Revista Brasileira de Ornitologia, 16(3):214-220
setembro de 2008

ARTIGO

Organización espacial y patrón temporal de canto en un lek de *Perissocephalus tricolor* (Cotingidae)

Sandra Victoria Rojas Nossa

Dirección: Starhembergstr. 4/2/1, 2753 Markt Piesting, Baja Austria, Austria. Correo electrónico: svrojasn@unal.edu.co

Recebido em 22/07/2008. Aceito em 10/03/2009.

ABSTRACT: Spatial organization and temporal vocalization pattern in leks of *Perissocephalus tricolor* **(Cotingidae).** Males Calfbirds (*Perissocephalus tricolor*) form leks in the subcanopy of the Amazonian forest. They make sexual displays to other males and to the females, who choose a breeding partner. The displays include elaborated movements and songs, which can be heard from large distances within the forest. The songs are emitted asynchronously and have different social meanings. In this work I studied the spatial characteristics and temporary song patterns of one lek in the Brazilian central Amazon. I found five types of songs. I grouped them according to the songs' sequence, time in which they were more frequent and the behavior associated with the vocalizations. The first group was frequent between 05:30 and 06:30 am. They coincided with a greater activity of interactions between individuals. Most of the sequences began with *auu-jjj-AAoo* vocalization, and then *jjj-AAoo* and *jjj* where emitted. They could be used to establish the hierarchic relations between the males and as a component of attraction for the females. The second group (*rrr* and *zzz* vocalizations), was frequent between 06:30 and 07:30 am. They were emitted consecutively after periods of intense activity in the lek, and probably indicate the end of a song session. The males made daily movements between different arenas to make the displays. This behavior could facilitate the attraction of more females. This also could promote changes in the hierarchy, increasing the probability of reproduction for less dominant males.

KEYWORDS: Lek, arena, behavior, song patterns, Calfbird, *Perissocephalus tricolor.*

RESUMO: Organização espacial e padrão temporal de canto num lek de *Perissocephalus tricolor* **(Cotingidae).** O machos do Pássaro-boi (*Perissocephalus tricolor*) formam leks no subdossel da selva amazônica. Eles realizam exibições para outros machos e às fêmeas, quem escolhem um parceiro reprodutivo. As exibições incluem elaborados movimentos e cantos, que podem ser ouvidos até grandes distâncias na floresta. Os cantos são emitidos em seqüências e têm diferentes funções sociais. Neste trabalho estudei as características espaciais e os padrões temporais nos cantos dum lek do Pássaro-boi na Amazônia Central brasileira. Encontrei cinco tipos de canto. Os agrupei segundo a hora em que foram mais freqüentes, ao comportamento associado e a seqüência de cantos. O primeiro grupo, foi freqüênte entre 5:30 e 6:30 am. Estes coincidiram com a maior atividade nas interações entre os indivíduos. A maior parte das sequencias começaram com o canto *auu-jjj-AAoo* e posteriormente emitiram *jjj-AAoo* ou *jjj.* Podem ser úteis para estabelecer as relações hierárquicas entre os machos, e como um componente de atração para as fêmeas. O segundo grupo (cantos *rrr* y *zzz*) foi mais freqüênte entre 06:30 e 07:30 am. Estes cantos foram emitidos consecutivamente depois de períodos de intensa atividade no lek e provavelmente indicam o final de uma sessão de canto. Os machos deslocaram-se diariamente entre diferentes arenas para fazer as exibições. Este comportamento poderia fornecer atração a um maior número de fêmeas. Também poderia promover mudanças na hierarquía no lek, aumentando a probabilidade de reprodução dos machos menos dominantes.

PALAVRAS-CHAVE: Lek, arena, comportamento, canto, Pássaro-boi, *Perisocephalus tricolor.*

Las asambleas de cortejo o leks son un sistema de apareamiento en el que varios machos realizan despliegues en un área determinada denominada arena (Payne 1984). Las hembras visitan el lek y elijen una pareja para copular (Stiles y Wolf 1979, Bradbury y Gibson 1983, Payne 1984, Höglund y Alatalo 1995, Sherman 1999). Usualmente los machos no proveen otros recursos a las hembras y después de la cópula no realizan ninguna labor del cuidado parental (Stiles y Wolf 1979, Bradbury 1981, Westcott 1994, Fletcher y Miller 2006). En este sistema los machos presentan una gran amplitud en el éxito de cópula, que depende de diversos factores, como la morfología, la edad, el tipo y el repertorio de los despliegues comportamentales, la dispersión de los machos y su ubicación en los territorios (Bradbury y Gibson 1983, Kirkpatrick y Ryan 1991, Andersson 1994, Hovi *et al.* 1994, MacDougall-Shackleton y Harbison 1997). En algunos casos éstos compiten por posiciones en el centro de la arena, donde el éxito de cópula es mayor que en la periferia (Hovi *et al.* 1994).

