

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NAYARIT
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICO AGROPECUARIAS



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA



SISTEMA DE BIBLIOTECAS

**CARACTERIZACIÓN DEL SISTEMA DE APAREAMIENTO DEL COLIBRÍ ERMITAÑO
(*Phaethornis mexicanus*) EN SAN BLAS, NAYARIT**

YOSEELIN IVETTE FLORES SALAS

Tesis presentada como requisito parcial para la obtención del grado de:
Maestría en Ciencias en el Área de Ciencias Ambientales

Xalisco, Nayarit. Mayo 2017



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NAYARIT
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICO AGROPECUARIAS

CBAP/063/17.

Xalisco, Nayarit; 17 de mayo de 2017.

M. C. JOSÉ ERNESTO VILLANUEVA TREJO
DIRECTOR DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
P R E S E N T E.

Con base al oficio de fecha 09 de mayo del presente, enviado por los CC. Dra. Elsa Margarita Figueroa Esquivel, Dra. María del Rocio Vega Frutis, Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez y Dr. Fernando Puebla Olivares, donde se indica que el trabajo de tesis cumple con lo establecido en forma y contenido, y debido a que ha finalizado con los demás requisitos que establece nuestra institución, se autoriza a la C. Yoseelin Ivette Flores Salas, continúe con los trámites necesarios para la presentación del examen de grado de Maestría en Ciencias Biológico Agropecuarias en el Área de Ciencias Ambientales.

Sin más por el momento, reciba un cordial saludo.

Atentamente
"Por lo Nuestro a lo Universal"

Dr. J. Diego García Paredes
Coordinador del Posgrado en Ciencias Biológico Agropecuarias



C.c.p.- Expediente

Anexo

Unidad Académica de Agricultura, Carretera Tepic-Compostela Km. 9, C.P. 63780, Xalisco,
Nayarit. Tels. (311)2-11-01-28 y 2-11-11-63 Posgrado (CBAP) 2-11-24 78.

Xalisco, Nayarit, 9 de mayo de 2017

Dr. J. DIEGO GARCÍA PAREDES
COORDINADOR DEL POSGRADO (CBAP)
PRESENTE

Los suscritos integrantes del Comité Tutorial para asesorar la Tesis titulada "Caracterización del sistema de apareamiento del Colibrí ermitaño (*Rhæthornis mexicanus*) en San Blas, Nayarit", que presenta la C. Yoseelin Ivette Flores Salas para obtener el Grado de Maestría en Ciencias con opción terminal en Ciencias Ambientales, damos nuestra aprobación para que continúe con los trámites correspondientes para la obtención de su grado.

Sin otro asunto que tratar, reciba un cordial saludo.

ATENTAMENTE



Dra. Elsa Margarita Figueroa Esquivel
Directora



Dra. María del Rocío Vega Frutis
Asesora



Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez
Asesor



Dr. Fernando Puebla Olivares
Asesor

DEDICATORIA

A mis padres

Ramón y Magdalena, gracias por apoyarme en todo momento, a ustedes les debo todo lo que soy. Gracias papá por tu gran esfuerzo para ayudarme en el trabajo de campo. Este logro también es de ustedes, y sobre todo agradezco que sean parte de mi vida.

A mis hermanos

Giselle y Ramón, por estar siempre conmigo a pesar de nuestras diferencias, los quiero mucho.

A mi familia

Gracias por ser siempre mi fortaleza, a pesar de las dificultades y de todos los obstáculos que hemos enfrentado, seguimos juntos.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgarme una beca para realizar mis estudios de posgrado (No. 574842) y al Posgrado en Ciencias Biológico Agropecuarias de la Universidad Autónoma de Nayarit. También al financiamiento otorgado por el proyecto PROMEP/103.5/13/6621 de la SEP para realizar el proyecto de investigación.

A mi directora de tesis, la Dra. Elsa Figueroa, por darse el tiempo de atender mis dudas y por apoyarme en la redacción de la tesis. También le agradezco mucho sus observaciones y sugerencias que ayudaron a enriquecer este trabajo. A mi asesora la Dra. Rocío Vega y a mi asesor el Dr. Fernando Puebla, les agradezco mucho sus observaciones para mejorar la redacción, y por darse el tiempo de revisar con detalle cada aspecto de la tesis.

A mi asesor, el Dr. Carlos Lara, muchas gracias por compartir sus conocimientos durante mi estancia en Tlaxcala, su contribución en los análisis ayudo a enriquecer de gran manera este proyecto. También agradezco a mis compañeros y amigos, Israel, Juliana y Florencio, del Laboratorio de ecología, por compartir conmigo esta gran experiencia.

Al Dr. Roger Guevara, quien a pesar de tener mucho trabajo, se dio el tiempo de resolver mis dudas, contribuyendo en gran manera en los análisis estadísticos. Así como al Dr. Othón Alcántara y al M. en C. Ramiro Cruz, del Herbario de la Facultad de Ciencias de la UNAM, por su gran ayuda en la identificación de las plantas. A mis compañeros y amigos, Francisco García, Karina González, Guillermo Vargas, Rodolfo Casillas, Janitce Salcedo, Jesús Loc y a Narciso González por su valiosa ayuda durante el trabajo de campo. En particular, a Francisco y a Mark Stackhouse, por compartir el sitio donde se encuentra el lek. También agradezco a la familia de Carmina, de La Bajada, por su hospitalidad durante el trabajo de campo. Muchas gracias por preocuparse por mí y por ofrecerme su amistad.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
REVISIÓN DE LITERATURA	5
Leks en Peces	5
Leks en Insectos	8
Leks en Anfibios	10
Leks en Mamíferos	11
Leks en Aves	11
Leks en la familia Trochilidae	17
OBJETIVO GENERAL	22
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	22
HIPÓTESIS	22
MATERIALES Y MÉTODOS	23
Área de estudio	23
Especie de estudio	25
Trabajo de campo	26
Descripción de la vegetación y entorno del lek	27
Época reproductiva	28
Disponibilidad de alimento	28
Territorios y comportamiento	29
Marcaje de individuos	29
Territorios	30
Comportamiento	31
Análisis de datos	32
Descripción de la vegetación y entorno del lek	32
Época reproductiva	33
Disponibilidad de alimento	33
Territorios y comportamiento	33
RESULTADOS	35
Descripción de la vegetación y entorno del lek	35
Época reproductiva	38

Disponibilidad de alimento	40
Territorios y comportamiento	42
Territorios	42
Comportamiento	45
DISCUSIÓN	54
Descripción de la vegetación y entorno del lek	54
Territorios y comportamiento	57
CONCLUSIONES	63
LITERATURA CITADA.....	65
Anexo 1. Despliegues de <i>Phaethornis longirostris</i> de acuerdo a Stiles y Wolf (1979)	77
Anexo 2. Parámetros de las especies de plantas dentro y fuera del lek	78

ÍNDICE DE CUADROS

No.	Descripción	Pág.
1	Conteo de flores y frutos de <i>Heliconia mooreana</i> durante la temporada reproductiva 2016. En las filas se muestra el número de brácteas.....	41
2	Diferencia en los valores de frecuencia de los despliegues en ambas temporadas reproductivas. Se muestran los valores de chi-cuadrada, en negritas se indican los comportamientos significativos.....	47
3	Duración de los comportamientos que realizó <i>Phaethomis mexicanus</i> en el lek durante ambas temporadas (se expresa en minutos).....	50

ÍNDICE DE FIGURAS

No.	Descripción	Pág.
1	Ubicación del área de estudio, en el municipio de San Blas. Los puntos negros indican las perchas de <i>Phaethornis mexicanus</i> dentro del lek.....	23
2	Ermitaño mexicano (<i>Phaethornis mexicanus</i> grupo <i>griseoventer</i>).....	25
3	Distribución del ermitaño mexicano (<i>Phaethornis mexicanus</i>) en México de acuerdo a Banks <i>et al.</i> (2002). Tomado de Birdlife International & NatureServe (2012).....	26
4	Esquema del método de parcela rectangular. Tomado de Escutia <i>et al.</i> (2004).....	27
5	Contraste entre machos y hembras con base a la diferencia en la longitud de la maxila y la mandíbula. Tomado de Rico-Guevara y Araya-Salas (2015).....	30
6	Comparación del perímetro a la altura del pecho (PAP) de las plantas y la localización. Los valores corresponden a la media \pm error estándar sin transformar.....	36
7	Contraste entre la altura de las plantas y la localización. Los valores corresponden a la media \pm error estándar sin transformar.....	37
8	Contraste entre la altura de las plantas y la forma biológica. Los valores corresponden a la media \pm error estándar sin transformar.....	37
9	Comparación del perímetro a la altura del pecho (PAP) de las plantas y la forma biológica. Los valores corresponden a la media \pm error estándar sin transformar.....	38
10	Dinámica de los machos en el lek durante dos temporadas reproductivas: a) 2015 y b) 2016. El número de machos se muestra en las barras y en la línea la temperatura media.....	39

No.	Descripción	Pág.
11	Disponibilidad de flores de <i>Heliconia mooreana</i> en los alrededores del lek. El número de machos se muestra en las barras y en la línea el número de brácteas con flores.....	41
12	Territorios establecidos dentro del lek durante ambas temporadas reproductivas: a) 2015 y b) 2016. Los puntos indican las perchas y los círculos representan los territorios. La numeración corresponde al orden de los individuos de acuerdo al promedio de duración del canto, de mayor a menor. Las estrellas indican los registros de cópulas.....	43
13	Orientación de los individuos en las perchas en la temporada 2015.....	44
14	Orientación de los individuos en las perchas en la temporada 2016.....	45
15	Número de observaciones de los diferentes comportamientos que realiza <i>Phaethomis mexicanus</i> durante: a) 2015 y b) 2016.....	46
16	Variación del comportamiento de <i>Phaethomis mexicanus</i> a lo largo del día. Temporada reproductiva: a) 2015 y b) 2016.....	49
17	Tiempo en el que inician a cantar dos grupos de machos a) en la temporada reproductiva 2015 y b) 2016. (MA = machos que cantan más) y (ME= machos que cantan menos).....	52
18	Comparación entre las diferentes etapas de la época reproductiva utilizando un análisis de supervivencia. Se muestra entre paréntesis el número de machos en cada etapa.....	53

INTRODUCCIÓN

El sistema de apareamiento es un conjunto de estrategias e interacciones sociales que ocurren entre los individuos de una población con reproducción sexual, para conseguir una o varias parejas con el fin de obtener descendencia en una temporada reproductora (Sanz, 2003). Los sistemas se pueden definir en base al número de parejas con las que se aparean, es decir, monogamia (un macho se aparea con una sola hembra), poligamia (los individuos tienen apareamientos múltiples y se clasifica de acuerdo al sexo que los acapara, ya sea por las hembras (poliandria) o por los machos (poliginia)), y promiscuidad (un individuo, macho o hembra, se aparea de forma aleatoria con varios individuos del otro sexo en una temporada reproductiva) (Sanz, 2003).

Se considera que una gran mayoría de las especies de aves son socialmente monógamas (92%), mientras que solo el 7% desarrollan la poliginia, y el 1% son poliándricas (Sanz, 2003). Este tipo de estrategias conductuales y sociales que ocurren entre los individuos de una población, están influenciadas por la distribución espacio-temporal de los recursos y de las hembras (Sanz, 2003).

Las aves polígamas han desarrollado diversas estrategias conductuales, como por ejemplo: la defensa de recursos, defensa de hembras y el establecimiento de arenas de despliegue (Sanz, 2003). Con respecto a este último, un grupo de machos realizan algún tipo de exhibición, que puede ser visual, acústico u olfativo, en un área determinada definida como arena. En ella, los machos muestran ornamentos (vistosos y coloridos), liberan feromonas,

ejecutan despliegues, elaborados cantos o llamados, y/o defienden territorios que las hembras visitan, principalmente con el propósito de apareamiento; estrategia conocida como "lek" (Kirkpatrick y Ryan, 1991; Höglund y Alatalo, 1995; Sanz, 2003).

Estos caracteres llamativos o atractivos, implican para los machos un alto gasto energético en su desarrollo y mantenimiento, convirtiéndose en señales de los diferentes tipos de calidad genética (Zahavi, 1991; Höglund *et al.*, 1992; Drone y Hock, 1998; Martín-Vivaldi y Cabrero, 2002). Por lo tanto, se ha comprobado que la selección de la hembra por un determinado atributo, explica las diferencias en el éxito reproductivo de los machos de una población (Kirkpatrick y Ryan, 1991; Martín-Vivaldi y Cabrero, 2002), y estos atributos comprenden principalmente el tiempo que dedican los machos a estar en su territorio, frecuencia de despliegues, caracteres llamativos o extravagantes y peleas (Fiske *et al.*, 1998). Las hembras al encontrar un grupo de machos reunidos en un lugar específico, pueden elegir al más apto para aparearse (Emlen y Oring, 1977; Maier, 2001).

La ventaja reproductiva que implica formar leks se ha explicado mediante dos hipótesis. 1) La hipótesis de la "preferencia", sugiere que las hembras prefieren aparearse en leks, esto debido a que se reduce el riesgo de depredación y disminuye el costo de búsqueda de pareja. 2) La hipótesis de "hotspot" menciona que los leks se establecen en donde hay más posibilidades de encontrarse con las hembras, lo cual depende de la densidad y distribución de las mismas (Dastagir *et al.*, 1997). Por ello, se considera que los leks aumentan el éxito reproductivo de los

machos al monopolizar a las hembras en un espacio determinado (Rintamäki *et al.*, 1995; Maier, 2001; Martínez-García *et al.*, 2013).

El lek se caracteriza por los siguientes aspectos: 1) los machos se exhiben para cortejar a las hembras (p. ej. realizando despliegues aéreos y vocalizaciones), 2) las hembras eligen al macho con el que van a copular, 3) los machos no participan en los cuidados parentales de su descendencia, y 4) los machos no proveen recursos a las hembras (p. ej. sitios de alimentación). Se ha sugerido que los machos al reunirse en leks fuera de las áreas de cría consiguen que disminuya el riesgo de depredación en las zonas de reproducción (Emlen y Oring, 1977; Dastagir *et al.*, 1997; Sanz, 2003).

Los leks se pueden clasificar en dos tipos dependiendo del nivel de agregación de los machos, sin embargo no siempre es fácil distinguirlos. En el tipo "clásico" los machos están dispuestos de tal forma que los despliegues visuales y auditivos están en un rango perceptible para sus vecinos, y los sitios de despliegue de los machos están densamente agrupados (Barrows, 2011) (p. ej. *Pavus cristatus*). Mientras que en el tipo "explosivo", la interacción visual de los machos es limitada o impedida por la distancia, la topografía o por vegetación densa, por lo que principalmente están en contacto auditivo (Barrows, 2011) (p. ej. *Otis tarda*, *Tetrax tetrax*).

