos sobre por qué los machos de algunas especies despliegan en leks (Lank & Smith 1992). Hasta la fecha, se han sometido a prueba muchas hipótesis para explicar este tipo de agregaciones y su evolución, las cuales son variadas en complejidad y exactitud, pero buscan el mismo objetivo, proponer una explicación última para este tipo de agregaciones de los machos (Ryder *et al.* 2006).

Krebs & Davies 2012 proponen cuatro posibles hipótesis para explicar la existencia de los leks. La primera hipótesis se denomina la del “hotspot” y sugiere que las agrupaciones se dan en zonas donde la probabilidad de encontrar hembras es demasiado elevada. La segunda hipótesis es conocida como la antidepredatoria y propone que las agrupaciones reducen el riesgo de depredación por efecto de la dilución ante los depredadores. Una tercera hipótesis sugiere que las agrupaciones pueden incrementar la atracción de las hembras al presentarles mayores estímulos que los logrados por machos solitarios, mientras que una última hipótesis propone que el agrupamiento facilita la elección de las hembras por los mejores machos. A pesar de que las hipótesis proponen diferentes mecanismos, todas sugieren que la

evolución del lek es el resultado de la selección en comportamientos que maximizan el éxito reproductivo a nivel del individuo (Höglund & Alatalo 1995).

Los leks presentan ventajas tanto para los machos como para las hembras. En el primer caso este tipo de agrupaciones incrementa la oportunidad de encontrar hembras y para estas, se facilita la selección de los individuos con las mejores características entre un amplio rango de machos (Dastagir *et al.* 1997). Esto último se conoce como la hipótesis de la selección de las hembras, la cual ha sido propuesta como la principal presión de selección que favorece la formación de los leks (Lank & Smith 1992).

En las aves, los leks están presentes en algunas familias como Scolopacidae, Phasianidae, Paradisaeidae, Tyrannidae, Trochilidae, Cotingidae y Pipridae, dentro de las cuales la familia Pipridae posee los movimientos de despliegue más complejos entre los passerinos neotropicales (Kirwan & Green 2012).

Teniendo en cuenta la divergencia existente en las historias de vida de los grupos que exhiben este tipo de comportamiento y las variaciones sustanciales en la estructura y organización de sus leks, las hipótesis que se propongan para evaluar su origen y sus características, deben ser probadas de manera independiente por familias dentro de las cuales los leks sean un carácter común (Ryder *et al.* 2006).

La familia Pipridae está compuesta por 51 especies de aves frugívoras de sotobosque distribuyéndose desde el sur de México hasta el norte de Argentina y Paraguay (Hilty & Brown 2001, Kirwan & Green 2012). La formación de leks en esta familia ha estado asociada comúnmente a su dependencia de las frutas, un recurso variable temporalmente que puede librar a los machos de los deberes del cuidado parental. Como resultado, la reproducción en leks está correlacionada fuertemente con la ecología de forrajeo que promueve una alta movilidad en las hembras, mientras que restringe a los machos a forrajear en una zona determinada (Ryder *et al.* 2006).

En los pípridos, la preferencia de las hembras por los machos del lek ha sido estudiada utilizando diferentes caracteres morfológicos como la importancia del tamaño de los machos y el brillo de su plumaje (Shorey 2002, Stein & Uy 2006). También se ha estudiado considerando diferentes aspectos comportamentales tales como la posición que tengan los machos dentro del lek y la eficiencia al realizar sus despliegues (Shorey 2002, Fusani *et al.* 2007).

A pesar de que nuestro conocimiento sobre los leks en las aves se ha incrementado en los últimos años, se le ha prestado poca atención al papel que puede tener el tamaño del lek en la preferencia de las hembras. Esta característica ha sido documentada en otras especies de aves (Lank & Smith 1992, Alatalo *et al.* 1992) y puede ser un importante punto de partida para entender el origen y la persistencia de los leks, al permitir determinar los costos y los beneficios existentes tanto para los machos como para las hembras, que acarrea el hecho de interactuar en leks de diferentes tamaños (Alatalo *et al.* 1992).

Hasta ahora los trabajos donde se ha estudiado la relación existente entre el éxito reproductivo de los machos con el tamaño del lek, bajo la hipótesis de la preferencia de las hembras, han mostrado la necesidad de incluir el efecto de la covariación entre el tamaño del lek con otras variables. Entre estas covariables puede incluirse la competencia entre los machos que componen el lek y el diferente nivel de atracción que presente cada uno de ellos (Wegge & Rolstad 1986, Lank & Smith 1992).

Sin embargo, a pesar de que el tamaño del lek puede covariar con otras variables ambientales, podría decirse que hay una tendencia en las hembras a preferir leks de un mayor tamaño (Alatalo *et al.* 1992, Lank & Smith 1992). Esto puede explicarse si los machos son más exitosos en leks que durante despliegues solitarios, y si el fitness promedio de los machos incrementa con el tamaño del lek. De acuerdo a lo anterior, el hábito de agregarse puede ser seleccionado para explicar la existencia de los leks (Höglund *et al.* 1993).

Para evaluar la cantidad de visitas que realizan las hembras a los leks de diferentes tamaños y por tanto, su preferencia por algún tamaño de agrupación particular, puede utilizarse como indicador la variación en la actividad de despliegue, pues se ha reportado que la actividad de despliegue está directamente relacionada con las visitas que realizan las hembras a los leks (Cestari *et al.* 2016).

No obstante, debe considerarse el hecho de que usualmente existe un sesgo en el número de cópulas que obtiene cada macho en el lek, las cuales suelen ser monopolizadas por unos pocos machos de alto nivel (Höglund & Alatalo 1995). Por tanto, es entonces necesario considerar que los tamaños de agrupación óptimos para cada macho varían en función del nivel que presente dentro del lek.

El aumento en el tamaño del lek puede verse relacionado con un incremento en el éxito reproductivo de los machos de mayor nivel. Esto solo puede suceder hasta cierto tamaño, a partir de allí, empieza a disminuir por la incapacidad de estos

machos de monopolizar la mayoría de visitas, lo que permite a los machos de bajos niveles tener una mayor oportunidad de obtener cópulas y verse beneficiados por agrupaciones más grandes (Widemo & Owens 1995).

Lo anterior muestra entonces la importancia de evaluar el nivel que presenten los machos que componen cada lek, pues la actividad de despliegue para atraer hembras puede variar no solo en función del tamaño del grupo, sino también en relación con las características y los beneficios que puedan obtener de esto sus integrantes (Cestari *et al.* 2016).

Otra característica que es importante considerar en el estudio de estos sistemas reproductivos es la condición energética que presentan los machos, pues teniendo en cuenta el alto costo que representa la realización de los despliegues (Barske *et al.* 2011), resulta interesante evaluar el papel que puede jugar este factor en la conformación de leks de diferentes tamaños y de igual manera en la atracción de las hembras, además de su relación con el establecimiento de la jerarquía existente entre los machos.

Finalmente, es necesario también evaluar la manera en que las características del sitio pueden determinar la localización de los leks, pues se ha encontrado en algunas especies de pípridos la preferencia por sitios para el despliegue con una densidad significativamente más alta de arbustos, enredaderas y árboles pequeños (Tello 2001). Esto es algo que todavía se desconoce para muchas de las especies que presentan este sistema reproductivo y conocer estos factores puede ayudar a determinar nuevos sitios de estudio, con el fin de poder generar más investigaciones y promover la conservación de estas especies.

Teniendo en cuenta estos antecedentes, la presente investigación estudiará la relación existente entre el tamaño del lek y la actividad de despliegue, usando esta última como un índice de las visitas de las hembras y por tanto de su preferencia por agrupaciones de tamaños particulares. Todo esto se hace considerando la importancia de la condición energética que presentan los machos y las características ambientales del sitio en el establecimiento de cada lek.

Para responder esta pregunta se trabajó con la especie *Manacus manacus*, un píprido para el cual existe una gran variación en el tamaño de sus leks, pues aunque los leks de pequeños tamaños son considerados como los más comunes (Théry 1992) estos pueden formar agrupaciones de hasta sesenta individuos (Kirwan & Green 2012). Ante tal variación en el tamaño del lek, esta especie puede ser

considerada un modelo apropiado para el presente estudio y ayudar así a esclarecer un poco más el conocimiento que se tiene sobre estos sistemas reproductivos.

## 1. Formulación del problema

Dentro de la selección intersexual encontramos los sistemas reproductivos de poliginia tipo lek, los cuales consisten en unas zonas donde los machos se agrupan para realizar despliegues y que las hembras visitan estrictamente con el propósito de aparearse (Jiguet *et al.* 2000). Actualmente no existe un consenso sobre por qué los machos de algunas especies realizan despliegues para las hembras en este tipo de agrupaciones (Lank & Smith 1992) pero este tema continúa siendo objeto de investigación.

Este tipo de sistema reproductivo puede encontrarse en diversos grupos de animales como mamíferos, aves, ranas, peces e insectos (Wiley 1991). Dentro de las aves, muchas de las especies de la familia Pipridae (Passeriformes) poseen este sistema de apareamiento tipo lek (Emlen & Oring 1977). Esta es una familia de aves exclusivamente neotropical, que se distribuye desde el sur de México hasta el norte de Argentina y Paraguay (Hilty & Brown 2001).

Sobre el comportamiento de despliegue en lek, presente en *M. manacus* y en especies cercanas del mismo género, se han estudiado varias características que juegan un papel importante en la elección de los machos por parte de las hembras. Algunas de estas características son el tamaño corporal (Shorey 2002), la posición dentro del lek (Shorey 2002), el brillo de su plumaje (Stein & Uy 2006) y la eficiencia a la hora de realizar sus despliegues (Fusani *et al.* 2007). Sin embargo, se le ha prestado poca atención al papel que puede tener el tamaño del lek en la preferencia de las hembras, característica que ha sido documentada en otras especies de aves (Lank & Smith 1992, Alatalo *et al.* 1992).

Aunque en *M. manacus* se ha registrado una gran variación en el tamaño de sus leks, los cuales pueden oscilar desde dos hasta más de sesenta individuos (Kirwan & Green 2012), son escasos los estudios donde se analice el papel del tamaño de sus leks con la preferencia de las hembras, razón por la cual esta especie puede considerarse como un modelo apropiado para esta investigación.

La importancia que tiene el estudio del tamaño del lek en la selección de los machos por parte de las hembras de *M. manacus* radica en que podría aportar a la comprensión de la evolución del sistema de apareamiento presente en esta especie, entendiendo los beneficios que pueden tener uno o ambos sexos asociados al aumento del tamaño del lek (Westcott & Smith 1997).



También puede ayudarnos a comprender el paso que pudo existir desde los sistemas de reproducción promiscua hacia la evolución del sistema reproductivo en lek, en el que pudo jugar un papel muy importante el trade-off entre los costos que implica para cada macho dentro del lek competir cercanamente frente a otros machos por la preferencia de las hembras, ante los beneficios de tener una mayor oportunidad de reproducirse (Lank & Smith 1992).

Por último, es importante continuar generando conocimiento para complementar los trabajos que se han realizado sobre este tipo de sistemas reproductivos en las especies del neotrópico, dando valor y reconociendo con pertenencia las especies de nuestro país y nuestro continente y sumando esfuerzos a la comprensión de estos comportamientos, su origen y evolución. En Colombia, los trabajos sobre este tipo de conducta social reproductiva se han centrado en reportar su presencia y en su descripción, y se han enfocado principalmente en especies de la familia Trochilidae, Cotingidae y solo algunas de la familia Pipridae, por lo cual este proyecto aportará al desarrollo de conocimiento sobre las bases de la historia natural, planteadas previamente por otros investigadores.

## 2. Objetivos

### 2.1 Objetivo general

- \* Evaluar la relación entre la intensidad de la actividad de despliegue de los machos de *M. manacus* (como un índice de la cantidad de visitas que realicen las hembras) y el tamaño del lek en que se encuentran.