En el Neotrópico los machos de algunas especies de cotingas y pípridos (entre otras familias de aves), se asocian para cantar juntos en arenas que usan año tras año y probablemente durante muchas generaciones (Bradbury

1981, Sick 1984, Alvarez 2000, Heindl 2002, Del Hoyo 2004). Las distancias entre los machos del lek varían considerablemente. Los machos de los géneros *Perissocephalus, Rupicola, Querula, Pyroderus, Phoenicircus, Manacus, Chiroxiphia* y *Pipra,* presentan leks "clásicos" (Snow 1982, Trail 1987, Théry 1990, Trail y Donahue 1991, Endler y Théry 1996, Krijger *et al.* 1997, Tello 2001). Es decir, los machos se encuentran densamente agrupados en pequeñas áreas para realizar los despliegues (Bradbury 1981, Oring 1982, Théry 1990). A diferencia, géneros como *Lipaugus, Corapipo* y *Lepidotrix* presentan leks "explotados" (Endler y Théry 1996, Krijger *et al.* 1997, Fitzsimmons *et al.* 2008). En este tipo de leks los machos se encuentran distanciados y mantienen contacto auditivo, pero carecen de contacto visual (Bradbury 1981, Oring 1982, Payne 1984, Prum 1985, Phillips 1990, Théry 1990).

Perissocephalus tricolor (Cotingidae) es un ave residente del bosque de tierra firme en las Guayanas, el norte de la Amazonía brasilera, el sur de Venezuela y ocasionalmente el suroriente de Colombia (Hilty y Brown 1986, Cohn-Haft *et al.* 1997, Trolle y Walther 2004, Naka *et al.* 2006). El plumaje de los machos, las hembras y los inmaduros es similar. Se caracterizan por ser de gran porte. Tienen el rostro desnudo con la piel azul-grisáceo brillante, el plumaje del cuerpo es de color pardo dorsalmente, acanelado-rojizo ventralmente y con las coberteras del ala, las plumas de vuelo y la cola negras (Del Hoyo *et al.* 2004). Forrajean frutos y ocasionalmente grandes insectos en los niveles altos y medios del bosque (Snow 1972). Solo la hembra fabrica y atiende el nido (Snow 1982). Las especies de éste género fabrican su nido en forma de copa rala en una horqueta de ramas delgadas cerca de los leks en el dosel del bosque (Snow 1982, Sick 1984, Ridgely y Tudor 1994). Los machos realizan leks entre diciembre y marzo en Venezuela. Se han registrado períodos de incubación entre febrero-abril en Guyana, julio y octubre en la Guayana Francesa y noviembre-marzo en Surinam (Snow 1972, Del Hoyo *et al.* 2004).

Los leks de *P. tricolor* se ubican en el subdosel a alturas entre 9 y 12 m. Los machos limpian activamente las ramas desde las cuales entonan sus cantos. Prefieren los árboles del género *Eugenia* que tienen ramas delgadas de crecimiento horizontal y hojas pequeñas y suaves. Estas aves son capaces de aumentar el volumen de las emisiones gracias a que tiene la parte anterior de la tráquea dilatada (Snow 1982). Las relaciones jerárquicas entre los machos se formalizan principalmente por sus despliegues en el lek, y a menudo se presentan agresiones físicas a los machos más jovenes. Snow (1972) describió en detalle diversos aspectos de la ecología de estas aves, incluyendo los tipos de despliegues que involucran tanto la posición del cuerpo y las plumas, como también los cantos y vocalizaciones asociados a diferentes actividades. Al parecer, cada canto tiene un significado particular asociado a la dinámica temporal de los despliegues y a las actividades individuales de los machos. No obstante, se desconocen los patrones temporales del repertorio de cantos asociados a los leks y sus implicaciones en el comportamiento reproductivo de esta especie. El objetivo del presente trabajo es estudiar los tipos de canto emitidos por los machos de *P. tricolor* en la Amazonía central brasilera, caracterizando la secuencia y la hora en la cual son emitidos, además de las características espaciales de la arena relacionadas con los despliegues sonoros.

MÉTODOS

Desarrollé el trabajo de campo en la Reserva Km 41 (2°24'S, 55°44'W) del Proyecto Dinámica Biológica de Fragmentos Forestales (PDBFF-INPA) localizada a 80 km de la ciudad de Manaus (Amazonas, Brasil). Esta reserva cuenta con 10.000 ha de selva amazónica de tierra firme (Pires y Prance 1985), y la altitud varía entre 50 y 150 m. El clima regional está caracterizado por una temperatura media anual de 27°C y precipitaciones medias anuales de 2300 mm (Gascon y Bierregaard 2001). Las condiciones climáticas durante los días de muestreo fueron soleadas.

El lek estudiado fue detectado desde hace varios años por investigadores y guías que han trabajado en la reserva. Hice observaciones del comportamiento de las aves durante los despliegues con el fin de caracterizar espacialmente el área del lek. Así ubiqué un punto central desde el cual realicé registros auditivos y visuales (con binoculares 10 x 25), desde las 05:00 am hasta las 10:00 am, entre el 26 y el 31 de julio de 2004. Marqué ramas con cintas de color para establecer diferentes regiones en el lek. En el "área central" de la arena se concentraron la mayor cantidad de machos. En ella los despliegues sonoros y contactos físicos fueron constantes. Al rededor del área central se presentó un "área periférica" desde la cual algunos machos cantaron y realizaron vuelos entre perchas, pero en ésta las interacciones entre los individuos fueron menos frecuentes que en el área central. Además del lek focal estudiado, algunos individuos realizaron vuelos a otras arenas ubicadas a distancias mayores a 100 m, o mucho mayores a 100 m. Medí las distancias con ayuda de marcas con cintas de color usando un decámetro, pero no realicé una caracterización espacial detallada de estas arenas.

