



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES
I Z T A C A L A

ECOLOGIA TROFICA DE Jacana spinosa (Aves:
Jacanidae) DURANTE LA TEMPORADA
REPRODUCTIVA EN LOS HUMEDALES DE
ALVARADO, VER.

TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A :

RAMIRO FLORES XOLOCOTZI

Director de Tesis: Biólogo Atahualpa Eduardo Desucre Medrano



LOS REYES IZTACALA, EDO. DE MEX.

1994



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Esta tesis se realizó con el apoyo de una Beca otorgada por el Subcomité de Becas de DGAPA, UNAM. Agradezco esta distinción hecha al presente trabajo a nombre de todas las personas que intervinieron en su realización.

La niñez es la única época de la vida en que el hombre civilizado puede escoger a su gusto entre las ramas de un árbol y su silla de la sala, y siendo así, ¿Había yo de privar a este muchacho de tal privilegio solo porque a mí, como hombre de edad, no me era permitido disfrutarlo?

Lo sorprendente es advertir que ese mismo director de escuela aprobaba que los niños estudiaran botánica. él cree que sea bueno el conocimiento impersonal del árbol, porque es ciencia, pero no piensa lo mismo respecto de la experiencia personal.

Rabindranath Tagore

DEDICATORIA

A Tacubaya, o sea:

a Ines, a Misa* y a la Sra. Carmen; a Chinto "el chango" y esa pléyade de infantes; a Julio y Armando ¡Como en los viejos tiempos!; a Verónica, a Nubia, a los domingos en aquel cine, a ¡todo!

O sea: a Tacubaya.

A Karina con cariño.

A mis amigos Rubén, Alex y Giovanni.

* Misael este trabajo está especialmente dedicado a tí,
es que te fuiste tan pronto y tan lejos...

HASTA SIEMPRE

AGRADECIMIENTOS

A Los Biólogos Patricia Ramírez Bastida, Tizoc Altamirano Alvarez, Rodolfo García Collazo y Jorge Gerzanowies revisores y sinodales por sus observaciones y sugerencias hechas al presente trabajo.

Al Biólogo Atahualpa E. De Sucre Medrano Director de esta tesis, por brindarme su amistad y conocimientos en el campo de la Ornitología "gracias Maestro".

En Alvarado, Ver. Gracias al "Machi" y a Juanis por proporcionar desinteresadamente hospedaje y alimentación durante mi estadía en el Puerto.

Al Ingeniero Pablo Torres por facilitar las instalaciones del CETMAR en Alvarado, Veracruz para las actividades de laboratorio.

A los pasantes de Biólogo Luis E. Cisneros por su apoyo en el campo y a Juana Morales por facilitarme la colecta de plantas.

A todas aquellas personas que intervinieron en la colecta de organismos y en la identificación de los taxa encontrados.

INDICE

RESUMEN -----	1
INTRODUCCION -----	3
ANTECEDENTES -----	5
OBJETIVOS -----	13
DESCRIPCION DE LA ESPECIE -----	14
DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO -----	17
METODOLOGIA -----	25
RESULTADOS -----	36
DISCUSION -----	70
CONCLUSIONES -----	85
LITERATURA CITADA -----	88
ANEXOS -----	96

RESUMEN

Jacana spinosa es un ave acuática que habita en los humedales de Alvarado, Ver. Llega a ser más o menos abundante en el área de estudio. En años recientes ha adquirido mucha difusión debido a que es de las pocas especies en las que se ha determinado claramente una conducta de apareamiento poliándrica simultánea. En este trabajo se estudió la ecología trófica de la especie durante la temporada reproductiva y la relación entre ambas. Para esto se determinó su dieta mediante el análisis de contenidos estomacales y su conducta alimentaria a través del método de observaciones secuenciales en machos y hembras, además de registro de observaciones en varios territorios durante las fases de incubación y empollamiento.

Se encontró una dieta omnívora en la especie constituida principalmente por larvas acuáticas de insectos en especial de la familia Stratyomidae (Diptera) y por semillas de plantas acuáticas de lirio, ninfas, gramíneas, cyperáceas y otras no identificadas.

Se encontró que las hembras consumen mayor materia animal, debido probablemente a la necesidad de nutrimentos esenciales para la producción de huevos viables. Se encontraron tres formas o conductas alimentarias que fueron: Pica mientras camina, Parado-pica y Alza la vegetación. No se encontraron diferencias estadísticas entre los sexos.

La aparición o uso de cada estrategia se ve influido principalmente por la disponibilidad, abundancia y densidad de sus presas, además del tipo de alimento requerido por las hembras

quienes tienden a seleccionar presas de origen animal durante esta temporada. Por otra parte nuevas observaciones nos permiten detectar un desplazamiento y amplitud de los territorios después de la eclosión, donde machos y polluelos tienden a alimentarse invadiendo territorios vecinos, nuevos trabajos permitirán ampliar más el conocimiento de este aspecto. Estas y otras nuevas observaciones de diferentes investigadores ponen en evidencia la necesidad de reconsiderar la Teoría Ecológica del Dimorfismo Sexual Inverso en especies poliándricas, ya que no existen evidencias de que la talla pequeña del macho sea adaptativa para evitar la competencia por el alimento con sus polluelos; muy probablemente las estrategias para evitar esta competencia sean otras y el dimorfismo sexual inverso sea una adaptación conductual según lo propone la Teoría Darwiniana del Dimorfismo Sexual Inverso.

INTRODUCCION

La alimentación de cualquier depredador dependerá del tipo de alimento disponible y de las características de este, así mismo determinará su posición en la cadena alimentaria. Cada presa potencial disponible tiene un patrón diferente de distribución, abundancia, valor nutritivo, costo de captura y procesamiento; además de exponer a su depredador a un nivel diferente de interacción con otros consumidores y a un riesgo diferente de depredación; las limitaciones de tiempo y energía para elegir presas afecta su supervivencia y éxito reproductivo (Morse, 1980; Galindo, 1987).

La importancia de la alimentación se ve reflejada en el crecimiento y reproducción a través del factor nutrición (Rabinovich, 1982), por lo que cualquier organismo dispondrá de una determinada cantidad de tiempo, materia y energía; el resto lo destinará a otras actividades como el crecimiento y la reproducción, según Pianka (1982) esta distribución de recursos determina la forma en la que el organismo puede adaptarse a su ambiente e indica muchas cosas sobre su nicho ecológico; aspectos de este último son discutidos por Ortega (1981), Krebs (1985) y Odum (1990).

El conocimiento del recurso alimentario y de otros aspectos biológicos relacionados con las tácticas alimentarias forman parte de los ejes bionómicos del nicho multidimensional definido por Hutchinson (1981) que junto con la descripción de variables físicas y químicas (ejes escenopoéticos) permiten ubicar a la

especie estudiada, en un espacio físico, su ubicación en los gradientes ambientales y conocer el papel que esta desempeña en la comunidad (por ejemplo su posición trófica). Así pues el conocimiento de tales recursos constituye la base del estudio de la Ecología trófica o alimentaria y que como asegura Acosta (1982) tal estudio evidencia una serie de relaciones ecológicas que de otra forma serían imperceptibles y que son de gran importancia para el manejo y utilización de las poblaciones naturales. Es posible la aplicación de algunos índices que permitan precisar magnitudes que colaboren en la caracterización del nicho trófico y por lo tanto hacen fácilmente comparables los resultados obtenidos denotando las variaciones que sufre la alimentación para diferentes especies, épocas y/o sexos.

El propósito principal de las investigaciones acerca de los hábitos alimentarios es el de conocer que alimentos utiliza la fauna y cómo, cuándo y dónde obtienen los animales su alimento. Básicamente estas investigaciones se pueden clasificar como estudios de historia natural para determinar los alimentos y hábitos alimentarios de una especie o bien como estudios de manejo de hábitos alimentarios que suministran no solo la descripción de la dieta sino también una información práctica e inmediata para el manejo de una especie en particular (Korschgen, 1987).

ANTECEDENTES

Swanson y Bartonek (1970); Sugden (1973); Sigfried (1976); Acosta y Berovides (1982); Beltzer, **et. al.** (1991) y Mosso y Beltzer (1991) aplican una serie de índices para estudiar hábitos alimentarios en aves acuáticas. Entre los índices más empleados están: el cálculo de la diversidad trófica, la aplicación del índice de importancia relativa para establecer la contribución de cada categoría de alimento a la dieta de la especie, el cálculo de la equitatividad entre dietas, superposición de nichos, entre otros.

La aplicación de tales índices permitirá conocer numericamente el orden de importancia que tienen los artículos alimentarios en la dieta siempre y cuando dichos artículos puedan ser individualizados y de cierto modo cuantificados.

Acosta (1982) menciona que los parámetros más comunes en el estudio de los contenidos estomacales son el volumen o el peso, el número de elementos de cada artículo alimentario y la frecuencia de ocurrencia. Ninguno de esos parámetros por si solo decidirá cual alimento es el más importante debido a que hay que tomar en cuenta tres cosas:

- a) Un artículo alimentario grande obtendrá aun y cuando se presente en pocos individuos de la muestra, un volumen grande.
- b) Si los artículos son pequeños pero se encuentran en alta cantidad tendrán un volumen pequeño.
- c) Un artículo se puede encontrar en el 100 % de los contenidos estomacales analizados pero poseer un volumen pequeño.

En estos tres casos la importancia del alimento sera secundaria.

Los modelos e índices que se han aplicado en aves para el estudio del nicho trófico han dado resultados por demás interesantes: su capacidad de vuelo, homeotermia y reproducción ovípara y en varios casos comportamiento migratorio las hace únicas para este tipo de estudios.

Orians (1971), Oring (1982), Fisher (1971), Swanson, *et. al.* (1974), Welty (1975), Galindo (1987) y Pettingil (1985) describen una serie de factores que intervienen y determinan la alimentación de las aves. Por ejemplo, se menciona en la literatura que la elección de las presas es un problema que se acentúa en las aves y es más marcado en las pequeñas, ya que debido a su pequeño tamaño tienen una alta relación superficie/volumen, esta alta relación ocasiona una elevada pérdida de calor por difusión por lo que el ave requiere una gran cantidad de energía para sobrevivir; además, el gasto energético dependerá también de las tácticas alimentarias de la especie asumiendo que será mayor en aquellas que buscan activa e intensivamente su alimento esto se traduce en un consumo elevado de alimentos necesarios para mantener su elevado metabolismo; asimismo la dieta variará de acuerdo al sexo, edad, estado sexual (se asume que las hembras activas durante el período reproductivo, tendrán variaciones en su dieta lo que influye en la cantidad y tipo de alimento), estado físico, temporada del año, hora del día y la migración.

Investigaciones en aves acuáticas (en su mayoría anátidos) de Bartonek y Hickey (1969), Krapu (1974) y Woodin y Swanson

(1989) entre otros. han encontrado que durante la temporada de reproducción las hembras consumen mayor porcentaje de invertebrados que los machos esto debido a las demandas de nutrimentos requeridos para el crecimiento de los oviductos, desarrollo de los folículos y producción de huevos viables en algunos casos ese consumo de materia animal representa un gran porcentaje en la dieta de las hembras. Estos factores ambientales y biológicos influyen en los patrones de forrajeo o estrategias alimentarias, el estudio y descripción de estos patrones permite conocer aspectos del nicho trófico relacionados con la conducta animal (Krebs, 1978; Krebs y McClery, 1984).

En estas últimas décadas los estudios de alimentación en aves han tenido un gran auge sobre todo en aves de importancia cinegética como patos y pollas de agua, sin embargo estudios de este tipo deben extenderse a otros grupos de aves acuáticas que si bien no pudiesen tener importancia económica actual directa (por ejemplo como alimento) para el ser humano, en cambio su biología y abundancia las hacen ser objetos de intensas investigaciones que permitan la obtención de información básica acerca de las especies y a futuro dicho conocimiento favorezca el mejoramiento de las poblaciones; su crianza artificial para la alimentación humana dada la actual escasez y alto costo de otros alimentos con similares valores nutritivos además de su aprovechamiento cinegético controlado (U. S. Fish and Wildlife Service, 1988; Beltzer, et al, 1991).

Para Jacana spínosa, Jenni y Collier (1972) y Jenni y Betts (1978) en Turrialba, Costa Rica; fueron de los primeros en estudiar detalladamente algunos aspectos biológicos de la conducta

social de esta especie. Tanto ellos como Stephens (1982; 1984 a) encontraron un papel conductual inverso en los sexos: la polian-
dría, en la cual la hembra se aparea simultáneamente con más de un macho durante la temporada de reproducción y con cada uno establece un nido construido por el macho en territorios separados; en cada nido la hembra pone 4 huevos que son incubados por el macho. Ambos sexos defienden el territorio el cual es establecido por los machos, estos construyen el nido, incuban los huevos y cuidan los polluelos de depredadores como pollas de agua e incluso de otras "jacanas" hembras que pudieran destruir a la progenie; mientras que las hembras establecen territorios que incluyen de uno a cuatro machos con los que se reproduce. La conducta de estas hembras es agresiva y se especializan en ayudar a sus parejas a expulsar intrusos, además de la producción de huevos. En cuanto a su conducta alimentaria Jenni y Collier (1972) observaron que los machos que incuban se alimentan caminando hacia su nido, caminando directamente a este o volando hacia sus alrededores y después caminando hacia el (esto a excepción de otras "jacanas" activas pero que no están en las condiciones señaladas); ellos establecen también que la poliandria en Jacana spinosa produce un máximo número de individuos juveniles en una cantidad limitada de hábitat apropiado para la reproducción, a través de una reducción de competencia entre adultos y juveniles, asegurando una gran cantidad de alimento para un elevado número de polluelos, además la poliandria ocurre solo en conjunción con el papel inverso de los sexos; siendo la talla pequeña del macho una adaptación para evitar la competencia por el alimento con los polluelos. En

cuanto a su alimentación las poblaciones observadas por Jenni y Collier (1972) son exclusivamente insectívoras, los adultos ocasionalmente consumen pequeños peces, sin embargo nunca se ha visto que el polluelo haga esto. Las "jacanas" se alimentan buscando en el substrato del cual aparentemente recogen cualquier pequeño alimento y ocasionalmente picotean en el lirio acuático que las "gallínulas" y/o el ganado hayan abierto.