El sistema de lek ha sido observado en distintos grupos taxonómicos que comprenden especies de peces, insectos, anfibios, mamíferos y principalmente en aves (Emlen, 1976; McKaye, 1983; Gosling y Petrie, 1990; McKaye *et al.*, 1990; Rintamäki *et al.*, 1995; Grafe, 1997; MacDougall-Shackleton y Harbison, 1998; Oliveira y Almada, 1998; Shorey, 2002; Sanz, 2003; Figenschou *et al.*, 2004;

Dijkstra *et al.*, 2008; Felton *et al.*, 2008; González y Ornelas, 2009; Guijarro y Vargas, 2009; Young *et al.*, 2009; Martínez-García *et al.*, 2013; Jiguet y Bretagnolle, 2014; Rico-Guevara y Araya-Salas, 2015). Martínez-García *et al.* (2013) sugieren que al menos 130 especies de aves, comprendidas en siete familias forman leks. Mientras que Höglund y Alatalo (1995) sugieren 14 familias: Phasianidae, Indicatoridae, Psittacidae, Ploceidae, Oxyruncidae, Scolopacidae, Otidae, Cotingidae, Paradisaeidae, Pipridae, Ptilonorhynchidae, Pycnonotidae, Tyrannidae y Trochilidae, es decir, un promedio de 22% del total de las especies de aves a nivel mundial. En el caso de la familia Trochilidae (colibríes), la formación de leks ha sido evidenciada en diversas especies, pero el conocimiento de este sistema de apareamiento aún es insuficiente en el grupo. Particularmente en el género *Phaethornis*, se han realizado algunos estudios en Sudamérica (Stiles y Wolf, 1979; MacDougall-Shackleton y Harbison, 1998; Ramjohn *et al.*, 2003; Rico-Guevara y Araya-Salas, 2015). Sin embargo, en *Phaethornis mexicanus* (grupo *griseoventer*), una especie recientemente catalogada como endémica del occidente de México (Chesser *et al.*, 2015), la información sobre su sistema de apareamiento es inexistente. Por lo tanto, en el presente estudio se realiza una primera descripción de las características de un lek, en base a la dinámica y comportamiento de los individuos.

REVISIÓN DE LITERATURA

En el lek los machos se exhiben y defienden territorios que las hembras visitan, principalmente con el propósito de apareamiento. Este sistema, el cual se describe a continuación, se ha reportado en varios grupos taxonómicos tales como peces, insectos, anfibios, mamíferos y principalmente en las aves.

Leks en Peces

En la familia Salmonidae, cada año durante la época de desove los machos se agrupan en los mismos sitios para formar leks, compitiendo entre ellos hasta la llegada de las hembras (Figenschou *et al.*, 2004). Cuando ellas llegan, suelen ser vigiladas por uno o varios machos, aunque más a menudo son resguardadas por un macho dominante, aumentando su probabilidad de fertilización. El éxito reproductivo de los machos está determinado por el largo del cuerpo y la densidad de esperma. Estos atributos están relacionados con el comportamiento de los individuos y su estatus de dominancia. En este contexto, los machos dominantes se caracterizan por tener gran tamaño, baja densidad de esperma y por ser estacionarios, mientras que los subordinados son de pequeño tamaño, suelen nadar alrededor de las hembras, como una estrategia de apareamiento para robar fertilizaciones y son más propensos a moverse entre leks, con el fin de aumentar la probabilidad de encuentros con las hembras (Figenschou *et al.*, 2004).

Con respecto al comportamiento de los individuos, un ejemplo es *Salvelinus alpinus*, la trucha ártica, en donde los machos con un bajo éxito reproductivo suelen moverse a otro lek cercano o incluso mantenerse junto a otros machos exitosos para aumentar la probabilidad de obtener cópulas. Sin embargo, esta

tendencia de moverse entre leks no se relacionó con el largo del pez o la densidad de esperma (Figenschou *et al.*, 2004).

En la familia Cichlidae, los machos establecen territorios donde construyen montículos de arena y cavan pozos de desove o nidos, a los que atraen a las hembras cuando pasan cerca de sus territorios, exhibiéndose con movimientos en zig-zag hacia arriba y abajo en la columna de agua (McKaye, 1983; Oliveira y Almada, 1998). Si el macho logra atraer a la hembra, juntos comienzan a nadar en círculos alrededor del nido, con el macho detrás de la hembra (McKaye, 1983; Young *et al.*, 2009). Los machos a menudo atacan a otros machos que se acercan al nido (McKaye, 1983; McKaye *et al.*, 1990), por lo que mientras ocurren estas persecuciones, otros machos intentan cortejar a la hembra que está a poco tiempo de poner huevos (McKaye, 1983). Por último, la hembra pone uno o más huevos que son colectados junto con el esperma en su boca, donde se produce la fecundación antes de salir del lek. La hembra sale del lek y los embriones y alevines son incubados dentro de su boca (McKaye, 1983; Oliveira y Almada, 1998; Young *et al.*, 2009).

En este grupo los machos suelen aplicar tácticas de apareamiento para aumentar la posibilidad de aparearse, tales como: 1) territorialidad, en donde los machos cavan nidos, asumen una coloración oscura, defienden un territorio centrado en el nido y cortejan activamente a las hembras, 2) en la semi-territorialidad, los machos viven en la columna de agua, exhiben una coloración clara-oscuro y ocupan territorios por un corto periodo (por algunos minutos) cuando los dueños están ausentes, para cortejar a las hembras, 3) los machos

intrusos que entran a los nidos durante el desove se exhiben cerca de la hembra tratando de lograr fertilizaciones (Oliveira y Almada, 1998).

Por otra parte, se ha comprobado que en las especies que forman leks, las hembras prefieren elegir de una agrupación de machos con el que van a aparearse, reduciendo de esta manera el costo de búsqueda. Por ejemplo, en *Nyassachromis microcephalus*, el número de encuentros con las hembras se incrementa en leks donde la densidad de machos es mayor, pero no se muestra una preferencia por los territorios localizados en el centro. Al incrementar el tamaño del lek, se muestra una frecuencia alta de interacciones competitivas entre machos, lo cual implica un alto costo energético por parte de ellos para mantener sus territorios. Lo anterior mayormente soporta el modelo de "preferencia de las hembras", ya que realizan una selección indirecta de machos capaces de mantener los leks de gran tamaño (Young *et al.*, 2009).

En este contexto, en el género *Pundamilia* se sugieren otros atributos relacionados con la selección de pareja, tales como la coloración del macho y principalmente la calidad del territorio (Dijkstra *et al.*, 2008). En este último, los montículos de arena que son construidos por los machos funcionan como sitios de despliegue, y se ha demostrado que en *Cyrtocara eucinostomus* los machos con montículos de gran tamaño obtienen más cortejos con las hembras, en comparación con los de menor tamaño (McKaye *et al.*, 1990).

Por otro lado, McKaye (1983) sugiere que la selección de los sitios para establecer los leks probablemente es debido a factores como: 1) la abundancia de alimento, 2) substrato disponible, 3) competencia mínima, 4) bajas restricciones

físicas del hábitat (p. ej. temperatura, oxígeno), 5) alta visibilidad de las exhibiciones de los machos, y 6) disminución de la probabilidad de depredación.

Leks en Insectos

En los insectos, los machos forman agregaciones en las que atraen a las hembras, principalmente con señales químicas (feromonas), pero también mediante llamados acústicos y en menor medida por señales visuales. Estos atributos pueden estar relacionados con el éxito reproductivo y son considerados para medir el esfuerzo o vigor del macho. En estas agregaciones se muestra una gran competencia intrasexual, en donde puede haber o no una jerarquía de dominancia en la distribución espacial de los territorios (Droney y Hock, 1998).

En la familia *Drosophilidae* los machos se establecen en el lek depositando gran cantidad de feromonas al arrastrar su abdomen ya sea en hojas o ramas, lo que sirve para atraer a un grupo de hembras desde grandes distancias. Cuando las hembras llegan al lek, estas son cortejadas vigorosamente por los machos (Droney y Hock, 1998). Un ejemplo es *Drosophila grimshawi*, en la cual se ha demostrado que los machos con una alta tasa de cortejo y gran cantidad de feromonas depositadas en el substrato obtienen más apareamientos (Droney y Hock, 1998). Mientras que en la familia *Apidae*, los machos de las abejas de orquídeas de la tribu *Euglossini* son atraídos desde grandes distancias con químicos aromáticos de las orquídeas formando agregaciones. Los machos secretan feromonas en sus perchas para atraer a las hembras, tal vez derivado del material aromático colectado. Las feromonas junto con las exhibiciones visuales (machos de color metálico brillante) guían a las hembras receptoras a los

territorios, cuando pasan cerca de la agregación de machos durante el forrajeo (Kimsey, 1980).

Con respecto a las señales visuales, un ejemplo es el género *Hetaerina* (Calopterygidae), caballitos del diablo, donde al parecer los machos con gran pigmentación en las alas y mayor tamaño del cuerpo son más exitosos y obtienen un gran número de apareamientos con las hembras (Córdoba-Aguilar *et al.*, 2008). El establecimiento de los territorios puede estar relacionado con la luz, por lo que los machos se mueven a lugares más iluminados, de esta manera las hembras son más fácilmente detectadas (género *Hetaerina*: Córdoba-Aguilar *et al.*, 2008; *Ceratitis capitata*: Arita *et al.*, 1989).

En términos de la organización espacial de los territorios, en insectos se ha observado que los machos que consiguen llegar primero a las mejores posiciones en el lek son los más exitosos. En *Omophilus picipes* (Coleoptera: Tenebrionidae), los que se encontraban en el ápice de plantas de *Hordeum leporinum* (Poaceae) obtuvieron la mayoría de las cópulas, por lo que probablemente tienen mejor calidad genética (Guijarro y Vargas, 2009). Por el contrario, en *Gryllotalpa mayor* (Orthoptera: Gryllotalpidae) los machos más exitosos no estuvieron ubicados en el centro del lek, los más cercanos a la periferia tuvieron una mayor ventaja debido a que las hembras invierten menos tiempo en su búsqueda (Howard *et al.*, 2011).

Por otro lado, en *Setellia* sp. (Diptera: Richardiidae) se ha observado el establecimiento de dominancia en individuos de ambos sexos mediante interacciones agonísticas y despliegues. Machos y hembras ganadores en las interacciones agonísticas obtuvieron más cortejos y cópulas (Pie, 1998).

Leks en Anfibios

El sistema de apareamiento de los anfibios, además de cumplir con los principales elementos de un lek, se caracteriza por tener periodos muy breves de hembras receptivas y una fuerte competencia entre machos por las pocas hembras disponibles. Durante la época de apareamiento, cerca de los cuerpos de agua (Grafe, 1997) se forman pequeñas agregaciones (más de 30 individuos) de machos llamando, los cuales atraen a las hembras sexualmente activas (Emlen, 1976). Desde el punto de vista de la selección de las hembras, p. ej. la rana pintada de la caña *Hyperolius marmoratus*, se ha observado que eligen a los machos más cercanos para disminuir el tiempo de búsqueda y la distancia que recorren dentro del lek, de esta manera pueden reducir el riesgo de depredación, pues además los machos no difieren en sus tasas de fertilización (Grafe, 1997).

Por el contrario, en la rana toro *Rana catesbaiana*, las hembras invierten mucho tiempo moviéndose activamente entre los territorios de los machos para seleccionar pareja. En el modelo llamado "estrategia satélite", se ha observado en esta especie una alta dominancia social, en donde los machos dominantes y los más exitosos son los adultos de mayor tamaño, que arriban primero a los cuerpos de agua, establecen un territorio en el área central del coro y prolongan la duración de la actividad sexual, mientras que los subordinados son jóvenes, de menor tamaño, están en la periferia y ocasionalmente pueden lograr alguna cópula (Emlen, 1976).

Leks en Mamíferos

En el topí, *Damaliscus lunatus* se sugiere que los machos emplean dos tipos de estrategias para su éxito reproductivo: defensa de grandes territorios con recursos alimenticios o formación de leks. Los machos que defienden recursos atraen más hembras y son más exitosos que los machos que forman leks. Estos últimos son más pequeños, menos competitivos y con bajas posibilidades de defender un territorio con recursos, por lo que se establecen e interceptan a las hembras alrededor de territorios de los machos exitosos, y eventualmente copulan con ellas (Gosling y Petrie, 1990).

Durante décadas se consideró que los machos del lobo marino sudamericano, *Arctocephalus australis* formaban un harén donde defendían a las hembras, pero recientemente se ha sugerido que forman leks, esto debido a que los resultados muestran una alta fidelidad al sitio por parte de los machos, alta variación en el éxito reproductivo y sitios preferenciales de ocurrencia de las cópulas (Bóveda, 2012). En el gamo común, *Dama dama* se sugiere que la fidelidad de los machos a los territorios en el lek, está correlacionado al éxito de apareamiento en temporadas anteriores (Apollonio *et al.*, 2003).

Leks en Aves

Este sistema de apareamiento ha sido descrito en diversas especies de aves. Las familias Phasianidae, Cotingidae, Paradisaeidae y Pipridae tienen una gran proporción de especies con este sistema.

La familia Phasianidae es cosmopolita, y varias especies forman leks en grandes áreas, donde los límites territoriales de los machos son muy estrictos y las

hembras eligen al macho más apto para copular (Rintamäki *et al.*, 2001). Diversos estudios han demostrado que los factores que influyen en el éxito reproductivo son la actividad vocal, centralidad de los territorios, estatus de dominancia, ornamentos de la cola, viabilidad y comportamiento de los machos, cuidados del territorio en la temporada no reproductiva y rendimiento del territorio (Rintamäki *et al.*, 1995, 2001; Yasmin y Yahya, 1996). En *Tetrao tetrix*, se ha demostrado que los machos menos exitosos tienen mayor posibilidad de lograr cópulas al estar cerca de los machos con mayor éxito de apareamiento, esto tiene que ver con la jerarquía que hay dentro del lek, donde los machos exitosos son fieles a los sitios, invierten tiempo atendiendo los territorios y son vistosos y coloridos (Rintamäki *et al.*, 2001). Es importante resaltar que los individuos muestran fidelidad a sus sitios de reproducción durante años consecutivos, aunque en ciertas ocasiones pueden visitar más de un lek antes de establecer sus territorios. En este contexto, Schroeder y Robb (2003) demostraron que la fidelidad de *Centrocercus urophasianus* a los leks no está relacionado con la disponibilidad de hábitat, ya que los individuos a pesar de estar en un lugar altamente fragmentado no se muestran afectados.

En el *Pavo cristatus*, una especie con un marcado dimorfismo sexual, las hembras seleccionan a los machos en base a su desempeño vocal y despliegue de sus largas colas; los llamados son importantes ya que pueden ser detectados a largas distancias, y la complejidad vocal está relacionada con la edad. Los apareamientos están sesgados sólo a pocos machos (Yasmin y Yahya, 1996). La importancia de la exhibición vocal concuerda con lo encontrado en *Centrocercus*

minimus, ya que las vocalizaciones realizadas por los machos durante el cortejo influyen en el éxito de apareamiento (Young *et al.*, 2000).

La familia Cotingidae es de distribución Neotropical y se caracteriza por incluir especies de mediano tamaño, coloridas con plumajes vistosos y ornamentados, aunque algunas especies del género *Pipreola* y *Lipaugus* suelen ser más pequeños y menos vistosos. El género *Procnias* es conocido por sus fuertes llamados que suenan como campana y por los fuertes gritos de las especies conocidas como mineros (Kricher, 2006). Los machos forman sus leks en el subdosel del bosque, en algunas ocasiones en vegetación secundaria muy fragmentada (Morochz, 2010). Los leks están conformados por un grupo de aproximadamente 10 machos, utilizando ramas de árboles como perchas para realizar sus complejos despliegues (Rodríguez-Ferraro y Azpiroz, 2005), involucrando movimientos y sonidos elaborados, los cuales pueden escucharse a grandes distancias (Rojas, 2008). El pájaro capuchino *Perissocephalus tricolor*, muestra por ejemplo una sincronización entre los despliegues auditivos y visuales, posiblemente relacionados con la jerarquía de dominancia entre los machos. Al realizar movimientos estereotipados del cuerpo, acompañados de los cantos durante el despliegue, probablemente ayudan a modular sus vocalizaciones (Rojas, 2008). En el caso del gallito de las rocas, *Rupicola peruviana*, hay un marcado dimorfismo sexual y los machos se encuentran distribuidos en pares dentro del lek (en algunas ocasiones los machos se exhiben en "tríos"), cada uno utilizando una percha para exhibirse (Rodríguez-Ferraro y Azpiroz, 2005).