Considerando que no contaba con un conocimiento previo del repertorio de cantos de *P. tricolor,* el primer día caractericé (visual y auditivamente) los comportamientos y los diferentes tipos de canto que emiten las cotingas cuando interactúan con otros individuos en el lek. Desde el segundo hasta el quinto día hice registros auditivos sistemáticos por el método de scan en intervalos de 3 min, haciendo pausas de 3 min. Anoté el tipo de canto, las pausas (momentos en los cuales ningún macho cantó) y la ubicación espacial desde la cual fue emitido cada canto. Medí el tiempo de duración de cada tipo de

canto con ayuda de un cronómetro. Definí un evento de canto como todos los cantos producidos entre pausas, incluyendo cantos únicos y secuencias de cantos. Debido a que no realicé grabaciones sonoras en el campo y que las descripciones previas del repertorio de cantos de *P. tricolor* (Snow 1972, Snow 1982) no incluyeron los espectogramas correspondientes, consideré importante realizar espectrogramas a partir de los cantos publicados por Vielliard (2002). Con tal fin, usé el programa de análisis de sonidos Syrinx 6.2h para Windows (John Burt, www.syrinxpc.com).

RESULTADOS

Se reunieron simultáneamente un máximo de 10 machos de *P. tricolor* en el lek. La arena se ubicó en el subdosel, a una altura de 18-20 m del suelo y midió en promedio 80 m de diámetro. El área central de la arena midió 26,5 m de ancho por 33 m de largo. La altura máxima del dosel en la arena fue de 24 m. Sin embargo, los árboles en el lugar fueron relativamente bajos en comparación con la vegetación circundante. Las especies usadas para realizar los despliegues fueron: "Castanha sapucaia" (*Lecythis graecieana:* Lecythidaceae), "Balata" (*Chrysophyllum sanguinolentum:* Sapotaceae), "Uchi" (*Endopleura uchi:* Humiriaceae), "Cardeiro" (*Scleronema micranthum:* Bombacaceae), "Tachi" (*Sclerobioum melanocarpum:* Cesalpinioideae), "Ocouba" (*Virola minutiflora:* Myristicaceae), (*Couepia obovata:* Chrysobalanaceae) y "Cajuí" (*Tapirira retusa:* Anacardiaceae).

Registré un total de 1500 cantos en 477 eventos de canto (incluidas secuencias y cantos únicos). Encontré 5 tipos de cantos:

1. El Canto *"jjj"* (Figura 1a) fue un sonido similar al gruñido de un gato, de media duración (promedio ± DE = 4,44 s ± 1,24; n = 7). Normalmente este canto tuvo una frecuencia constante (ver sonograma a la izquierda en la Figura 1a). Sin embargo en ocasiones las aves incorporaron una segunda sílaba de menor frecuencia (*jjj-oo*), como se puede observar en el espectrograma a la derecha en la Figura 1a. Al parecer esta variación del canto *jjj* son vocalizaciones emitidas por los jóvenes (Snow 1972).
2. El canto *"jjj-AAoo"* (Figura 1b) tuvo una duración media (promedio ± DE = 4,08 s ± 0,36; n = 6), y fue el más frecuente (50%) durante los despliegues en el lek (Figura 2). La segunda sílaba fue un sonido fuerte y nasal, similar al mugido de una vaca. Debido a éste sonido en particular *P. tricolor* en el Brasil es llamado "Pássaro-boi" (pájaro vaca).
3. El canto *"auu-jjj-AAoo"* (Figura 1c) fue el más largo entre los cinco tipos (promedio ± DE = 5,99 s ± 0,67; n = 5). Las segunda y tercera sílabas son idénticas al canto *jjj-AAoo,* pero la primera sílaba (*auu*) constó de un sonido profundo y vibrante similar a un instrumento de viento (digiridú).
4. El canto *"rrr"* fue un sonido similar al croar de una rana, de bajo volumen y de corta duración (promedio ± DE = 0,69 s ± 6,8; n = 3).
5. El canto *"zzz"* fue un zumbido de baja frecuencia, bajo volumen y corta duración (promedio ± DE = 0,52 s ± 32; n = 2). Este fue el canto menos frecuente en los leks de *P. tricolor* (Figura 2).