### 2.2 Objetivos específicos

- \* Caracterizar la estructura de la vegetación de los leks de *M. manacus* en término de variables ambientales.
- \* Evaluar la relación entre las variables de estructura de la vegetación y la presencia de leks de *M. manacus*.
- \* Cuantificar la actividad de despliegue de los leks de *M. manacus* a través de la tasa de producción de sonidos mecánicos.
- \* Determinar el cambio en la actividad de *M. manacus* a lo largo del día.
- \* Evaluar la relación entre la actividad de los leks de *M. manacus* y el tamaño del mismo.
- \* Determinar la condición de los individuos que componen cada lek a través de sus medidas morfométricas.
- \* Evaluar la relación entre la condición de los machos y la actividad de despliegue que presentan.

### 3. Hipótesis

Si hay un efecto del tamaño del lek sobre la intensidad de la actividad de despliegue de los machos de *M. manacus* entonces dicha intensidad variará entre leks de diferentes tamaños.

#### 3.1 Predicciones

- \* Habrá una mayor intensidad en la actividad de despliegue total, en leks que presenten un mayor tamaño.
- \* Los leks más grandes tendrán una mayor proporción de horas activas a lo largo del día.
- \* Los leks que tengan un mayor tamaño estarán compuestos por una menor cantidad de individuos de mejor condición.

## 4. Área de estudio y métodos

### 4.1 Especie de estudio

*M. manacus* (Figura 1) es una especie de ave paserina perteneciente a la familia Pipridae, propia de la región neotropical, su rango de distribución se extiende desde Colombia hasta el norte de Argentina (Kirwan & Green 2012). Los machos de esta especie se caracterizan por presentar coloración negra en la corona, la espalda, las alas y la cola, tonos grises en la región del abdomen y la rabadilla y un amplio collar blanco que va de la región gular a la región nugal, con largas plumas en la garganta que forman una barba. Las hembras y los juveniles son de color verde oliva por encima, gris pálido en la garganta y amarillo verdoso por debajo. Ambos sexos presentan patas de color naranja (Hilty & Brown 2001).



**Figura 1.** Macho de *M. manacus* capturado con redes de niebla en el municipio de Gómez Plata, Antioquia.

Esta es una especie frugívora de entre 10.6 y 14.4 cm de tamaño y 15 a 18 g de peso (Kirwan & Green 2012). Habita en bosques secundarios, donde encuentran una gran variedad de pequeñas frutas para consumir y árboles jóvenes, los cuales son adecuados para el establecimiento de las arenas de despliegue de los machos

(Lill 1974), dado que esta especie presenta un sistema reproductivo tipo lek, en donde los machos se agrupan para realizar despliegues con el fin de atraer a las hembras para reproducirse. El tamaño de los leks de *M. manacus* puede variar entre 2 y 60 machos (Kirwan & Green 2012).

La temporada reproductiva de *M. manacus* puede extenderse por 7 meses, durante esta los machos pueden pasar hasta el 90% del día en el lek, en donde invierten grandes cantidades de energía en realizar sus elaborados despliegues para atraer a las hembras (Cestari & Pizo 2012).

Los despliegues de *M. manacus* constan de vocalizaciones, producción de sonidos mecánicos denominados snaps y rápidos movimientos, los cuales son realizados entre pequeños árboles jóvenes que se encuentran delimitando las llamadas arenas de despliegue (Kirwan & Green 2012). Las arenas son áreas del suelo del bosque con un diámetro de 0.15 a 0.90 m (Cestari *et al.* 2016) en donde la hojarasca es removida por parte de los machos y donde cada individuo posee al menos un área propia (Shorey 2002). Las arenas pueden estar separadas de las de otros machos por una distancia de entre 0.9 a 82 m (Lill 1974).

## 4.2 Área de estudio

Este trabajo se realizó en los predios de la Hacienda Vegas de la Clara (6°34'53.37"N, 75°11'43.28"O) perteneciente a la Universidad de Antioquia. Esta hacienda se encuentra ubicada en el municipio de Gómez Plata, dentro del valle del río Porce al nordeste del departamento (Figura 2). El área presenta una temperatura promedio de 25°C, una humedad relativa del 80% y una precipitación media anual de 1800 mm. La zona de vida predominante en el área es bosque muy húmedo premontano (bmh –PM) y dentro del área boscosa de la hacienda se encuentran importantes fragmentos de bosque secundario (Zapata *et al.* 2011).

Se realizaron en total 8 salidas de campo, entre octubre del 2015 y julio del 2016, 2 salidas para la búsqueda y determinación del tamaño de los leks de *M. manacus* en el área de estudio, 3 salidas para las capturas con redes de niebla y 3 salidas en las que se determinó la actividad de despliegue de cada lek y se caracterizó ambientalmente cada uno.



**Figura 2.** Ubicación del área de estudio en Colombia (imagen izquierda) y Antioquia (imagen derecha superior). En la foto derecha inferior se evidencia la zona de bosque secundario perteneciente a la hacienda Vegas de la Clara (figura de casa verde) en el municipio de Gómez Plata, Antioquia. Imágenes tomadas de Google Earth Pro.

### 4.3 Trabajo de campo

**4.3.1 Búsqueda de los leks:** Se hicieron dos salidas de campo de 5 días cada una, en octubre (20 al 24) y diciembre (7 al 11) del 2015, en estas salidas se realizaron recorridos dentro del área boscosa de la hacienda entre las 6:00 y las 17:00 horas para buscar y georreferenciar los leks de *M. manacus*. La presencia de los leks fue determinada al realizar una búsqueda intensiva en las áreas en donde se escuchó la actividad de despliegue de esta especie caracterizada por el sonido de los snaps. En total fueron ubicados 4 leks de *M. manacus* los cuales fueron enumerados según el orden en que fueron encontrados.

**4.3.2 Determinación del tamaño de los leks:** Una vez ubicados, en estas mismas salidas se realizó un reconocimiento de cada uno de los 4 leks, tratando de cubrir

toda el área aledaña a estos, para determinar el número de arenas de despliegue presentes en cada lek y con esto su tamaño en términos del número de machos que lo componen. Las arenas fueron reconocidas visualmente al ser pequeños círculos limpios de hojarasca embebidos en una matriz de esta y rodeadas por 2 a 3 ramitas sobre las cuales los machos realizan saltos en el momento del despliegue (Figura 3).

Para descartar que estos espacios pudieran ser generados por cuestiones aleatorias diferentes a la construcción por parte de los machos de *M. manacus*, se georreferenciaron y se marcaron con cinta reflectiva para confirmar si eran usados por los individuos. Esto se logró a partir de observaciones en las arenas y en algunos casos, con ayuda de cámaras trampa, además por su permanencia a lo largo de la temporada de estudio. De acuerdo con estas observaciones, los tamaños determinados fueron 27 machos para el lek 1, 19 machos para el lek 2, 13 machos en el lek 3 y 4 machos en el lek 4.



**Figura 3.** Arena de despliegue de *M. manacus*, señalada con una flecha roja. Municipio de Gómez Plata, Antioquia.

**4.3.3 Caracterización ambiental de los leks:** Para caracterizar ambientalmente cada lek en términos de su estructura vegetal, se realizaron parcelas circulares de 400m<sup>2</sup>, con 11.2 m de radio, siguiendo lo propuesto por McDermott & Rodewald 2014. En cada parcela se realizaron las siguientes mediciones en el centro y en sus 4 puntos cardinales: la altura del dosel con ayuda de un clinómetro casero, la inclinación del terreno por medio de la aplicación Smart Protractor, la cobertura del dosel a partir de fotografías con el efecto de ojo de pez, analizadas mediante el software Gap Light Analyzer (GLA 2.0), el porcentaje de ocupación horizontal a partir número de recuadros visibles desde el centro de la parcela utilizando un recuadro de 50 por 50 cm dividido en 25 recuadros negros y blancos del mismo tamaño (August 1983, Rodewald & Shustack 2008), el índice de ocupación vertical utilizando una varilla de 5 metros de altura marcada con divisiones cada 10 cm, el cual fue estimado a partir de la fórmula  $\text{Vol. veget.} = N^{\circ} \text{ total intervalos} / (10 \times N^{\circ} \text{ intervalos en contacto con vegetación})$  (Bustos & Ulloa-Chacón 1997) y la heterogeneidad horizontal dentro de cada parcela por medio de la medición de los DAP mayores a 4 cm, y su asignación en 8 categorías arbitrarias según lo propuesto por James & Shugart 1970, las cuales fueron tomadas como especies en cálculos de diversidad adaptando el índice de Simpson (Washington 1984).

**4.3.4 Determinación de la actividad de despliegue:** Para determinar el cambio en la actividad de despliegue en cada lek según su tamaño, se hicieron 3 salidas de campo entre el 16 y el 21 de abril, entre el 14 y el 19 de mayo y entre el 4 y 9 de julio del 2016. La actividad de los leks fue obtenida con el uso de grabadoras automáticas Song Meter, ubicadas en las partes centrales de cada lek. Los equipos fueron programados para grabar 5 minutos cada 10 minutos, entre las 7:00 y las 19:00 horas, esto permitió obtener 4 grabaciones por hora, lo cual representa un muestreo del 33% de la actividad total de cada una de las 12 horas de trabajo. Este muestreo fue complementado por medio de observaciones directas en las arenas de despliegue de cada uno de los 4 leks, con ayuda de binoculares 10x42 mm.

La actividad de despliegue fue estimada a partir de la cantidad de sonidos mecánicos (snaps) producidos por hora. Se tomó esta medida teniendo en cuenta su alto papel en la atracción de las hembras al lek y las arenas de despliegue, además del alto costo energético que supone para los machos y la gran importancia que juega en la elección de las hembras (Cestari *et al.* 2016).

**4.3.5 Capturas con redes de niebla:** Se realizaron 3 salidas para realizar capturas con redes de nieblas, las cuales se llevaron a cabo del 15 al 19 de febrero, del 11 al 15 de marzo y del 20 al 25 de marzo del 2016. El objetivo principal de estas capturas fue determinar la condición de los machos presentes en cada lek, para evaluar el papel que juegan las reservas energéticas en el establecimiento de leks de diferentes tamaños, dada la alta demanda energética que requieren sus



elaborados despliegues y los costos que puede acarrear el desplegar en agrupaciones diferentes. Esta estimación se hizo a partir de la obtención de medidas morfométricas de culmen expuesto, ancho de pico, alto de pico, ala cuerda, tarso y peso, pero prestándole principal importancia al tarso y el peso con el fin de seguir las metodologías propuestas en Senar & Pascual 1997 y Schulte-Hostedde *et al.* 2005.

En cada salida se usaron 6 redes de niebla de 12 x 2.5 m, las cuales fueron ubicadas bordeando los extremos de cada lek y atravesándolos de lado a lado, con el fin de aumentar la tasa de captura. Las redes estuvieron abiertas entre las 6:30 y las 12:30 horas y entre las 14:00 y las 17:30 horas y se trabajó un total de 3 días por cada lek, obteniendo un esfuerzo de muestreo total de 459 horas-red. En el lek 4 no se realizaron capturas.

#### **4.4 Análisis de datos**

**4.4.1 Descripción de los leks:** Por medio del programa Google Earth Pro se obtuvieron las distancias existentes entre los puntos centrales de cada lek hacia los demás, igualmente, se obtuvo el área correspondiente de cada lek, así como su radio y su circunferencia. Todo esto a partir de las coordenadas obtenidas para cada arena de despliegue.

**4.4.2 Vegetación:** Se calculó la medida de adecuación muestral de Kaiser-Meyer-Olkin (KMO) para las variables de vegetación, para comparar la magnitud de los coeficientes de correlación observados con los coeficientes de correlación parcial, donde un valor cercano a 1 significa que los datos corresponden a una estructura factorial, por lo cual el análisis de componentes principales sería adecuado para estas variables.

Posteriormente, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) para las variables de vegetación de los 4 leks y un sitio de control para cada lek. Este análisis define nuevas dimensiones con el fin de reducir el número de variables, asociándolas a partir de combinaciones lineales de las variables originales, con la mínima pérdida de información (Vanegas 2010, De la Fuente 2011). Para este análisis se hizo una rotación con el método varimax, para reducir las variables que tienen saturación en cada factor.