De acuerdo a Rojas (2008), se considera que el patrón diario de actividad en el lek es afectado por los requerimientos metabólicos de los individuos, su

eficiencia para forrajear y la variación en la disponibilidad de alimento durante el día. En este último aspecto, Morochz (2010) encontró que el pájaro paraguas (*Cephalopterus penduliger*), depende del tipo de hábitat y la disponibilidad de alimento para permanecer en el lek, por lo que esta especie se encuentra vulnerable a cambios en el ambiente.

La familia Paradisaeidae (aves del paraíso), es una familia endémica de Nueva Guinea e islas cercanas, cuyas especies presentan un marcado dimorfismo sexual. En las aves del paraíso la selección de la hembra y la jerarquía entre machos son importantes en los hábitos reproductivos. Se ha demostrado que el éxito de apareamiento está fuertemente sesgado entre los machos que se exhiben en un lek, en concordancia con las especies que tienen un marcado dimorfismo sexual (Beehler, 1983). En *Paradisaea minor* los machos que dedicaron más tiempo a atender el lek (150 a 960 minutos) obtuvieron más cópulas con las hembras (Beehler, 1983).

La familia Pipridae es neotropical, varía ampliamente en la organización espacial y social de las especies que forman leks, lo cual está estrechamente relacionada con la filogenia del grupo (Prum, 1994). De acuerdo a Prum (1994) se definen cuatro tipos de organización espacial en los leks: 1) *concentrado*, es decir, con cinco o más machos con territorios pequeños (1 a 5 m de diámetro); 2) *disperso*, machos con territorios más grandes (10 a 40 m) con 2 a 7 territorios adyacentes; 3) *solitario*, territorios grandes (de 10 a 30 m) que están asilados de otros territorios y 4) *cooperativo*, donde un macho dominante y uno asociado cooperan entre sí para realizar el despliegue. Estos tipos de organización, al menos en *Pipra rubrocapilla* se ha observado que la distribución de los sitios de

exhibición puede verse influenciado por patrones en la distribución del alimento (Castro-Astor *et al.*, 2004).

La familia Pipridae (Saltarines) se encuentra en regiones húmedas más cálidas del sur de México al norte de Argentina y Paraguay (Hilty y Brown, 1986). El comportamiento de exhibición varía ampliamente entre las especies y los géneros (Prum, 1990). La mayoría de las especies del género *Pipra* y *Manacus* son conocidos por sus despliegues complejos realizados en ramas horizontales pequeñas y grandes, perchas verticales o en claros del suelo, a menudo en un lek (Prum, 1990).

En los saltarines, los leks están formados por treinta o más machos (Kricher, 2006) en áreas de despliegue comunal, es decir, los machos se reúnen en grupos de dos (Castro-Astor *et al.*, 2004) o más individuos siendo probablemente rivales que cooperan en un elaborado ritual de cortejo realizando complejos movimientos estereotipados acompañados por vocalizaciones (Hilty y Brown, 1986; Pacheco y Laverde, 2004). Por ejemplo, en *Chiroxiphia lanceolata* (Saltarín coludo), los machos se reúnen en grupos de dos en el sotobosque, cooperando para realizar el cortejo. Un macho inicia la exhibición con cantos, después aparece un segundo macho con un canto similar, uno al lado del otro, conformando un dúo vocal, posteriormente inician el ritual de cortejo con saltos coordinados en una percha principal, la cual se encuentra en el centro del área de exhibición (Pacheco y Laverde, 2004). Sin embargo, en algunas ocasiones realizan en "solitario" sus exhibiciones de despliegue (Castro-Astor *et al.*, 2004: *Pipra rubrocapilla*).

Las ventajas reproductivas de pertenecer a un dúo o un trío involucra una mayor posibilidad de tener éxito en atraer una hembra, además de que los machos subordinados con el tiempo pueden llegar a reemplazar al macho dominante (Kricher, 2006).

Diversos factores influyen en el éxito de apareamiento de los machos como por ejemplo: características morfológicas (tamaño y condición), comportamiento, características del territorio, estatus de dominancia y tasa de exhibición. Al parecer, la tasa de exhibición es uno de los factores más importantes, y que puede verse influenciada por la presencia de las hembras, la disponibilidad de compañeros de dúo para despliegues e incluso condiciones ambientales (Shorey, 2002; Pacheco y Laverde, 2004). En *Manacus manacus* los machos dan a conocer su dominancia por medio de interacciones agresivas, los machos dominantes son más agresivos que los machos subordinados (Shorey, 2002). En *Chiroxiphia lanceolata* se sugiere que los despliegues se llevan a cabo a lo largo del día, donde la mayor parte del tiempo realizan llamados solitarios en perchas delgadas y visibles (Pacheco y Laverde, 2004).

Por otro lado, también en la familia Pipridae se ha reportado fidelidad a los sitios de despliegue, ya que los individuos utilizan las mismas perchas para exhibirse durante años consecutivos, como es el caso de *Pipra rubrocapilla* (Castro-Astor *et al.*, 2004).

La familia Otidae, incluye pocas especies que forman leks. En esta familia los machos establecen grandes territorios (19 hectáreas) en la misma zona cada año, generalmente en áreas de cultivos (Jiguet *et al.*, 2000; Alonso *et al.*, 2012). La extensión del área de exhibición está relacionada con la edad y la proporción

de los recursos dentro de la misma, este último implica la visibilidad de la hembra, el cual es un aspecto importante en la selección del territorio (Alonso *et al.*, 2012). En *Tetrax tetrax*, la variabilidad en el uso del hábitat, sugiere que los recursos encontrados dentro de los territorios fueron seleccionados de acuerdo a las necesidades de los individuos, esto incluye la disponibilidad de alimento, sitios de exhibición e inclusive sitios preferidos por las hembras para anidar (Jiguet *et al.*, 2000).

Dentro de los leks, las hembras seleccionan a los machos principalmente por sus características fenotípicas, de las cuales destacan la edad y el peso (Alonso *et al.*, 2012). En *Otis tarda*, estas características están correlacionadas con el éxito de apareamiento de los machos, independientemente de la proporción de recursos dentro de los sitios de exhibición. Es importante resaltar que algunos machos muestran variabilidad en el grado de defensa de los recursos, por lo tanto se considera que las especies con leks dispersos pueden emplear otras tácticas de apareamiento en la misma población (Alonso *et al.*, 2012).

En la familia Scolopacidae, en *Gallinago media* Höglund *et al.* (1992) encontraron que los machos al mantener una cantidad de plumas blancas en la cola, les permiten tener altas tasas de exhibición, sin embargo esto también implica un gran costo energético para los individuos causando que los machos pierdan peso durante la temporada reproductiva, aunque no incrementa el riesgo de depredación.

Leks en la familia Trochilidae

En la familia Trochilidae, el segundo grupo de aves más diverso en América, la formación de leks ha sido documentado en 49 especies (Martinez-García *et al.*,

2013) de 330 (Arizmendi y Berlanga, 2014). La formación de leks está muy ligada a la subfamilia Phaethornithinae (p. ej. Stiles y Wolf, 1979; MacDougall-Shackleton y Harbison, 1998; Williamson, 2001; Ramjohn *et al.*, 2003; Kricher, 2006; Felton *et al.*, 2008), aunque se puede encontrar en algunas especies de la subfamilia Trochilinae (p. ej. Barash, 1972; González y Ornelas, 2009; Martínez-García *et al.*, 2013).

La selección de un determinado tipo de hábitat es un aspecto importante en el establecimiento de los leks, por lo que la descripción detallada de aquellas características asociadas al despliegue de cortejo o vigilancia dentro del lek es fundamental para su conservación. En la mayoría de las especies estudiadas se tiene registro del establecimiento de leks en laderas de montañas (Willey, 1971; Tamm *et al.*, 1989) y en algunas ocasiones cerca de cuerpos de agua, como por ejemplo arroyos (Stiles y Wolf, 1979; Hutto, 2014). Estos últimos proveen incluso hábitat a varias especies de plantas importantes para la alimentación de colibríes, como el género *Heliconia*, por lo tanto la proximidad de los leks a los sitios de alimentación es un requisito importante en la formación de estas agrupaciones (Stiles y Wolf, 1979).

También se han observado leks en sitios con vegetación secundaria, cerca de campos de cultivo, por ejemplo en vegetación con matorrales densos, cerca de plantaciones de cacao y plátano (en *Phaethornis superciliosus*; Stiles y Wolf, 1979), cerca de plantaciones de café y caña (en *Campylopterus curvipennis*; González y Ornelas, 2009), en vegetación secundaria bordeada de bosque de pino (en *Colibri thalassinus*; Martínez-García *et al.*, 2013) o en áreas abiertas con vegetación en sucesión temprana como en *Selasphorus calliope* (Hutto, 2014).

En las arenas, los machos exhiben sus plumajes vistosos, acrobacias y vocalizaciones con el fin de atraer a las hembras. El número de individuos que participan en los leks varía de acuerdo a la especie. Por ejemplo, en *Phaethornis guy* participan entre 12 y 15 individuos, mientras que en *P. superciliosus* puede contener más de 100 individuos (Skutch, 1964; MacDougall-Shackleton y Harbison, 1998).

En estas agregaciones, los machos establecen sus territorios incorporando perchas de vigilancia y despliegue, las cuales usualmente son ramas de árboles, arbustos y lianas presentes dentro del lek (Ornelas, 1996). Así mismo, Martínez-García *et al.*, (2013) señalan una variación entre los leks en cuanto a la preferencia por algunas especies de árboles y en la altura de las perchas. Lo anterior puede relacionarse con la intensidad y frecuencia del comportamiento realizado por los individuos, aunque de acuerdo con Ornelas *et al.* (2002) en *Lampornis amethystinus* no se observó una influencia de la densidad de la vegetación con respecto a la complejidad de sus llamados.

Se ha observado que la ubicación de los territorios dentro del lek puede influir en la variación de la frecuencia de canto, además de aumentar el nivel de actividad en el centro del lek de otros comportamientos como por ejemplo el número de cópulas, persecuciones y peleas. En *Phaethornis guy*, los machos con territorios en el centro dedican más tiempo a vocalizar, a diferencia de los individuos de la periferia quienes vocalizan menos. Por lo tanto, la forma en la que están dispersos en el espacio podría ser el resultado de una competencia entre ellos al establecer dominancia (González y Ornelas, 2009: *Campylopterus curvipennis*).

El canto y los despliegues son dos tipos de exhibiciones que realizan los machos dentro del lek. En el caso del canto, este representa una estrategia para anunciar posesión de un territorio (MacDougall-Shackleton y Harbison, 1998: *Phaethornis guy*) y para atraer a las hembras (González y Ornelas, 2009), además de que el canto persistente y vigoroso puede determinar el éxito de obtener cópulas (Atwood *et. al.*, 1991: *Amazilia candida*; Ornelas *et. al.*, 2002: *Lampornis amethystinus*). Por otro lado, los despliegues son parte del cortejo de las especies para conseguir pareja, aunque también puede estar relacionado a una exhibición que expresa dominancia hacia otro macho, con el fin de desplazarlo de su territorio (Felton *et al.*, 2008: *Phaethornis ruber*). Esta observación es similar a la reportada en *Amazilia candida* por Atwood *et al.* (1991), quien considera que la frecuencia e intensidad de los despliegues realizados por los machos pueden determinar este tipo de relaciones. No obstante, los individuos pueden presentar características para defender sus territorios de otros machos, como en el caso de *P. longirostris* en donde se observó que los machos con la punta del pico más largo y puntiagudo eran más exitosos al establecer dominancia (Rico-Guevara y Araya-Salas, 2015).

La permanencia de un macho en un lek es importante para tener más oportunidades de aparearse con las hembras. Sin embargo, en especies como *Eupetomena macroura*, a pesar de tener un periodo de reproducción largo (once meses) y de que los machos esperan 88.5% de su tiempo perchados en los territorios no se observaron cópulas (Pizo y Silva, 2001). Un resultado similar fue observado por Atwood *et al.* (1991) quien no observó cópulas en *Amazilia candida* durante su estudio. De esta manera, la dificultad de registrar cópulas en los leks

de colibríes impide evaluar el éxito reproductivo de los machos. Los resultados registrados en *E. macroura* pueden deberse a que únicamente hay actividad dentro del lek durante un corto periodo de tiempo antes del amanecer, el resto del día los individuos se dedican a defender territorios de alimentación (Pizo y Silva, 2001).

Por otra parte, se ha reportado fidelidad a los sitios donde se establecen los leks. No obstante, hay una variación en la organización de los territorios, en donde a lo largo de varios años los machos regresan al mismo territorio, mientras otros son abandonados o nuevamente establecidos (Pizo y Silva, 2001; González y Ornelas, 2009). Aunque en algunas ocasiones la fidelidad puede ser especulativa, ya que se basa en individuos no marcados pero que se dice reconocibles a través de sus llamados y al uso constante de perchas de canto específicas (Pizo, 2012).

En el caso de la especie de estudio, el ermitaño mexicano (*Phaethornis mexicanus*), no se había confirmado que utilizara este mismo sistema de leks según Howell y Webb (1995). Recientemente Forcey y Aragón (2009) encontraron un lek de *Phaethornis mexicanus mexicanus*, en una ladera boscosa por encima de un pequeño arroyo, en la sierra sur de Oaxaca. Estos autores observaron y escucharon al menos seis individuos, los cuales estaban posados en pequeñas ramas llamando, y cuando se aproximaban otros individuos abrían el pico, mostrando su brillante color de la mandíbula. No obstante, se desconoce cuál es el sistema de apareamiento de *Phaethornis mexicanus griseoventer*, por lo que el presente trabajo describe su sistema de apareamiento.

OBJETIVO GENERAL

Caracterizar el sistema de apareamiento de *Phaethornis mexicanus* (grupo *griseoventer*) en el municipio de San Blas, Nayarit.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Describir las características de la vegetación dentro y fuera del lek que determinan la selección del hábitat.
- Determinar los territorios y el tipo de comportamiento de los individuos dentro del lek.

HIPÓTESIS

Los machos de *Phaethornis mexicanus* establecerán su lek en un sitio con requerimientos específicos, por lo que habrá diferencias en las características de la vegetación dentro y fuera del mismo. Además, los individuos dentro del lek defenderán sus territorios, dedicando más tiempo a cantar, ya que es una forma de exhibición para atraer a las hembras, y para anunciar posesión de un determinado territorio.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio

La localidad La Gloria, se encuentra en el ejido La Bajada del Municipio de San Blas, en la región centro-oeste de Nayarit y se ubica en las coordenadas $21^{\circ}28'58.37''N$, $-105^{\circ}9'21.17''W$, a una altitud de 262 msnm (Fig. 1). San Blas limita al norte con el municipio de Santiago Ixcuintla, al este con Tepic, al sureste con Xalisco y al sur con Compostela (SEMANAY, 2014).