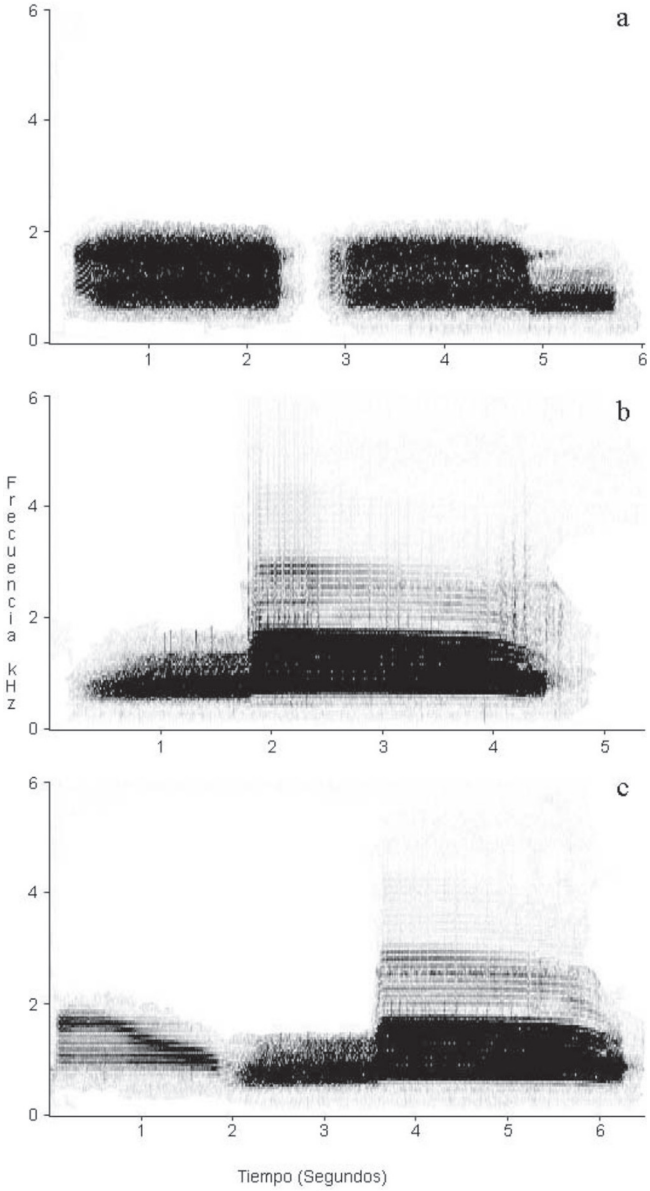

FIGURA 1: Espectrogramas de 3 cantos producidos por *P. tricolor* durante los despliegues en los leks. 1a) El canto *jjj* presenta dos variaciones: a la izquierda se observa el canto producido por un macho adulto y a la derecha el canto de un macho joven. 1b) Canto *jjj-AAoo.* 1c) Canto *auu-jjj-AAoo.*

FIGURE 1: Spectrograms of 3 songs produced by *P. tricolor* during the displays in leks. 1a) The song *jjj* shows two variations: on the left the vocalization produced by an adult male and on the right the vocalization produced by a young male. 1b) Song *jjj-AAoo.* 1c) Song *auu-jjj-AAoo.*

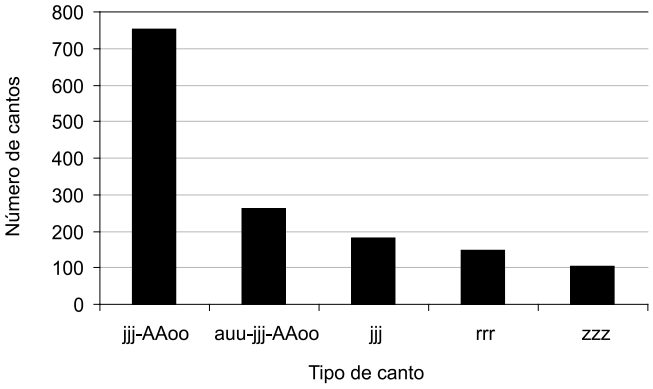

FIGURA 2: Número de registros sonoros de cinco tipos de vocalizaciones asociadas a los leks de *P. tricolor.*
FIGURE 2: Number of sound records for five types of vocalizations associated to leks of *P. tricolor.*

Las aves realizaron movimientos estereotipados del cuerpo y el plumaje coordinados con los cantos *jjj-AAoo* y *auu-jjj-AAoo.* Durante la emisión de la sílaba *jjj* los machos mantuvieron el pico abierto mientras inhalaron y movieron su cuerpo hacia atrás hasta quedar en posición erecta, levantaron un poco la cola y proyectaron las coberteras inflacaudales de color anaranjado brillante hacia los lados de la cola formando dos globos que fueron muy visibles desde cualquier posición. Posteriormente emitieron la sílaba *AAoo* con todo vigor, con el pico cerrado, inflando dos sacos aéreos ubicados en la garganta y dejaron las coberteras inflacaudales en posición visible.

Encontré dos grupos de vocalizaciones caracterizados por la secuencia de los cantos, la hora en la que son emitidos y el comportamiento asociado. Dentro el primer grupo estan los cantos *jjj, jjj-Aaoo* y *auu-jjj-AAoo.* Las aves comunmente emitieron estos tres cantos consecutivamente (Tabla 1). Frecuentemente emitieron *jjj, jjj-AAoo* y *auu-jjj-AAoo,* después de emitir el canto *jjj-Aaoo* (88,68%; 81,43% y 66,85% respectivamente). Además se presentó un patrón en el orden de la secuencias de este grupo de cantos (Tabla 2). La mayoría de ellas iniciaron con *auu-jjj-AAoo* (43,91%) y después emitieron *jjj-AAoo* en más del 60% de las ocasiones. Este grupo de cantos fue más frecuente entre 05:30 am y 06:30 am (Figura 3). En éste período los individuos se persiguieron dando pequeños saltos y haciendo vuelos cortos entre las ramas. En ocasiones se dieron pequeños empujones de lado con sus vecinos mientras se encontraron perchados.