A partir de los componentes obtenidos en el ACP que incluyó los sitios de control se realizó una prueba de Kruskal-Wallis, con el fin de detectar si las diferencias en

la ubicación de los leks podrían atribuirse a cambios en las variables asociadas a la estructura de la vegetación. Para todos estos los análisis se utilizó el programa SPSS v.22 (IBM company 2013).

**4.4.3 Obtención de la actividad:** Se realizó un análisis de las grabaciones registradas con los Song Meter en cada uno de los 4 leks durante la temporada reproductiva de abril-julio con ayuda del programa Raven Pro 1.5. En total se obtuvieron 56 horas de registros. En cada grabación se contaron el número de snaps que se producían cada hora y la suma de estos sonidos mecánicos a lo largo de un día constituyó la variable actividad.

**4.4.4 Actividad a lo largo del día:** Con la actividad obtenida anteriormente, se utilizaron gráficas de barras para identificar los picos de actividad diaria en cada uno de los 4 leks. Esto se hizo a partir del promedio de la actividad de despliegue producida por los machos cada hora, en los 3 días en que se tomaron datos para cada lek. Estos análisis fueron realizados con ayuda del programa Excel.

Complementario a esto se realizó una prueba estadística de Friedman, para evaluar la existencia de diferencias en la actividad de despliegue de los machos de *M. manacus* entre horas. Para este análisis se utilizó el programa SPSS v.22 (IBM company 2013).

**4.4.5 Actividad con relación al tamaño del lek:** Se comparó la relación entre la actividad de despliegue de los 4 leks durante 3 días, con el tamaño de estos a través de una regresión lineal.

Posteriormente se le hizo una corrección a la actividad de despliegue dividiéndola por el número de machos que componen cada lek, con el fin de obtener una medida de cuanto estaría aportando cada macho a la actividad total y evidenciar cómo la actividad individual puede verse afectada por el tamaño del grupo al que se pertenece. Con la actividad de despliegue corregida se realizaron regresiones cuadráticas y lineales entre esta y el tamaño del lek para evaluar cual modelo se ajustaba mejor a los datos. Para estos análisis se utilizó el programa estadístico JMP. Como umbral para significancia estadística se utilizaron valores de  $P < 0.05$ .

Por último, se realizó una prueba ANOVA para para comparar estadísticamente las diferencias entre leks de la actividad de despliegue corregida, tomando como factor el tamaño del lek. Este análisis se complementó con la prueba post hoc de Tukey.

Para estos análisis se utilizó el programa estadístico SPSS v.22 (IBM company 2013).

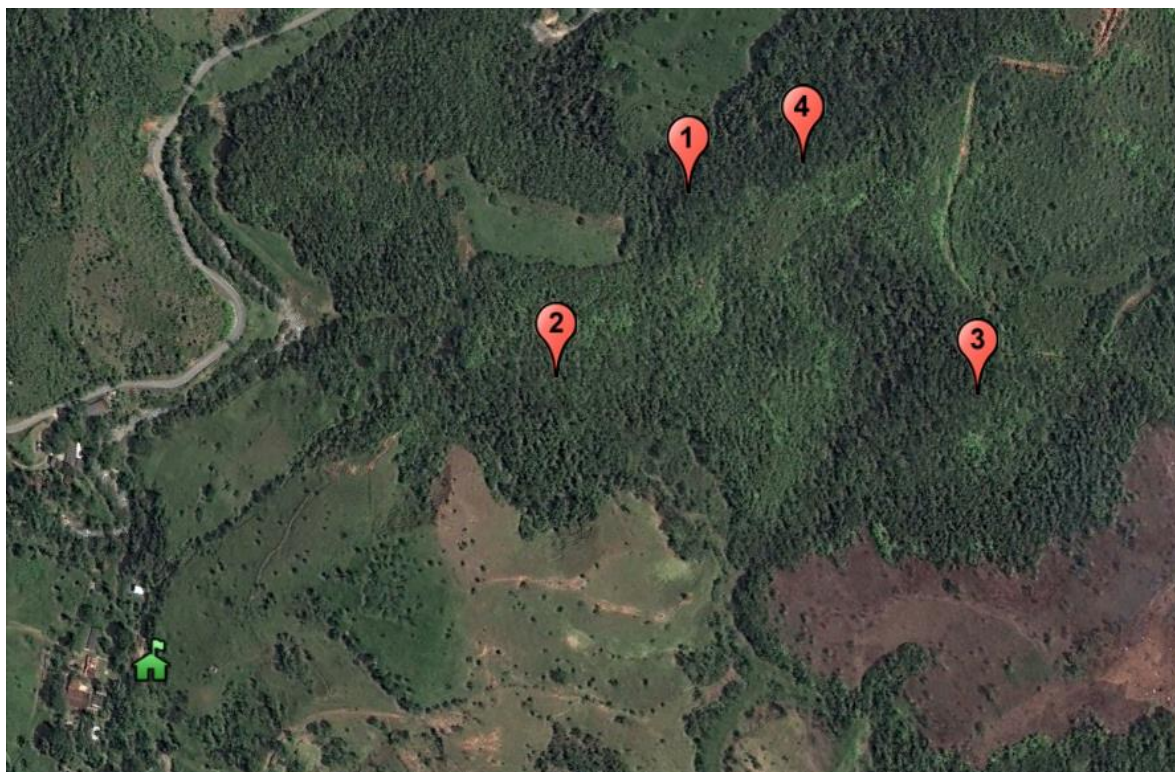
**4.4.6 Condición de los machos presentes en cada lek:** Fue determinada a partir de los residuales de la recta de regresión entre el tamaño de los individuos y la masa de estos (Schulte-Hostedde *et al.* 2005), usando el tarso como indicador de tamaño (Senar & Pascual 1997). Se catalogaron como machos con mejor condición aquellos con valores residuales positivos, mientras que los de menor condición correspondieron a los machos con valores residuales negativos (Schulte-Hostedde *et al.* 2005). Para este análisis se utilizó el programa estadístico JMP.

Posteriormente se realizó una prueba Kruskal Wallis para evaluar si existían diferencias en la condición de los machos entre los leks estudiados. Para este análisis se utilizó el programa estadístico SPSS v.22 (IBM company 2013).

## 5. Resultados

### 5.1 Ubicación de los leks y las arenas de despliegue

En total fueron encontrados 4 leks de *M. manacus* (Figura 4) en los predios de bosque secundario de la Hacienda Vegas de La Clara, los cuales fueron enumerados de acuerdo al orden en que fueron encontrados. Los leks presentaron una gran variación en el número de machos que los componen, el lek 1 se encuentra compuesto por 27 machos, el lek 2 por 19, el lek 3 por 13 y el lek 4 por 4 machos (Figura 5).



**Figura 4.** Leks de *M. manacus* encontrados en el bosque secundario perteneciente a la hacienda Vegas de la Clara en el municipio de Gómez Plata, Antioquia. Imagen tomada de Google Earth Pro.

La distancia entre los puntos centrales de cada lek, varió de entre 117 m correspondiente a la distancia existente entre los leks 1 y 4, hasta 428 m para la distancia que separa los leks 2 y 3 (Tabla 1).

**Tabla 1.** Distancia existente entre los puntos centrales de 4 leks de *M. manacus* en la hacienda Vegas de la Clara en el municipio de Gómez Plata, Antioquia.

Distancia entre leks (m)	Lek 1	Lek 2	Lek 3	Lek 4
<b>Lek 1</b>	-	232	360	117
<b>Lek 2</b>	232	-	428	327
<b>Lek 3</b>	360	428	-	293
<b>Lek 4</b>	117	327	293	-



**Figura 5.** Distribución de las arenas de despliegue en 4 leks de *M. manacus* en la hacienda Vegas de la Clara en el municipio de Gómez Plata, Antioquia. Imagen tomada de Google Earth Pro

El área ocupada por los leks de *M. manacus* varió con relación al número de machos que componen cada lek, siendo mayor en el lek 1 con 5621m<sup>2</sup> y mucho menor en el lek 4, el cual se expande en un área de apenas 680 m<sup>2</sup>. La misma relación entre

magnitud y tamaño de lek fue encontrada para el radio y la circunferencia de cada uno (Tabla 2).

**Tabla 2.** Área, radio y circunferencia de los 4 lek de *M. manacus* encontrados en la hacienda Vegas de la Clara en el municipio de Gómez Plata, Antioquia.

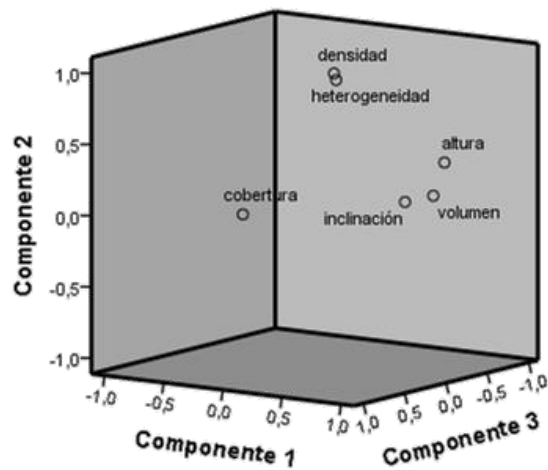
Lek	Área (m <sup>2</sup> )	Radio (m)	Circunferencia (m)
1	5621	42	266
2	3917	35	222
3	2756	30	186
4	680	15	92

## 5.2 Vegetación

En el análisis de estructura de la vegetación entre parcelas ubicadas en zonas con y sin leks se encontró que el modelo factorial de ACP era adecuado para explicar los datos (KMO= 0.472, Prueba Bartlett  $\chi^2=25.816$ , gl=15, p=0.040). Los tres primeros componentes principales explicaron el 94,5% de la varianza en los datos; el primer componente explica el 53.1% de la variación, el segundo el 22.7% y el tercero el 18.7% (Tabla 4). El componente 1 está asociado positivamente con el índice de ocupación vertical (volumen), la pendiente (inclinación) y la altura del dosel y se denominó estructura vertical. El componente 2 está asociado positivamente con el porcentaje de cobertura horizontal (densidad) y la heterogeneidad y fue llamado estructura horizontal. Finalmente, el componente 3 estaba asociado positivamente al porcentaje de cobertura del dosel y conservó el mismo nombre (Figura 6, Tabla 3).

**Tabla 3.** Tabla de matriz de componente rotado, para las variables de la vegetación tomadas en 4 leks de *M. manacus* y en 4 parcelas de control en la hacienda Vegas de la Clara en el municipio de Gómez Plata, Antioquia

	Componente		
	1	2	3
<b>Volumen</b>	0,974	0,183	
<b>Inclinación</b>	0,919	0,172	0,219
<b>Altura</b>	0,725	0,321	-0,533
<b>Densidad</b>	0,163	0,967	
<b>Heterogeneidad</b>	0,238	0,940	
<b>Cobertura</b>		0,106	0,965



**Figura 6.** Gráfico de componente en espacio rotado, para las variables de la vegetación tomadas en 4 leks de *M. manacus* y en 4 parcelas de control en la hacienda Vegas de la Clara en el municipio de Gómez Plata, Antioquia.