El clima es cálido subhúmedo (Aw2) con una temperatura media anual mayor de $22^{\circ}C$ y la temperatura del mes más frío mayor de $18^{\circ}C$. La precipitación del mes más seco oscila entre 0 y 60 mm, con lluvias en verano (INEGI, 2015).

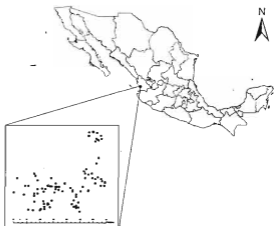


Figura 1. Ubicación del área de estudio, en el municipio de San Blas. Los puntos negros indican las perchas de *Phaethornis mexicanus* dentro del lek.

El bosque tropical subcaducifolio y el palmar son los tipos de vegetación más representativos en la zona de estudio. El palmar es una comunidad que se encuentra dominada principalmente por *Orbignya cohune* en las costas del sur de Nayarit (Rzedowski y McVaugh, 1966; Téllez, 1995). Las poblaciones de esta especie de palma se intercalan con los elementos del bosque tropical subcaducifolio, cuyo estrato arbóreo está dominado por especies de plantas de la familia Araliaceae (*Dendropanax arboreus*), Bignoniaceae (*Godmania aesculifolia*), Burseraceae (*Bursera simaruba*), Fabaceae (*Enterolobium cyclocarpum*), Lauraceae (*Nectandra* sp.), Meliaceae (*Guarea excelsa*, *Trichilia hirta*), Moraceae (*Brosimum alicastrum*, *Ficus padifolia*) y Picramniaceae (*Picramnia antidesma*), con algunas trepadoras de Connaraceae (*Rourea glabra*) y Fabaceae (*Acacia hayesii*) (Téllez, 1995).

En el bosque tropical subcaducifolio los árboles tienen un dosel uniforme, sus troncos son más o menos rectos, ramifican en la mitad superior del tronco y generalmente presentan eontrafuertes. La altura frecuentemente es entre 20 y 30 m en los árboles más altos, mientras que en el estrato inferior son de 8 a 15 m. Alrededor del 50-75 % de los árboles pierden las hojas durante la época de secas, de 1 a 4 meses. Este tipo de vegetación se suele encontrar en cañadas húmedas cercanas a la región costera de Nayarit (Rzedowski y McVaugh, 1966; Téllez, 1995; Rzedowski, 2006).

En la zona de estudio se presenta el bosque tropical rodeado de plantaciones de mango y cultivos de plátano. En el sitio donde se encuentra el lek hay cafetales con árboles de sombra (*Inga* sp.), abundantes palmas (p. ej. *Orbignya cohune*) y vegetación riparia con platanillos del género *Heliconia*. En la

orilla de los caminos se han observado especies de plantas que son visitadas por los colibríes, como por ejemplo: *Hibiscus uncinellus*, *Ipomea neei*, *Ipomea* sp. y *Helicteres* sp. (obs. pers.).

Especie de estudio

Ermitaño mexicano (*Phaethornis mexicanus*)

Dentro de la subfamilia Phaethornithinae se encuentra el Ermitaño mexicano (*Phaethornis mexicanus*), el cual se caracteriza por poseer un pico largo y curvo (maxila negra y mandibula amarilla), rectrices centrales de la cola blancas y alargadas (el resto de las plumas verde oscuro), lineas blancas arriba y abajo del ojo, garganta y vientre gris-bronce oscuro, corona y dorso verde-bronce oscuro. La hembra es similar al macho pero tiene las alas más cortas, y el pico más corto y curvo; el juvenil es similar a los adultos (Arizmendi y Berlanga, 2014; Fig. 2).



Figura 2. Ermitaño mexicano (*Phaethornis mexicanus* grupo *griseoventer*).

Es una especie endémica del oeste de México (Arbeláez-Cortés y Navarro-Sigüenza, 2013) que habita el sotobosque de selvas húmedas y subhúmedas, en vegetación ribereña y en bosques nublados, de 0 - 1,000 msnm (Arizmendi y Berlanga, 2014). En base a su distribución y a estudios moleculares, *Phaethornis mexicanus* se divide en dos grupos: *mexicanus* y *griseoventer*, esta última se encuentra en los estados de Nayarit, Jalisco y Colima (Arbeláez-Cortés y Navarro-Sigüenza, 2013; Fig. 3).



Figura 3. Distribución del ermitaño mexicano (*Phaethornis mexicanus*) en México de acuerdo a Banks *et al.* (2002). Tomado de Birdlife International & NatureServe (2012).

Trabajo de campo

En el cafetal "El Bello", en el cerro de La Gloria, aproximadamente a 5 km de la localidad La Bajada, el 21 de marzo de 2012, E. MacDonald y N. Davies (com.

pers.) escucharon una agregación de *Phaethomis mexicanus* vocalizando. En febrero del 2015 se confirmó la presencia del lek que se estudió en este trabajo.

Descripción de la vegetación y entorno del lek

Para describir las características de la vegetación donde se ubica el lek, de noviembre del 2015 a junio del 2016 se establecieron cinco parcelas rectangulares o transectos de 30 x 2 m (1 m a cada lado) dentro del lek, y otros cinco transectos alrededor o fuera del mismo (Fig. 4). A lo largo de los transectos se muestrearon las plantas cada cinco metros, incluyendo los árboles con un perímetro a la altura del pecho (PAP) mayor o igual a 10 cm y todas las palmas presentes (modificación de Escutia *et al.*, 2004). Posteriormente, de cada planta incluida en el transecto se registraron las siguientes variables: 1) PAP, 2) altura total (m) y 3) forma biológica.

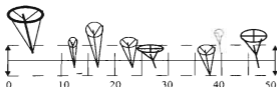


Figura 4. Esquema del método de parcela rectangular. Tomado de Escutia *et al.* (2004).

Se colectaron y herborizaron ejemplares botánicos de las plantas que se encontraron mediante la técnica propuesta por Lot y Chiang (1986). Los siguientes datos fueron registrados: número de colecta o referencia, localidad, fecha, coordenadas, tipo de vegetación, forma biológica (liana, arbusto, árbol) y altura (m). Las plantas previamente herborizadas fueron determinadas utilizando un microscopio estereoscópico y claves botánicas (Standley y Steyermark, 1952;

Standley, 1961; Smith *et al.*, 2004; Kress, 2012). Posteriormente se corroboró la identificación de las plantas con ayuda de botánicos expertos del Herbario de la Facultad de Ciencias de la UNAM (Universidad Nacional Autónoma de México), quienes se basaron en ejemplares de herbario y en la distribución de las especies.

Época reproductiva

De acuerdo con la fecha de inicio (15 de marzo del 2015) y fin (20 de agosto del 2016) de la actividad dentro del lek se determinó el periodo reproductivo de *Phaethornis mexicanus*. Además, se consultaron los datos de temperatura media generados por el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP).

Disponibilidad de alimento

Se realizaron conteos mensuales (febrero-agosto) en agrupaciones de plantas con flores de *Heliconia mooreana* únicamente durante la temporada reproductiva 2016. Durante los conteos se registraron los siguientes datos: 1) fecha, 2) coordenadas, 3) número de individuo, 4) número de inflorescencias, 5) número de brácteas, 6) brácteas con frutos, 7) con frutos secos, 8) con botones, 9) con flores, 10) con flores secas, 11) con inflorescencias inmaduras y 12) con inflorescencias secas. Además, se registró la interacción colibrí-planta, anotando la fecha, especies de colibríes, número de flores visitadas y número de visitas.

Territorios y comportamiento

Marcaje de individuos

De acuerdo a Howell y Webb (1995), la anidación del ermitaño mexicano es de mayo a julio, y se desconoce el periodo en que establece leks. Por lo anterior, de febrero a julio se colocaron redes de niebla (12 x 2.5 m) cerca de las agrupaciones de flores, en el arroyo y dentro del lek. Las redes se abrieron de 07:00 a 17:00 h, y se revisaron cada 30 minutos o menos dependiendo de la intensidad del calor para liberar a los individuos atrapados y colocarlos en bolsas de manta. Cada individuo capturado se pesó utilizando una pesola de 30 g, después se le midió el culmen expuesto (de la base del pico a la punta), culmen (de los nostrilos a la punta del pico), largo del ala, largo de la cola, ancho y alto del pico.

Con el fin de tratar de distinguir el sexo de cada individuo capturado se revisó la longitud de la maxila (superior) y la mandíbula (inferior) de acuerdo a Rico-Guevara y Araya-Salas (2015) en *Phaethornis longirostris*, donde la maxila es más larga que la mandíbula en los machos, mientras que en las hembras la maxila y la mandíbula tiene el mismo largo (Fig. 5). Por último, en base a la metodología propuesta por Stiles y Wolf (1973) los individuos fueron marcados con pintura politec, además de incluir marcas de plástico con pegamento DUO en la espalda de los mismos, con una única combinación de colores, con el fin de diferenciarlos en el campo para determinar los territorios y tomar registro de su comportamiento.

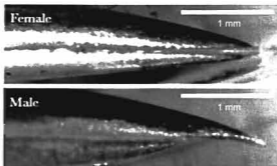


Figura 5. Contraste entre machos y hembras con base a la diferencia en la longitud de la maxila y la mandibula. Tomado de Rico-Guevara y Araya-Salas (2015).

Territorios

En los territorios los machos fueron localizados a través de vocalizaciones, y de acuerdo a su comportamiento, las perchas que utilizaban fueron ubicadas dentro del lek. Cada percha fue marcada con un número consecutivo, se tomaron las coordenadas y los siguientes datos para caracterizarla: 1) altura de la percha (m), 2) diámetro o grosor de la rama (de ser posible), 3) forma biológica (liana, árbol, arbusto), y 4) porcentaje de visibilidad. Se estimó el porcentaje de visibilidad de la percha a una distancia de aproximadamente 2 m, el cual se calculó en cada uno de los puntos cardinales (N, S, E, O), considerando la orientación del individuo en la percha como la principal cobertura.

Comportamiento

Una vez localizado un individuo se registró durante 30 minutos su comportamiento. Se tomaron los siguientes datos: 1) despliegue (tomado de Stiles y Wolf, 1979; descritos para *Phaethornis longirostris*, ver Anexo 1), 2) fecha, 3) tiempo que dura la actividad o comportamiento, 4) número de individuos observados en la percha, 5) combinación de colores o marca (identificación de individuos), 6) número de perchas (número de ramas que utiliza un individuo para vocalizar) y 7) orientación del individuo en la percha.

Los despliegues descritos por Stiles y Wolf (1979) son: A) Macho perchado (postura de un macho cantando en la ausencia de un intruso), B) Macho vocalizando con un movimiento vigoroso de la cola, un intruso cerca de la percha (macho perchado). Cinco despliegues corresponden al cortejo: C) Flota-gira en el aire de un lado a otro (presencia de otro individuo-posiblemente la hembra), D) Volando de atrás hacia adelante (presencia de otro individuo- posiblemente la hembra), E) Cambio de percha dentro de su territorio (saliendo de una percha), F) Cambio de percha (llegando a otra percha)- llega otro individuo y el que estaba perchado se va y G) Movimiento del pico y la cola de lado a lado (dos individuos en la misma percha)- previo a la cópula. Mientras que H) representa a la cópula.

Además de estos despliegues se agregaron tres comportamientos más, observados en el sitio de estudio: I) Un individuo frente a otro, abriendo y cerrando el pico realizando el despliegue en el aire), J) Macho perchado en silencio, K) Macho perchado en silencio, moviendo la cola abierta de arriba-abajo.

Análisis de datos

Descripción de la vegetación y entorno del lek

Con la finalidad de determinar si los individuos establecen sus leks acorde a características particulares de la vegetación, varios parámetros como su abundancia, perímetro a la altura del pecho (PAP) y altura fueron evaluados. En cuanto a la abundancia de plantas, se realizó una prueba de Kolmogorov-Smirnov para evaluar diferencias en el número de individuos dentro y fuera del lek.

Asimismo, para probar diferencias en la altura y el PAP de los árboles y palmas dentro y fuera del lek se realizaron modelos de efectos mixtos (LME, librería nlme). En donde la forma biológica (árbol y palma) y la localización (dentro y fuera) fueron usadas como factores fijos. Mientras que en el componente al azar de los modelos se incluyeron los transectos. Para cumplir con los supuestos, la altura y el PAP fueron transformados con Rank (método "average"). Para ambos modelos se corroboró que los residuales tuvieran una distribución normal y que las varianzas fueran homogéneas. Los análisis se realizaron utilizando el programa estadístico R (R Development CoreTeam, 2016).

El análisis estructural de la vegetación fue basado en el índice de valor de importancia relativo (IVIR) de cada especie de planta. El IVIR es la suma de los valores relativos del área basal y la frecuencia dividido entre dos, lo cual se expresa en porcentaje (Mostacedo y Fredericksen, 2000). Además, se calculó el índice de similitud de Sørensen (IS_c) para evaluar la similitud en la composición de especies de plantas dentro y fuera del lek (Moreno, 2001). Para esto, se creó una matriz de datos con la presencia y ausencia de todas las especies de plantas

registradas durante el estudio. Por otro lado, se determinó la especie más representativa usando el índice de dominancia de Berger-Parker.

Época reproductiva

Con el fin de explorar la relación entre el número de machos activos en el lek y la temperatura durante la temporada 2015 y 2016, se realizó una correlación de Spearman en STATVIEW versión 5.0 (Abacus Concepts Inc., 1996).

Disponibilidad de alimento

Para analizar la relación entre el número de machos y el número de flores, se realizó una correlación de Spearman en STATVIEW versión 5.0 (Abacus Concepts Inc., 1996).

Territorios y comportamiento

Se analizó la frecuencia de los despliegues entre las dos temporadas reproductivas (2015-2016) usando una tabla de contingencia de dos factores. Se usó una prueba de chi-cuadrada para determinar diferencias entre años.

Los comportamientos más relevantes en el estudio fueron aquellos que involucraron el canto (despliegues A, B) y el cortejo con las hembras (despliegues C, D, E, F, G, I). En cuanto al canto, se realizó un análisis de supervivencia para evaluar diferencias en el tiempo transcurrido hasta que inician a cantar los machos en su territorio en ambas temporadas reproductivas. Para ello, los machos fueron clasificados en dos grupos en base a su promedio de canto: aquellos que cantan más de cinco minutos (MA) y aquellos que cantan menos de cinco minutos (ME).

En el caso de los despliegues de cortejo, se realizó un análisis de supervivencia para evaluar diferencias en los tiempos transcurridos hasta la ocurrencia de un despliegue en relación con la dinámica en el número de machos que conformaron el lek combinando ambas temporadas (2015 y 2016). Para ello, los datos fueron organizados en tres grupos, que coincidieron con aquellos despliegues registrados al inicio, mitad y final de la temporada reproductiva.