Jenni y Betts (1978) establecen que los machos se alimentan con sus polluelos durante mucho tiempo, poco después los polluelos decidirán caminar y comer por su cuenta; si bien nunca observaron que los adultos dieran de comer a la progenie, si notaron que el macho influye a que estos descubran el alimento por si mismos, observaciones posteriores de ellos establecieron que los juveniles caminan y corren más rápido cuando son acompañados por el macho.

Estos mismos autores hacen referencia al tamaño y calidad de los territorios encontrados, los denominan como zonas muy heterogéneas de vegetación acuática. El promedio territorial encontrado por ellos es para machos 40 X 40 metros y difiere poco año tras año, para las hembras sería el doble o triple según el número de machos con que se aparee, en promedio consta de 95 X 95 m y tiende a variar anualmente.

Otro estudio de alimentación en Jacana spinosa fue el realizado por Stephens (1984b), el encontró como estrategias comunes la búsqueda sobre substrato, el caminar continuamente y picotear sobre el substrato o bien removiendo la vegetación y picoteando en ella; también buscan entre la vegetación emergente para alimentarse, por ejemplo: las "jacanas" picotean flores de

Eichornia y Nimphaea extrayendo insectos y partes florales además se ha observado que caminan buscándolas para consumirlas. Por otra parte, aparentemente las " jacanas" no buscan a los insectos volando, pero oportunamente si corren hacia ellos. Stephens observó que las presas son consumidas rápidamente, a excepción de los escarabajos que son picoteados antes de ser consumidos. El análisis de la dieta le llevó a concluir que esta consistía de insectos: "ortópteros" (chapulines), "odonatos" (libélulas), "hymenópteros" (hormigas) y otros; varios de los cuales son tomados de las flores de Nimphaea además de consumir también semillas de esta especie, de Panicum sp. (pasto), de Paspalum sp. (pasto) y otras plantas: también encontró que ocasionalmente consumen pequeños peces, moluscos y partes florales de Eichornia.

Otro trabajo de alimentación fue el realizado por Osborne y Bourne (1977) en Jacana jacana, en pastizales de Guyana; ellos analizaron contenidos estomacales de hembras y machos encontrando que la dieta consistía de cuatro tipos de semillas: Eleocharis mutata (zacate o pasto), Echinochloa sp. (zacate), Paspalum sp. y Oryza sativa (zacate); además de cinco tipos de invertebrados: dos escarabajos Calandra sp. y Lissorhoptrus sp.; chapulines: Acridoidea; moscas de agua: Scatella stigmalis y grillos: Grilloidea. Estadísticamente no encontraron diferencias significativas entre machos y hembras en lo referente al volumen promedio de semillas consumidas; no así en el volumen promedio de materia animal total y alimento total, los cuales son mayores en las hembras.

En cuanto a su conducta alimentaria encontraron que durante la puesta del huevo el macho forrajea menos. Los modos de forrajeo que observaron son un picoteo continuo caminando sobre la vegetación o bien el picoteo continuo parado.

Osborne y Bourne (1977), concluyen que no hay diferencias significativas entre machos y hembras en la conducta alimentaria a diferentes horas del día y bajo diferentes condiciones ambientales; hay que aclarar que ellos trabajaron con una población monógama de Jacana jacana, en la cual no encontraron evidencias de poliandria, sin embargo mencionan que la poliandria si se manifiesta en esta especie; ambos autores terminan proponiendo que la elección de un sistema de reproducción u otro en J. jacana puede depender de un hábitat apropiado, de la presión de depredación y de la abundancia del alimento; ya que al ser los pastizales estructuralmente simples, los territorios serán más grandes y dispersos, según ellos estos pastizales al ser abundantes en alimento y presentar mínimas diferencias en la calidad del hábitat incrementan la fidelidad al territorio y a la pareja, por tanto cuando las hembras se ven sujetas a una alta destrucción de nidadas presentan una mayor ventaja para seguirse apareando siempre con el mismo macho; estas fuerzas selectivas operan de diferente forma en lagunas, en donde los recursos se encuentran fragmentados, su distribución más restringida en el tiempo y la productividad es diferente de uno a otro sitio, aspecto que también es mencionado por Jenni y Collier (1972).

Más recientemente Betts y Jenni (1991) hacen un análisis del empleo del tiempo durante la reproducción por ambos sexos, entre

las nuevas cosas que ellos encuentran está la aptitud de la hembra por sostener alto porcentaje de tiempo dedicado a la alimentación después de la eclosión y a la permanencia de esta en los territorios donde ocurrió, y terminan proponiendo que esto pudiese estar relacionado con la capacidad de la hembra de poderle proporcionar nidadas adicionales a los machos de su harem.

Hasta el momento los hábitos alimentarios de J. spinosa no han sido estudiados detalladamente en nuestro país, solo se encuentran notas aisladas en el trabajo de Ramírez (1987) y en el de Amaya (1990), en el primer trabajo se menciona que llega a ser abundante en Alvarado, Veracruz, además informa que es un ave aprovechada cinegéticamente; en el segundo trabajo se menciona que una población de esta ave en Teapa, Tabasco consume principalmente peces. Acerca de estudios de conducta alimentaria de esta ave no existen en México.

Si bien la especie llega a ser abundante en los humedales de Veracruz, la continua desecación de estos para transformarlos en potreros o áreas de cultivo podrían afectar la existencia de la especie en tales hábitats.

Por todo esto se propone en este trabajo a Jacana spinosa como organismo interesante para realizar estudios de hábitos alimentarios.

OBJETIVOS

- 1) Describir la dieta en Jacana spinosa en Alvarado, Ver. durante la temporada reproductiva de mayo a septiembre de 1992.
- 2) Determinar si existe alguna diferencia en la dieta de machos y hembras durante la misma temporada.
- 3) Describir la conducta alimentaria de la especie.
- 4) Determinar si existen diferencias en la conducta alimentaria de machos y hembras, en los territorios de reproducción.

DESCRIPCION Y DISTRIBUCION DE LA ESPECIE

Jacana spinosa es un ave Charadriiforme de la Familia Jacanidae (AOU, 1983), sin embargo Fry (1978) propone ubicarla dentro del orden Gruiformes debido a su hábitat acuático, voz, plumaje, modo de caminar y carúncula. La familia Jacanidae comprende 7 especies mundiales y solo una reportada para México (Peterson y Chalif, 1985).

Esta ave es de talla pequeña de 165-534 mm. Los adultos se caracterizan por tener el plumaje negro (a veces con cierta coloración verde, pero muy tenue) en la cabeza, cuello, región del pecho, también de la espalda y en la cola, el resto es de color pardo rojizo, a excepción de las plumas primarias de las alas donde adquiere tonalidades verde amarillentas. Su pico es mediano, delgado y amarillento; se caracterizan además por tener un escudo o carúncula frontal amarilla trilobulada separada del pico por una banda roja. Sus ojos son de tono rojizo. Los juveniles se diferencian de los adultos en que el plumaje ventral es blanco y el dorsal café claro, tienen carúncula poco desarrollada. Tanto adultos como juveniles tienen una banda negra postocular; sus ojos son de tono claro. Es característica distintiva de la especie, la presencia de un espolón en el muñón de cada ala y las patas zancudas amarillentas, con dedos y uñas muy largas (Orr, 1974; Burton y Burton, 1979; National Geographic, 1983; Robbins, *et. al.*, 1983 ; Peterson y Chalif, 1987).

Existe dimorfismo sexual inverso siendo la hembra mayor que el macho, la hembra llega a pesar hasta 75 % más que el macho durante la temporada reproductiva (Jenni y Collier, 1972).

Jehl y Murray (1986) dan índices somáticos de machos/hembras para especies poliándricas, para J. spinosa muestran lo siguiente:

Dimorfismo sexual en <u>J. spinosa</u>				
Índice de Machos/Hembras				
Cuerda alar	Longitud total	Pico	Tarsos	Peso
0.88	0.68	0.93	0.93	0.60

En base a esto tenemos que el dimorfismo sexual es mayor y más evidente en el peso y es menor en el pico y tarsos.

Es importante la medida del pico ya que un dimorfismo sexual evidente en este indicaría una reducción o eliminación de competencia intraespecífica en machos y hembras por el alimento; ya que habría un consumo diferencial de presas de acuerdo al tamaño de estas; en otras palabras cierto grupo de presas de tallas extremadamente grandes podrían solo estar a disposición de un sexo.

Estas aves habitan lagos y marismas tropicales (húmedales) y se encuentran adaptadas a caminar sobre la vegetación flotante (lirios y pastos).

Por otra parte Fry (1978) y Jenni y Betts (1973) mencionan que Jacana jacana especie común en Sudamérica es considerada por varios ornitólogos como subespecie de J. spinosa, además estos últimos, reportan un posible híbrido de J. jacana y J. spinosa en Costa Rica y apoyan esta observación en los trabajos de Wetmore

(1905) citado en Jenni y Betts (1973) en Panamá quien reconoce dos poblaciones de "jacanas" superficialmente similares, pero que para Wetmore en realidad constituyen especies separadas que pueden llegar a hibridizarse.

Esta ave es conocida comunmente como "gallito peleonero" o "de los pantanos" o bien como "cirujano mexicano", en México se reconoce solo la existencia de una subespecie Jacana spinosa gymnostoma (Friedmann, **et al**, 1950; Blake, 1977) que se puede encontrar en las siguientes regiones del país: Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero, Oaxaca, Chiapas, Guanajuato, San Luis Potosí, Puebla, Tamaulipas, Veracruz, Tabasco, Campeche, Yucatán, Quintana Roo y la Isla Cozumel (Friedmann, **et al.**, 1950).

DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

La colecta de individuos de Jacana spinosa y las observaciones de conducta alimentaria se realizaron en el área que comprende los humedales de Alvarado, Veracruz según la U. S. Fish and Wildlife Service (1988). Toda esta zona tiene un clima cálido húmedo AW 2 (i) con lluvias en verano, precipitación anual de 1500 a 2000 mm, temperatura promedio de 25.6 a 26.1 grados centígrados, siendo enero el mes más frío y junio el más cálido. Enero y Mayo son los meses más secos y septiembre el más húmedo. El aporte principal de agua es el río Papaloapan, podemos definir a toda esta región como una serie de sistemas de lagunas costeras someras rodeadas por Pantanos, ríos y algunas islas (SEDUE, 1985 y Ramírez, 1987). El suelo es de tipo regosol eútrico, de textura media formado de rocas sedimentarias y vulcanosedimentarias que datan del cuaternario con gravas, arenas, limos y arcillas (Jímenez, 1979; Manjarrez, 1987). Estos datos junto con la localización de los lugares se tomaron con la ayuda de cartas geográficas (Dirección Gral. de Geografía, 1984a; 1984 b).

La colecta se realizó en lagunas y ríos elegidos al azar siempre y cuando el recorrido de vuelta no excediera más de tres horas de trayecto del sitio donde fueron procesados, los sitios de colecta en los cuales se consiguió el permiso del dueño o de la autoridad respectiva, comprendieron 4 localidades (ver Fig. 1).

Zona de colecta 1.- Rancho "El Tecomate" ubicado a 95° 43' 30" y 95° 44' 16" de longitud oeste y 18° 46' y 18° 46' 29" de

latitud norte, esta zona se caracteriza por ser un extenso pastizal dedicado al pastoreo de ganado vacuno y en la parte sur de la zona se puede encontrar una laguna con vegetación acuática. Zona de colecta 2.- Río California ubicado entre $18^{\circ} 41' 8''$ y $18^{\circ} 41' 40''$ de latitud norte y $95^{\circ} 35' 53''$ y $95^{\circ} 36' 29''$ de latitud norte, su vegetación comprende manglares a ambos lados del río.

Zona de colecta 3.- Rancho "El Espinal" ubicado a $95^{\circ} 38'$ y $95^{\circ} 38' 30''$ de longitud oeste y a $18^{\circ} 39' 29''$ y $18^{\circ} 40'$ de latitud norte, es también un pastizal dedicado al ganado con una laguna ubicada al este del territorio.

Zona de colecta 4.- Rancho "Las Pintas" entre $95^{\circ} 45' 34''$ y $95^{\circ} 44' 43''$ de longitud oeste y $18^{\circ} 42' 12''$ y $18^{\circ} 42' 38''$ de latitud norte es también un pastizal dedicado al ganado solo que en la parte oeste se puede encontrar una laguna con vegetación original constituida por Mangle rojo.

Las observaciones de conducta se realizaron en la localidad de "Escolleras" del municipio de Alvarado, Veracruz (fig. 2). El área de trabajo comprendió un terreno de 50 hectáreas ubicadas entre las coordenadas geográficas de $18^{\circ} 46' 10''$ y $18^{\circ} 46' 42''$ de latitud norte y entre los $95^{\circ} 44' 23''$ y $95^{\circ} 45' 48''$ de longitud oeste. Con una altura aproximada de 2 metros sobre el nivel del mar. El área se encuentra casi al nivel del mar con elevaciones no mayores a 10 msnm que corresponden a dunas consolidadas y móviles (Ramírez, 1987). Es una zona sujeta a inundaciones todo el año utilizada para el pastoreo de ganado vacuno, además de que es sujeta al uso de herbicidas para la eliminación de plantas nocivas para el ganado durante el verano (Obs. personales).