El segundo grupo lo conformaron los cantos *rrr* y *zzz.* Las aves cantaron estos dos tipos de canto consecutivamente en más del 39,2% (Tabla 1), aunque no encontré un patrón secuencial entre ellos (Tabla 2). Fueron comunes entre las 06:30 am y las 07:30 am (Figura 3). Generalmente siguieron momentos de gran actividad, especialmente después de que varios individuos (entre 3 y 6) se persiguieron activamente alrededor de la arena. Mientras los machos realizaron estas vocalizaciones generalmente se quedaron quietos en el área periférica de la arena sobre perchas relativamente alejadas.

Se presentaron cambios en la frecuencia de los cantos a nivel espacial a lo largo de la mañana tanto dentro de la arena monitoreada, como fuera de ella. Las aves comenzaron los despliegues a las 05:30 am. A ésta hora la mayor proporción de individuos se encontró en el área periférica de la arena (Figura 4). Los cantos *jjj-AAoo, auu-jjj-AAoo* y *jjj* fueron los más comunes durante este período (Figura 3). A las 06:00 am la actividad de cantos e interacciones entre los individuos se incrementó al máximo en el centro de la arena (Figura 4), en especial los cantos *jjj-AAoo* (Figura 3). Después de este pico de actividad en el lek monitoreado, algunos individuos volaron fuera de la arena estudiada para hacer despliegues

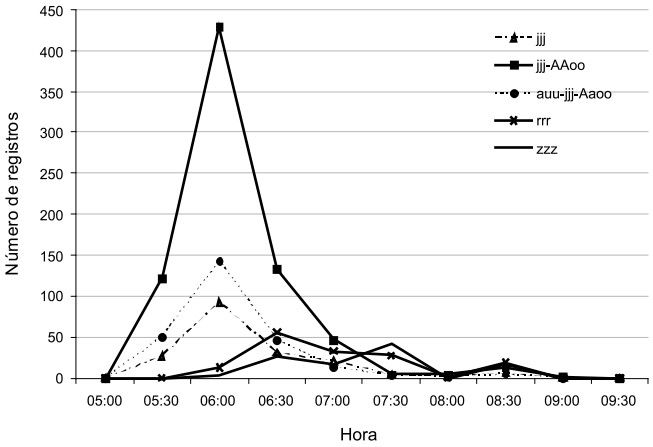

FIGURA 3: Patrón temporal de los tipos de canto de *P. tricolor.*
FIGURE 3: Temporal pattern of the songs of *P. tricolor.*

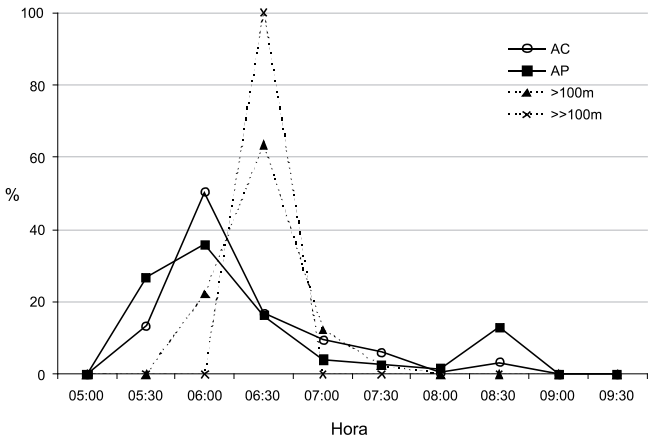

FIGURA 4: Variación espacial de los despliegues de *P. tricolor* durante la mañana. AC: Arena central, AP: Arena periférica. Las distancias mayores (>) y mucho mayores (>>) a 100 m corresponden a arenas "satélite", a las cuales los machos se desplazaron para continuar los despliegues.
FIGURE 4: Spatial variation of the *P. tricolor*'s displays during the morning. AC: Central arena, AP: Peripheral arena. The distances higher (>) and much higher (>>) than 100 m correspond to "satellite" arenas, where the males went to continue the displays.

Tabla 1: Porcentaje de ocurrencia consecutiva de cinco tipos de vocalizaciones asociadas al lek de *Perissocephalus tricolor.*
Table 1: Percentage of consecutive occurrence of five vocalizations associated to the lek of *Perissocephalus tricolor.*

	jjj	*jjj-AAoo*	*auu-jjj-AAoo*	*rrr*	*zzz*
jjj	4,72	88,68	3,77	2,83	0
jjj-AAoo	10,32	81,43	6,94	1,13	0,19
auu-jjj-AAoo	25,84	66,85	6,74	0,56	0
rrr	0	6,58	0	44,74	48,68
zzz	0	0	0	60,76	39,24

TABLA 2: Porcentaje de la posición de los cantos en las secuencias (aunque se presentaron secuencias hasta de 46 cantos consecutivos, solo se registran las 10 primeras posiciones).
TABLE 2: Percentage of the position of the songs in the sequences (although there were sequences until of 46 consecutive songs, only the 10 first positions are registered).