Para ambos análisis (cantos y cortejos), se utilizó el método no paramétrico Kaplan–Meier que permite calcular la probabilidad de que (1) un macho inicie a cantar en su territorio, así como (2) la probabilidad de que un evento de cortejo ocurriera; ambas conductas consideradas en un periodo de 30 minutos de observación. Se utilizó la prueba estadística Log Rank de Mantel-Cox para determinar diferencias en la probabilidad de ocurrencia de canto en machos que cantan más y menos, así como en la probabilidad de ocurrencia de cortejo entre las distintas etapas de la temporada reproductiva (inicio, mitad y final). Todos los análisis estadísticos fueron realizados utilizando el programa estadístico STATVIEW versión 5.0 (Abacus Concepts Inc., 1996).

RESULTADOS

Descripción de la vegetación y entorno del lek

El lek cubrió un área total de 6,720 m² y se encuentra ubicado en una ladera con vegetación secundaria, rodeado al norte de un cafetal con árboles de sombra de *Inga eriocarpa* y limita al sur con un camino de terracería que bordea a un arroyo con plantas de *Heliconia mooreana*, al oeste se ubican plantaciones de plátano y café, y al este vegetación secundaria continua.

En total se registraron 41 especies de plantas pertenecientes a 26 géneros y 17 familias (Anexo 2). De las cuales, dentro del lek, se localizaron 17 especies y 24 especies fuera. Las familias con el mayor número de especies fueron Fabaceae y Rubiaceae con seis especies cada una. La composición florística de ambos sitios es muy diferente ($IS_c = 0.19$), compartiendo únicamente cuatro especies: *Attalea cohune* (Arecaceae), *Bursera simaruba* (Burseraceae), *Swartzia simplex* (Fabaceae) y *Randia armata* (Rubiaceae).

Attalea cohune fue la especie más importante tanto dentro como fuera del lek (IVIR = 42.41% y 38.13%, respectivamente). Por ende, *Attalea cohune* tiene un valor de dominancia de 0.36 dentro y 0.39 fuera del lek. Mientras que dentro del lek, *Esenbeckia berlandieri*, fue la segunda especie más importante (IVIR = 11.6%) y *Dendropanax arboreus* (IVIR = 22%) lo fue fuera del lek.

Las plantas que se encuentran dentro y fuera del lek no difieren significativamente en su abundancia ($D_1 = 0.40$, $p = 0.898$). Sin embargo, en cuanto a sus características, las plantas que se encuentran dentro del lek tienden a tener un PAP menor a las que se encuentran fuera ($p = 0.0912$, Fig. 6), variando dentro de 0.088 a 1.49 m y fuera de 0.11 a 2.5 m. Asimismo, las diferencias en cuanto la altura fueron significativas, la altura tiende a ser mayor fuera que dentro del lek ($p = 0.0278$, Fig. 7), variando de 0.93 a 10 m fuera y de 1 a 12 m dentro. En cuanto a la forma biológica, se encontraron diferencias significativas en la altura de los árboles y palmas ($p < 0.0001$, Fig. 8) pero no en el PAP ($p = 0.0840$, Fig. 9).



Figura 6. Comparación del perímetro a la altura del pecho (PAP) de las plantas y la localización. Los valores corresponden a la media \pm error estándar sin transformar.

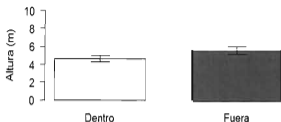


Figura 7. Contraste entre la altura de las plantas y la localización. Los valores corresponden a la media \pm error estándar sin transformar.

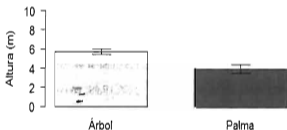


Figura 8. Contraste entre la altura de las plantas y la forma biológica. Los valores corresponden a la media \pm error estándar sin transformar.

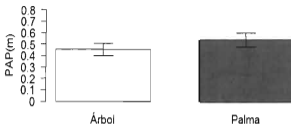


Figura 9. Comparación del perímetro a la altura del pecho (PAP) de las plantas y la forma biológica. Los valores corresponden a la media \pm error estándar sin transformar.

Época reproductiva

La temporada reproductiva en 2015, inició en marzo y concluyó en julio, pero en mayo se observó el mayor número de machos con territorios activos ($n=21$), mientras que en marzo se registró el menor número ($n=2$). En junio se registró la mayor temperatura media (29.91 °C) y el mes con la temperatura media más baja fue febrero (22.7 °C); en mayo cuando se registró un mayor número de machos hubo una temperatura media de 27.39 °C (Fig. 10a). Sin embargo, no hubo una correlación significativa entre ambas variables ($r=0.77$, $p=0.08$).

Para el 2016, la temporada reproductiva inició un mes antes comparado con el 2015, la actividad inició en febrero y concluyó en julio. El mayor número de machos observados fue en los meses de mayo ($n=21$) y junio ($n=20$), y se registró el menor número de machos ($n=7$) en julio. Al final de la temporada la temperatura mayor fue de 29.27 °C, y la menor fue en marzo con 22.86 °C (Fig. 10b). El mayor número de machos presentes fue en mayo ($n=21$) con una

temperatura media de 27.75 °C. Sin embargo, tampoco hubo una correlación significativa ($r = 0.41$, $p = 0.35$).

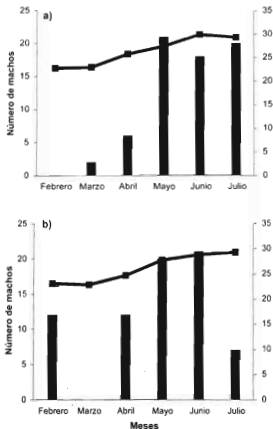


Figura 10. Dinámica de los machos en el lek durante dos temporadas reproductivas: a) 2015 y b) 2016. El número de machos se muestra en las barras y en la línea la temperatura media.

Disponibilidad de alimento

Se registró un total de 55 individuos de *Heliconia mooreana*, con un mínimo de una y un máximo de 16 brácteas, mismas que presentaron un total de 114 con flores disponibles como alimento para los colibríes (Cuadro 1). El mes con el mayor número de flores fue mayo, mientras que los meses con el menor número de flores fueron julio y agosto (Fig. 11). El número de flores con respecto al número de machos no mostró una relación significativa ($r = 0.70$, $p = 0.11$).

Con respecto a las especies de colibríes que se observaron haciendo uso de las plantas de *Heliconia mooreana*, se registraron 11 visitas de *Phaethornis mexicanus* a ocho flores en el mes de mayo del 2015 en el arroyo cercano al lek. Otras especies como *Thalurania ridgwayi* (un macho) visitaron cinco flores, mientras que *Amazilia rutila* visitó tres flores cerca del lek.

Adicionalmente, dentro del lek se registraron especies de plantas con flores disponibles que no fueron utilizadas por *Phaethornis mexicanus*, tales como *Aphelandra madrensis* (Acanthaceae), *Cappandastrum mollicellum* (Capparaceae), *Tetrapterys mexicana* (Malphigiaceae), *Ouratea lucens* (Ochnaceae) y *Psychotria horizontalis* (Rubiaceae).

Dentro del lek sólo se observó a *Amazilia rutila* alimentarse de las flores de *Cappandastrum mollicellum*, además de que al percharse cerca o dentro de los territorios, los machos mostraron comportamiento agonístico.

Cuadro 1. Conteo de flores y frutos de *Heliconia mooreana* durante la temporada reproductiva 2016. En las filas se muestra el número de brácteas.

Meses	c/inflo. Inmadura	c/flores	c/flores secas	c/botón	c/frutos	c/fruto seco
Febrero	35	4	0	4	1	0
Abril	7	49	29	76	94	4
Mayo	0	35	7	23	106	1
Junio	1	23	11	28	98	2
Julio	0	1	1	4	70	3
Agosto	1	2	15	1	53	18
Total	44	114	63	136	422	28

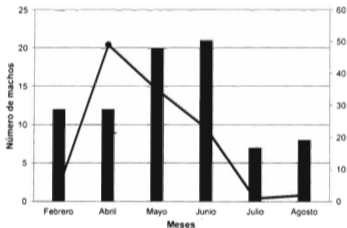


Figura 11. Disponibilidad de flores de *Heliconia mooreana* en los alrededores del lek. El número de machos se muestra en las barras y en la línea el número de brácteas con flores.

Territorios y comportamiento

Territorios

De acuerdo a la organización espacial de los machos durante las dos temporadas reproductivas se considera que es un lek de tipo "explosivo" (Fig. 12a y b). Durante 2015, un total de 23 machos utilizaron 62 perchas para establecer sus territorios (Fig. 12a). El número de perchas para cantar y realizar sus despliegues que usó cada macho varió de una a seis. La mayoría de los individuos usaron tres perchas (30%), 22% usaron una, 22% dos, 22% cuatro y 4% usó seis perchas.

En promedio la altura de las perchas fue de 2.62 ± 1.22 m, con una altura mínima de 0.99 m y una máxima de 7 m. El 85% de las perchas eran ramas secas de plantas desconocidas ($n= 53$), 13% en árboles ($n= 8$, *Capparidastrium mollicellum*, *Acalypha langiana*, *Swartzia simplex*, *Brosimum alicastrum*, *Myrcianthes fragrans*, *Esenbeckia berlandieri*) y una percha en una liana de la familia Asteraceae (2%). Las perchas están orientadas principalmente al oeste y norte (24% y 23% respectivamente; Fig.13), con una visibilidad promedio de 87.4%, con un mínimo de 5% y un máximo de 100%.

En 2016 un total de 25 machos utilizaron 66 perchas, de las cuales 37 perchas fueron utilizadas en el 2015 y 29 fueron nuevas (Fig. 12b). El número total de perchas usadas varió de una a nueve. El 40% usaron una percha, 32% usaron tres, 12% dos, 8% seis, 4% cuatro y 4% nueve. La altura promedio de las perchas fue de 2.71 ± 1.28 m, con una altura mínima de 1 m y máxima de 6.3 m.

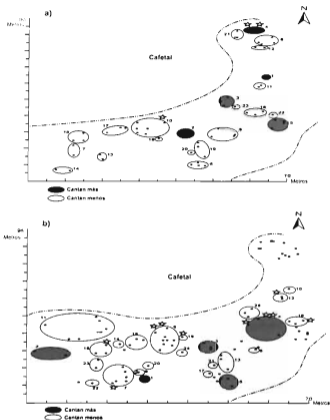


Figura 12. Territorios establecidos dentro del lek durante ambas temporadas reproductivas: a) 2015 y b) 2016. Los puntos indican las perchas y los círculos representan los territorios. La numeración corresponde al orden de los individuos de acuerdo al promedio de duración del canto, de mayor a menor. Las estrellas indican los registros de cópulas.

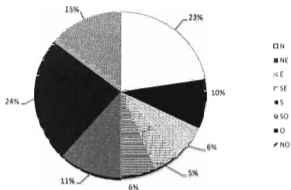


Figura 13. Orientación de los individuos en las perchas en la temporada 2015.

El 64% de las perchas utilizadas por los machos fueron en ramas secas de plantas desconocidas ($n = 42$), 24% en árboles ($n = 16$; *Acalypha langiana*, *Brosimum alicastrum*, *Capparidastrum mollicellum*, *Swartzia simplex*, *Myrcianthes fragrans*, *Guapira petenensis*, *Hintonia latiflora*, *Psychotria horizontalis*, *Esenbeckia berlandieri*), 9% en lianas ($n = 6$; familia Asteraceae) y 3% en trepadoras ($n = 2$; *Tetrapterys mexicana*).

El 21% de las perchas estuvieron orientadas al norte, seguidas del 18% al noreste (Fig. 14), con una visibilidad promedio de 87%, con un mínimo de 2% y un máximo de 100%.

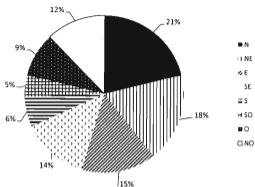


Figura 14. Orientación de los individuos en las perchas en la temporada 2016.

Comportamiento

Durante el 2015 se registraron 378 despliegues dentro del lek, de los cuales tres fueron cópulas (0.79%). La mayor parte de los registros correspondieron al comportamiento A ($n = 218$, 57.67%) y J ($n = 110$, 29.10%). Asimismo, las actividades con el menor-número de observaciones son las relacionadas con los despliegues de cortejo como B ($n = 10$, 2.64%), I ($n = 8$, 2.11%), G ($n = 7$, 1.85%), D ($n = 4$, 1.05%), C ($n = 2$, 0.52%), E ($n = 1$, 0.26%), y K ($n = 15$, 3.96%) (Fig. 15a).

Por otro lado, en el 2016 se registraron 513 despliegues, en donde 10 corresponden a cópulas (1.94%). Los machos principalmente realizaron el comportamiento A ($n = 298$, 58.09%), J ($n = 75$, 14.62%), y B ($n = 42$, 8.19%). El menor número de observaciones se registraron en los despliegues de cortejo como G ($n = 28$, 5.46%), I ($n = 12$, 2.34%), C ($n = 10$, 1.95%), E ($n = 8$, 1.56%), F ($n = 8$, 1.56%), D ($n = 5$, 0.97%), y K ($n = 17$, 3.31%) (Fig. 15b).

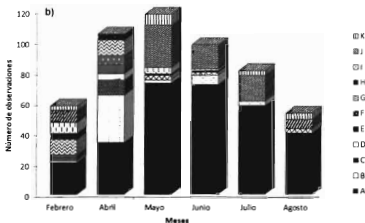
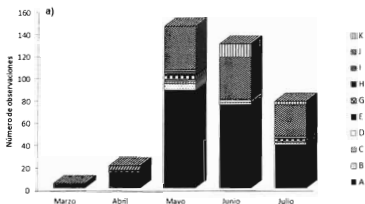


Figura 15. Número de observaciones de los diferentes comportamientos que realiza *Phaethornis mexicanus* durante: a) 2015 y b) 2016.

El comportamiento de los individuos varió significativamente entre ambas temporadas reproductivas ($\chi^2 = 227.9$, $p = 0.019$). En el 2016 los machos cantaror más (despliegues A, B) a diferencia del 2015; en este último año los machos dedicaron más tiempo a estar perchados en silencio (despliegue J). En cuanto a las cópulas, se observó que los machos obtuvieron más apareamientos con las hembras en el 2016 (despliegue H) (Cuadro 2). Únicamente en los despliegues D y K no hubo diferencias significativas entre temporadas.

Cuadro 2. Diferencia en los valores de frecuencia de los despliegues en ambas temporadas reproductivas. Se muestran los valores de chi-cuadrada, en negritas se indican los comportamientos significativos.

Comportamiento	2015	2016
A	-0.06144342	9.54719289
B	-2.56779538	5.90079808
C	-1.36989904	2.98823951
D	0.09304842	1.14693947
E	-1.44225053	2.87608171
F	-1.84226475	3.25501282
G	-2.03678297	4.76239908
H	-1.07099003	2.71061016
I	-0.16645008	2.05344348
J	3.5573491	1.66865817
K	0.38654662	1.92494487

El comportamiento de *Phaethornis mexicanus* varió a lo largo del día durante ambas temporadas (Fig. 16 a, b). En el 2015, los machos iniciaron a vocalizar a las 07:00 de la mañana, principalmente de 08:00 a 10:00, al medio día (12:00) y en la tarde a las 14:00, disminuyendo la actividad a las 16:00, con una duración máxima de 15 minutos (Cuadro 3). Además, realizaron algunas pausas para acicalarse, rascarse, secarse o limpiarse el pico, con mayor frecuencia a las 10:00 de la mañana (despliegue J), con una duración de 0.05 seg. a tres minutos. Los machos obtuvieron más cortejos con las hembras a las 8:00 y 10:00, por el contrario a las 11:00 y 16:00 no realizaron cortejos, ya que estuvieron cantando y en ocasiones perchados en silencio (despliegues: J y K). Mientras que las cópulas se observaron a las 12:00, 13:00 y 15:00 horas (Fig. 16a).