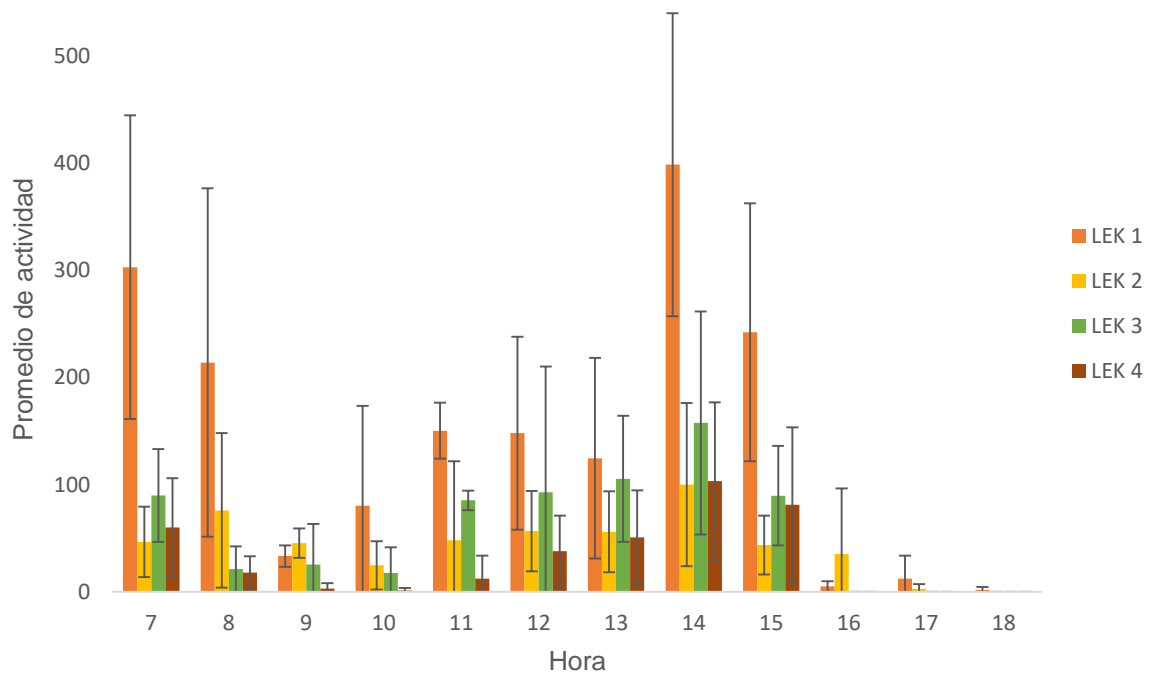
**Tabla 4.** Análisis de componentes principales para las variables de vegetación en 8 parcelas en fragmentos de bosque secundario en Gómez Plata, Antioquia.

Componente	Autovalores iniciales			Suma de las saturaciones al cuadrado de la rotación		
	Total	% de la varianza	% acumulado	Total	% de la varianza	% acumulado
1	3.184	53.074	53.074	3.184	53.074	53.074
2	1.364	22.728	75.802	1.364	22.728	75.802
3	1.124	18.741	94.543	1.124	18.741	94.543
4	0.221	3.688	98.231			
5	0.084	1.393	99.624			
6	0.023	0.376	100.000			

Posteriormente se realizó una prueba de Kruskal-Wallis para determinar si las diferencias en la ubicación de los leks podrían atribuirse a alguno de los componentes de estructura de la vegetación obtenidos en el ACP. Se encontró que existen diferencias significativas en el componente de la estructura vertical en las áreas evaluadas con y sin leks ( $\chi^2= 5.333$ ,  $gl=1$ ,  $p=0.021$ ).

### 5.3 Actividad a lo largo del día

En los cuatro leks estudiados se encontró un patrón similar, según el cual la actividad, cuantificada como el promedio de “snaps” por hora durante tres repeticiones, se encuentra distribuida de manera irregular a lo largo del día. Los mayores picos se presentan en las primeras horas de la mañana, la actividad decae y vuelve a aumentar en las horas cercanas al mediodía (Figura 7). En todos los sitios el mayor pico de actividad se presentó entre las 14:00 y las 14:59 y el de menor actividad entre las 16:00 y las 18:59.



**Figura 7.** Distribución de la actividad a lo largo del día en 4 leks de *M. manacus* de diferente tamaño en el municipio de Gómez Plata, Antioquia.

La prueba de Friedman arrojó un valor P de 0.000, por lo cual se considera que la variación en la actividad de despliegue entre horas es estadísticamente significativa.

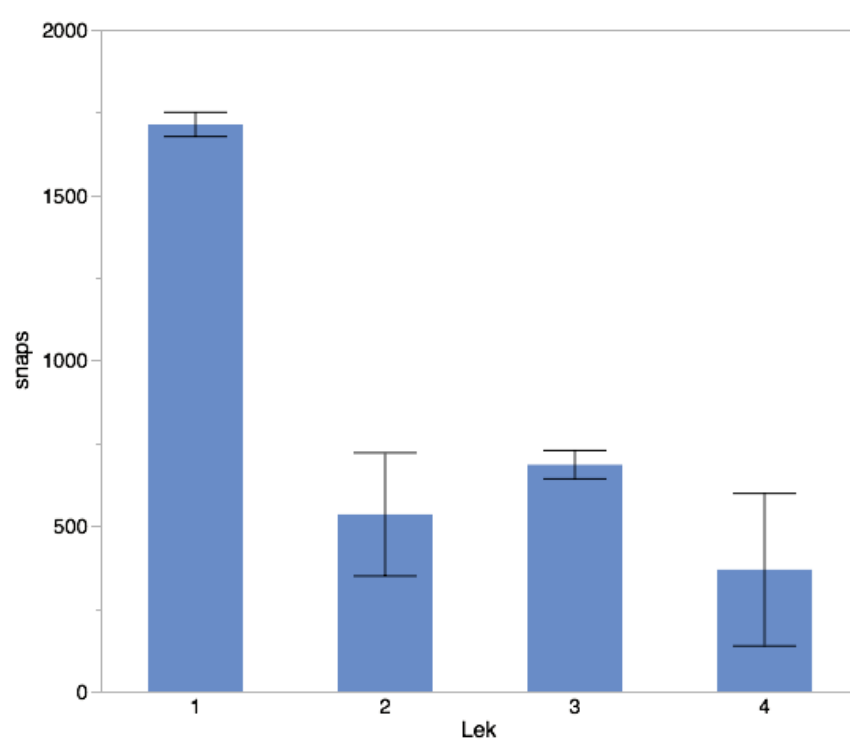
Para los cuatro sitios se evaluó la actividad durante 12 horas, sin embargo, en todos ellos cerca del 60% de las vocalizaciones se produjeron en un intervalo de solo cuatro horas (Lek 1: 60.2%, lek 2: 61.7%, lek 3: 65.1%, lek 4: 80.3%), incluyendo siempre en los picos de actividad 1 hora de la mañana y 3 horas de la tarde (Tabla 5).



**Tabla 5.** Porcentaje de actividad por hora en 4 leks de *M. manacus* de diferente tamaño en el municipio de Gómez Plata, Antioquia.

HORA	% LEK 1	% LEK 2	% LEK 3	% LEK 4
7	14,3	4,3	13,1	16,3
8	10,2	11,9	3,1	4,9
9	3,7	8,1	3,7	0,8
10	4,4	5,9	2,6	0,4
11	9,1	10,6	12,5	3,4
12	11,7	13,1	13,6	10,3
13	14,2	15,2	15,4	13,8
14	16,7	21,5	23,0	28,1
15	15,1	6,2	13,1	22,1
16	0,2	2,9	0,0	0,0
17	0,4	0,2	0,0	0,0
18	0,1	0,0	0,0	0,0

#### 5.4 Actividad con relación al tamaño del lek



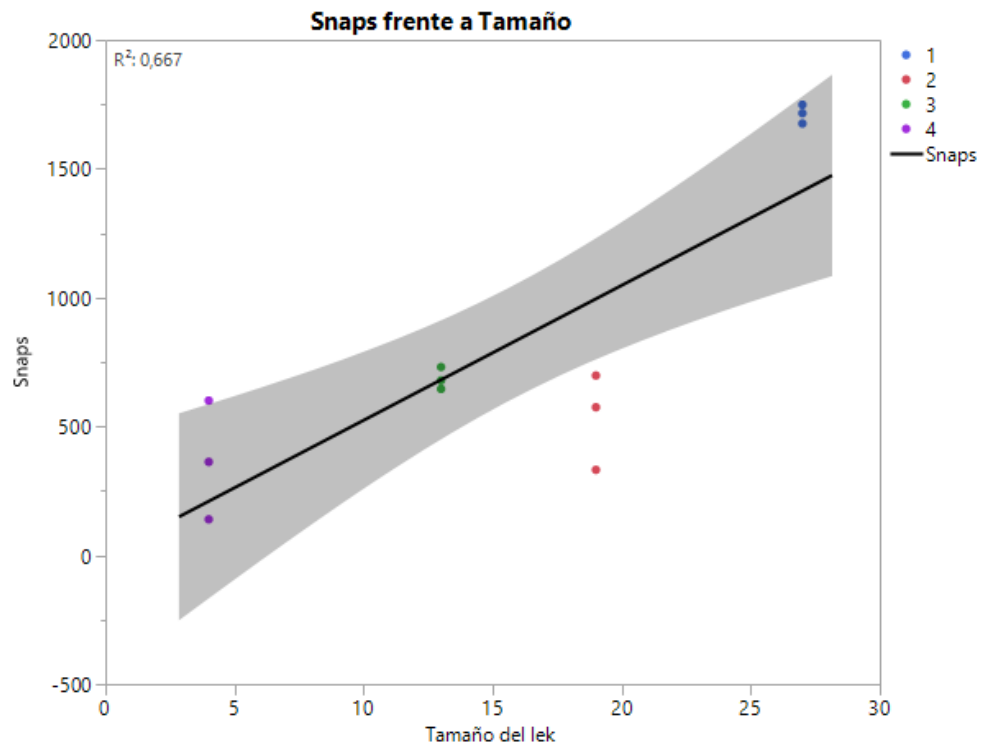
**Figura 8.** Variación en la actividad de despliegue promedio para cuatro leks de *M. manacus* en el municipio de Gómez Plata, Antioquia.

**Tabla 6.** Actividad en 4 leks de *M. manacus* en el municipio de Gómez Plata, Antioquia.

	LEK 1	LEK 2	LEK 3	LEK 4
<b>Salida 1</b>	1749	698	679	140
<b>Salida 2</b>	1716	332	731	601
<b>Salida 3</b>	1676	575	646	363

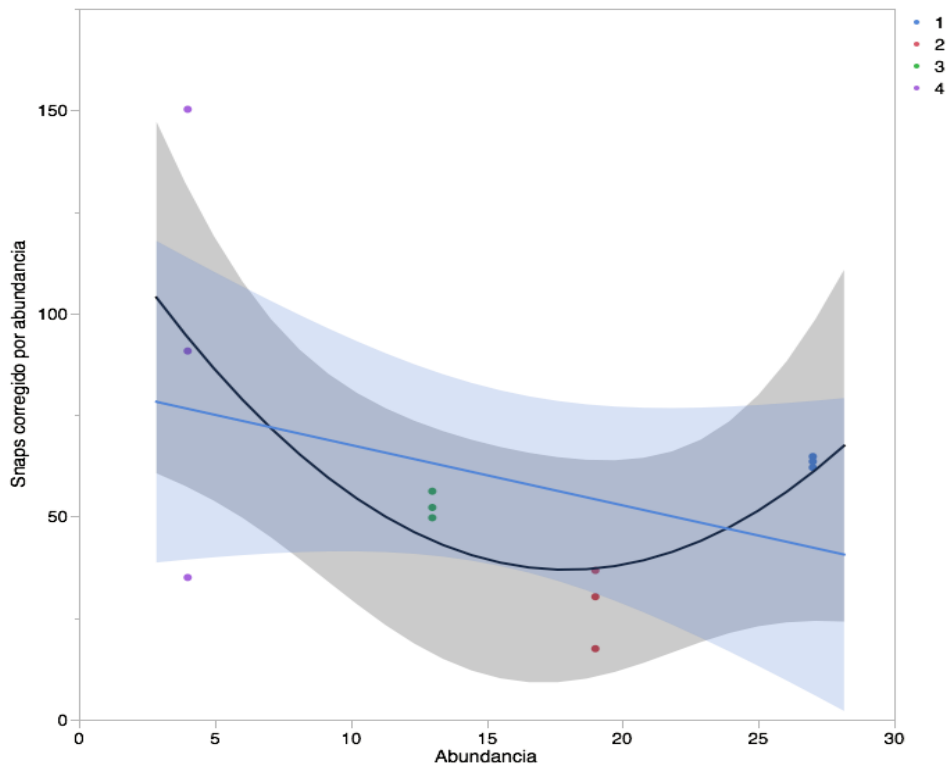
La actividad de despliegue promedio de *M. manacus* tendió a aumentar conforme lo hizo el tamaño del lek, a pesar de que para el lek 2 no se cumplió este patrón para las salidas 2 y 3 en que se tomó la actividad (Figura 8, Tabla 6).