FIG 1 MAPA DE LA
ZONA DE COLECTA

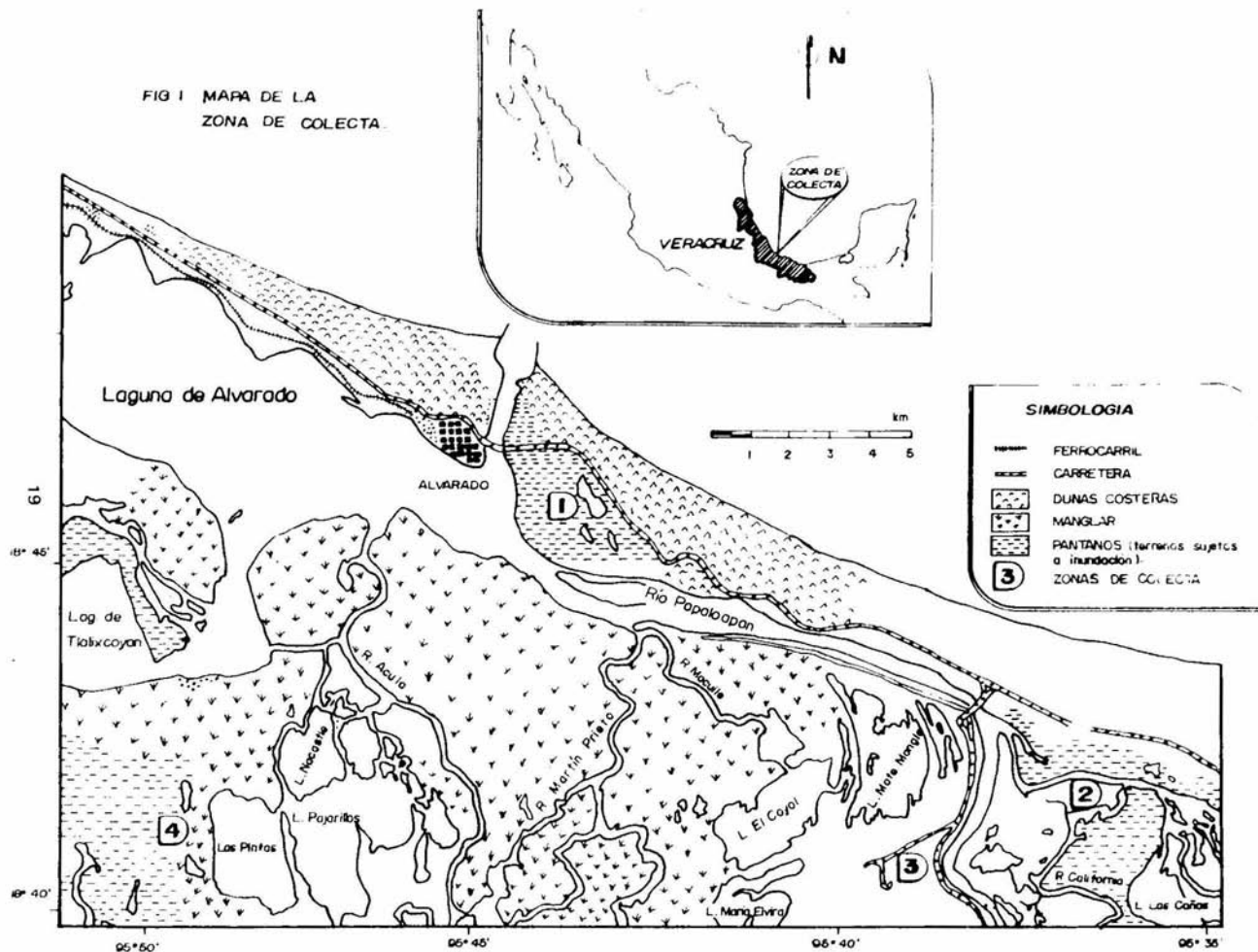
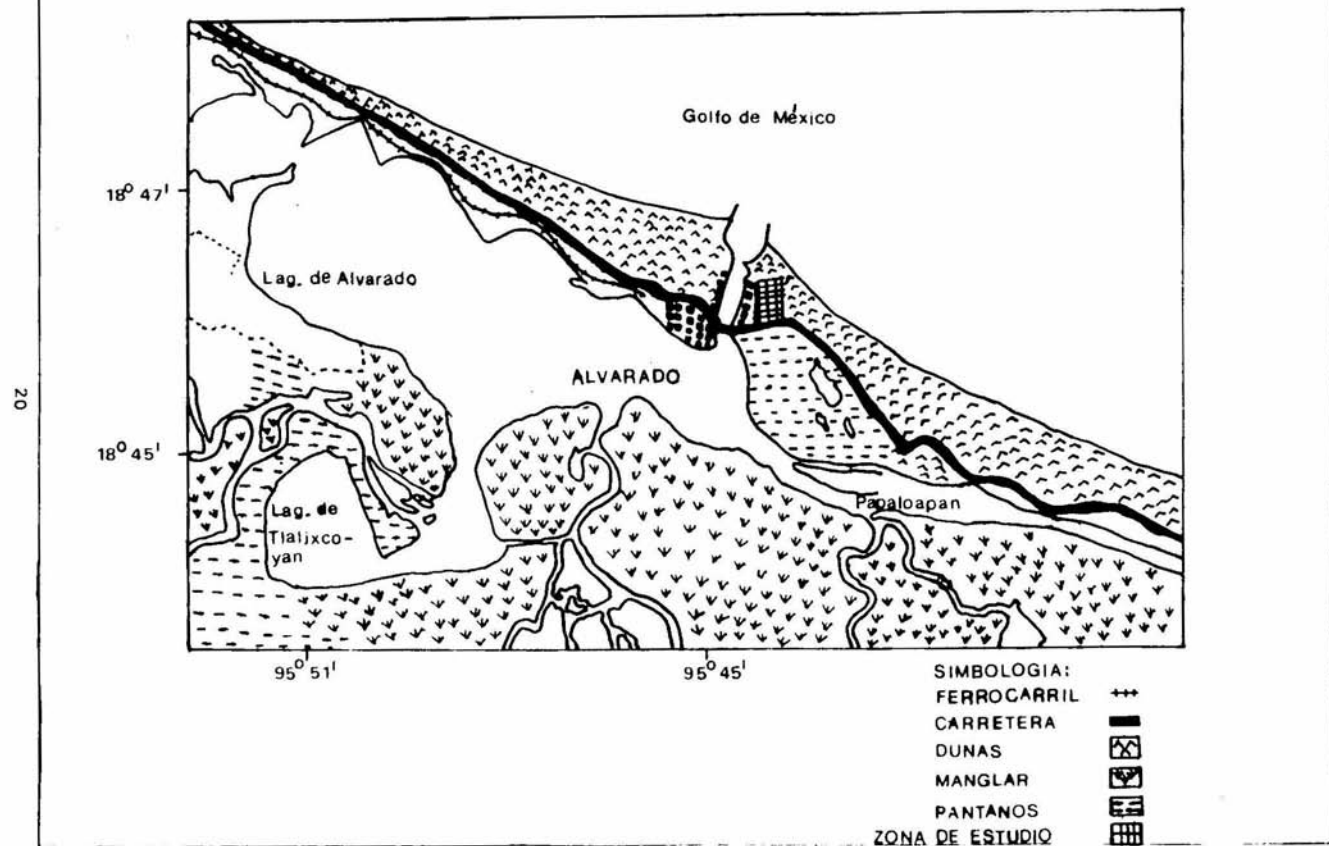


FIG.2 ZONA DE ESTUDIO: CONDUCTA ALIMENTARIA



En cuanto a la vegetación de la zona de observaciones podemos decir que está constituida por los siguientes tipos generales de vegetación según la clasificación descrita por Ramírez (1987) basado en los tipos vegetacionales propuestos por Gómez-Pompa (1977) para los climas AW, en base a los criterios de clasificación propuestos por ambos autores reconocemos los siguientes tipos vegetacionales en el área de trabajo de conducta alimentaria según nuestras observaciones personales:

1.- Selva baja subperennifolia reducida a las dunas consolidadas, consta de árboles y arbustos y la cual solo se encuentra limitando la parte norte del área de trabajo.

2.- Manglares. Es común encontrar manchones de mangle rojo (Rizophora mangle), alrededor de los cuerpos de agua; para ubicar más este tipo de vegetación se añadirá que el área de trabajo consta de dos reminiscencias de lagunas, situadas al centro y al norte de la zona de trabajo,

3.- Vegetación acuática. Establecida en las dos lagunitas del norte y en una pequeña zona del sureste del área de trabajo, basándonos en los tipos de vegetación propuestos por Lot (1991) encontramos una comunidad de hidrofitas libres flotadoras de Eichornia crassipes ("huachinango" o lirio acuático), Pistia stratiotes (lirio acuático) y Lemna sp. ("chichicastle" o helecho acuático) aunque también podemos encontrar especies como Azolla sp. (helecho acuático), Juncus sp. (juncos), Baraima de la especie Bacopa monnieri, ninfas Nymphoides indica, Nymphaea sp. y "popales" Thalia sp. y Pontederia sagittata que junto

con las tulares y carrizales de Thypha sp., Spartina sp., Cyperus sp., Setaria geniculata, gramíneas como Panicum sp., Muhlenbergia sp. Leguminosas como Mimosa pudica y Senna occidentalis que junto con otros arbustos y hierbas como Polygonum sp., Solanum Physalis, Asclepias curassavica, Guasuma ulmifolia, Laguncularia racemosa, y Passiflora sp. se encuentran principalmente a las orillas de las lagunas.

4.- Palmares. Reducidos a pequeños manchones distribuidos irregularmente en la zona de trabajo constituidos por las especies Sabal mexicana y Scheelea sp..

5.- Matorral denso. Constituido por Cactáceas del género Opuntia establecido también en pequeños manchones distribuidos irregularmente en la zona de estudio.

6.- Vegetación secundaria o inducida por el hombre (pastizales). Constituida por pastizales inundables y dedicados al pastoreo de ganado, principalmente en la zona sur del área de trabajo y en el cual se hayan distribuidos irregularmente algunos árboles frutales como jobos Spondias mombin, apompos Pachyra acuatica y Ficus sp.

En la zona de trabajo se localizan también cultivos artificiales de Coco (Cocos nucifera) y papaya (Carica papaya), estos se encuentran ubicados en una pequeña región al noroeste cercanos a las dunas consolidadas.

Los nombres comunes de las plantas fueron confirmados con la ayuda del catálogo de nombres vulgares de Martínez (1979) y con el libro de Rzedowski (1981).

Por otra parte en las lagunas del centro y norte se presentan peces de la especies Poecilia mexicana (Poeciliidae) Dormitator maculatus (Gobidae), Cichlasoma fenestratum (Cichlidae), Astyanax fasciatus (Characinidae) y Arius melanopus (Ariidae), además de algunos acociles (Astacuros) no identificados (Manjarrez, 1987; Obs. Pers.).

Entre la avifauna común de la región de Escolleras tenemos que son muy abundantes las garzas, entre estas tenemos a Casmerodius albus, Bubulcus ibis, Egretta thula, Egretta caerulea Butorides striatus y Ardea herodias; también podemos encontrar a rapaces como Pandion haliaetus (Aguila pescadora), Cathartes aura (Zopilote de cabeza roja), Cathartes burrovianus (Nopo), Poliborus plancus (Caracara), Herpetotheres cachinnans (Guaco) y a Rosthramus sociabilis (Aguila caracolera); Passeriformes como Quiscalus mexicanus (Zanate), Pyrocephalus rubinus (Cardenalito), Tyrannus melancholicus (Pecho amarillo), Empidonax sp. (Mosquero), Pitangus sulphuratus (Pecho amarillo), Agelaius phoeniceus (Picho montes); Cuculiformes como, Crotophaga sulcirostris, (Tijú); Apodiformes como Amazilia tzacatl (Colibrí); Piciformes como Dryocopus lineatus (Pájaro carpintero); Columbiformes como Columbina passerina (Tortolita), Columbina inca (Tortolita), Columbina talpacoti (Tortolita); Gruiformes como Porphyryla martinica (Gallareta); Aramides cajanea (Gallineta) ; igualmente a Dendrocygna autumnalis (Anseriforme conocido como Pichichi); también se

llegó a observar pero muy raramente a Ortalis vetula (Galliforme conocido como Chachalaca) y a Busarellus nigricollis (Falconiforme), esta lista se elaboró en base a los trabajos de Ramírez (1987), Desucre y Ramírez (1991) y a Obs. personales realizadas en el área de estudio a lo largo del trabajo.

METODO

El período de estudio en el campo comprendió dos períodos de mayo a octubre de 1990 (solo de conducta alimentaria) y de mayo a septiembre de 1992 (conducta alimentaria y colecta de organismos) haciendo salidas con duración de 4 hasta 25 días, el trabajo consistió en las siguientes actividades:

I) Colecta y determinación del nicho trófico.

II) Observaciones de conducta alimentaria.

I) Colecta y determinación del nicho trófico

Se hicieron colectas en las mañanas de Jacana spinosa durante la temporada reproductiva de 1992 (verano-otoño), para esto se emplearon escopetas calibre 16. Una vez obtenidos los ejemplares, las heridas, el pico y la cloaca fueron obstruidos con algodón para impedir la emanación de sangre, la expulsión del contenido estomacal y desechos alimentarios. Los ejemplares fueron metidos en bolsas de plástico por separado con etiquetas que establecieron número, sitio y hora de colecta, luego se colocaron en una tarja con hielo y se trasladaron inmediatamente al laboratorio, este no distó a más de tres horas del sitio de colecta, todo esto para minimizar los efectos de la digestión post-mortem (Bartonek y Hickey, 1969; Swanson y Bartonek, 1970) no se excedió de 5 organismos por sesión de colecta hasta que se reunió un total de 29 individuos entre machos y hembras, 3 de ellos fueron hembras juveniles.

En el laboratorio los ejemplares fueron pesados y se tomaron los datos morfométricos recomendados por Galindo (1987) y que son longitud total, cuerda alar, envergadura, pico y tarsos. Esta información y los ejemplares quedaron depositados en el Museo de Zoología de la ENEP Iztacala. Luego se le extrajo la piel siguiendo la técnica descrita por Llorente (1965) modificada en este trabajo; efectuando un corte longitudinal ventral del cuello hasta la cloaca sin dañar esta última, una vez hecho esto se efectuaron una serie de incisiones en el pecho y abdomen que dejaron al descubierto todos los órganos y el mesenterio ambos se mojaron con solución salina, hecho esto se midieron las gónadas (largo por ancho), de acuerdo a sus dimensiones y características se les asignó una categoría reproductiva: activa o inactiva, siguiendo las indicaciones propuestas por Krapu (1974); Drobney, *et. al.* (1983) y Woodin y Swanson (1989) que consiste en revisar si el ovario presenta folículos ya desarrollados o recientemente desprendidos e incluso huevos en el oviducto en el caso de la hembra, para el macho solo se tomó en cuenta el grado de desarrollo de los testículos asignando la categoría reproductiva a todos aquellos que presenten sus gónadas más grandes de lo normal la cual es solo de unos cuantos milímetros. Realizadas las mediciones, se procedió a extraer esófago, proventrículo, molleja e intestinos. Se disectaron y solo se encontró contenido estomacal en la molleja, este se colectó en frascos con etanol al 70 % etiquetados con los datos de número y localidad de colecta, porción del tracto digestivo y especie.