En el 2016, *P. mexicanus* cantó mayormente de 10:00 a 11:00 de la mañana y a las 13:00 de la tarde, siendo menor la actividad de 07:00 a 08:00 y a las 17:00, con una duración máxima de 17 minutos (Cuadro 3). Los machos estuvieron perchados en silencio (despliegue J) con mayor frecuencia de 11:00 a 13:00, con una duración de 0.03 seg. a cinco minutos. Además, obtuvieron más cortejos a las 09:00 de la mañana y de 13:00 a 14:00 de la tarde. Mientras que las cópulas se observaron con mayor frecuencia a las 14:00 horas (Fig. 16b).

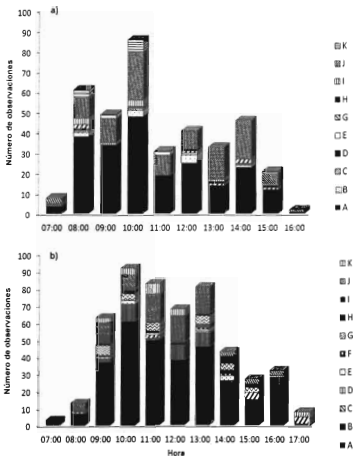


Figura 16. Variación del comportamiento de *Phaethornis mexicanus* a lo largo del día. Temporada reproductiva: a) 2015 y b) 2016.

Cuadro 3. Duración de los comportamientos que realizó *Phaethornis mexicanus* en el lek durante ambas temporadas (se expresa en minutos).

Comportamiento	2015		2016	
	Mínimo	Máximo	Mínimo	Máximo
A	0.03	15	0.05	17
B	0.13	11	1	6
C	-	3	2	5
D	0.2	3	0.05	4
E	-	-	0.01	7
F	-	-	0.01	2
G	0.08	13	0.01	6
H	-	0.01	0.11	1
I	4	8	0.05	1
J	0.05	3	0.03	5
K	0.05	3	0.05	1

Dentro del lek se registraron en total 58 persecuciones entre los individuos, de las cuales 31 se observaron en el 2015 y 27 en el 2016. En el 2015, se registraron 27 persecuciones entre dos individuos y cuatro de tres individuos, con una duración de uno a seis minutos. La mayor parte de los registros fueron en abril ($n= 10$) y el menor número en marzo ($n= 1$). Mientras que en el 2016, 22 persecuciones fueron de dos individuos y cinco de tres, pero el mayor número de registros se observó en mayo ($n= 14$) y el menor en agosto ($n= 1$). Por otra parte,

en el 2015 se observó un comportamiento agonístico agresivo o defensivo contra individuos de *Amazilia rutila* en dos ocasiones, ya que esta especie utilizó dos perchas dentro del territorio de *Phaethornis* cuando estaba cantando, moviendo rápidamente la cola y pico, persiguiéndolo hasta alejarlo de la percha. Así mismo, en el 2016 también se registró un comportamiento agonístico de *P. mexicanus* con *A. rutila*, persiguiéndolo cerca de su territorio.

Con respecto a la clasificación de los machos en relación a su canto tenemos que en el 2015, los machos clasificados como MA cantaron en promedio 5.99 ± 0.6 min (5.0-8.5, mínimo y máximo respectivamente), mientras que los machos en el grupo ME cantaron en promedio 2.43 ± 0.2 (0.5-3.9) min. Los machos que cantan más tiempo, inician primero este despliegue en comparación con los machos que cantan menos (Logrank Mantel-Cox: $\chi^2 = 6.22$, $df = 1$, $p = 0.01$; Fig. 17a). En el 2016, los machos del grupo MA cantaron en promedio 5.91 ± 0.1 min (5.5-6.5), mientras que los machos del grupo ME cantaron en promedio 1.86 ± 0.2 min (0.5-3.7). Sin embargo, ambos (MA y ME) inician prácticamente al mismo tiempo a cantar (Logrank Mantel-Cox: $\chi^2 = 0.251$, $df = 1$, $p = 0.616$; Fig. 17b).

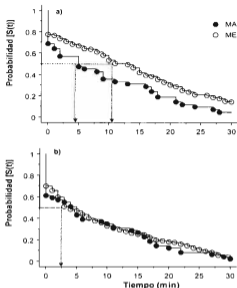


Figura 17. Tiempo en el que inician a cantar dos grupos de machos a) en la temporada reproductiva 2015 y b) 2016. (MA = machos que cantan más) y (ME= machos que cantan menos).

El análisis de la probabilidad de ocurrencia de eventos de cortejo al inicio, mitad y final de la época reproductiva (2015-2016), mostró que hay mayor probabilidad de registrar eventos de cortejo al final y mitad de la temporada con respecto al inicio (Logrank Mantel-Cox: $\chi^2 = 17.366$, $df = 2$, $p < 0.05$, Fig. 18). Comparando ambas temporadas reproductivas, se encontraron diferencias significativas en el comportamiento de los individuos ($\chi^2 = 227.89$, $p = 0.018$).

incrementando los registros del canto, cortejo con las hembras y las cópulas en el 2016.

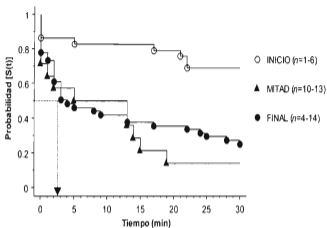


Figura 18. Comparación entre las diferentes etapas de la época reproductiva utilizando un análisis de supervivencia. Se muestra entre paréntesis el número de machos en cada etapa. —

DISCUSIÓN

Descripción de la vegetación y entorno del lek

Algunas especies de la familia Trochilidae, particularmente del género *Phaethornis*, forman leks en laderas de montañas con vegetación secundaria y cerca de cuerpos de agua (p. ej. *P. longuemareus* Wiley, 1971; *P. longirostris* Stiles y Wolf, 1979), no obstante, las descripciones de la conducta y formación de leks son limitadas y muy poco detalladas (ver Barash, 1972; Feinsinger, 1977; Martínez-García *et al.*, 2013). En este estudio se provee información de las características del hábitat que usa *Phaethornis mexicanus* (grupo *griseoventer*) y su sistema de apareamiento en una zona tropical del oeste de México.

En la localidad de La Bajada, *Phaethornis mexicanus* estableció un lek en un sitio con las características que han sido descritas para el género al que pertenece, es decir, con vegetación secundaria densa, rodeada de cultivos y cerca de un arroyo, como en *P. longirostris* (Stiles y Wolf, 1979). Así mismo, en otras especies de la familia Trochilidae se ha reportado que establecen sus leks en vegetación secundaria, cerca de cultivos o bien rodeados de bosques maduros como es el caso de *Campylopterus curvipennis* (González y Ornelas, 2009), *Colibri thalassinus* (Martínez-García *et al.*, 2013) y *Selasphorus calliope* (Hutto, 2014).

Dentro del lek se registraron especies de plantas comúnmente asociadas a vegetación secundaria (p. ej. las especies arbóreas *Luehea candida* y *Guazuma ulmifolia*) de la familia Malvaceae (Téllez, 1995), además de algunas plantas anuales (p. ej. Rubiaceae), lianas y árboles de menor altura, que conforman un

sotobosque denso y complejo (Barlow *et al.*, 2007), y que proporciona perchas para los individuos. Además, *Attalea cohune* y *Esenbeckia berlandieri* son plantas abundantes, que proporcionan sombra al sotobosque.

En este contexto se considera que la vegetación secundaria es un hábitat importante para muchas especies de aves tanto residentes como migratorias, ya que proporciona refugio y abundante alimento, tales como frutos y flores, que están disponibles durante la mayor parte del año (Blake y Loiselle, 2001; Navarro-Alberto *et al.*, 2016). Al respecto, Navarro-Alberto *et al.* (2016) mencionan que la vegetación secundaria con mayor edad (>10 años), alberga una mayor diversidad de colibríes a diferencia de sitios con vegetación secundaria reciente, por lo tanto su riqueza y abundancia están asociadas al nivel de sucesión de la vegetación.

Con respecto a la estructura de la vegetación, Vega *et al.* (2003) mencionan que este aspecto es relevante para explicar la abundancia de muchas especies de aves. Un ejemplo es *P. longirostris*, especie que se encuentra en sitios densos, con una cobertura del dosel de más del 50%, siendo este último uno de los atributos de la vegetación más importantes para explicar la presencia y abundancia de la especie en selvas húmedas del este de México (Vega *et al.*, 2003).

Los machos al establecer sus leks en sitios con sotobosque denso, tienen mayor disponibilidad de perchas para seleccionar sus territorios. De esta manera, la selección de las perchas y sus orientaciones, pueden estar influidas por la estructura de la vegetación, además de que en estos leks los individuos no son fácilmente detectados por los depredadores (Lack, 1968 citado por Stiles y Wolf,

1979). Por ello, la ventaja de establecerse en sitios con vegetación densa es proveer protección a los individuos durante la exhibición en el lek.

Por otro lado, la duración y la temporalidad del lek pueden estar determinadas por el período reproductivo de la especie, las condiciones climáticas y la disponibilidad de alimento (Stiles, 1981; Bradbury *et al.*, 1989; Pizo y Silva, 2001). Con respecto al período reproductivo, el lek de *P. mexicanus* estuvo activo, en general, durante un período de entre cinco y seis meses, con el mayor número de machos en mayo y junio, concordando con el pico de actividad del lek. En particular, en el lek de *Phaethornis mexicanus* el número de machos activos fue de 2 a 21, coincidiendo con el rango de variación reportado en otras especies de *Phaethornis* (Wiley, 1971; Stiles y Wolf, 1979; Ramjohn *et al.*, 2003). En este sentido, los resultados obtenidos muestran que estas agregaciones son dinámicas cada año y están presentes sólo durante la época reproductiva.

Con respecto a las variables climáticas, estas pueden explicar la variación en el número de machos como en el caso de *Centrocercus urophasianus*, donde la precipitación y el viento son los factores más importantes (Bradbury *et al.*, 1989). Sin embargo, no fue el caso de *Phaethornis mexicanus*, por lo que es importante realizar futuros estudios para analizar con más detalle los factores ambientales que están influyendo en la dinámica del lek.

Por otro lado, Snow y Snow (1964) sugieren que uno de los principales factores que determina la época reproductiva de las aves es la disponibilidad de alimento. En general, se ha reportado que los movimientos de los colibríes están asociados a los períodos de floración de muchas especies de plantas (Stiles, 1975; Stiles, 1981). En este contexto, los colibríes ermitaños se consideran como

uno de los principales polinizadores de las plantas de *Heliconia*. Estas se caracterizan por tener corolas largas y curvas, además de producir gran cantidad de néctar (Stiles, 1975), siendo un recurso importante en su alimentación (Stiles y Wolf, 1979).

Gutiérrez-Báez (1996) sugiere que la floración de *Heliconia mooreana* es de abril a junio, lo que coincide con este trabajo. Sin embargo al menos en 2016, la floración fue de febrero a agosto. Además, el mes con el mayor número de flores de *H. mooreana* (mayo) coincide con el mayor pico de actividad de los individuos. De manera que la formación del lek de *Phaethornis mexicanus* puede estar determinado por la disponibilidad de flores de *H. mooreana* (Stiles y Wolf, 1979; Stiles, 1981; Pizo y Silva, 2001), con sus sitios de alimentación ubicados fuera del lek (Emlen y Oring, 1977; Dastagir *et al.*, 1997; Sanz, 2003).

Territorios y Comportamiento

De acuerdo a la organización espacial de los machos que participan en el lek de *Phaethornis mexicanus*, estos no están muy separados, pero el contacto visual es limitado debido a la densa vegetación y a la topografía, por lo que sólo mantienen contacto auditivo. Esta característica es típica de los leks de tipo "explosivo", lo cual ha sido reportado en algunas especies de la familia Trochilidae como en *P. longirostris* (Stiles y Wolf, 1979), *Calypte anna* (Powers, 1987), *Selasphorus calliope* (Tamm *et al.*, 1989), *Amazilia candida* (Atwood *et al.*, 1991), *Eupetomena macroura* (Pizo y Silva, 2001) y en *Colibri thalassinus* (Martínez-García *et al.*, 2013). Por lo tanto, para futuros estudios se sugiere registrar las frecuencias de

canto de cada macho con el fin de determinar con mayor precisión el centro y periferia del lek.

Por otra parte, la fidelidad de los individuos a los sitios de reproducción se ha reportado en diversos grupos taxonómicos, como en los peces, por ejemplo *Salvelinus alpinus* (Figenschou *et al.*, 2004), mamíferos en donde únicamente se ha observado en el gamo común, *Dama dama* (Apollonio *et al.*, 2003), y en las aves. En este último grupo es más frecuente observar el comportamiento de fidelidad a los sitios de reproducción, el cual se ha registrado en algunas familias como Otidae (Alonso *et al.*, 2012), Phasianidae (Yasmin y Yahya, 1996; Schroeder y Robb, 2003), Pipridae (Castro-Astor *et al.*, 2004) y en Trochilidae.

En *Phaethornis mexicanus*, a pesar de que los machos perdieron su marca se considera que algunos regresaron al mismo territorio, debido a que al menos el 56% de las perchas de 2015 fueron utilizadas en 2016. Esto es consistente con lo encontrado en otras especies de colibríes, como es el caso de *Eupetomena macroura*, *Stephanoxis lalandi*, *Colibri thalassinus* y *Phaethornis longuemareus* (Wiley, 1971; Pizo y Silva, 2001; González y Ornelas, 2009; Pizo, 2012; Martínez-García *et al.*, 2013).

La organización espacial de los territorios entre años pudo haber cambiado la dinámica del lek. Lo anterior puede ser debido a que en el 2016 algunas perchas fueron removidas durante el paso del huracán Patricia, por lo que probablemente fueron abandonadas y se establecieron nuevos territorios.

En general, la fidelidad de los machos a sus territorios, y al lek puede ser explicado por el éxito de apareamiento durante la temporada reproductiva previa (Bergerud y Gratson, 1988; Apollonio *et al.*, 2003). Además de ofrecer potenciales

ventajas, incluyendo el mantenimiento de un territorio ya establecido, y la reducción en el costo de búsqueda de un nuevo sitio (Bergerud y Gratson, 1988).

Por consiguiente, se sugiere que los machos al reunirse en leks pueden aumentar la posibilidad de obtener más apareamientos con las hembras, a diferencia de los machos que se exhiben solos (Stiles y Wolf, 1979). Además, en estas agrupaciones los machos al estar activos vocalizando, cooperan para atraer a las hembras (Stiles y Wolf, 1979) y después compiten por ellas (Skutch, 1964).

Los machos del género *Phaethornis* son monocromáticos, y debido a la densa vegetación, es difícil ubicar de forma visual a los individuos, por lo que el canto es la principal estrategia para atraer a las hembras (Ramjohn *et al.*, 2003), anunciar posesión de un territorio (MacDougall-Shackleton y Harbison, 1998; Ramjohn *et al.*, 2003; González y Ornelas, 2009), y determinar el éxito de obtener cópulas (Atwood *et al.*, 1991; Ornelas *et al.*, 2002).