La regresión lineal entre la actividad de despliegue y el tamaño del lek mostro un  $R^2$  de 0,667. La ANOVA ajustada a este modelo mostro un valor P significativo de 0,0012 (Figura 9).



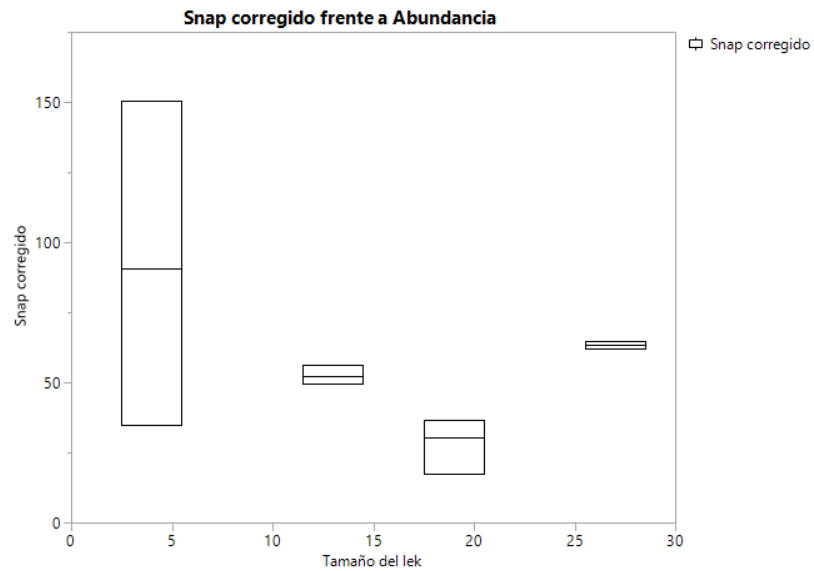
**Figura 9.** Gráfica de regresión lineal entre la actividad de despliegue de *M. manacus* y el tamaño del lek en el municipio de Gómez Plata, Antioquia.

La regresión cuadrática entre la actividad de despliegue corregida por el número de machos y el tamaño del lek, mostró un  $R^2$  de 0,44 mientras que la ANOVA ajustada a este modelo presento un valor P no significativo de 0,073. El modelo lineal presento un  $R^2$  de 0,14 y tampoco fue significativo pues la ANOVA ajustada al modelo mostró un valor P de 0,22 (Figura 10).



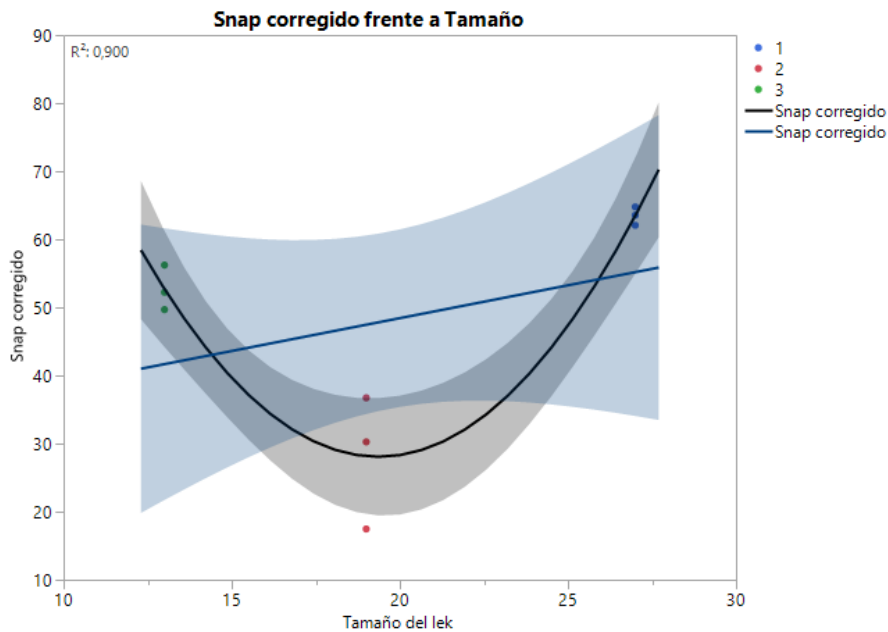
**Figura 10.** Gráfica de regresión cuadrática y lineal entre la actividad de despliegue corregida por el número de machos y el tamaño del lek de *M. manacus* en el municipio de Gómez Plata, Antioquia.

Teniendo en cuenta la alta variabilidad en la actividad de despliegue presente en el lek 4 (Figura 11) y adicionalmente a que no se tomaron medidas de condición para los machos de este lek, se eliminó este sitio en los análisis posteriores de actividad y condición.



**Figura 11.** Diagrama de caja y bigotes para ilustrar el cambio entre leks de la actividad de despliegue de *M. manacus* corregida, nótese la alta varianza que presentan los datos del lek 4. Municipio de Gómez Plata, Antioquia.

Al eliminar el lek 4, la regresión cuadrática entre la actividad de despliegue corregida por el número de machos y el tamaño del lek, mostró un  $R^2$  de 0,90 mientras que la ANOVA ajustada a este modelo presento un valor P significativo de 0,001. El modelo lineal presento un  $R^2$  de 0,13 y no fue significativo pues la ANOVA ajustada al modelo mostró un valor P de 0,35 (Figura 12).



**Figura 12.** Gráfica de regresión cuadrática y lineal al eliminar el lek 4 entre la actividad de despliegue corregida por el número de machos y el tamaño del lek, de *M. manacus* en el municipio de Gómez Plata, Antioquia.

Finalmente se realizó una ANOVA para comparar estadísticamente las diferencias entre leks de la actividad de despliegue corregida, tomando como factor el tamaño del lek, el valor P de la prueba fue significativo 0,001, la prueba post hoc de Tukey arrojó diferencias significativas entre los leks 1-2 ( $P=0,001$ ) y 2-3 ( $P=0,006$ ), pero no entre los leks 1 y 3 ( $P=0,152$ ).

### 5.5 Condición de los machos

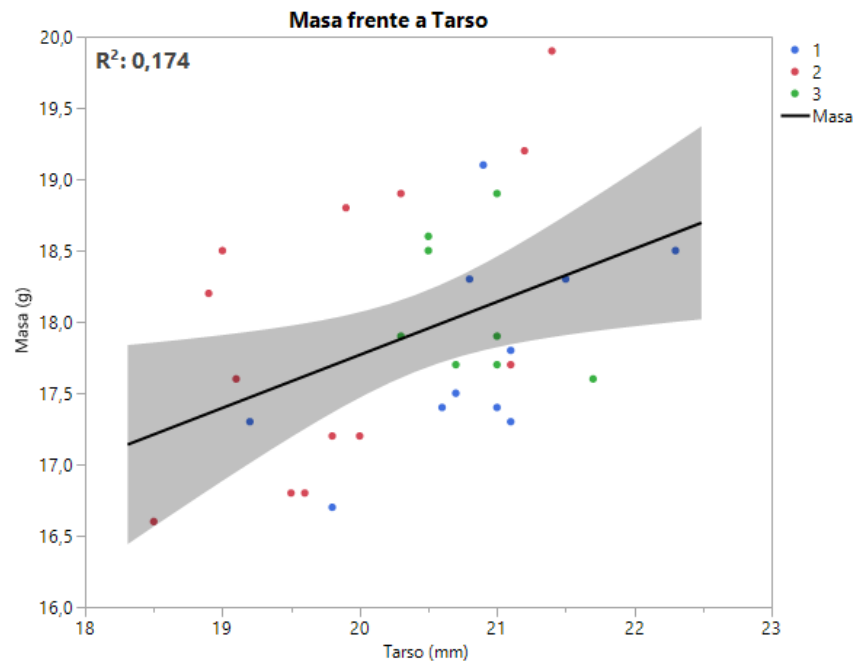
Se capturaron en total 32 machos para los leks 1, 2 y 3, pues en el lek 4 no se pudieron realizar capturas. 11 de estos machos pertenecen al lek 1, 13 al lek 2 y 8 al lek 3. Los datos obtenidos corresponden al 41% de los machos presentes en el lek 1, 68% del lek 2 y 62% del lek 3.

La regresión lineal entre el tarso y la masa de los machos capturados presentó un  $R^2$  de 0,17 y la ANOVA ajustada a este modelo fue significativa al presentar un valor P de 0,017 (Figura 13).

En el lek 1, 2 de los 11 machos capturados, es decir el 18% de estos, presentaron valores residuales positivos, para el lek 2 este porcentaje fue de 54% al presentarse residuales positivos en 7 de los 13 machos presentes, mientras que para el lek 3 el porcentaje fue del 50% pues 4 de los 8 machos capturados presentan residuales positivos respecto a la línea de tendencia (Figura 13, tabla 7).

**Tabla 7.** Machos de *M. manacus* capturados y porcentaje de machos con valores residuales positivos en cada lek en el municipio de Gómez Plata, Antioquia.

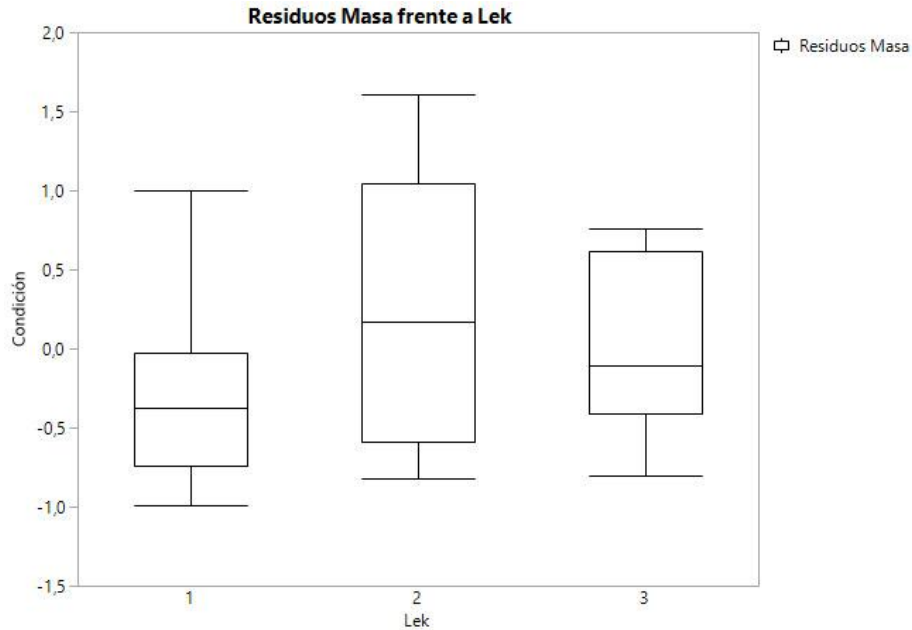
Lek	Total machos	Machos capturados	Porcentaje capturados	Positivos	Porcentaje positivos
1	27	11	41	2	18
2	19	13	68	7	54
3	13	8	62	4	50



**Figura 13.** Gráfica de regresión cuadrática y lineal al eliminar el lek 4 entre la actividad de despliegue corregida por el número de machos y el tamaño del lek, de *M. manacus* en el municipio de Gómez Plata, Antioquia.

La prueba de Kruskal Wallis para evaluar las diferencias en la condición de los machos de los tres leks arrojó un valor P no significativo de 0,337. Sin embargo, el

diagrama de caja y bigotes muestra que pueden existir pequeñas diferencias (Figura 14).



**Figura 14.** Diagrama de caja y bigotes para ilustrar el cambio en la condición de los machos de *M. manacus* entre leks, en el municipio de Gómez Plata, Antioquia.