A) Hábitos alimentarios

El contenido estomacal fue posteriormente separado en sus diferentes constituyentes que fueron Materia animal, Materia vegetal y Materia inorgánica, estimando así el porcentaje de peso fresco total del contenido estomacal y para cada una de los diferentes constituyentes de materia presente (Woodin y Swanson, 1989) tales valores se transformaron a porcentajes agregados de peso fresco para realizar comparaciones, se elige este método porque reduce la importancia de elementos raros en la dieta pero que pudieran estar muy bien representados en pocos individuos (Swanson, *et al.*, 1974; Noyes y Jarvis, 1985; Prevett, Marshall y Thomas, 1985; Jarvis y Noyes, 1986).

B) Espectro trófico de hembras y machos.

Posteriormente cada artículo alimentario fue separado, pesado en fresco e identificado (la mayoría de invertebrados se identificó hasta Familia y las semillas hasta género), además a los invertebrados se les determinó su estadio de desarrollo (adulto o larva).

Para la identificación de insectos se emplearon las claves de Borror y White (1987) y de Lehmkuhl (1979); además se contó con la asesoría de Entomólogos de la UNAM Iztacala. Para moluscos se emplearon las claves de Garcia Cubas (1982). En el caso de las semillas se contó con la ayuda de una colección de referencia establecida por trabajos anteriores de alimentación en Jacana spinosa, y se compararon con colecciones del Instituto de Biología (UNAM) además del empleo de claves de identificación (Martin y Barkley, 1961; Olvera, 1988) este aspecto fue apoyado

por una colecta de plantas que se realizó en el área de estudio con el fin de poder conocer cuales son los recursos vegetales disponibles para las jacanas, además de ayudarnos a describir su hábitat.

Posteriormente, se realizó el análisis cuantitativo de los artículos alimentarios presentes aplicando el Valor de Importancia Alimentaria de Acosta (1982), el cual considera los tres parámetros esenciales en los estudios de alimentación, de este modo se determinó la importancia de cada uno de los artículos alimentarios en la dieta considerando siempre dos categorías de depredador (machos y hembras), el cual se modificó en el presente trabajo, se eligió para este estudio emplear peso en lugar de volumen por ser más sencillo su manejo; los parámetros son:

1) Peso porcentual o peso agregado. Es el porcentaje en peso que representa cada elemento con respecto al total (García, 1989).

2) Abundancia relativa. Es la proporción de cada categoría de presa con respecto al total (García, 1989).

3) Frecuencia de Ocurrencia. Este se basa en la frecuencia de aparición de los organismos del contenido estomacal y se dará una estimación de la proporción de organismos de la población que se alimenta de un grupo de organismos en especial (Duarte, 1981; Cházaro, 1989).

Cada uno de los resultados se expresó en forma de porcentaje.

Estos valores se emplearon según el modelo propuesto por Acosta (1982) denominado Valor de Importancia Alimentaria (V.I):

$$V. I. = p_{ij} + n_{ij} + f_{ij}$$

En donde:

PESO AGREGADO

$$p_{ij} = P_{ij} / \epsilon P_{ij}$$

P_{ij} = Peso. del i elemento (a) en el (j) depredador.

ϵP_{ij} = Peso. total del contenido estomacal.

ABUNDANCIA

$$n_{ij} = N_{ij} / \epsilon N_{ij}$$

N_{ij} = Num. de elementos del i elemento alim. (a) en el (j) depredador.

ϵN_{ij} = Num. total de elementos de la muestra.

FRECUENCIA DE OCURRENCIA

$$f_{ij} = F_{ij} / N_{ij}$$

F_{ij} = Num. de contenidos estomacales donde se presenta el i elemento alim. del j depredador.

N_{ij} = Num. total de contenidos estomacales del j depredador.

Los resultados del Valor de Importancia varían de 0 a 3, siendo el primer valor para artículos alimentarios de escasa importancia y el segundo para especies sumamente estenófagas que basan su alimentación solo en un artículo alimentario (Pérez y Pelayo, 1991), se consideraron como fundamentales en la dieta aquellos ≥ 0.1 .

C) Amplitud trófica, Equitatividad de dieta y Similitud de Nicho trófico

Además se aplicaron algunos índices para el estudio del nicho trófico.

1) Amplitud del nicho trófico

Para evaluar la amplitud del nicho trófico en cada sexo se empleó el Índice de Diversidad de Shannon - Wiener, y que además nos permitió evaluar la equitatividad de cada dieta.

$$H' = -\sum p_i \ln p_i \quad J' = H' / \ln S \times 100$$

Donde:

H' = Índice de diversidad

j' = Índice de equitatividad (en escala de porcentajes)

$p_i = n_i/N$

S = Número de taxa- presas presentes en cada muestra.

entonces:

n_i = Número de individuos de cada presa (Familias de invertebrados y especies de semillas presentes en cada muestra)

N = Número de individuos de todas las presas.

ln = Logaritmo natural.

Las estimaciones individuales fueron sumadas al azar obteniendo la amplitud trófica acumulada y que al graficar nos pueden decir que tan buenos son los tamaños de muestra empleados para el estudio de la dieta (Odum, 1990).

Se eligió el índice de Shannon por ser independiente del tamaño de muestra y menos sensitivo que otros índices a la frecuencia de especies presa dominantes por ejemplo la ingestión casual de alguna de estas (Maury, 1981 cit in Garcia, 1989)

2) Índice de eficiencia alimentaria

$$Ie = \frac{\text{Peso del cont. estomacal (gr)}}{\text{Peso corporal (gr)}} \times 100$$

3) Similitud de dietas.

Para conocer que tan similares son las dietas entre los sexos se aplicaron dos Indices, Sorensen y Morisita.

1. Índice de Sorensen (Cs): Toma en cuenta la ausencia o presencia de los taxa encontrados en cada una de las muestras a comparar.

$$Cs = 2c / a+b$$

Donde:

a = número de taxa-presa en la muestra 1

b = número de taxa-presa en la muestra 2

c = número de taxa-presa comunes a ambas muestras.

2. Índice de Morisita (I_m): Considera la ausencia o presencia de taxa-presa y la abundancia en cada una de las muestras.

$$I_m = \frac{\sum X_i Y_i}{(L_1 + L_2) (N_1 \cdot N_2)}$$

$$L_1 = \frac{\sum X_i (X_i - 1)}{N_1 (N_1 - 1)}$$

$$L_2 = \frac{\sum Y_i (Y_i - 1)}{N_2 (N_2 - 1)}$$

Donde:

X_i = Número de individuos de la presa i en la muestra 1

Y_i = Número de individuos de la presa i en la muestra 2

N_1 = Número total de individuos de todos los taxa-presa en la muestra 1

N_2 = Número total de individuos de todos los taxa-presa en la muestra 2

Estos índices son descritos por: Acosta (1982); Acosta y Berovides (1982); García, (1989); Franco *et. al.* (1985) y Odum (1989) . Además se aplicaron pruebas t de "Student" para determinar probables diferencias significativas en la dieta de machos y hembras (Reyes, 1983; Scheffler, 1987) .

II Conducta alimentaria

Se realizaron observaciones de conducta alimentaria con la ayuda de binoculares 10 X 50 y 20 X 50 durante la temporada reproductiva en machos y hembras durante mañana y tarde; los individuos fueron elegidos al azar y se observaron durante un total de cinco minutos hasta completar un mínimo de 150 observaciones secuenciales; cada una corresponderá a un intervalo de 1 minuto o 60 segundos para un total de 5 observaciones secuenciales para cada individuo lo que implica un tamaño mínimo de muestra de 30 por cada categoría de depredador según lo recomendado por (Baker, 1974; Morrison, 1984; Galindo, 1987), durante cada intervalo, la secuencia de patrones de alimentación y el tiempo gastado en cada uno fue registrado en grabadora, libreta y en videograbaciones.

Las estrategias tomadas en cuenta fueron:

- a) Pica mientras camina.
- b) Parado-pica.
- c) Alzar la vegetación.
- d) Acicalando.
- e) Caminando.
- f) Volando.
- g) Interactuando con otro organismo.
- h) Incubando.

Registrando el tiempo gastado en cada estrategia, el substrato y las condiciones ambientales presentes de acuerdo a lo

recomendado por Cody (1974); Baker (1974); Osborne y Bourne (1977); Galindo (1987) y DeSucre, Com. Pers.

Las observaciones se realizaron a lo largo del día de 7 de la mañana a 7 de la noche en cada uno de los territorios previamente establecidos con el fin de poder describir la conducta y evaluar el tiempo gastado en la alimentación y poder compararlo con el tiempo gastado en otras actividades.

Se determinó si existían o no diferencias estadísticas significativas del tiempo gastado en cada estrategia alimentaria y la frecuencia de las estrategias alimentarias entre machos y hembras, a través de una prueba "t" de Student para muestras independientes. Además de determinar diferencias dentro de los sexos mediante la aplicación de un anova simple y en los casos correspondientes se aplicaron pruebas de Tukey (W) para comparación de promedios (Reyes, 1983; Osborne y Bourne, 1977; Scheffler, 1987).

Se realizaron también conteos de picotazos durante observaciones de 5 minutos para determinar diferencias en las tasas de intentos alimentarios (forrajeo) de los sexos para esto se empleó una prueba "t" de Student (Scheffler, 1987).

Como complemento se hicieron registros conductuales generales en los territorios de reproducción, estas observaciones se registraron en la libreta de campo y audiocasetes durante las fases de Incubación y Empollamiento.

La ubicación de los límites territoriales de cada individuo se obtuvo mediante observaciones prospectivas de sus movimientos y comportamiento.

Además se marcaron la mayoría de individuos en los territorios con anillos de plástico de dos bandas de diferentes colores que se colocaron en alguna de las dos patas. Se escogió una gama de tres colores lo que permitió una posibilidad de combinaciones suficientes para marcar a la mayoría de la población de J. spinosa en el área de estudio y que sirvieron para trabajos paralelos a este. Para la captura de organismos se emplearon redes ornitológicas de los siguientes tamaños: 12 m de largo X 2.10 m de alto con una abertura de malla de 61 mm y de 12 m de largo X 2.10 m de alto con una abertura de 171 mm, estas últimas se emplearon para la captura de hembras, siguiendo las recomendaciones de DeSucre (Com. Pers).

RESULTADOS

I COLECTA Y DETERMINACION DEL NICHRO TROFICO

A) HABITOS ALIMENTARIOS

Se analizó el contenido estomacal de 17 machos y 9 hembras en actividad reproductiva, cada uno se separó en tres constituyentes generales Materia animal total (MAT), Materia vegetal total (MVT) y Materia inorgánica total (MIT), obteniendo a partir de estos el contenido alimentario total (MAT+MVT) y el contenido estomacal total (CET).

En hembras el contenido estomacal para toda la temporada (que se muestra en la Tabla 1) está constituido en base a sus pesos promedios (en gramos) por MAT 0.1176 gr; MVT 0.0296 gr, MIT 0.1988 gr con un contenido alimentario total de 0.1472 y un contenido estomacal total de 0.3460. En cuanto a los porcentajes agregados del CET se obtuvo MAT 37.5 %, MVT 11.7 % y MIT 50.7 (Tabla 2, Figura 3).

En machos se obtuvieron los siguientes pesos promedios y porcentajes respectivamente (Tablas 1 y 2, Fig. 3): MAT 0.0607 gr y 42.1%; MVT 0.0570 gr y 32.1%; MIT 0.0970 gr y 25.8 %. Con un contenido alimentario y un contenido estomacal total de 0.1177 y 0.2147 gr respectivamente.

Se aplicó una prueba "t" de Student para muestras independientes, esto con la finalidad de determinar si existían diferencias estadísticas significativas entre sexos en cuanto al peso promedio de materia animal, materia vegetal, materia inorgánica, contenido alimentario total, y contenido estomacal total y se concluye que los sexos solo difieren estadísticamente

en el peso promedio de la materia animal ($t < 0.05$) la cual es mayor en hembras. Esta diferencia la podemos apreciar al obtener los porcentajes agregados solo del contenido alimentario en ambos sexos (Tabla 3, Fig. 4). Para hembras tenemos un 79.9 % de MAT y un 22.1 % de MVT contra un 51.6 y 48.4 de MAT Y MVT respectivamente en machos; observamos que en estos últimos el porcentaje de materia animal y materia vegetal es casi el mismo de 50 % para cada uno.