Cabe señalar que los individuos registrados a lo largo del estudio dedicaron la mayor parte del tiempo a cantar, coincidiendo con lo encontrado en otros leks de aves (Yasmin y Yahya, 1996; Young *et al.*, 2000) y en los colibríes en particular (Atwood *et al.*, 1991; MacDougall-Shackleton y Harbison, 1998; Ornelas *et al.*, 2002; Ramjohn *et al.*, 2003; González y Ornelas, 2009; Hutto, 2014). En los colibríes el canto varía a lo largo del día, como es el caso de *P. mexicanus*, ya que vocaliza con más frecuencia en la mañana, con un segundo periodo de actividad en las primeras horas de la tarde, disminuyendo en las horas previas al anochecer, como se ha observado en *P. longirostris* (Stiles y Wolf, 1979), registrando las principales sesiones de canto en la mañana.

Así mismo, las pausas que realiza *P. mexicanus* entre las 10:00 y 11:00 de la mañana, concuerda con lo observado en *P. augusti*, la cual canta con mayor intensidad temprano en la mañana y a las últimas horas de la tarde (Ramjohn *et al.*, 2003), al igual que otras especies de colibries tales como *Amazilia candida* y *Lampornis amethystinus* (Atwood *et al.*, 1991; Ornelas *et al.*, 2002).

La variación de la actividad diaria puede estar relacionada con la disponibilidad de flores (Stiles y Wolf, 1979). Otra posible explicación es que hay más machos activos durante la mañana, y por lo tanto una mayor competencia entre ellos y es más probable observar hembras en los territorios, a diferencia de la tarde (Tamm *et al.*, 1989).

También, la posición del territorio en el lek puede estar influyendo en la variación del canto, donde los machos que están el centro cantan más que los machos de la periferia (MacDougall-Shackleton y Harbison, 1998; González y Ornelas, 2009). Así mismo, el estatus de dominancia está relacionado con la edad del individuo, es decir, los machos dominantes suelen ser adultos mientras que los subordinados son subadultos (Emlen, 1976). No obstante, la variación en el canto de *P. mexicanus* no parece estar relacionada con la posición en el lek. En el caso del estatus de dominancia, se recomienda determinar la edad y las diferencias morfológicas de los individuos que están participando en el lek, con el fin de confirmar ambos aspectos.

Otro aspecto importante en el éxito reproductivo de los machos es la tasa de exhibición, es decir, el número de despliegues que realiza un macho en un determinado periodo de tiempo (despliegues por minuto), de manera que los complejos despliegues involucran un alto costo energético para ellos (Höglund *et*

al., 1992) e indican la calidad genética de los individuos (Zahavi, 1991; Höglund et al., 1992; Droney y Hock, 1998; Martín-Vivaldi y Cabrero, 2002). En este contexto, los machos de *P. mexicanus* dedicaron la mayor parte del tiempo a estar en sus territorios, con un alto costo energético para cortejar a las hembras a lo largo del día y durante los periodos de mayor actividad del lek.

No obstante, la dificultad de registrar cópulas en *Phaethornis* (13 eventos en total en ambas temporadas) impidió evaluar el éxito reproductivo de los machos. Esto es consistente con Pizo y Silva (2001), quienes no observaron cópulas en *E. macroura*, a pesar de que esta especie tiene un periodo reproductivo largo (11 meses al año). Los autores sugieren que probablemente la densa cobertura de la vegetación no permitió observar esta interacción (Pizo y Silva, 2001). Por lo tanto, es deseable realizar estudios para definir el éxito reproductivo de los colibríes, en base a las cópulas, aumentando el tiempo de observación en todos los territorios del lek.

El comportamiento de los individuos de *P. mexicanus* varió significativamente entre ambas temporadas reproductivas, en contraste con lo encontrado en otros colibríes como *Selasphorus calliope*, donde no se observó una variación temporal en el comportamiento (Tamm et al., 1989). Sin embargo, estos autores encontraron que los machos realizaron más despliegues con las hembras hacia al final de la temporada, similar a lo encontrado en *P. mexicanus*. Estas diferencias pueden ser debido a que la organización espacial de los territorios cambió, ya que algunos probablemente fueron abandonados o se incluyeron nuevos (Pizo y Silva, 2001; González y Ornelas, 2009). Otra explicación podría ser el cambio en la composición de machos durante el establecimiento del

lek, por lo que los residentes reafirmaron sus relaciones de dominancia y la posición de sus territorios antes de la llegada de las hembras (Stiles y Wolf, 1979).

Finalmente, en este trabajo se confirma que *Phaethornis mexicanus* realiza los despliegues descritos por Stiles y Wolf (1979), no obstante durante el estudio se incluyeron nuevos despliegues, que son realizados por los machos durante la época reproductiva, con el fin de cortejar a las hembras y así aumentar sus probabilidades de obtener cópulas.

CONCLUSIONES

- El presente estudio provee una primera descripción de la dinámica y comportamiento de los individuos dentro de un lek de *Phaethornis mexicanus* (grupo *griseoventer*) en el oeste de México.
- *Phaethornis mexicanus* establece su lek en laderas con vegetación secundaria, con un sotobosque denso para seleccionar sus territorios.
- La época reproductiva de *Phaethornis mexicanus* (febrero a agosto) coincide con la disponibilidad de flores de *Heliconia mooreana*.
- La temperatura no explica la fluctuación en el número de machos que participan en el lek.
- De acuerdo a la organización espacial de los machos se considera que *Phaethornis mexicanus* estableció un lek de tipo "explosivo", sin un patrón claro de la jerarquía social de los machos.
- Los machos, muy probablemente, tienen una alta fidelidad a sus territorios dentro del lek.
- Los machos dedicaron la mayor parte del tiempo a cantar en ambas temporadas reproductivas, ya que en el género *Phaethornis* el canto es la principal estrategia para atraer a las hembras, anunciar posesión de un territorio y puede determinar el éxito de obtener cópulas.
- Se registraron pocas cópulas en *Phaethornis mexicanus*, debido probablemente a la densa cobertura de la vegetación, que no permitió registrar este comportamiento.

- En el 2015, los machos que cantaron más tuvieron mayor probabilidad de iniciar primero este despliegue y de mantenerse por más tiempo en su territorio, en comparación con los que cantan menos.
- Hay mayor probabilidad de registrar eventos de cortejo a la mitad y al final de la temporada reproductiva, lo cual coincide con el número de machos activos en el lek.
- Los registros de canto, cortejo con las hembras y las cópulas incrementaron en la temporada reproductiva 2016.

LITERATURA CITADA

- Abacus Concepts, Inc. 1996. Statview Reference. Abacus Concepts, Inc., Berkeley, CA.
- Alonso, J.C., Magaña, M. y Álvarez-Martínez, J.M. 2012. Male display areas in exploded leks: the importance of food resources for male mating success. *Behavioral Ecology* 23: 1296-1307.
- Apollonio, M., Scotti, M. y Gosling, L.M. 2003. Mating success and fidelity to territories in a fallow deer lek: a female removal experiment. *Naturwissenschaften* 90: 553-557.
- Arbeláez-Cortés, E. y Navarro-Sigüenza, A.G. 2013. Molecular evidence of the taxonomic status of western mexican populations of *Phaethornis longirostris* (Aves: Trochilidae). *Zootaxa* 3716: 81-97.
- Arita, L.H. y Kaneshiro, K.Y. 1989. Sexual selection and lek behavior in the mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Pacific Science* 43: 135-143.
- Arizmendi, M.C. y Berlanga, H. 2014. Colibries de México y Norteamérica. Hummingbirds of Mexico and North America. CONABIO, México.
- Atwood, J.L., Fitz, V.L. y Bamesberger, J.E. 1991. Temporal patterns of singing activity at leks of the white-bellied emerald. *Wilson Bulletin* 103: 373-386.
- Banks, R.C., Cicero, C., Dunn, J.L., Kratter, A.W., Rasmussen, P.C., Remsen, J.V., Rising, J.D. y Stotz, D.F. 2002. Forty-third supplement to the American Ornithologists' Union Check-list of North American Birds. *Auk* 119: 897-906.
- Barash, D.P. 1972. Lek behavior in the broad-tailed hummingbird. *Wilson Bulletin* 84: 202-203.

- Barlow, J., Gardner, T.A., Araujo, I.S., Ávila-Pires, T.C., Bonaldo, A.B., Costa, J., Esposito, M.C., Ferreira, L.V., Hawes, J., Hernández, M.I.M., Hoogmoed, M.S., Leite, R.N., Lo-Man-Hung, N.F., Malcolm, J.R., Martins, M.B., Mestre, L.A.M., Miranda-Santos, R., Nunes-Gutjahr, A.L., Overal, W.L., Parry, L., Peters, S.L., Ribeiro-Junior, M.A., da Silva, M.N.F., da Silva, C. y Peres, C.A. 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 18555-18560.
- Barrows, E.M. 2011. *Animal behavior desk reference: a dictionary of animal behavior, ecology, and evolution*. Taylor & Francis Group, USA.
- Beehler, B. 1983. Lek behavior of the lesser bird of paradise. *Auk* 100: 992-995.
- Bergerud, A.T. y Gratson, M.W. 1988. Survival and breeding strategies of grouse. Pp. 473-577. *In*: Bergerud, A.T. y Gratson, M.W. (eds.). *Adaptive strategies and population ecology of northern grouse*. University of Minnesota Press. Minneapolis, Minnesota.
- Birdlife International y NatureServe. 2012. *Bird species distribution maps of the world. Version 2.0*. BirdLife International, Cambridge, UK and NatureServe, Arlington, USA.
- Blake, J.G. y Loiselle, B.A. 2001. Bird assemblages in second-growth and old-growth forests, Costa Rica: perspectives from mist nets and point counts. *Auk* 118: 304-326.
- Bóveda, P.A. 2012. *Sistema de apareamiento del lobo marino *Arctocephalus australis*: hacia una nueva clasificación*. Tesis de licenciatura. Universidad de la República Uruguay, Uruguay.

- Bradbury, J.W., Vehrencamp, S.L. y Gibson, R.M. 1989. Dispersion of displaying male sage grouse. I. Patterns of temporal variation. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 24: 1-14.
- Castro-Astor, I.N., Alves, M.A.S. y Cavalcanti, R.B. 2004. Display behavior and spatial distribution of the red-headed manakin in the atlantic forest of Brazil. *Condor* 106: 320-335.
- Chesser, R.T., Banks, R.C., Burns, K.J., Cicero, C., Dunn, J.L., Kratter, A.W., Lovette, I.J., Navarro-Sigüenza, A.G., Rasmussen, P.C., Remsen, J.V., Jr, Rising, J.D., Stotz, D.F. y Winker, K. 2015. Fifty-sixth Supplement to the American Ornithologists' Union Check-list of North American Birds. *Auk* 132: 748-764.
- Córdoba-Aguilar, A., Raihani, G., Serrano-Meneses, M.A. y Contreras-Garduño, J. 2008. The lek mating system of *Hetaerina* damselflies (Insecta: Calopterygidae). *Behaviour* 146: 189-207.
- Dastagir, S., Di Minni, K., Pritsky, J. y Saadati, H. 1997. Evolution of leks. Department of Biology, College of Arts and Science. New York University, New York, USA.
- Dijkstra, P.D., Van der Zee, E.M. y Groothuis, T.G.G. 2008. Territory quality affects female preference in a Lake Victoria cichlid fish. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62: 747-755.
- Droney, D.C. y Hock, M.B. 1998. Male sexual signals and female choice in *Drosophila grimshawi* (Diptera: Drosophilidae). *Journal of Insect Behavior* 11: 59-71.

- Emlen, S.T. 1976. Lek organization and mating strategies in the bullfrog. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1: 283-313.
- Emlen, S.T. y Oring, L.W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- Escutia, J.A., Ruiz-Jiménez, C.A. y Luna, I. 2004. Modificación del formato P (unidades de muestreo del bosque) en el Bosque Mesófilo de Montaña de Lolotla, Hidalgo, México. Biblioteca de los estudios de los recursos comunes. X Conferencia Bienal de la Asociación Internacional para el Estudio de la Propiedad Colectiva (IASCP) Oaxaca.
- Feinsinger, P. 1977. Notes on the hummingbirds of Monteverde, Cordillera de Tilarán, Costa Rica. *Wilson Bulletin* 89: 159-164.
- Felton, A., Felton, A.M. y Lindenmayer, D.B. 2008. The display of a Reddish Hermit (*Phaethornis ruber*) in a lowland rainforest, Bolivia. *Wilson Journal of Ornithology* 120: 201-204.
- Figenschou, L, Folstad, L y Liljedal, S. 2004. Lek fidelity of male arctic charr. *Canadian Journal of Zoology* 82: 1278-1284.
- Fiske, P., Rintamäki, P.T. y Karvonen, E. 1998. Mating success in lekking males: a meta-analysis. *Behavioral Ecology* 9: 328-338.
- Forcey, J.M. y Aragón, R. 2009. Notes on Oaxacan birds. *Huitzil* 10: 38-47.
- González, C. y Ornelas, J.F. 2009. Song variation and persistence of song neighborhoods in a lekking hummingbird. *Condor* 111: 633-640.
- Gosling, L.M. y Petrie, M. 1990. Lekking in topi: a consequence of satellite behaviour by small males at hotspots. *Animal Behaviour* 40: 272-287.

- Grafe, T.U. 1997. Costs and benefits of mate choice in the lek-breeding reed frog, *Hyperolius marmoratus*. *Animal Behaviour* 53: 1103-1117.
- Guijarro, H. y Vargas, G. 2009. Sistema de apareamiento de *Omophilus picipes* (Coleóptera: Tenebrionidae) en el sureste de España. *Zoologica Baetica* 20: 73-83.
- Gutiérrez-Báez, C. 1996. Heliconiaceae de México (los platanillos). *La Ciencia y el Hombre* 22: 119-148.
- Hilty, S.L. y Brown, W.L. 1986. A guide to the birds of Colombia. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Höglund, J. y Alatalo, R.V. 1995. *Leks*. Princeton University Press, Princeton.
- Höglund, J., Kalas, J.A. y Fiske, P. 1992. The costs of secondary sexual characters in the lekking great snipe (*Gallinago media*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30: 309-315.
- Howard, D.R., Lee, N., Hall, C.L. y Mason, A.C. 2011. Are centrally displaying males always the centre of female attention? Acoustic display position and female choice in a lek mating subterranean insect. *Entomology* 117: 199-207.
- Howell, S.N.G. y Webb, S. 1995. A guide to the birds of Mexico and Northern Central America. Oxford University Press. New York, USA.
- Hutto, R.L. 2014. Time budgets of male calliope hummingbirds on a dispersed Lek. *Wilson Journal of Ornithology* 126: 121-128.
- INEGI (Instituto Nacional de estadística y Geografía). 2015. Disponible, en línea: <http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/mapadigital/>. Consulta 21 de Junio de 2015.