## 5.6 Observaciones de comportamiento

En total esta investigación tuvo una duración de 44 días en campo, en los cuales además de desarrollar todas las metodologías descritas, se realizaron observaciones directas de la actividad de *M. manacus*. Se encontraron algunas conductas que, aunque no estén todas estrechamente relacionadas con los propósitos planteados para este estudio, reflejan datos interesantes del comportamiento de esta especie y merecen ser mencionados aquí (Tabla 8).

**Limpieza de las arenas por parte de los machos:** Las arenas de despliegue llaman la atención por contrastar con toda la hojarasca presente en el suelo, sin embargo, resulta curioso como los machos realizan su limpieza. Durante varias oportunidades se pudo evidenciar a los machos limpiando sus arenas, esto lo hacían recogiendo hojas y ramitas del suelo con sus picos, mientras saltaban entre las ramas que delimitan sus arenas, a la par que realizaban sonidos mecánicos. Este comportamiento fue observado 5 veces en algunas arenas del lek 3.

**Las hembras se alimentan en los leks:** La definición más usada para el sistema reproductivo tipo lek, es que es una zona donde los machos se agrupan para realizar despliegues y la cual es visitada por las hembras solo con el propósito de aparearse. Durante este estudio fue posible observar varias veces como las hembras llegaban al lek a alimentarse, de frutos, artrópodos atrapados en grandes telarañas y cortezas de algunos árboles. Aunque en estas visitas quizás el propósito principal de las hembras no era el de obtener cópulas, de igual manera su presencia tenía un impacto en las actividades de despliegue de los machos. Esta conducta fue observada 1 vez en el lek 1 y 3 veces en el lek 3.

**Reacción de los machos ante la visita de las hembras al lek:** En los 4 leks estudiados fue común que al llegar las hembras, se diera una explosión repentina de la actividad de despliegue. Esta explosión se caracteriza por una gran producción de sonidos mecánicos, sin embargo no se daba por igual en todo el lek, ya que el comportamiento que mostraba cada macho dependía de la cercanía de la hembra a su arena de despliegue. Las reacciones se daban en cadena por grupos de machos cercanos entre sí y cuando la hembra estaba cerca a sus arenas. Estos machos invertían demasiada energía en realizar los sonidos mecánicos, mientras que a mayor distancia de este epicentro de actividad, los otros grupos de machos iban invirtiendo menos en realizar snaps (sonidos mecánicos), pero realizaban vocalizaciones como el chwee y el chee-poo descritas en Kirwan & Green 2012. El epicentro de actividad de los machos cambiaba según los movimientos de la hembra en el lek.

En algunas ocasiones se observó que los machos salieron de sus arenas y fueron directamente hacia donde estaba la hembra en el subdosel, y allí hicieron un corto despliegue con pequeños saltos quizás para llamar la atención de la hembra e invitarla a ir a su arena. En total se registraron 17 visitas de hembras, de las cuales 10 correspondieron al lek 1 y las 7 restantes al lek 3.

**Elección de los machos por parte de las hembras y cópula:** Cuando la hembra realiza la elección de un macho, se acerca a su arena de despliegue y se une a lo que parece un baile en conjunto, siguiendo los movimientos que realiza el macho entre las pequeñas ramas que delimitan su arena, sin embargo, este baile no garantiza la cópula para el macho, pues como se observó en algunas ocasiones, después de unos momentos de baile, la hembra puede decidir alejarse, aunque posteriormente puede volver. Durante este baile el macho no realiza sonidos mecánicos, mientras que los machos cercanos si los hacen, pero no en gran intensidad. Si la hembra acepta la cópula, el macho la monta durante unos cuantos segundos, lo cual puede hacer en varias oportunidades. Se registraron 2 cópulas de *M. manacus* en la arena 8 del lek 3, mientras que se pudieron observar 7 bailes, 5 en el lek 1 y 2 en el lek 3.



**Exclusión de los juveniles de los leks:** En muchas especies de aves entre las cuales encontramos a *M. manacus*, puede ser un poco complicado realizar un correcto sexaje de los individuos observados, esto por la gran similitud existente entre el plumaje de las hembras y los machos juveniles, no obstante, algunos patrones comportamentales pueden ayudar a esclarecer estas diferencias. En el lek 2 se observó el 20 de abril del 2016 lo que en un principio parecía ser una hembra por su plumaje, provocó una reacción atípica por parte de dos machos, los cuales, ante la presencia de este individuo, vocalizaron insistentemente a modo de alarma usando la vocalización chwee (Kirwan & Green 2012) y posteriormente realizaron vuelos persiguiéndolo de manera agresiva hasta lograr excluirlo del lek. Esto no es algo que se haya observado en las visitas de otras hembras a los leks y por tanto podría interpretarse que se trataba de un macho juvenil.

**Comportamiento de los juveniles fuera de la temporada reproductiva:** Durante el periodo de búsqueda de los leks, en el cual aún no había comenzado la temporada reproductiva de *M. manacus*, fue posible observar como durante dos oportunidades y en dos lugares diferentes cercanos al lek 1, algunos machos juveniles realizaron actividades de despliegue de manera solitaria, en arenas rudimentarias sin una completa limpieza de la hojarasca. Esto podría interpretarse como despliegues de práctica de estos machos juveniles y sería interesante evaluar el papel que pueden jugar estos comportamientos en el establecimiento de un nuevo lek.

También fuera de la temporada reproductiva se evidencio otro comportamiento llamativo referente a los juveniles. Durante varias oportunidades, fue posible observar en zonas cercanas al lek 1, como grupos de machos y juveniles realizaban sonidos mecánicos en el dosel del bosque, lo cual no es un comportamiento usual para esta especie durante la temporada de apareamiento. Esta conducta puede ser interpretada como un aprendizaje de la actividad de despliegue de los juveniles a partir de los machos adultos, de manera que puede ser interesante determinar el papel que puede jugar la selección de parentesco en este comportamiento.

**Interacciones entre machos adultos en el lek:** En algunas ocasiones fue posible observar interacciones agonísticas entre machos pertenecientes a un mismo lek, en donde un macho puede seguir agresivamente a otro hasta expulsarlo de una zona dada, sin embargo también fue posible apreciar como algunos machos podían estar perchados en la misma rama sin necesidad de que se presente algún tipo de agresión entre ellos. Ante esto puede ser interesante la evaluación de la selección de parentesco en la tolerancia entre machos de un mismo lek.

**Disminución de la actividad en relación con otros sonidos:** Tanto en campo, como al revisar las grabaciones, fue posible apreciar que la actividad de despliegue de *M. manacus*, tendía a disminuir ante la presencia de algunas vocalizaciones de otras aves, entre las cuales había rapaces no identificadas que se encontraban en el área, y grupos de *Ortalis columbiana* que vocalizan fuertemente. De igual manera había un descenso de actividad con relación al aumento de sonidos producidos por chicharras (Cicadidae).

**Presencia de nidos:** Aunque durante este estudio no se encontraron nidos activos de *M. manacus*, se observaron 3 nidos viejos en medio del lek 1, a media altura, fabricados con pequeñas ramas en forma de copa. Las uniones del nido a las ramas estaban reforzadas por telarañas.

**Tabla 8.** Recuento de comportamientos de *M. manacus* obtenidos por observación directa. Gómez Plata, Antioquia.

Lek	Visitas	Limpieza	Cópula	Hembras alimentándose	Baile
1	10	0	0	1	5
2	0	0	0	0	0
3	7	5	2	3	2
4	0	0	0	0	0

## 6. Discusión

### 6.1 Ubicación de los leks y las arenas de despliegue

Las dimensiones promedio de los leks son variables. Se han reportado en la literatura valores máximos de 3221 m<sup>2</sup>, para un lek formado por 7 machos y mínimos de tan solo 10 m<sup>2</sup>, para uno de 2, ambos ubicados en la Estación Ecológica de Juréia-Itatins, Brasil (Olson & McDowell 1983, Cestari 2016). La relación entre número de machos y el área de los leks suele ajustarse a una línea recta, mostrando que los leks con más machos son también los más grandes (Cestari 2016).

Los resultados obtenidos en este trabajo son consistentes con lo reportado en la literatura para esta especie. El lek 1 es el más grande, con 27 machos y ocupa un área de 5621m<sup>2</sup>, en contraste, el lek 4 tiene solo 680 m<sup>2</sup> pero es también el que cuenta con menor número de machos, 4 en total. El lek 1 es también el que ocupa una mayor área dentro de los reportes existentes, un resultado que no es sorprendente, dado que los trabajos que han estimado el área de los leks para esta especie, se han enfocado principalmente en leks compuestos por grupos de 2 a 7 machos.

Es necesario tomar en consideración una excepción a esta relación entre el número de machos y el área, encontrada en el lek con mayor número de machos que fue reportado en el primer trabajo descriptivo del comportamiento reproductivo de esta especie (Snow 1962). Este lek tenía apenas 170 m<sup>2</sup>, a pesar de contar aproximadamente con 70 machos. A pesar de esto, debe tenerse en cuenta que este registro es inusual y muestra un comportamiento extremo para la especie que suele formar leks con números menores de machos. Adicionalmente, en las observaciones en este sitio la ubicación de las arenas era muy cercana entre sí, casi solapándose una con otra (Snow 1962), cuando lo usual es mantener distancias entre las arenas de entre 6 hasta 20 metros (Snow 1962, Lill 1974, Olson & McDowell 1983, Cestari 2016).

La distancia interleks varió entre 117 metros, entre el lek 1 y el 4, hasta 428 metros, entre el lek 2 y el 3, con una distancia promedio de 292 metros. Estos valores están dentro de los rangos usuales reportados para la especie, en donde las distancias interleks suelen encontrarse entre los 170 y los 790 metros (Snow 1962, Lill 1974, Olson & McDowell 1983, Cestari 2016). Los valores obtenidos están asociados al área total de bosque secundario disponible para la especie para ubicar sus zonas de despliegue comunal (Lill 1974, Berres 2002).

## 6.2 Determinación de la presencia de leks a partir de las características de la vegetación

Por mucho tiempo se ha conocido la preferencia que muestra la especie *M. manacus* por bosques secundarios, especialmente por parches con densa vegetación y a menudo cerca de fuentes de agua (Kirwan & Green 2012); sin embargo, estudios de mayor profundidad sobre las características ambientales que delimiten su ocupación, han sido escasos.

En este trabajo, se encontró que la relación existente entre algunas variables de la estructura de la vegetación como lo son el índice de ocupación vertical, la pendiente y la altura del dosel, pueden explicar la presencia de los leks de *M. manacus* en parches de bosques secundarios ( $\chi^2= 5.333$ ,  $gl=1$ ,  $p=0.021$ ). Los datos obtenidos sugieren que la presencia de los leks puede estar determinada en mayor medida por pendientes menores, así como por un menor índice de ocupación vertical.

Los machos al escoger lugares con menores índices de ocupación vertical, podrían estar seleccionando sitios con un paso de luz adecuado, a partir del cual podrían percibir amenazas de depredación con una mayor facilidad. La elección de estas áreas se complementa con la limpieza de las arenas de despliegue, lo cual tiene un efecto antidepredatorio al hacer más visible cualquier posible amenaza (Cestari & Pizo 2014) y concuerda con las bajas tasas de depredación reportadas para esta especie (Snow 1962) en donde algunos individuos han sido vistos desplegando en el mismo lek por hasta 14 años (Lill 1974).

Adicionalmente, este patrón puede explicarse por la importancia que puede tener el paso de luz en el éxito reproductivo de *M. manacus*. En *M. vitellinus*, especie perteneciente al mismo género, pero diferenciada por presentar un collar amarillo, se ha encontrado que el brillo del plumaje es el mejor predictor de éxito reproductivo en los machos (Stein & Uy 2006), y por tanto la limpieza de la hojarasca del suelo es realizada con el fin de aumentar el contraste de su coloración en las arenas de despliegue (Uy & Endler 2004).