La materia inorgánica encontrada estuvo constituida por arena y pequeños fragmentos de roca de hasta 5 mm de diámetro

Tabla 1. Pesos promedios en gramos de los contenidos alimentarios de 9 hembras y 17 machos de <u>J. spinosa</u> durante la temporada reproductiva			
Fracción estomacal	HEMBRAS N=9	MACHOS N=17	Tc
Tc: Estadístico calculado "t" de Student			
MAT	0.1176	0.0607	2.2401
MVT	0.0296	0.0570	1.2342
MAT+MVT	0.1472	0.1177	0.7951
MIT	0.1988	0.0970	1.5239
CET	0.3460	0.2147	1.5472

N: Número de observaciones
 MAT: Materia animal total; MVT: Materia vegetal total
 MIT: Materia inorgánica total; CET: Contenido estomacal total

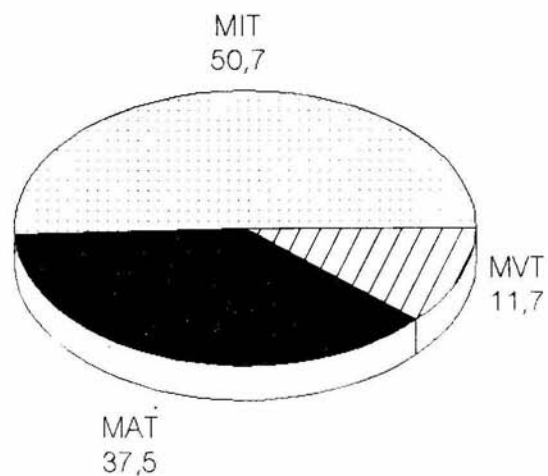
Tabla 2. Porcentajes agregados de peso en los contenidos estomacales y alimentarios de machos y hembras de <u>J. spinosa</u> .		
CONTENIDO ESTOMACAL TOTAL		
Fracción estomacal	HEMBRAS N=9	MACHOS N=17
MAT	37.5	42.1
MVT	11.7	32.1
MIT	50.7	25.8

N: Número de observaciones

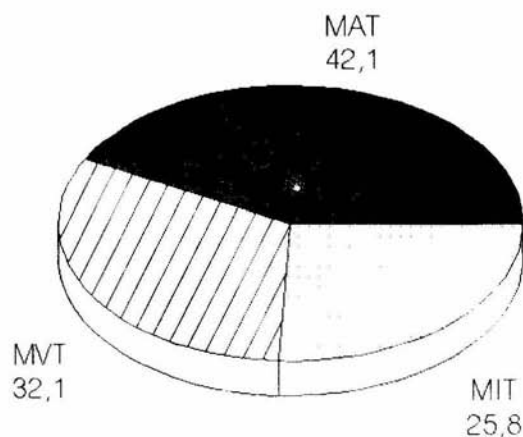
Tabla 3. Porcentajes agregados de los contenidos alimentarios en machos y hembras de <u>J. spinosa</u> .		
Fracción alimentaria	HEMBRAS N:9	MACHOS N:17
MAT	79.9	51.6
MVT	22.1	48.4

Fig 3. Porcentajes agregados de los contenidos estomacales en machos y hembras.

39



HEMBRAS

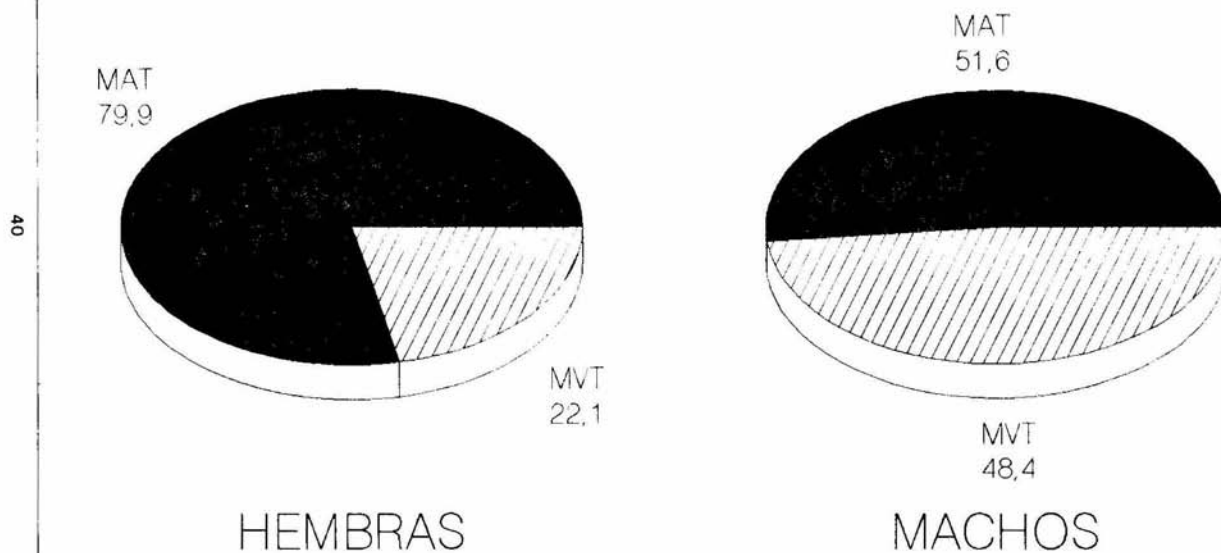


MACHOS

MAT: Materia animal total; MVT: Materia vegetal total y

MIT: Materia inorgánica total

Fig. 4 Porcentajes agregados del contenido alimentario en machos y hembras.



B) ESPECTRO TROFICO DE HEMBRAS Y DE MACHOS.

La comunidad de Jacana spinosa en Alvarado, Veracruz, se alimenta principalmente en su fracción animal de insectos (órdenes: Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Homóptera, Hymenoptera, Othoptera, Collembola y Odonata) y complementa su dieta con moluscos (Gastropoda), Aracnidos (Araneae), Crustáceos (Calanoidea) y huevecillos de invertebrados.

Dentro de la materia vegetal consta principalmente de semillas de plantas acuáticas de Pistia stratiotes (lirio), Nymphoides indica y Nymphaea sp. (ninfa), además de gramíneas: Panicum sp., Echinochloa sp. y Setaria geniculata, Cyperaceas: Fimbristylis spadiacea y otras como Polygonum sp. y que concuerda con la información obtenida por Jenni y Collier (1972) y Stephens (1984 b).

1.- ESPECTRO TROFICO DE HEMBRAS

Dentro de la fracción animal se presentan 9 órdenes de invertebrados más un tipo de estructuras identificadas como huevós de invertebrados, de estos 9 órdenes 7 son de insectos, 1 de quelicerados y 1 más de moluscos gasterópodos. En la fracción vegetal se encontraron 7 especies de semillas (1 de ellas no identificada), todas ellas de plantas acuáticas. Este espectro trófico lo podemos apreciar en la Tabla 4 en el cual además se incluye el peso agregado, la frecuencia y la abundancia para cada uno de los taxa-presa.

De acuerdo al Valor de Importancia Alimentaria tenemos que los órdenes más importantes (≥ 0.1) fueron en orden decreciente: Diptera (larvas), Coleoptera (adultos), Homoptera, Hemiptera,

Orthoptera, Coleoptera (larvas), Diptera (adultos), Mesogastropoda, Araneae, además de huvecillos de invertebrados (Fig. 5). El valor más alto (0.4) correspondió al orden Diptera (larvas)

El valor de importancia alimentaria para las familias de los órdenes más importantes fueron:

Del orden Diptera (larvas) consumió solo a la familia Stratyomidae.

Dentro del orden Coleoptera (adultos) encontramos que las familias con mayor valor de importancia fueron: Curculionidae, Scarabeidae, Hydrophilidae, y en menor grado Cucujidae, Dytiscidae, Staphyllinidae y Tenebrionidae.

Del orden Homoptera solo se encontró la familia Cicadelidae.

De Hemiptera se encontraron 3 familias la de mayor valor fue una Familia no identificada.

Dentro del orden Orthoptera se encontraron dos familias de estas a la familia Acrididae se le encontró el mayor valor.

Los datos de Valor de Importancia de estas familias los encontramos en la Tabla 5.

Dentro de la fracción vegetal en hembras, se encontraron 7 tipos de semillas cuyos principales valores de importancia fueron para Pistia stratiotes (lirio); Semilla A (no identificada); Nymphoides indica y Nymphaea sp. (ninfas); Fimbristylis spadicea (zacate) y Semilla 0 (Fig. 6).

Por otra parte en 3 hembras juveniles se encontraron los siguientes porcentajes en el contenido estomacal: 62,5 de MAT, 9.6 de MVT que hacen un total de 72.1 % de contenido estomacal contra un 27.9 de MIT; sin embargo la muestra es deficiente y no

nos permite hacer inferencias acerca de su alimentación. Su espectro alimentario se muestra en el anexo II, se obtuvieron cuatro órdenes de insectos, dos tipos de moluscos y nueve tipos de semillas.

La lista de familias de invertebrados en machos y hembras se presenta en el anexo I.

Tabla 4. Espectro trófico de 9 hembras de *J. spinosa* en los humedales de Alvarado, Veracruz durante la temporada reproductiva.

Artículos alimentarios	P	F	A
Fracción Animal			
Coleoptera	11.6	77.8	12.2
Coleoptera (Larvas)	0.4	22.2	0.9
Diptera	0.1	33.3	1.8
Diptera (Larvas)	16.4	77.8	14.9
Hemiptera	1.7	55.6	2.3
Homoptera	0.6	66.7	13.1
Hymenoptera	0.03	11.1	0.5
Odonata (Larvas)	0.04	11.1	0.5
Orthoptera	2.1	44.4	1.8
Mesogastropoda	29.3	11.1	0.9
Aranae	0.5	22.2	0.5
Huevos de Invertebrados	0.2	11.1	10.0
Fracción vegetal			
Semilla a	20.0	33.3	8.6
<i>Nymphoides indica</i>	0.9	33.3	3.6
<i>Pistia stratiotes</i>	10.7	44.4	14.9
<i>Fimbristylis spadicea</i>	0.3	22.2	1.4
<i>Nymphaea</i> sp.	2.3	11.1	9.5
Semilla o	2.6	22.2	2.2
<i>Polygonum</i> sp.	0.2	11.1	0.4
P: Porcentaje de peso; F: Porcentaje de frecuencia de ocurrencia; A: Porcentaje de abundancia			

Fig. 5 Valores de importancia alimentaria en los órdenes de invertebrados encontrados en hembras.

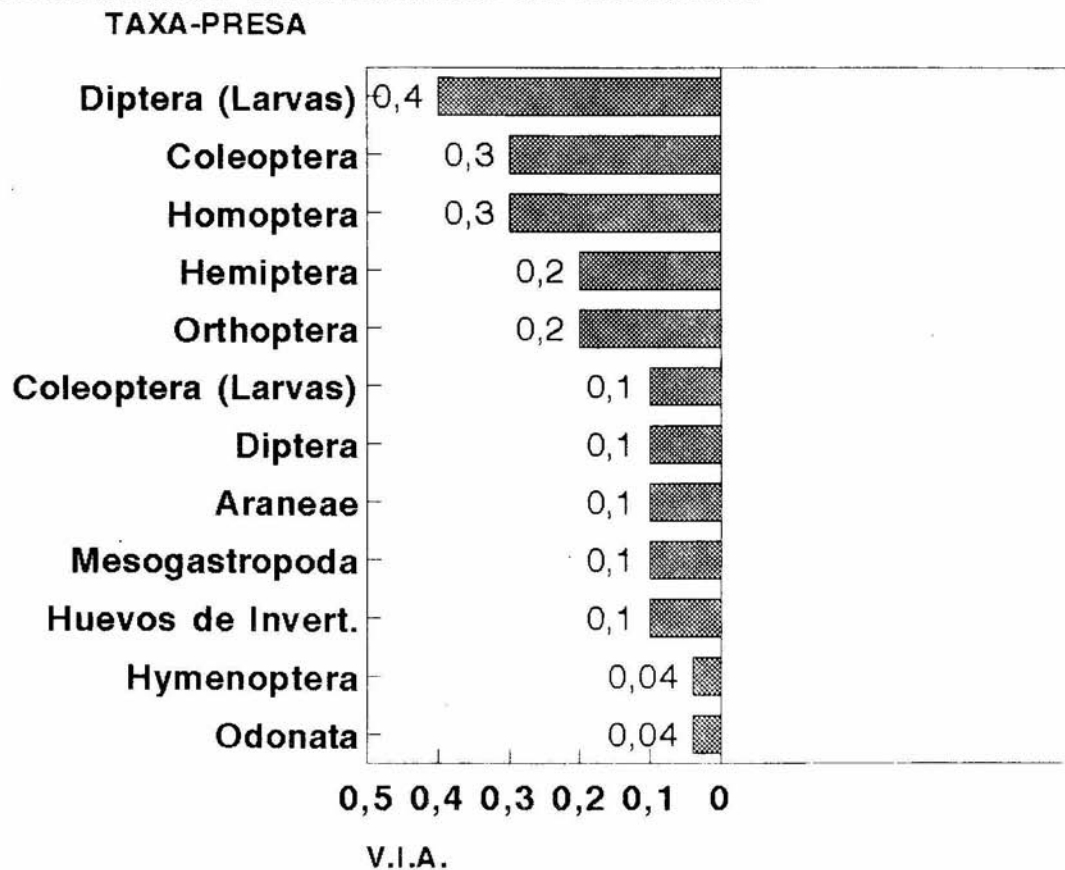


Fig. 6 Valores de importancia alimentaria en semillas encontradas en hembras.

TAXA-PRESA

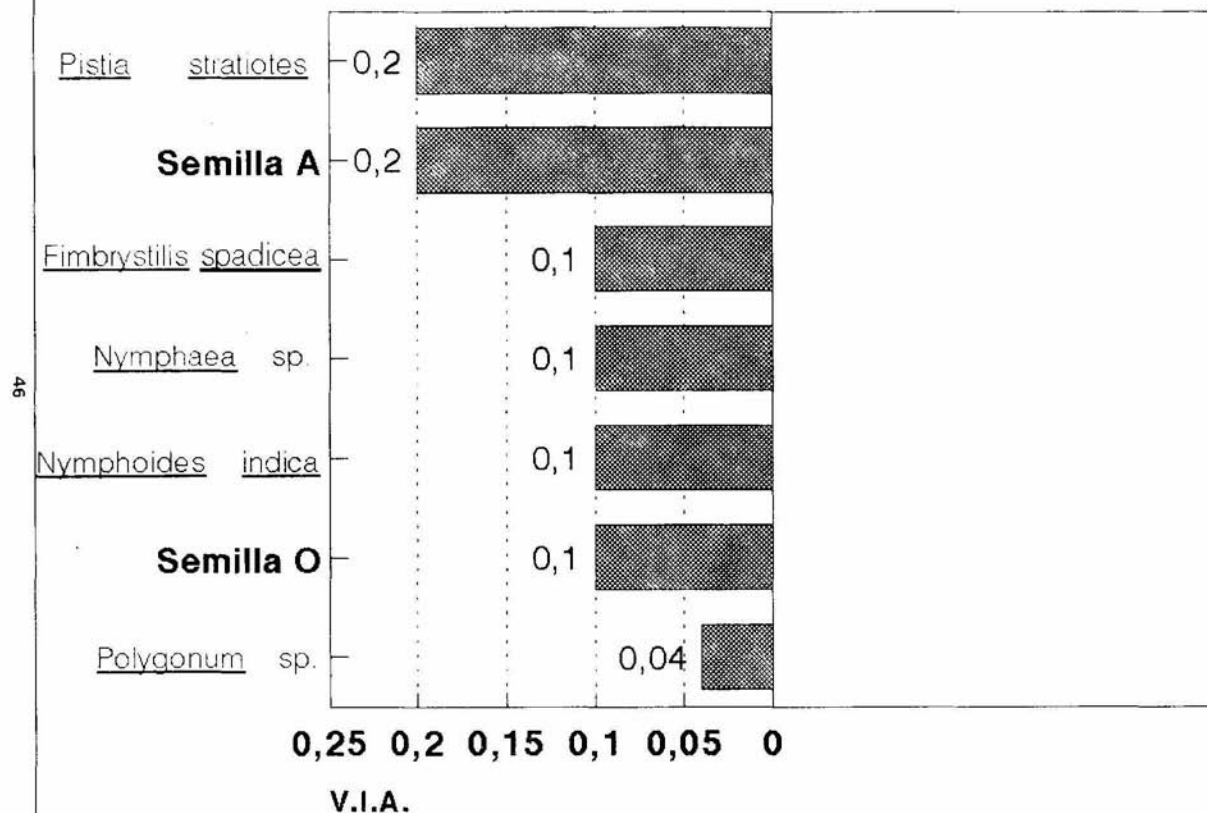


Tabla 5. Valores de importancia alimentaria de las familias presa de los principales órdenes de invertebrados ingeridos por las hembras.