- Jiguet, F. y Bretagnolle, V. 2014. Sexy males and choosy females on exploded leks: correlates of male attractiveness in the Little Bustard. *Behavioural Processes* 103: 246-255.
- Jiguet, F., Arroyo, B. y Bretagnolle, V. 2000. Lek mating systems: a case study in the little bustard *Tetrax tetrax*. *Behavioural Processes* 51: 63-82.
- Kimsey, L.S. 1980. The behaviour of male orchid bees (Apidae, Hymenoptera, Insecta) and the question of leks. *Animal behaviour* 28: 996-1004.
- Kirkpatrick, M. y Ryan, M.J. 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature* 350: 33-38.
- Kress, W.J. 2012. Heliconiaceae. *In*: Moran, R. C. y Riba, R. (eds.). *Flora Mesoamericana*. 7(1): 1-33.
- Kricher, J. 2006. *Un Compañero Neotropical. Una introducción a los animales, plantas, y ecosistemas del trópico del nuevo mundo*. American Birding Association.
- Lack, D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. London, Methuen.
- Lot, A. y Chiang, F. 1986. *Manual de Herbario*. Consejo Nacional de la Flora de México A.C. México.
- MacDougall-Shackleton, E. y Harbison, H. 1998. Singing behavior of lekking green hermits. *Condor* 100: 149-152.
- Maier, R. 2001. *Comportamiento animal: un enfoque evolutivo y ecológico*. McGraw-Hill Interamericana. México.
- Martínez-García, V., Lara, C. y Ornelas, J.F. 2013. Lek characteristics and the static male song of the green violet-ear (*Colibri thalassinus*) during a 3-year

- study in a temperate forest of central Mexico. *Ornitología Neotropical* 24: 183-200.
- Martin-Vivaldi, M. y Cabrero, J. 2002. Selección sexual. Pp. 235-259. *In*: Soler, M. (ed.). *Evolución la base de la biología*. Proyecto Sur de Ediciones, S. L. Granada, España.
- McKaye, K.R. 1983. Ecology and breeding behavior of a cichlid fish, *Cyrtocara eucinostomus*, on a large lek in Lake Malawi, Africa. *Environmental Biology of Fishes* 8: 81-96.
- McKaye, K.R., Louda, S.M. y Stauffer, J.R. 1990. Bower size and male reproductive success in a cichlid fish lek. *American Naturalist* 135: 597-613.
- Moreno, C.E. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T- Manuales y Tesis SEA, España.
- Morochz, C.G. 2010. *Comportamiento y distribución del pájaro paraguas longipéndulo *Cephalopterus penduliger* en el occidente de Ecuador*. Tesis de Licenciatura. Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales. Universidad San Francisco de Quito. Quito.
- Mostacedo, B. y Fredericksen, T. 2000. *Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal*. Proyecto BOLFOR. Santa Cruz, Bolivia.
- Navarro-Alberto, J.A., Leirana-Alcocer, J.L., Hernández-Betancourt, S.F. y Guerrero-González, L.L. 2016. Palomas (Columbidae), pájaros carpinteros (Picidae) y colibríes (Trochilidae) como indicadores de sucesión en la selva baja de Dzilam, Yucatán, México. *Huitzil* 17: 1-7.

- Oliveira, R.F. y Almada, V.C. 1998. Mating tactics and male-male courtship in the lek-breeding cichlid *Oreochromis mossambicus*. *Journal of Fish Biology* 52: 1115-1129.
- Ornelas, J.F. 1996. El origen y evolución de los colibríes. *Ciencias* 42: 38-47.
- Ornelas, J.F., González, C. y Uribe, J. 2002. Complex vocalizations and aerial displays of the amethyst-throated hummingbird (*Lampornis amethystinus*). *Auk* 119: 1141-1149.
- Pacheco, A. y Laverde, O. 2004. Comportamiento reproductivo de *Chiroxiphia lanceolata* (Pipridae: aves) en un bosque intervenido del Tolima, Colombia. *Acta Biológica Colombiana* 9: 47-54.
- Pie, M.R. 1998. Lek behavior as the mating strategy of *Setellia* sp. (Diptera: Richardiidae). *Journal of insect behavior* 11: 823-832.
- Pizo, M.A. 2012. Lek behavior of the plovercrest (*Stephanoxis lalandi*, Trochilidae). *Wilson Journal of Ornithology* 124: 108-115.
- Pizo, M.A. y Silva, W.R. 2001. The dawn lek of the swallow-tailed hummingbird. *Wilson Bulletin* 113: 388-397.
- Powers, D.R. 1987. Effects of variation in food quality on the breeding territoriality of the male Anna's Hummingbird. *Condor* 89: 103-111.
- Prum, R.O. 1990. Phylogenetic analysis of the evolution of display behavior in the neotropical manakins (Aves: Pipridae). *Ethology* 84: 202-231.
- Prum, R.O. 1994. Phylogenetic analysis of the evolution of alternative social behavior in the manakins (Aves: Pipridae). *Evolution* 48: 1657-1675.

- R Core Team, 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ramjohn, C.L., Lucas, F.B., Hayes, F.E., Ballah, S.T., Johnson, N. C. y Garcia, K.M. 2003. Lek mating behavior of the Sooty-capped Hermit (*Phaethornis augusti*) in the Paria Peninsula of Venezuela. *Journal of Field Ornithology* 74: 205-209.
- Rico-Guevara, A. y Araya-Salas, M. 2015. Bills as daggers? A test for sexually dimorphic weapons in a lekking hummingbird. *Behavioral Ecology* 26: 21-29.
- Rintamäki, P.T., Alatalo, R.V., Höglund, J. y Lundberg, A. 1995. Male territoriality and female choice in black grouse leks. *Animal Behaviour* 49: 759-767.
- Rintamäki, P.T., Höglund, J., Alatalo, R.V. y Lundberg, A. 2001. Correlates of male mating success on black grouse (*Tetrao tetrix* L.) leks. *Annales Zoologici Fennici* 38: 99-109.
- Rodríguez-Ferraro, A. y Azpiroz, A.B. 2005. Notes on the natural history of the andean cock-of-the-rock (*Rupicola peruviana*) in western Venezuela. *Ornitología Neotropical* 16: 105-108.
- Rojas, S.V. 2008. Organización espacial y patrón temporal de canto en un lek de *Perissocephalus tricolor* (Cotingidae). *Revista Brasileira de Ornitología* 16: 214-220.
- Rzedowski, J. 2006. 1ra. Edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México.
- Rzedowski, J. y McVaugh, R. 1966. La vegetación de Nueva Galicia. *Contributions from the University of Michigan Herbarium* 9: 1-123.

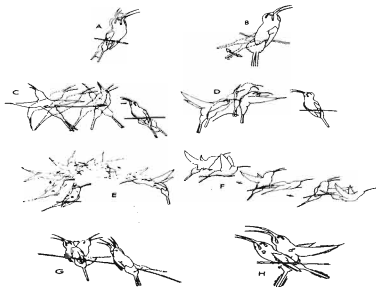
- Sanz, J.J. 2003. Evolución de los sistemas de apareamiento. Pp. 271-282. *In*: Soler, M. (ed.). Evolución, la base de la biología. Granada: Proyecto Sur Ediciones.
- Schroeder, M.A. y Robb, L.A. 2003. Fidelity of greater sage-grouse *Centrocercus urophasianus* to breeding areas in a fragmented landscape. *Wildlife Biology* 9: 291-299.
- SEMANAY (Secretaria del Medio Ambiente Nayarit). 2014. Disponible, en línea: http://www.semanay.nayarit.gob.mx/bitacora_ambiental/03-poermbbcsb/documento/costa_sur.pdf. Consulta: 9 de Junio de 2014.
- Shorey, L. 2002. Mating success on white-bearded manakin (*Manacus manacus*) leks: male characteristics and relatedness. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52: 451-457.
- Skutch, A.F. 1964. Life histories of hermit hummingbirds. *Auk* 81: 5-25.
- Smith, N., Mori, S.A., Henderson, A., Stevenson, D.W. y Heald, S.V. 2004. Flowering Plants of the Neotropics. The New York Botanical Garden. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Snow, D.W. y Snow, B.K. 1964. Breeding seasons and annual cycles of Trinidad land-birds. *Zoologica* 49: 1-35.
- Standley, P.C. 1961. Fagaceae-Fabaceae. *In*: Trees and Shrubs of Mexico. Contributions from the United States National Herbarium. 23(2): 515.
- Standley, P.C. y Steyermark, J.A. 1952. Musaceae. *In*: Flora de Guatemala. Fieldiana, Botany. 24(3): 178-186.
- Stiles, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56: 285-301.

- Stiles, F.G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68: 323-351.
- Stiles, F.G. y Wolf, L.L. 1973. Techniques for color-marking hummingbirds. *Condor* 75: 244-245.
- Stiles, F.G. y Wolf, L.L. 1979. Ecology and evolution of lek mating behavior in the long-tailed hermit Hummingbird. *Ornithological Monographs* 27: 1-78.
- Tamm, S., Armstrong, D.P. y Tooze, Z.J. 1989. Display behavior of male calliope hummingbirds during the breeding season. *Condor* 91: 272-279.
- Téllez, O. 1995. Flora, Vegetación y Fitogeografía de Nayarit, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Vega, J.H., Rappole, J.H. y Escalante, P. 2003. Identificación del hábitat de ocho especies de aves tropicales mediante análisis de regresión, en los Tuxtlas, Veracruz, México. *Anales del Instituto de Biología serie Zoología* 74: 195-201.
- Wiley, R.H. 1971. Song groups in a singing assembly of little hermits. *Condor* 73: 28-35.
- Williamson, S.L. 2001. Hummingbirds of North America. Peterson Field Guides. New York, USA.
- Yasmin, S. y Yahya, H.S.A. 1996. Correlates of mating success in indian peafowl. *Auk* 113: 490-492.
- Young, J.R., Braun, C.E., Oyler-McCance, S.J., Hupp, J.W. y Quinn, T.W. 2000. A new species of sage-grouse (Phasianidae: *Centrocercus*) from southwestern Colorado. *Wilson Bulletin* 112: 445-453.

Young, K.A., Genner, M.J., Joyce, D.A. y Haesler, M.P. 2009. Hotshots, hot spots, and female preference: exploring lek formation models with a bower-building cichlid fish. *Behavioral Ecology* 20: 609-615.

Zahavi, A. 1991. On the definition of sexual selection, Fisher's model, and the evolution of waste and of signals in general. *Animal Behaviour* 42: 501-503.

Anexo 1. Despliegues de *Phaethornis longirostris* de acuerdo a Stiles y Wolf (1979).
 Comportamientos: A) Macho perchado (postura de un macho cantando en la ausencia de un intruso), B) Macho vocalizando con un movimiento vigoroso de la cola, un intruso cerca de la percha (macho perchado), C) Flota-gira en el aire de un lado a otro (presencia de otro individuo-posiblemente la hembra) - cortejo, D) Volando de atrás hacia adelante (presencia de otro individuo - posiblemente la hembra) - cortejo, E) Cambio de percha dentro de su territorio (saliendo de una percha), F) Cambio de percha (llegando a otra percha) - llega otro individuo y el que estaba perchado se va, G) Movimiento del pico y la cola de lado a lado (dos individuos en la misma percha) - previo a la cópula, H) Cópula, I) Un individuo frente a otro, abriendo y cerrando el pico (despliegue en el aire), J) Perchado en silencio, K) Perchado en silencio, moviendo la cola abierta de arriba-abajo



Anexo 2. Parámetros de las especies de plantas dentro y fuera del lek. n= número de individuos, FR= frecuencia relativa, AB= área basal, ABR= área basal relativa, IVIR= índice de valor de importancia relativo. En negritas se indican los valores más altos de IVIR.

Familia	Especie	n	DENTRO			
			FR	AB	ABR	IVIR
Arecaceae	<i>Attalea cohune</i>	21	36.206	0.553	48.619	42.41
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i>	3	5.172	0.047	4.185	4.678
Fabaceae	<i>Swarzia simplex</i>	6	10.344	0.032	2.870	6.607
Lauraceae	<i>Litsea glaucescens</i>	3	5.172	0.078	6.891	6.031
Malvaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i>	1	1.724	0.061	5.415	3.569
Meliaceae	<i>Trichilia hirta</i>	1	1.724	0.001	0.168	0.946
Moraceae	<i>Ficus</i> sp.	1	1.724	0.176	15.53	8.635
Nyctaginaceae	<i>Guapira petenensis</i>	1	1.724	0.001	0.100	0.912
Primulaceae	<i>Ardisia oaxacana</i>	1	1.724	0.047	4.200	2.962
Rubiaceae	<i>Hamelia xorullensis</i>	3	5.1724	0.016	1.449	3.310
Rubiaceae	<i>Psychotria horizontalis</i>	2	3.448	0.010	0.908	2.178
Rubiaceae	<i>Exostema mexicanum</i>	1	1.724	0.014	1.233	1.478
Rubiaceae	<i>Randia armata</i>	1	1.724	0.001	0.147	0.935
Rutaceae	<i>Esenbeckia berlandieri</i>	10	17.24	0.068	6.045	11.64
Salicaceae	<i>Xylosma panamensis</i>	1	1.724	0.015	1.384	1.554
Salicaceae	<i>Xylosma</i> sp.	1	1.724	0.008	0.716	1.220
Salicaceae	Especie1	1	1.724	0.001	0.137	0.930
Riqueza (S)	17		100		100	100
N	58					

Anexo 2. (Continuación) Parámetros de las especies de plantas dentro y fuera del lek. n= número de individuos, FR= frecuencia relativa, AB= área basal, ABR= área basal relativa, IVIR= índice de valor de importancia relativo.

FUERA

Familia	Especie	n	FR	AB	ABR	IVIR
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i>	2	4.166	0.657	39.833	22.00
Arecaceae	<i>Attalea cohune</i>	19	39.583	0.605	36.688	38.13
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i>	2	4.166	<0.001	<0.001	2.083
Euphorbiaceae	<i>Croton suberosus</i>	2	4.166	0.004	0.257	2.211
Fabaceae	<i>Lonchocarpus lanceolatus</i>	3	6.25	0.133	8.067	7.158
Fabaceae	<i>Inga eriocarpa</i>	2	4.166	0.093	5.637	4.901
Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>	1	2.083	<0.001	<0.001	1.041
Fabaceae	Especie 7	1	2.083	0.000	0.008	1.046
Fabaceae	Especie 8	1	2.083	<0.001	0.004	1.043
Fabaceae	Especie 9	1	2.083	<0.001	0.006	1.045
Lauraceae	<i>Licaria cervantesii</i>	1	2.083	0.020	1.219	1.651
Meliaceae	<i>Guarea glabra</i>	1	2.083	0.001	0.108	1.095
Moraceae	<i>Brosimum alcastrum</i>	1	2.083	0.003	0.212	1.147
Piperaceae	<i>Piper arboreum</i>	1	2.083	0.002	0.139	1.111
Primulaceae	<i>Ardisia mexicana</i>	1	2.083	<0.001	<0.001	1.041
Rubiaceae	<i>Randia armata</i>	1	2.083	<0.001	<0.001	1.041
Rubiaceae	<i>Sommerra grandis</i>	1	2.083	<0.001	<0.001	1.041
Sapindaceae	<i>Thouinidium decandrum</i>	1	2.083	<0.001	<0.001	1.041
Sapotaceae	<i>Pouteria campechiana</i>	1	2.083	<0.001	<0.001	1.041
	Especie 2	1	2.083	0.021	1.323	1.703
	Especie 3	1	2.083	0.004	0.254	1.169
	Especie 4	1	2.083	0.016	0.975	1.529
	Especie 5	1	2.083	0.052	3.161	2.622
	Especie 6	1	2.083	0.034	2.099	2.091
Riqueza (S)	24		100		100	100
N	48					