Posición	*jjj*	*jjj-AAoo*	*auu-jjj-AAoo*	*rrr*	*zzz*	Total
1	16,18	21,22	43,91	11,55	7,14	476
2	19,56	61,33	6,22	8,44	4,44	225
3	9,15	73,20	5,88	6,54	5,23	153
4	6,93	71,29	7,92	9,90	3,96	101
5	5,80	78,26	2,90	5,80	7,25	69
6	7,14	76,79	0	10,71	5,36	56
7	6,82	68,18	9,09	6,82	9,09	44
8	7,69	69,23	5,13	12,82	5,13	39
9	2,78	75,00	5,56	8,33	8,33	36
10	13,79	62,07	10,34	10,34	3,45	29
% general	12,20	50,20	17,47	9,80	6,87	1500

en arenas "satélite". Esto coincidió con un aumento de cantos a distancias mayores a 100 m y un descenso de los despliegues dentro de la arena (Figura 3). La actividad de cantos dentro y fuera de la arena fue menor después de las 07:00 am. Los machos que se quedaron en la arena central y la arena periférica emitieron con más frecuencia *rrr* (entre 06:30 y 07:30 am) y *zzz* (a las 07:30 am). Durante este tiempo no realizaron despliegues físicos ni acercamientos agresivos. Hacia las 08:30 am se produjo un leve aumento de los cantos en el lek y finalmente la mayoría de individuos abandonaron la arena volando en direcciones diferentes (entre 08:21 y 09:15 am). Ocasionalmente uno o dos machos se quedaron al interior o cerca de la arena vocalizando o arrancando con el pico hojas de las ramas usadas para realizar los despliegues. Solamente una vez observé a un individuo consumiendo frutos en un árbol cercano.

DISCUSIÓN

El lek de *P. tricolor* estudiado presenta entre 8 a 10 machos concentrados en áreas pequeñas de características similares a los leks observados por Snow (1972) en Guyana. Esta concentración de machos es mayor que en arenas de otras cotingas del género *Phoenicircus* (Trail y Donahue 1991), en las que se pueden encontrar entre 6 a 10 machos de *P. nigicollis* en una área de 300 x 150 m y 8 a 12 machos de *P. carnifex* en un área de 100 x 50 m.

Snow (1972) diferencia tres cantos asociados a los despliegues sexuales en *P. tricolor.* El canto "moo" que por su descripción correspondería al canto *jjj-AAoo,* el "half-moo" que corresponde al que denomino *jjj* y el canto "wark" similar a *rrr.* Además de estos cantos, los machos en el lek estudiado en este trabajo incluyen las vocalizaciones *auu-jjj-AAoo* y *zzz.* Esto puede deberse a diferencias en el repertorio de cantos entre las dos poblaciones o a la capacidad del investigador para detectar sutiles diferencias en los sonidos simplemente con el oído, resaltando la importancia del empleo de la grabación como método de registro y herramienta de investigación.

Como lo sugieren Snow (1972) y Sick (1984), en esta especie los individuos no inician los cantos simultáneamente, aunque diferentes machos pueden vocalizar diferentes cantos (o parte de ellos) al mismo tiempo. Existe una coordinación en la secuencia de despliegues tanto auditivos como visuales, probablemente relacionados con el número de machos que están en la arena y sus relaciones de dominancia. El canto *auu- jjj-AAoo* comienza las secuencias, mientras que *jjj-AAoo* conforma el elemento escencial del depliegue auditivo. A su vez, el canto *jjj* parece ser util para mantener cohesión y sincronización entre individuos y eventos de canto, ó como llamado preliminar, como lo sugirió Snow (1972). Los cantos del segundo grupo (*rrr* y *zzz*), son emitidos al final de los períodos de gran actividad, normalmente antes de que las aves abandonan las perchas del lek focal para hacer los despliegues en las arenas satélite o para ir a forrajear.

Los movimientos de la cabeza y el pico en aves passeriformes pueden influenciar las propiedades acústicas de los cantos, jugando un papel importante en la producción del sonido (Westneat *et al.* 1993). Probablemente los movimientos estereotipados del cuerpo de los machos de *P. tricolor* que acompañan los cantos durante los despliegues en el lek contribuyen a la modulación post-siringe de las vocalizaciones. A su vez, los cambios en la posición del cuerpo y los movimientos de las plumas que acompañan los cantos elaborados podrían tener su origen en tales movimientos de modulación vocal que fueron incorporados como parte de los despliegues sexuales.

En varios grupos de aves que forman leks existen claros patrones temporales diarios de actividad (Stiles y Wolf 1979, Atwood *et al.* 1991, Pizo y Aleixo 1998, Bostwick 2000). Los machos de *P. tricolor* son activos en la arena principalmente en la mañana y al atardecer (Snow 1972), como sucede en varias especies de pípridos (Bostwick 2000, Del Hoyo *et al.* 2004). A diferencia, los machos de cotingas (como *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

y Donahue 1991, Almeida y Macedo 2000). Este comportamiento puede relacionarse con una mayor fertilidad de las hembras durante este período de tiempo (Birkhead y Møller 1992). En los colibríes *Phaethornis superciliosus* y *Amazilia candida,* la actividad se concentra en tres sesiones de canto: temprano en la mañana, al final de la mañana y en la tarde (Stiles y Wolf 1979, Atwood *et al.* 1991). Estos patrones son el resultado de varios factores como: la presencia poco frecuente e impredecible de las hembras, la necesidad recurrente de la defensa del territorio y de reafirmar las relaciones de dominancia en el lek y el balance entre la actividad del lek y el forrajeo (Stiles 1975, Stiles y Wolf 1979). En aves nectarívoras de altos requerimientos energéticos, como los colibríes, la actividad diaria se relaciona estrechamente con el patrón de secresión de néctar de sus principales plantas alimenticias (Stiles y Wolf 1979). La evolución de este tipo de sistemas sociales ha sido favorecida por fuentes alimenticias abundantes y de fácil acceso (Snow 1963). En el caso de *P. tricolor,* el hecho de que la dieta de los adultos es constituída en gran parte por frutos, permite que los machos ocupen más del 65% del tiempo en el lek, mientras la hembra busca alimento para sí misma y para el pichón (Snow 1972). Considero que los patrones de comportamiento diarios de las aves que realizan leks son afectados por los requerimientos metabólicos de los individuos, su eficiencia para forrajear y los cambios en la disponibilidad del alimento a lo largo del día.