Artículos alimentarios	VIA
Coleoptera	
Curculionidae	0.4
Scarabeidae	0.3
Hydrophilidae	0.2
Cucujidae	0.1
Dytiscidae	0.1
Staphilinidae	0.1
Tenebrionidae	0.1
Diptera (Larvas)	
Stratyomidae	0.9
Hemiptera	
No identificada	0.4
Reduvidae	0.3
Corimaelenidae	0.1
Homoptera	
Cicadelidae	0.9
Orthoptera	
Acrididae	0.6
Blatidae	0.2

2.- ESPECTRO TROFICO DE MACHOS

En machos su espectro trófico (tabla 6) estuvo integrado en su fracción animal (Fig. 7) por los siguientes órdenes, según los mayores valores de importancia: Diptera (Larvas) 0.2, Coleoptera (adultos), Coleoptera (larvas), Diptera (adultos), Hemiptera, Homoptera, Orthoptera y Araneae que junto con huevos de invertebrados presentan 0.1 de V. I. A.

Las familias más importantes de estos órdenes (y que se muestran en la tabla 7) fueron:

De coleópteros (adultos) tenemos a las familias Curculionidae 0.4, Hydrophilidae 0.3 y Cucujidae 0.1 (tabla 7)

De larvas de coleópteros se encuentran 3 familias: Familia no identificada I 0.5, Dytiscidae 0.2, Familia no identificada II 0.1.

Dentro del Orden Diptera (Larvas) a la familia Stratiomyidae con 0.8 (tabla 7)

En el Orden Hemiptera tenemos tres familias: Familia no identificada 0.4, Gerridae 0.2 y Belostomatidae 0.2.

De los homópteros tenemos a la familia Cicadellidae 0.8 y dentro de los ortópteros a la familia Acrididae con 0.7.

Dentro de la fracción vegetal (Fig. 8) se identificaron 12 tipos de semillas, las de mayor valor fueron: Semilla A, Nymphoides indica (ninfa), Nymphaea sp. (ninfa), Fimbristylis spadicea (zacate), y Semilla M todas con 0.2; Pistia stratiotes (lirio), Panicum sp. (pasto) y Semilla O con 0.1.

Tabla 6. Espectro trófico de 16 machos de J. spinosa.

Artículos alimentarios	P	F	A
Fracción animal			
Coleoptera	2.7	1.5	37.5
Coleoptera (Larvas)	2.9	0.6	37.5
Diptera	0.1	0.2	18.8
Diptera (Larvas)	3.8	1.7	43.8
Hemiptera	0.3	0.5	25.0
Homoptera	0.3	3.0	37.5
Hymenoptera	0.03	0.1	6.3
Orthoptera	9.4	0.2	12.5
Collembola	0.04	0.1	6.3
Calanoidea	0.03	4.6	6.3
Archeogastropoda	8.3	0.2	6.3
Araneae	0.2	0.3	2.5
Huevos de invertebrados	0.2	3.0	18.8
Fracción vegetal			
Semilla a	12.8	1.5	37.5
<u>Nymphoides indica</u>	6.2	6.8	37.5
<u>Pistia stratiotes</u>	2.5	1.5	31.3
<u>Echinochloa</u> sp.	0.4	0.2	6.3
<u>Fimbrystilis spadicea</u>	4.4	9.7	37.5
<u>Sesbania emerus</u>	0.02	0.1	6.3
<u>Setaria geniculata</u>	0.4	0.5	12.5
Semilla m	13.3	45.8	6.3
<u>Nymphaea</u> sp.	18.3	12.4	12.5
Semilla o	2.1	0.5	18.8
<u>Panicum</u> sp.	11.1	5.0	6.3
<u>Polygonum</u> sp.	0.2	0.1	6.3
P: Porcentaje de peso; F: Porcentaje de frecuencia de ocurrencia; A: Porcentaje de abundancia			

Fig. 7 Valores de importancia alimentaria en los órdenes de invertebrados encontrados en machos.

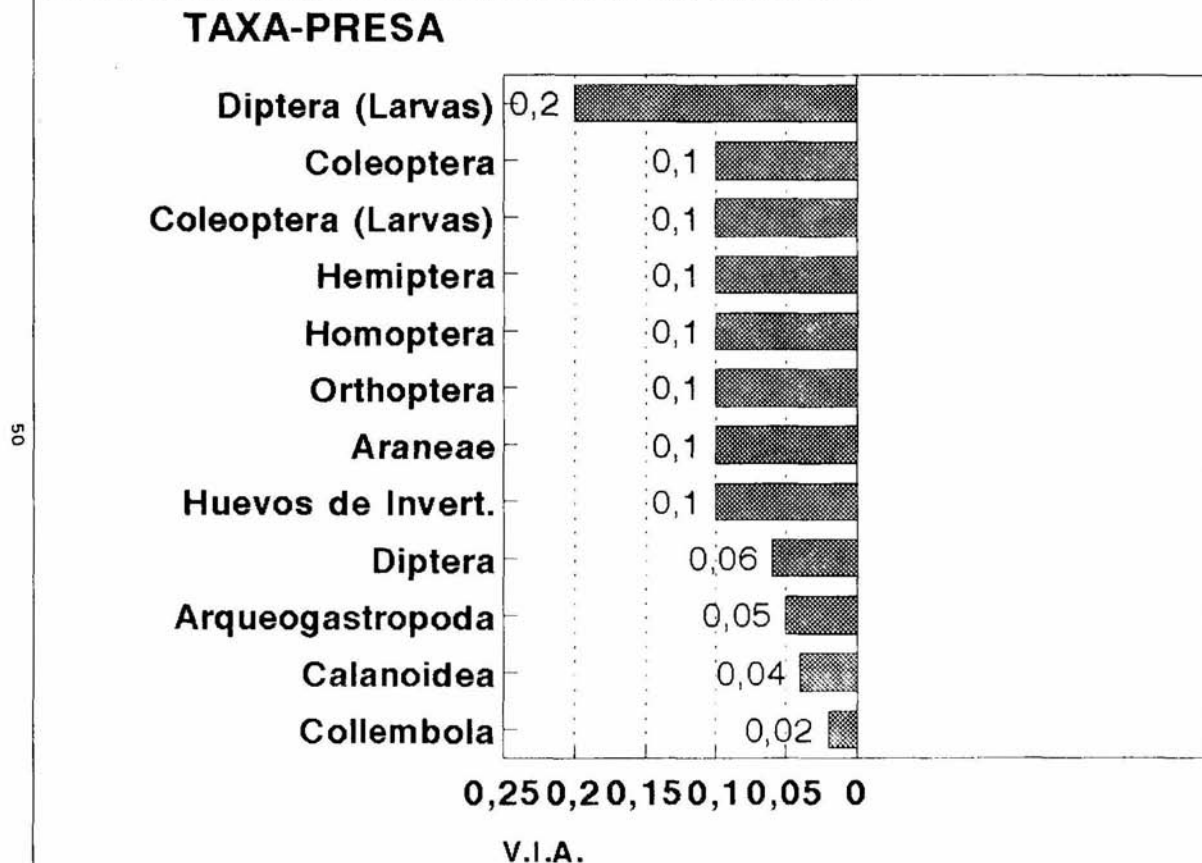


Fig. 8 Valores de importancia alimentaria de semillas encontradas en machos.

TAXA-PRESA

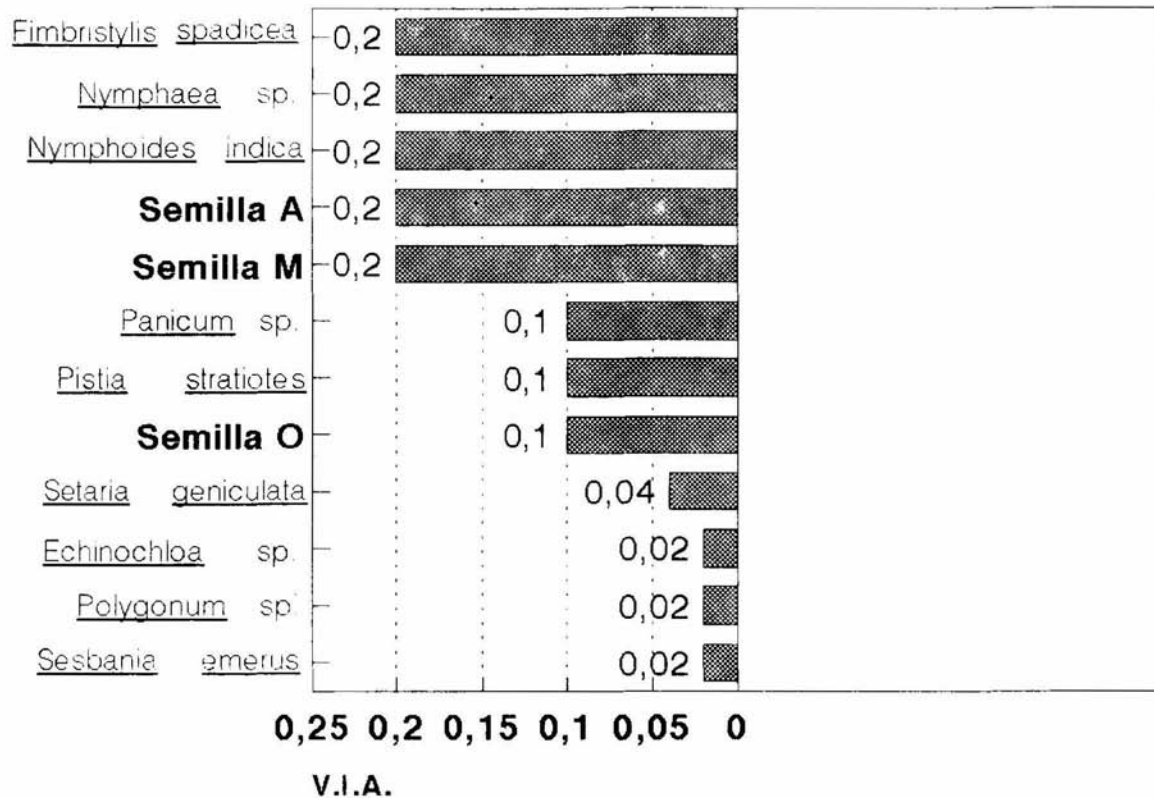


Tabla 7. Valores de importancia alimentaria de las familias presa de los principales ordenes de invertebrados ingeridos por los machos.

Artículos alimentarios	VIA
Coleoptera	
Curculionidae	0.4
Hydrophilidae	0.3
Cucujidae	0.1
Staphylinidae	0.04
No identificada	0.04
Coleoptera (Larvas)	
No identificada (II)	0.5
Dytiscidae	0.2
No identificada (I)	0.1
Diptera (Larvas)	
Stratyomidae	0.8
Chironomidae	0.04
Hemiptera	
Belostomatidae	0.2
Gerridae	0.2
No identificada	0.4
Homoptera	
Cicadelidae	0.8
Orthoptera	
Acrididae	0.7

C) AMPLITUD TROFICA, EQUITATIVIDAD DE DIETAS Y SIMILITUD DE NICHOTRÓFICO.

En la Tabla 8 podemos observar los valores promedio de amplitud trófica en ambos sexos obtenidos al aplicar el Índice de Diversidad de Shannon-Wiener. En hembras los valores variaron de 0.6394 a 1.9913 con un valor promedio de 1.4239 (77%) y una amplitud o diversidad máxima promedio de 1.8257 además de una equitatividad de 79.21%. En machos la amplitud fue de 0.9518 (68.6%) con una variación de 0 a 2.6139, y una amplitud máxima promedio de 1.4892 con una equitatividad de 57.75%, como se puede observar las hembras presentan mayor amplitud trófica y equitatividad de dieta que los machos.

Además se obtuvo la amplitud trófica acumulada en cada sexo y cuyos resultados están graficados en las figuras 9 (para hembras) y 10 (para machos). En donde con la suma de las muestras analizadas, se obtuvieron curvas no asintóticas (no se alcanza la estabilización).

Por otra parte al calcular la similitud de dietas o solapamiento de nicho trófico entre los sexos (Tabla 10) se obtuvo según Sorensen un Solapamiento de 60.6% (0.606) y al aplicar Morisita un valor de 0.0348 que corresponde a un valor de 31 % en relación al valor máximo del índice y que es de 0.1120.

Los valores de eficiencia alimentaria calculados para ambos sexos fueron similares: 0.2 y 0.2 (Tabla 9).

Tabla 8. Amplitud trófica, Amplitud trófica máxima y equitatividad de dietas en hembras y machos de Jacana spinosa.