La preferencia de *M. manacus* por sitios con menor pendiente para el establecimiento sus leks, puede estar relacionada con lo mencionado anteriormente, dada la importancia que tiene la limpieza de las arenas de despliegue para el éxito reproductivo y la supervivencia de los machos. Las condiciones para mantener estos sitios limpios pueden ser más favorables si la pendiente es menor, pues menos material se deslizará por el terreno por efecto del viento y la escorrentía, y por tanto los machos deberán invertir menos energía en labores de limpieza

### 6.3 Actividad a lo largo del día

En los 4 leks, los machos de *M. manacus* iniciaron su actividad de despliegue alrededor de las 7:00. Los resultados obtenidos muestran que la actividad se encuentra distribuida de manera irregular a lo largo del día, con picos de actividad posteriores al amanecer y en las horas cercanas al mediodía. Este mismo patrón ha sido reportado para varios grupos de aves con sistema reproductivo tipo lek, como miembros de las familias Trochilidae, Tyrannidae y Cotingidae (Stiles & Wolf 1979, Atwood *et al.* 1991, Pizo & Aleixo 1998, Rojas 2008).

El patrón de actividad de los machos de *M. manacus*, similar a una distribución bimodal con picos activos en las arenas principalmente en la mañana y al atardecer, se presenta también en varias especies de pípidos (Snow 1962, Bostwick 2000, Del Hoyo *et al.* 2010). Sin embargo, este no es el único patrón existente, los machos de algunas cotingas del género *Perissocephalus* (*P. carnifex* y *P. nigricollis*) y otros grupos de aves, como los semilleros, realizan los despliegues casi exclusivamente en las primeras horas del amanecer (Trail & Donahue 1991, Almeida & Macedo 2001).

Sería interesante evaluar si, al igual que en la elección de los sitios de despliegue, puede existir un efecto de la luz en la incidencia de estos picos de actividad de *M. manacus*, teniendo en cuenta que el mayor pico de actividad para todos los leks fue cercano al medio día.

Por otro lado, la evolución de este tipo de sistema social y reproductivo ha sido favorecida por fuentes alimenticias abundantes y de fácil acceso (Snow 1972). En el caso de *M. manacus*, el hecho de que la dieta de los adultos esté constituida en gran parte por frutos e insectos, permite que los machos pasen más del 90% del tiempo en el lek durante el periodo reproductivo (Cestari *et al.* 2016), pues allí encuentran una gran cantidad de alimento disponible (Ryder *et al.* 2006), mientras que las hembras deben buscar alimento para sí mismas y para los pichones en otras zonas (Snow 1962) lo que se ve reflejado en las diferencias en el rango doméstico que presentan ambos sexos (Théry 1990). Por lo tanto, sería interesante evaluar por qué las hembras se dirigen hacia las áreas del lek en mayor proporción en las horas del mediodía y si como se mencionó anteriormente la incidencia de luz puede jugar un papel importante en este patrón.

Exceptuando el periodo de muda, los machos adultos permanecen en las áreas de despliegue a lo largo de todo el año, aunque la temporada reproductiva se concentra en un periodo de 4 a 8 meses (Snow 1962). En Colombia, los reportes de conductas

reproductivas para esta especie se registran entre los meses de enero y agosto (Hilty & Brown 2001, Kirwan & Green 2012). Las observaciones de actividad reproductiva de este trabajo se llevaron a cabo entre los meses de abril y julio, comprendidos en el intervalo reportado para la especie en Colombia.

Las variaciones en las fechas de inicio y fin de la temporada reproductiva pueden estar asociadas a cambios en la temporada de lluvias (Snow 1962), teniendo en cuenta que los mayores picos reproductivos se han registrado al inicio de las temporadas secas (Snow 1962, Olson & McDowell 1983). Acorde a estas observaciones, este trabajo muestra la disminución de la actividad en los leks durante los cuatro meses abarcados en este estudio, siendo mucho menor en los 3 leks más grandes durante el mes de julio. Este resultado es consistente con la llegada de la temporada de lluvias (agosto-septiembre) y el fin de la época reproductiva para *M. manacus* (julio-agosto).

#### **6.4 Actividad en relación al tamaño del lek**

Según lo reportado en Cestari *et al.* 2016, existe una relación significativa entre la actividad de despliegue de los machos de *M. manacus*, con las visitas de las hembras al lek, por tanto, los resultados obtenidos en el presente estudio sugieren que las hembras de esta especie muestran una preferencia por leks de mayor tamaño, pues es en estos donde se da una mayor producción de sonidos mecánicos. Este patrón concuerda con lo encontrado para otras especies de aves y otros grupos biológicos (Höglund & Alatalo 1995).

La corrección de la actividad de despliegue por el número de machos en cada lek, se hizo por dos razones: la primera con el fin de estimar el aporte individual a la actividad total y con ello el costo de desplegar en leks de diferentes tamaños, y en segunda instancia para descartar el hecho de que una mayor actividad sea solo el producto de un mayor número de machos desplegando simultáneamente.

Este ajuste podría presentar el problema de que individuos de diferente nivel desplieguen en proporciones diferentes, pero en este estudio esta corrección se utilizó, teniendo en cuenta que en *M. manacus* se ha encontrado que los machos de diferente nivel no presentan variaciones entre sí, al desarrollar sus despliegues en leks de mayor tamaño (Cestari *et al.* 2016).

Se encontró que la actividad corregida se acopla a un modelo cuadrático, en donde tanto los leks más grandes como los más pequeños son los que presentan una

mayor cantidad de actividad por macho. Este patrón puede sugerir que tal vez no es el tamaño del lek la característica seleccionada por las hembras, en cambio podrían ser las características del lugar, particularmente la cantidad de alimento que les pueda ofrecer este sitio tanto a los machos como a las hembras (Ryder *et al.* 2006).

Esta predicción es acorde a la hipótesis del hotspot que sugiere que los machos se agrupan en sitios donde hay una mayor cantidad de hembras lo cual puede ser ocasionado en gran medida por la oferta alimenticia del lugar (Krebs & Davies 2012), Esto a su vez podría explicar la variación en actividad y por tanto la preferencia de hembras por leks más grandes.

Esta propuesta está en contra de la definición clásica del lek, que establece que las hembras solo visitan el área del lek con el único interés de reproducirse (Höglund & Alatalo 1995), sin embargo, durante este estudio se observó con frecuencia a hembras de *M. manacus* alimentándose en los leks, y provocando un aumento en la actividad de despliegue de los machos a pesar de no mostrarse interesadas en aparearse.

Esto sugiere que los machos de *M. manacus* no despliegan espontáneamente, sino que lo hacen principalmente cuando las hembras visitan el lek, apoyando la hipótesis del hotspot y descartando a su vez la hipótesis de la agrupación de señales como factor explicativo de la preferencia de las hembras por leks de mayor tamaño. Las hembras estarían visitando con más frecuencia el lek que les ofrezca una mayor oferta alimenticia, favoreciendo la formación de grupos de machos cada vez más grandes pero cuyo aumento en la actividad estaría dado por la visita de las hembras al lek y no como estrategia para atraerlas.

Sería interesante contrastar esta hipótesis cuantificando la variación de la biomasa de frutos en diferentes leks de *M. manacus* y relacionándola con la condición de los individuos y la actividad de despliegue de cada lek. Además, desarrollar estudios similares al presente, pero teniendo en cuenta mayores tamaños muestrales, que incluyan una mayor variación entre el número de machos que conforman los leks de *M. manacus*.

## **6.5 Condición de los machos**

La condición de un individuo obtenida a partir de la relación entre su tamaño y su masa corporal, hace referencia a la acumulación de grasa y el estado energético

que presenta, de esta manera se asume que un animal en buenas condiciones tendrá una mayor reserva energética que uno en malas condiciones (Schulte-Hostedde *et al.* 2005).

En el caso de los machos de *M. manacus*, este parámetro es de gran importancia, dado el alto costo energético que implica la realización de sus elaborados despliegues (Fusani & Schlinger 2012). Estos constan de vocalizaciones, producción de sonidos mecánicos, saltos y vuelos entre las ramas que delimitan la arena (Kirwan & Green 2012).

En Barske *et al.* 2011 se cuantificó el gasto energético al momento de desplegar por medio de transmisores miniatura que midieron la frecuencia cardiaca como un índice del consumo energético de *M. vitellinus*, una especie muy cercana y con un despliegue bastante similar. Se encontró que el costo energético al desplegar es dos veces mayor que el de otras actividades que requieren una actividad muscular intensa como el vuelo, pues la frecuencia cardiaca se eleva hasta 1200 latidos por minuto al momento de realizar el despliegue (Barske *et al.* 2011), una tasa que solo había sido reportada anteriormente para colibríes durante el vuelo (Bishop 1997).

Además del costo energético que implica la realización del despliegue, debe sumarse a esto la gran cantidad de tiempo que los machos destinan para esta actividad, llegando a pasar hasta el 90% del día en las zonas de despliegue del lek durante la temporada reproductiva (Cestari *et al.* 2016), invirtiendo menos tiempo en forrajeo y otras actividades de mantenimiento (Fusani & Schlinger 2012).

Los resultados obtenidos en esta investigación muestran que el lek 2 tiene un mayor porcentaje de machos con mejores condiciones energéticas (54%), seguido por el lek 3 con 50% y por último se encuentra el lek 1 con 18%. Al relacionar esta característica con la variación de la actividad corregida por número de machos en cada lek, encontramos que hay una tendencia según la cual la condición de los individuos está siendo afectada por la intensidad de su actividad de despliegue. Los leks en donde hay una mayor actividad de despliegue corregida, se corresponden con aquellos en donde hay una mayor cantidad de machos con menor condición energética, es decir que los machos de los leks que reciben más visitas, deben desplegar más para acceder a las hembras y por tanto su condición energética en promedio es menor.

Se hace evidente la existencia de un compromiso para este comportamiento reproductivo, pues al beneficio de tener una mayor cantidad de potenciales parejas reproductivas (por el tamaño o las condiciones del lugar) se le contrapone el costo



de tener más competidores, lo que implica tener que desplegar más y, por tanto, presentar una menor condición energética, como se evidencia en los leks 1 y 3.

Adicionalmente sería interesante evaluar la relación entre la condición energética de los individuos y las características de calidad, para determinar si la condición puede ser un buen predictor de la calidad y el nivel que presentan los machos dentro del lek. La condición puede estar relacionada con la capacidad de los machos para realizar despliegues y con ello atraer hembras para obtener cópulas. Una buena condición puede ser también necesaria para poder expresar adecuadamente las características sexuales secundarias que se conoce son seleccionadas por las hembras de esta especie y otros congéneres, como lo son el brillo del plumaje, el tamaño corporal, la ubicación dentro del lek y la eficiencia a la hora de realizar despliegues (Shorey 2002, Stein & Uy 2006, Fusani *et al.* 2007).

Las diferencias en la condición energética entre los machos de un mismo lek pueden estar atribuidas a factores genéticos, si se tiene en cuenta que independientemente del nivel, los machos no muestran variaciones significativas en la cantidad de despliegues que realizan (Cestari *et al.* 2016). Los individuos que presentan una mayor condición pueden ser también quienes tengan un mayor nivel, pues a pesar de desplegar en igual proporción que los individuos de niveles inferiores, tienen más reservas energéticas para invertir en las características secundarias que son seleccionadas por las hembras (Shorey 2002, Stein & Uy 2006, Fusani *et al.* 2007).

Sumado a lo anterior, el patrón encontrado también es coherente con lo reportado en Kokko *et al.* 1998, en donde se sugiere que, a un mayor tamaño del lek, la capacidad de los machos de alto nivel de monopolizar las cópulas, disminuye a la par que aumentan las posibilidades de reproducirse de los machos de menores niveles. Esto se ve reflejado en la mayor proporción de machos con menor condición en leks de mayor tamaño.

Por otro lado las hipótesis del hotspot y la de los buenos genes (Krebs & Davies 2012) podrían estar relacionadas y complementarse entre sí, pues unas condiciones ambientales adecuadas como una mayor cantidad de alimento disponible, pueden ser atractivos para las hembras y de igual manera permitir que una mayor cantidad de machos se agrupen en un área. Esta escogencia de sitio facilitaría a las hembras la selección de los machos de mayor calidad genética, pues estas solo reciben como recompensa sus genes y por tanto un mayor grupo podría facilitar la elección de aquel que les ofrezca mayores beneficios.