Diversos grupos de aves presentan desplazamientos de los machos entre diferentes zonas con el fin de continuar realizando despliegues sexuales. Stiles y Wolf (1979) registraron movimientos de los machos de *Phaethornis superciliosus* (especialmente jóvenes) entre "sub-leks" aislados. Los machos de *Lepidotrhix serena* (Pipridae) que habitan la Guayana Francesa (Théry 1990), se desplazan sistemáticamente entre dos lugares durante el día. Tales movimientos parecen relacionarse con la intensidad de luz disponible en áreas particulares dentro del bosque a diferentes horas (Théry 1990, Endler y Théry 1996). Sin embargo, los leks de esta misma especie estudiados por Prum (1985) en Surinam presentan una única arena. Aunque esta conclusión podría estar sujeta a cuestiones de observación e interpretación por los investigadores, también puede significar que existen variaciones geográficas en el comportamiento reproductivo relacionadas con diferentes condiciones ambientales presentes en las localidades. Es posible que los leks de *P. tricolor* también presenten diferencias en el uso del espacio para realizar los despliegues, pues Snow (1972) no registró movimientos de los machos entre arenas. En contraste, los movimientos diarios entre la arena estudiada y las arenas "satélites" son frecuentes en la población estudiada en esta investigación. Considerando que *P. tricolor* realiza los despliegues en el subdosel (a diferencia de los machos de *L. serena,* quienes realizan los despliegues en el sotobosque), es posible que la luz no sea el factor preponderante que promueve tales desplazamientos. Otros factores, tales como la densidad de hembras y el tamaño de sus territorios de forrajeo y anidación, pueden promover estos cambios. Adicionalmente, los desplazamientos entre zonas pueden proveer a los machos mayores chances de reproducción de dos formas: la primera es que son evidentes en una mayor área dentro del bosque, de modo que más hembras son atraídas hacia el lek. La segunda posibilidad es que la ubicación y las relaciones jerárquicas entre los machos puede cambiar entre las zonas. Esto puede generar cambios en la atracción de las hembras hacia diferentes individuos incrementando la probabilidad de reproducción de los machos menos dominantes. Sin embargo este comportamiento es aún poco conocido y sería interesante evaluar su importancia en la dinámica reproductiva de las poblaciones, las características espaciales de las zonas entre las cuales ocurren los desplazamientos, los atributos (físicos y de posición jerárquica) de los individuos que realizan los movimientos y la ocurrencia de éste fenómeno en otras especies.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Paulo De Marco por su orientación. A Angela Midori, Yamila Sasal, Paulo De Marco, Gonzalo Ferraz, Bráulio Santos, Valentina Carrasco y Gabriela Zuquim por su colaboración y alegre compañía en el campo. A Juruna por su apoyo en el campo y la identificación de las plantas. A todas las personas involucradas en la organización del curso Ecologia da Floresta Amazônica 2004. A un evaluador anónimo, Susana Nossa y Dieter Boisits quienes hicieron sus aportes para el mejoramiento del manuscrito. A la selva y las aves.

REFERENCIAS

Almeida, J.B. y R.H. Macedo. (2000). Lek-like mating system of the monogamous blue-black grassquit. *Auk,* 118. 404-411.

Alvarez, J. (2000). The breeding system of the Orange-crowned Manakin. *Condor,* 102:181-186.

Andersson, M. (1994). *Sexual selection.* Princeton: Princeton University Press.

Atwood, J. L., V. L. Fitz y J. Bamesberg. (1991). Temporal patterns of singing activity at leks of the White-Bellied Emerald. *Wilson Bull.,* 103:373-386.

Birkhead, T. R. y A. P. Møller. (1992). *Sperm Competition in birds: evolutionary causes and consequences.* London: Academic Press.

Bostwick, K. S. (2000). Display behaviors, mechanical sounds, and evolutionary relationships of the Club-winged manakin (*Machaeropterus deliciosus*). *Auk,* 117:465-478.

Bradbury, J. W. 1981. The evolution of leks. En: R. D. Alexander y D. W. Tinkle (eds.) Natural selection and social behavior. New York: Chiron Press.

Bradbury, J. W. y R. M. Gibson. (1983). Leks and mate choice. En: P. Bateson (ed.) Mate choice. London: Cambridge University Press.

Cohn-Haft, M., A. Whittaker y P. C. Stouffer. (1997). A new look at the "species-poor" central Amazon: The avifauna North of Manaus, Brazil. *Ornithol. Monogr.,* 48:205-235.

Del Hoyo J., A. Elliott y D. A. Christie. (2004). *Handbook of the Birds of the World.* Barcelona: Linx Edicions.

Endler, J. A y M. Théry. (1996). Interacting Effects of lek placement, display behavior, ambient light, and color patterns in three Neotropical Forest-dwelling birds. *Amer. Nat.,* 148:421-452.