HEMBRAS			MACHOS		
H	H max	E	H	H max	E
1.4239 (77%)	1.8257	79.21%	1.0221 (58%)	1.4892	58%
H:Amplitud trófica H max: Amplitud trófica máxima E:Equitatividad					

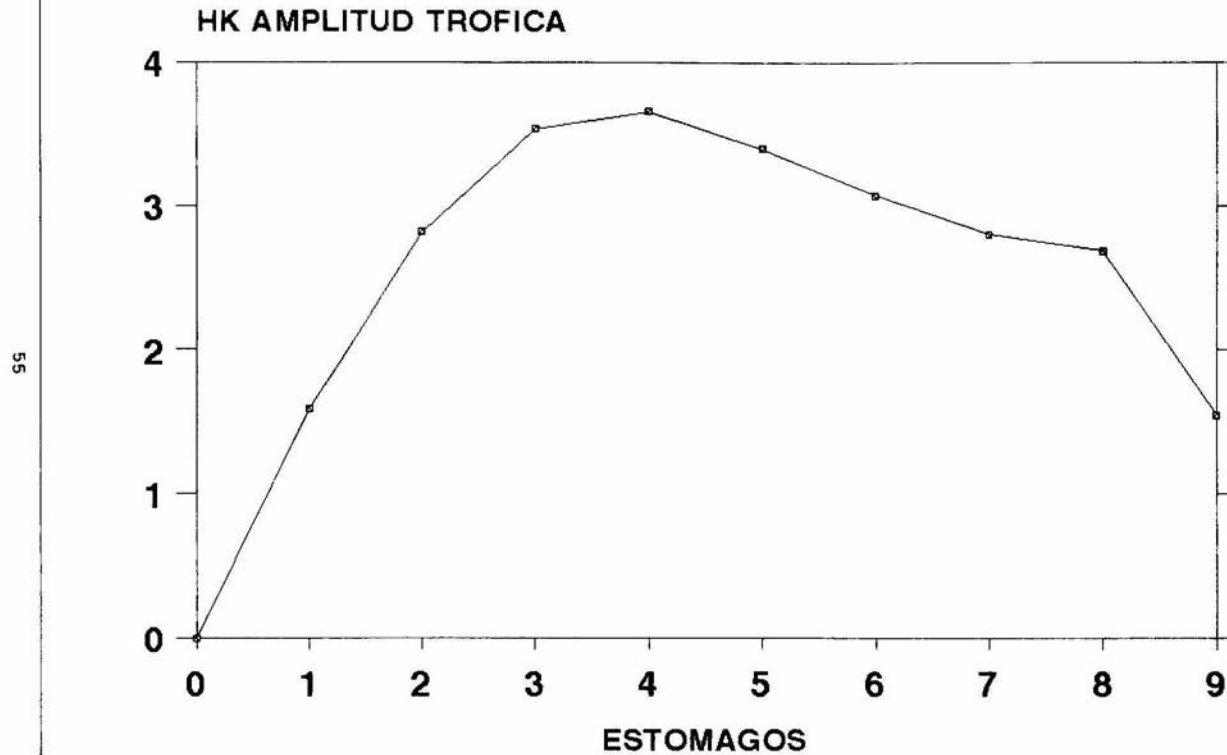
Tabla 9. Eficiencia alimentaria (Ea).

HEMBRAS	MACHOS
Ea	Ea
0.2	0.2

Tabla 10. Solapamiento de Nicho trófico entre hembras y machos de Jacana spinosa.

Indice de Sorensen	Indice de Morisita
Cs	Im
0.606 (60.6%)	0.0348 (31%)

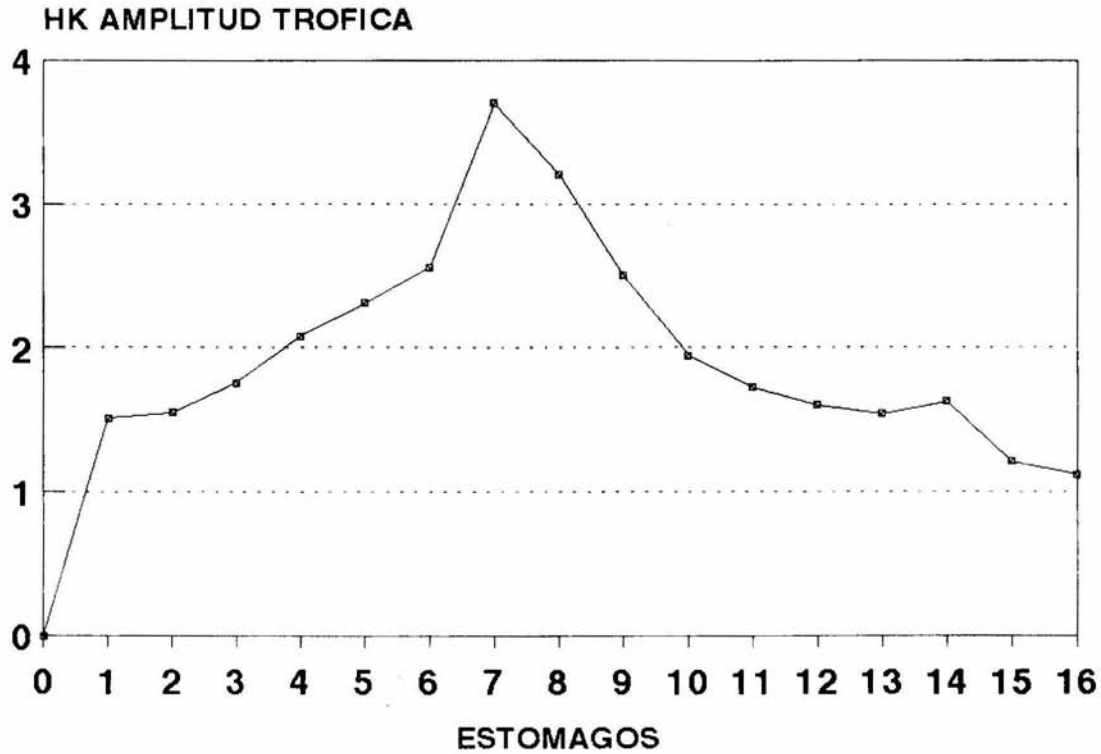
FIG. 9 AMPLITUD TROFICA ACUMULADA



PARA 9 ESTOMAGOS DE HEMBRAS

FIG.10 AMPLITUD TROFICA ACUMULADA

96



PARA 16 ESTOMAGOS DE MACHOS

II) CONDUCTA ALIMENTARIA

1. OBSERVACIONES ETOLOGICAS.

Durante la temporada reproductiva se ha comprobado un sistema poliándrico de apareamiento en los individuos de Jacana spinosa en los humedales de Alvarado, Veracruz (DeSucre, Com. pers.), en la cual la hembra se aparea con más de 1 macho más o menos simultáneamente, esto ocurre junto con una inversión del papel conductual de los sexos, ya que el macho incuba a los huevos y empolla a sus vástagos acompañado con una emancipación de la hembra, todo este sistema ha sido definido como poliandría simultánea y de defensa del recurso (Orians, 1966; Jenni, 1974; Oring, 1982). En el presente trabajo se hicieron observaciones en siete territorios de machos y hembras que se hayaban en distintas fases de su reproducción:

- 1) Incubación
- 2) Empollamiento

El tiempo total invertido en las observaciones fue de 29230 minutos.

El trabajo se llegó a dificultar ya que durante la temporada de 1992, los pastos y zacates llegaron a obstruir las observaciones, pese a esto detectamos distintas fases del comportamiento alimentario y que a continuación describo.

- 1) Fase de Incubación.

Durante este período de tiempo el macho incuba y protege a los huevos de posibles depredadores. En la temporada de 1992 no se hicieron muchos registros directos de estos sin embargo llegó a escucharse actividad de Porphyrula martinica, depredador de huevos y pollos reportada por Jenni y Betts (1972)

detectándose depredación intensa sobre algunos nidos sin embargo esta no fue tanta como en otros años (DeSucre, Com. pers.).

La mayor actividad alimentaria se detecta en las mañanas y en las tardes justo antes de la puesta del sol, el período comprendido de 13 a 15 horas presenta una baja actividad y se caracteriza por presentar temperaturas altas, es en estos momentos cuando el macho dará sombra a los huevos y permanecerá el mayor tiempo posible en el nido.

Por las tardes a la puesta del sol, ambos sexos, aprovechan para darse un baño con el agua fresca de las lagunas y acicalarse, se podrá ver a los individuos caminando picoteando sobre el agua, para después pasar el pico entre sus plumas las que mantienen desplegadas; incluso el ave podrá meterse al agua un momento luego saldra, se sacudirá volverá a pasar su pico entre las plumas para después caminar y picotear en los alrededores aprovechando esos momentos para alimentarse.

Para su alimentación los individuos aprovechan mañana y tarde, se observará tanto al macho como a la hembra recorriendo el territorio indistintamente en busca de alimento, puede ser que el individuo mueva continuamente la cabeza hacia abajo aparentando que picotea sobre el sustrato pero no es así, en varias ocasiones observe esto sobre todo cuando el ave notaba la presencia de algun intruso como vacas, garzas o incluso mi presencia, en estos casos optaba mejor por desechar el registro, no así con la interacción de garzas y vacas, en estos casos si el macho se encuentra incubando, sale del nido pudiendo llegar la hembra de algún territorio vecino; nunca se observó en esta fase despliegues de agresión al ganado ni a las garzas, que en esa

temporada del año llegaron a ser muy abundantes; especies como Casmerodius albus, Bubulcus ibis, Butorides striatus, Egretta thula y Egretta caerulea era común observarlas en los territorios de reproducción de J. spinosa.

Se detectó que en estos casos la "jacana" macho se alejaba hasta tres metros de distancia, en esos momentos el ave comenzaba a caminar con la cabeza hacia abajo, alrededor del nido, en varias ocasiones aparentando que picaba sobre el substrato; posteriormente incluso si el intruso aun permanecía en el territorio, el macho se acercaba caminando hacia el nido siguiendo el mismo patrón conductual descrito, al llegar al nido alzaba la cabeza y se echaba sobre los huevos. En otros casos era la hembra quien caminaba alrededor del nido, mientras que el macho seguía incubando; esto se observó aun en presencia de vacas que se metían en el territorio de un macho ubicado en una pequeña laguna del sur, por la que pasaban a medio metro de distancia del nido, el macho no se inmutaba ante esto y permanecía quieto echado en el nido, mientras que la hembra a unos tres metros de distancia caminaba. En esta fase de la reproducción según DeSucre (Com. pers.) aun reporta cópulas, en estas, ambos sexos caminan por el territorio siguiendo el patrón conductual que se acaba de describir, momentos antes que el macho monte a la hembra. Es interesante hacer notar esto ya que aparentemente hay una combinación de conductas que es difícil distinguir. Este comportamiento, aparentemente fuera de contexto en situaciones de interacción con otros organismos y actividades de cópula ha sido descrito ya por autores como Eibl-Eibesfeldt (1971) en garzas y algunos patos; se ha denominado como conductas desplazadas, y se

presentan por lo general en situaciones conflictivas bien determinadas y que a menudo se ritualizan como sucede al momento en que la "jacana" ve a un intruso o se dispone a copular.

Por otra parte en el caso específico de la hembra tiene a su disposición para alimentarse, todos los territorios de los machos con los que se aparea, en esta fase la hembra pasa de un territorio a otro apoyando a sus machos en la defensa del territorio ante intrusos como garzas, palomas, vacas o de otras "jacanas" y de depredadores como pollas de agua. El disponer de todos los territorios de los machos con que se aparea involucra una mayor disponibilidad de alimento para las hembras. Se puede decir que una vez puestos los huevos, la hembra se dedica a la defensa del territorio, su misma emancipación le da la oportunidad de poder reponer nidadas a sus machos en distintos momentos de esta fase (como se observó durante el trabajo de campo). Aunque nunca se detectó agresión de pollas de agua, si ocurrieron depredaciones de nidadas (aunque no tan altas como en años anteriores, DeSucre, Com. pers.). En uno de los territorios que más se siguió y cuyos individuos estuvieron marcados el macho con una marca BR y la hembra con una BV ambas en la pata izquierda, la nidada fue depredada tres veces, en una de ellas uno de los huevos apareció picoteado. Aunque claro no se puede excluir una probable destrucción de nidadas por parte de alguna otra "jacana" hembra que quisiese apoderarse del territorio y expulsar a la hembra anterior. Sin embargo después se hizo la observación de una polla de agua Aramides cajanea que se encontraba empollando entre la vegetación de mangle a unos 15 metros de distancia de la nidada de la "jacana"

Al final de esta fase la actividad de los padres se hace muy agresiva hacia distintos intrusos como palomas Columbina sp., Quiscalus mexicanus, e incluso otras "jacanas".

b) Fase de empollamiento

Una vez que los pollos nacen, al segundo día pueden ya caminar junto al macho y recorrer juntos el territorio. Al principio de esta fase el macho casi no se aleja de sus vástagos, al ir caminando el macho inclina la cabeza hacia el sustrato aparentando picotear sobre este, los polluelos irán caminando atrás de el uno tras otro, alimentándose sobre la vegetación incluso la podrán llegar a alzar y voltear.

Aparentemente el macho guía a los polluelos en la búsqueda de alimento, demostrándoles con su conducta los lugares en donde es más probable que ellos lo descubran por si mismos. Si bien el macho puede influir en la búsqueda de alimento por parte de los pollos, nunca se detectó que este les diera de comer, ni tampoco que la hembra estableciera este tipo de lazos parentales con sus vástagos como lo reportan Betts y Jenni (1991). Se observó que a medida que transcurren los días, el macho y los polluelos se desplazan más allá de los límites de su territorio invadiendo los de sus vecinos, incluso de machos que aun estaban incubando, no se cuantificó que tanta área invadían, pero si detectamos que llegaban casi al extremo opuesto del territorio vecino, esto también ha sido observado por DeSucre y Morales (Com. pers.).