Finalmente, al igual que en lo referente a la actividad de despliegue sería interesante desarrollar estudios similares al presente, pero teniendo en cuenta mayores tamaños muestrales, que incluyan una mayor variación en el tamaño de los leks de *M. manacus* y la condición que presenten los machos, para poder reafirmar las conclusiones aquí alcanzadas.

## Conclusiones

Los leks de *M. manacus* se ubican en fragmentos de bosque secundario en donde hay un menor índice de ocupación vertical, una menor pendiente del terreno y una menor altura del dosel.

El área total ocupada por los machos de *M. manacus* en sus leks aumenta con el número de machos presentes en estas asambleas de cortejo.

La actividad de despliegue de *M. manacus* presenta dos picos con mayor intensidad a lo largo del día, uno temprano la mañana y otro en las horas cercanas al medio día.

La actividad de despliegue es mayor en los leks más grandes y por tanto, serían los más visitados por las hembras.

La actividad de despliegue corregida por el número de machos de *M. manacus*, es mayor en los leks más grandes y los más pequeños, lo cual sugiere que en estos cada macho puede tener una mayor cantidad de visitas de hembras.

Existe una relación entre la actividad de despliegue y la condición que presentan los machos de *M. manacus* en cada lek, pues los leks en donde la actividad corregida por el número de machos es mayor, presentan en promedio menores índices de condición energética.

## Bibliografía

- ALATALO, R. V., HÖGLUND, J., LUNDBERG, A., SUTHERLAND, W. J. 1992. Evolution of black grouse leks: Female preferences benefit males in larger leks. *Behavioral Ecology* 3(1): 53–59.
- ALMEIDA, J. B., MACEDO, R. H. 2001. Lek-like mating system of the monogamous blue-black grassquit. *The Auk* 118(2): 404-411.
- ATWOOD, J. L., FITZ, V. L., BAMESBERGER, J. E. 1991. Temporal patterns of singing activity at leks of the White-bellied Emerald. *The Wilson Bulletin* 103: 373-386.
- AUGUST, P.V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology* 64(6): 1495-1507.
- BARSKE, J., SCHLINGER, B. A., WIKELSKI, M., FUSANI, L. 2011. Female choice for male motor skills. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 278: 3523-3528.
- BERRES, M. E. 2002. Long-term persistence of White-bearded Manakin (*Manacus manacus*) leks in the Arima Valley of Trinidad, West Indies. Department of Life Sciences, University of the West Indies, St. Augustine, Occasional Paper 11: 131-137.
- BISHOP, C. M. 1997. Heart mass and the maximum cardiac output of birds and mammals: implications for estimating the maximum aerobic power input of flying animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 352(1352): 447-456.
- BOSTWICK, K. S. 2000. Display behaviors, mechanical sounds, and evolutionary relationships of the Club-winged Manakin (*Machaeropterus deliciosus*). *The Auk* 117(2): 465-478.
- BUSTOS, J., ULLOA-CHACÓN, P. 1997. Mirmecofauna y perturbación en un bosque de niebla neotropical (Reserva Natural Hato Viejo, Valle del Cauca, Colombia). *Revista de Biología Tropical/International Journal of Tropical Biology and Conservation* 44(3): 259-266.
- CESTARI, C., PIZO, M. A. 2012. The use of auxiliary courts by the lek-forming White-bearded Manakin *Manacus manacus* (Aves, Pipridae). *Acta ethologica* 15(1): 73-79.

- CESTARI, C., PIZO, M. A. 2014. Court cleaning behavior of the White-Bearded Manakin (*Manacus manacus*) and a test of the anti-predation hypothesis. *The Wilson Journal of Ornithology* 126(1): 98-104.
- CESTARI, C. 2016. Ecologia comportamental da rendeira (*Manacus manacus*): um pequeno pássaro dançarino das florestas de restinga da Estação Ecológica Juréia-Itatins. *Unisantia BioScience* 5(1): 27-41.
- CESTARI, C., LOISELLE, B. A., PIZO, M. A. 2016. Trade-offs in male display activity with lek size. *PLoS ONE* 11(9): 1-12.
- CLUTTON-BROCK, T. H. 1989. Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London* 236: 339–372.
- DARWIN, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex* (Vol. 1). Murray.
- DASTAGIR, S., MINNI, K.D., PRITSKY, J., SAADATI, H. 1997. Evolution of leks. Department of Biology, College of Arts and Science, New York University, New York USA.
- DE LA FUENTE, S. 2011. Componentes Principales. Universidad Autónoma de Madrid. pp. 45.
- DEL HOYO, J., ELLIOTT, A., CHRISTIE, D. 2010. Handbook of the birds of the world. Vol. 9. Cotingas to Pipits y Wagtails. pp. 863.
- EMLEN, S. T., ORING, L. W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197(4300): 215–223.
- FUSANI, L., GIORDANO, M., DAY, L. B., SCHLINGER, B. A. 2007. High-speed video analysis reveals individual variability in the courtship displays of male Golden-collared manakins. *Ethology* 113: 964–972.
- FUSANI, L., SCHLINGER, B. A. 2012. Proximate and ultimate causes of male courtship behavior in Golden-collared Manakins. *Journal of Ornithology* 153(1): 119-124.
- HÖGLUND, J., ALATALO, R. V. 1995. *Leks*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. pp 248.
- HÖGLUND, J., MONTGOMERIE, R., WIDEMO, F. 1993. Costs and consequences of variation in the size of ruff leks. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32(1): 31–39.

- KIRWAN, G. M., GREEN G. 2012. Cotingas and Manakins. Princeton University Press. pp. 624.
- KOKKO, H., SUTHERLAND, W. J., LINDSTRÖM, J., D REYNOLDS, J. O. H. N., MACKENZIE, A. 1998. Individual mating success, lek stability, and the neglected limitations of statistical power. *Animal Behaviour* 56(3): 755-762.
- KREBS, J., DAVIES, N. 2012. Parental care and mating systems. En: An introduction to behavioural ecology. John Wiley & Sons, 2012. pp 506.
- HILTY, S., BROWN, W. L. 2001. Guía de las Aves de Colombia. Asociación Colombiana de Ornitología ACO, Bogotá. pp. 1030.
- JAMES, F. C., SHUGART JR, H. H. 1970. A quantitative method of habitat description. *Audubon Field Notes* 24(6): 727-736.
- JENNI, D. A. 1974. Evolution of polyandry in birds. *Integrative and Comparative Biology* 14: 129–144.
- JIGUET, F., ARROYO, B., BRETAGNOLLE, V. 2000. Lek mating systems: A case study in the Little Bustard *Tetrax tetrax*. *Behavioural Processes* 51: 63–82.
- LANK, D. B., SMITH, C. M. 1992. Females prefer larger leks: field experiments with ruffs (*Philomachus pugnax*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30(5): 323–329.
- LILL, A. 1974. Sexual behavior of the lek-forming White-bearded manakin (*Manacus manacus trinitatis* Hartert). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 36: 1-36.
- MCDERMOTT, M.E, RODEWALD, A.D. 2014. Conservation value of silvopastures to Neotropical migrants in Andean forests flocks. *Biological Conservation* 175: 140-147.
- OLSON, D. H., MCDOWELL, M. K. 1983. A comparison of White-bearded Manakin (*Manacus manacus*) populations and lek systems in Suriname and Trinidad. *The Auk* 100: 739-742.
- PIZO, M. A., ALEIXO, A. 1998. Lek behavior of the Gray-hooded Flycatcher. *Condor* 100(4): 726-731.
- RODEWALD, A.D., SHUSTACK, D.P. 2008. Urban flight: understanding individual and population-level responses of Nearctic-Neotropical migratory birds to urbanization. *Journal of Animal Ecology* 77: 83-91.

- ROJAS, S. V. 2008. Organización espacial y patrón temporal de canto en un lek de *Perissocephalus tricolor* (Cotingidae). *Revista Brasileira de Ornitologia* 16(3): 214-220.
- RYDER, T. B., BLAKE, J. G., LOISELLE, B. A. 2006. A test of the environmental hotspot hypothesis for lek placement in three species of manakins (Pipridae) in Ecuador. *The Auk* 123(1): 247–258.
- SCHULTE-HOSTEDDE, A. I., ZINNER, B., MILLAR, J. S., HICKLING, G. J. 2005. Restitution of mass–size residuals: validating body condition indices. *Ecology* 86(1): 155-163.
- SENAR, J. C., PASCUAL, J. 1997. Keel and tarsus length may provide a good predictor of avian body size. *Ardea-Wageningen* 85: 269-274.
- SHOREY, L. 2002. Mating success on white-bearded manakin (*Manacus manacus*) leks: Male characteristics and relatedness. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52: 451–457.
- SNOW, D. W. 1962. A field study of the black and white manakin, *Manacus manacus*, in Trinidad. *New York Zoological Society* 42: 65-104.
- SNOW, B. K. 1972. A field study of the calfbird *Perissocephalus tricolor*. *Ibis* 114(2): 139-162.
- STEIN, A. C., UY, J. A. C. 2006. Plumage brightness predicts male mating success in the lekking golden-collared manakin, *Manacus vitellinus*. *Behavioral Ecology* 17(1): 41–47.
- STILES, F. G., WOLF, L. L. 1979. Ecology and evolution of lek mating behavior in the long-tailed hermit hummingbird. *Ornithological monographs* 27: iii-vii, 1-78.
- TELLO, J. G. 2001. Lekking behavior of the Round-tailed Manakin. *The Condor* 103(2): 298-321.
- THÉRY, M. 1990. *Ecologie et comportement des oiseaux Pipridae en Guyane: leks, frugivorie et dissemination des graines*. PhD dissertation, University of Paris.
- THÉRY, M. 1992. The evolution of leks through female choice: differential clustering and space utilization in six sympatric manakins. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30: 227-237.
- TRAIL, P. W., DONAHUE, P. 1991. Notes on the behavior and ecology of the red-cotingas (Cotingidae: Phoenicircus). *Wilson Bulletin* 103(4): 539-551.

- TRIVERS, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. B. Cambell (Eds). En: Sexual selection and the descent of man 1871-1971. Chicago, Aldine. pp.136-179.
- UY, J. A. C., ENDLER, J. A. 2004. Modification of the visual background increases the conspicuousness of golden-collared manakin displays. Behavioral Ecology 15(6): 1003-1010.
- VANEGAS, M. A. 2010. Efecto de la complejidad del hábitat en la composición de la comunidad de hormigas en bosques premontanos en el área de influencia de la central hidroeléctrica “porce II”. Universidad Nacional de Colombia. pp. 123.
- WASHINGTON, H. G. 1984. Diversity, biotic and similarity indices: a review with special relevance to aquatic ecosystems. Water research 18(6): 653-694.
- WEBSTER, M. S. 1991. Male parental care and polygyny in birds. The American Naturalist 37(2): 274-280.
- WEGGE, P., ROLSTAD, J. 1986. Size and spacing of capercaillie leks in relation to social behavior and habitat. Behavioral Ecology and Sociobiology 19: 401–408.
- WESTCOTT, D., SMITH, J. N. M. 1997. Lek size variation and its consequences in the ochre-bellied flycatcher, *Mionectes oleagineus*. Behavioral Ecology 8(4): 396–403.
- WIDEMO, F., OWENS, I. P. 1995. Lek size, male mating skew and the evolution of lekking. Nature 373:148–151.
- WILEY, R. H. 1991. Lekking in birds and mammals: behavioral and evolutionary issues. Advances in the study of behavior 20: 201-291.
- WOOTTON, R. J., SMITH, C. 2014. Reproductive biology of teleost fishes. John Wiley & Sons. pp. 496.
- ZAPATA, R., NATASHA, S., RAMÍREZ, L., BAENA, A., JULIÁN, Z., VÉLEZ, R. 2011. Seroprevalencia de babesiosis bovina en la hacienda Vegas de la Clara, Gómez Plata (Antioquia), 2008. Revista de Medicina Veterinaria. 21: 63–72.