Fitzsimmons, L. P., N. K. Barker y D. J. Mennill. (2008). Individual variation and lek-based vocal distinctiveness in songs of the Screaming Piha (*Lipaugus vociferans*), a suboscine songbird. *Auk,* 125:908-914.

Fletcher Jr. R. J. y C. W. Miller. (2006). On the evolution of hidden leks and the implications for reproductive and habitat selection behaviours. *Anim. Behav.,* 71:1247-1251.

Gascon, C. y R.O. Bierregaard Jr. (2001). The biological dynamics of forest fragments. The study site, experimental design, and research activity. En: R.O. Bierregaard Jr., C.Gascon, T.E. Lovejoy y R. Mesquita (eds.) Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of a fragmented forest. New Haven: Yale University Press.

Heindl, M. (2002). Social organization on Leks of the Wire-tailed Manakin in southern Venezuela. *Condor,* 104:772-779.

Hilty, S. L. y W. Brown. (1986). *A guide to the Birds of Colombia.* Princeton University Press, New Jersey.

Höglund, J. y R. V. Alatalo. (1995). *Leks.* Princeton: Princeton University Press.

Hovi, M., R. V. Alatalo, J. Höglund, A. Lundberg y P. T. Rintamäki. (1994). Lek centre attracts black grouse females. *Proc. R. Soc. Lond. B,* 258:303-305.

Kirkpatrick, M. y M. J. Ryan. (1991). The evolution of mating preferences and de paradox of the lek. *Nature,* 350:33-38.

Krijger, C. L., M. Opdam, M. Théry y F. Bongers. (1997). Courtship behaviour of manakins and seed bank composition in a French Guianan rain forest. *J. Trop. Ecol.,* 13:631-636.

MacDougall-Shackleton, E. y H. Harbison. (1997). Singing behavior of lekking Green Hermits. *Condor,* 100:149-152.

Naka, L. N., M. Cohn-Haft, F. Mallet-Rodrigues, M. P. Dantas y M. F. Torres. (2006). The avifauna of the Brazilian state of Roraima: bird distribution and biogeography in the Rio Branco basin. *Rev. Bras. Ornitol.,* 14:197-238.

Oring, L. (1982). Avian mating systems. En: D. Famer, J. King, y K. Parkes (eds.) Avian biology. New York: New York Academic Press.

Payne, R. B. (1984). Sexual selection, lek and arena behavior, and sexual size dimorphism in birds. *Ornithol. Monogr., 33.*

Phillips, J. B. (1990). Lek behaviour in birds: do displaying males reduce nest predation? *Anim. Behav.,* 39:555-565.

Pires, J. M. y G. T. Prance. (1985). The vegetation types of the Brazilian Amazonia. En: G. T. Prance y T. Lovejoy (eds). Amazonia. New York: Pergamon Press.

Pizo, M. A. y A. Aleixo. (1998). Lek behavior of the Gray-Hooded Flycatcher. *Condor,* 100:726-731.

Prum, R. O. (1985). Observations of the White-fronted Manakin (*Pipra serena*) in Suriname. *Auk,* 102:384-387.

Ridgely, R. S. y G. Tudor. (1994). *The birds of South America.* Austin: University of Texas Press.

Sherman, P. W. (1999). Birds of a feather lek together. *Nature,* 401:119-120.

Sick, H. (1984). *Ornitologia Brasileira.* 3a Ed. Brasilia: Editora Universidade de Brasília.

Snow, B. K. (1972). A field study of the Calfbird *Perissocephalus tricolor. Ibis,* 114:139-162.

Snow, D. W. (1963). The evolution of manakin displays. *Proc. Int. orn. Congr.,* 13:553-561.

Snow, D. W. (1982). *The cotingas.* Ithaca: Cornell Univ. Press.

Stiles, F. G. (1975). Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology,* 56:285-301.

Stiles, F. G. y L. Wolf. (1979). Ecology and evolution of lek mating behavior in the Long-Tailed Hermit Hummingbird. *Ornithol. Monogr.,* 27.

Tello, J. G. (2001). Lekking behavior of the Round-tailed Manakin. *Condor,* 103:298-321.

Théry, M. (1990). Display repertoire and social organization of the White-fronted and White-throated Manakins. *Wilson Bull.,* 102:123-130.

Trail, P. W. (1987). Predation and antipredator behavior at Guianan Cock-of-the-rock leks. *Auk,* 104:496-507.

Trail, P. W. y P. Donahue. (1991). Notes on the behavior and the ecology of the Red-cotingas (Cotingidae: *Phoenicircus*). *Wilson Bull.,* 103:539-551.

Trolle, M. y B. A. Walther. (2004). Preliminary bird observations in the rio Jauaperí region, rio Negro basin, Amazonia, Brazil. *Cotinga,* 22:81-85

Vielliard, J. (2002). Vozes das Aves do Brasil. Compact disk.

Westcott, D. A. (1994). Leks of leks: a role for hotspots in lek evolution? *Proc. R. Soc. Lond. B,* 258:281-186.

Westneat, M. W., J. H. Long Jr, W. Hoese y S. Nowicki. (1993). Kinematics of birdsong: Functional correlation of cranial movements and acoustic features in sparrows. *J. Exp. Biol.,* 182:147-171.