Al mismo tiempo los lazos parentales son aun muy estrechos, esto se detecta en la conducta muy agresiva de los padres hacia diversos intrusos y probables depredadores, en una ocasión se

llegó a detectar como un macho tumbó con sus patas a una Columbina sp. en vuelo que pasó junto a su polluelo de ya varios días de nacido, estos lazos se demuestran en otras actitudes del padre al cubrir a sus pollos con las alas y transportarlos a otros sitios cuando observa la presencia de algún intruso.

b) DESCRIPCION DE ESTRATEGIAS ALIMENTARIAS

El estudio de la conducta alimentaria de esta especie mostró la existencia de tres patrones conductuales empleados en la búsqueda de alimento que fueron:

- 1.-Pica mientras Camina (PC),
- 2.-Parado-Pica (PP)
- 3.- y Alza la Vegetación (AV).

El método de observaciones secuenciales permitió obtener el tiempo gastado en la alimentación y en otras actividades somáticas como acicalarse, caminar y reproductivas como incubar en el caso de los machos (Tabla 11).

A partir de estos resultados se evaluó el tiempo gastado en cada estrategia alimentaria y que se expresan en forma de porcentajes en la Tabla 12 y Fig. 11. Para Machos se obtuvo un 67.7 % de Pica mientras Camina, 25.7 % de parado-pica y 7.0 % de Alza la Vegetación, en hembras fue de 63.9, 30.1 y 6.0 % para cada una de las anteriores respectivamente. No se encontraron diferencias estadísticas significativas al aplicar la prueba "t" de Student ($T < 0.05$) en cada uno de los porcentajes de tiempo. No así dentro de cada sexo, para esto se aplicó un ANOVA simple. Se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el tiempo gastado de cada estrategia en machos ($F=67.1559$, $W=10.2422$, $P < 0.05$) y hembras ($F=20.3342$, $W=12.0435$, $P < 0.05$). La

prueba de Tukey (W) nos revela que machos y hembras emplean mayor porcentaje de su tiempo a la estrategia Pica mientras Camina sobre las estrategias Parado-Pica y Alza la Vegetación, siendo esta ultima en la que gastan menos porcentaje de su tiempo.

En cuanto a la frecuencia de cada estrategia las pruebas "t" de Student no revelan diferencias entre los sexos ($P < 0.05$) Tabla 13, Fig. 13. Mientras que en cada sexo los estadísticos nos permiten determinar la existencia de diferencias en el uso de cada estrategia.

En Machos ($F=49.9003$, $W=13.1056$, $P < 0.05$) se muestra una preferencia por la estrategia Pica mientras Camina, sobre las dos siguientes Parado-Pica y Alza la Vegetación que es la menos usada en ambos sexos; en hembras ($F=24.3381$, $W=16.8503$, $P < 0.05$) se muestra una igual preferencia por las dos primeras PC y PP.

En cuanto a la tasa de forrajeo (Tabla 14) no se encontraron diferencias significativas ($T < 0.05$).

A continuación se describen cada una de las estrategias encontradas.

a) Pica mientras Camina. En esta estrategia el ave camina a lo largo del territorio, la mayoría de veces con la cabeza hacia abajo observando el substrato (constituido en su mayoría por hidrofitas libre flotadoras de Eichornia crassipes, Pistia stratiotes y Lemna sp.) en algunas ocasiones se para repentinamente, alza la cabeza, mira a su alrededor y posteriormente continúa su marcha, (estrategia de alerta) o bien detiene su marcha para acicalarse pasando su pico entre las plumas, luego desplegará las alas y seguirá caminando. Ambos sexos recorreran el territorio en busca de alimento, incluso en

una ocasión observe como un macho salió de la laguna y siguió alimentándose en tierra firme picoteando sobre el pasto. Al ir caminando, el ave pica sobre la vegetación flotante, incluso sobre el fango y la vegetación ya seca del lugar intentando detectar a sus presas semillas de lirio acuático y ninfas, entre otras que se pudiesen encontrar flotando o bien larvas acuáticas de Dípteros y Coleópteros y adultos acuáticos de estos de las familias Hydrophyllidae, Staphyllinidae y Curculionidae que pudiese encontrar entre la vegetación acuática o en el mismo fango.

2) Parado-Pica. Puede ser que al ir caminando el ave se detenga y empiece a picotear sobre el sustrato, tal picoteo si es muy intensivo indicara la presencia de un parche abundante de alimentación. Algo interesante que se pudo observar es que en varias ocasiones, al estar detenida, el ave atrapó insectos que volaron junto a ella, sin embargo no los busca ni los acecha aunque hay evidencias que si puede llegar a correr tras de ellos. También es común observar como el ave llega a pararse y jalar las espigas de Gramíneas (Panicum sp. y de Setaria geniculata) y de Cyperaceas como Fimbristylis spadicea y otras.

3) Alza la Vegetación. Este patrón de conducta es el menos aleatorio de búsqueda de los tres. En ciertas ocasiones, el ave detiene su marcha y alza la vegetación flotante de lirio y ninfas, pudiendo llegar a voltearla; hecho esto el ave picotea, incluso puede remover varias veces las vegetación en busca de sus presas. Las dos primeras estrategias presentan un patrón aleatorio de búsqueda, mientras que esta última sigue un patrón más o menos dirigido.

Tabla 11. Porcentajes de tiempo gastado en los patrones conductuales empleados por los machos y hembras de *J. spinosa* durante las temporadas reproductivas de 1990 y 1992 en muestreos de 5 minutos al azar.

Patrón conductual	HEMBRAS ♀ N=39	MACHOS ♂ N=47
CONDUCTA ALIMENTARIA	55.79	56.3
OTRAS ACTIVIDADES: caminando parado volando acicalando interacciones intra e interespecificas incubando (solo machos)	44.21	43.7

Tabla 12. Porcentajes de tiempo empleado en cada una de las estrategias alimentarias encontradas.

ESTRATEGIA	HEMBRAS ♀ N=39	MACHOS ♂ N=47	Tc
Tc: Estadístico calculado "t" de Student			
PC	63.9	67.3	0.4165
PP	30.1	25.7	0.5760
VV	6.0	7.0	0.2561

Tabla 13. Porcentajes de frecuencia de las estrategias alimentarias en ambos sexos.

ESTRATEGIA	♀ N=39	♂ N=47	Tc
PC	51.6	59.7	1.1110
PP	42.8	35.5	1.0003
AV	5.6	4.8	0.2636

Tc: Estadístico calculado "t" de Student

Tabla 14. Taza de picotazos por minuto en cada uno de los sexos.

♀ N=25	♂ N=44	Tc
5.4	6.4	0.0826

Tc: Estadístico calculado "t" de Student

FIG.11 ESTRATEGIAS ALIMENTARIAS EN Jacana spinosa

1 PC Pica mientras camina



2 PP Parado-Pica



3 AV Atza la vegetación

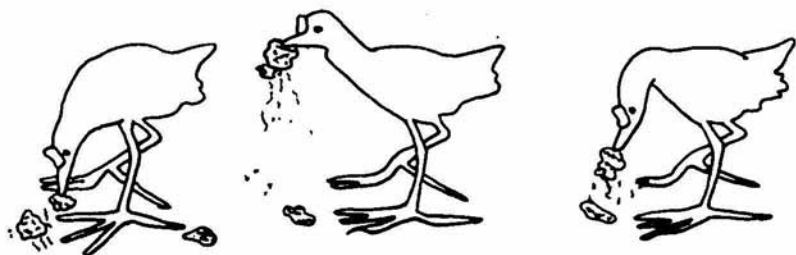
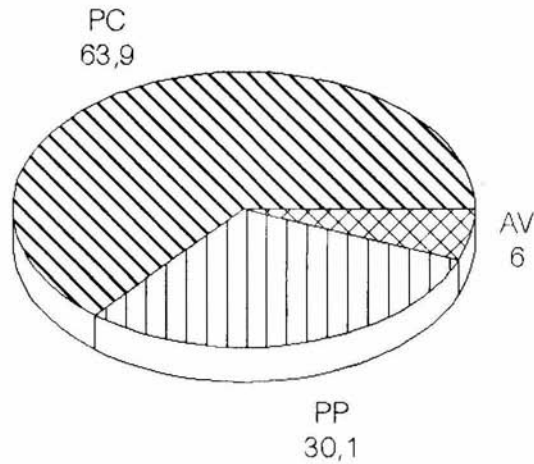
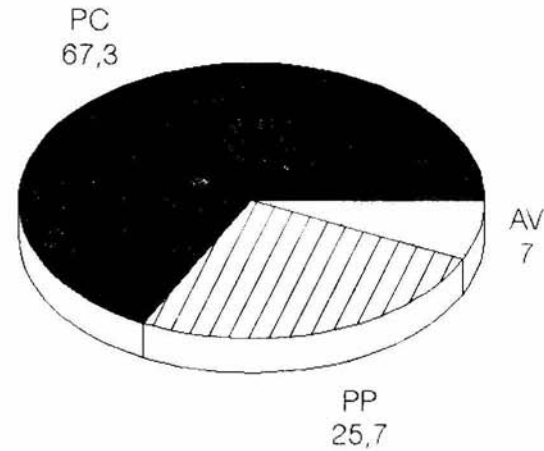


Fig. 12 Porcentajes de tiempo gastado en cada estrategia alimentaria en ambos sexos.



HEMBRAS
N=39

PC Pica mientras camina
PP Parado pica

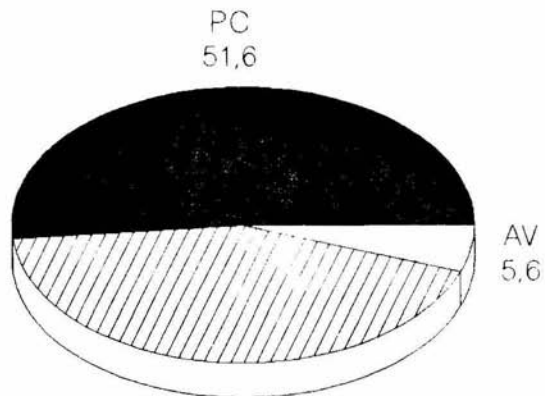


MACHOS
N=47

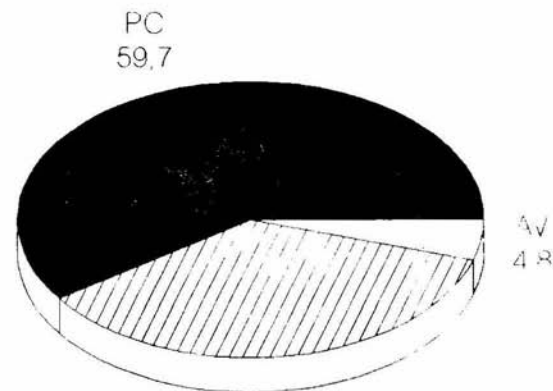
AV Alza la vegetacion

Fig. 13 Porcentajes de frecuencia para cada estrategia alimentaria en ambos sexos.

69



HEMBRAS
N=39



MACHOS
N=47

PC Pica mientras camina
PP Parado pica

AV Alza la vegetación

DISCUSION

I) COLECTA Y DETERMINACION DEL NICHOS TROFICO.

Se encontró una dieta omnívora en J. spinosa durante la temporada reproductiva. En hembras el componente principal es la materia animal, los resultados nos muestran además una mayor ingestión de consumo de invertebrados en hembras que en machos. Mientras que en machos se observa una igual predominancia de materia animal y vegetal. Esta diferencia entre los sexos concuerda con lo expresado por Fisher (1971), Krapu (1974) y Welty (1975), quienes mencionan que el consumo de invertebrados durante la temporada reproductiva por parte de las hembras tiende a ser fundamentalmente mayor debido a los requerimientos de nutrimentos indispensables para la producción de huevos viables; tales nutrimentos son sustancialmente más ricos en invertebrados que en semillas muy ricas en energía y otras estructuras vegetales. Este consumo de invertebrados tiene vital importancia en un ave poliándrica como la "jacana", cuya hembra se puede aparear con más de un macho casi al mismo tiempo (poliandría simultánea) y que es capaz de reponer nidadas como las que se observaron durante este trabajo, y que se apoya además en observaciones hechas por Jenni y Collier (1972).

Es interesante hacer notar que no hubo diferencias significativas en el peso del contenido alimentario total de hembras y machos, como la encontrada por Osborne y Bourne (1977) en Jacana jacana, diferencias que puedan ser atribuidas al dimorfismo sexual de la especie como lo señala Welty (1975) en algunas rapaces en donde la diferencia de peso en los sexos puede ser determinante en la cantidad de peso de alimento consumido.

Sin embargo en Jacana spinosa el dimorfismo sexual se expresa en el peso total del ave durante la reproducción, la hembra llega a pesar hasta 75 % más que los machos, además de que hay un ligero aumento con respecto a la temporada no reproductiva (Jenni y Collier, 1972). Pese a esto no se encontró como pudiera tal vez esperarse tales diferencias en el contenido alimentario total.

Aunque no hay diferencias significativas en la cantidad de materia inorgánica entre sexos, es interesante notar que en hembras representa en promedio el 50 % del contenido estomacal total, no hay datos disponibles en la literatura de J. spinosa en la que se maneje la materia inorgánica como parte del contenido estomacal, si bien esta no puede considerarse como alimento, ocupa un gran espacio en los estómagos como ocurre aquí en el caso de las hembras.

Acosta y Berovides (1982) señalan que una alta proporción de piedras en la dieta probablemente este relacionado con una mayor eficiencia alimentaria, entendiéndose esta como la cantidad en peso o volumen de alimento necesario para mantener su peso corporal, sin embargo los índices de eficiencia alimentaria calculados son similares (0.2 y 0.2) tanto en hembras como en machos. Así pues sería probable suponer que las diferencias en la dieta estriban en el tipo y cantidad de alimento animal encontrado que como se mencionó anteriormente es diferente y mayor en hembras, esto implicará una búsqueda más intensiva de invertebrados entre el fango y la vegetación acuática, que podría redituarse en una mayor ingestión de materia inorgánica por parte de las hembras. Así se puede decir que si bien la eficiencia alimentaria es la misma, la búsqueda dirigida hacia un tipo de alimento específico es

diferente y mayor en hembras que en machos.

El análisis de la dieta muestra una preferencia por presas de hábitos acuáticos preferentemente de insectos en estado larval; probablemente la alta importancia de larvas de dípteros de la familia Stratyomidae (0.4 V. I. A. en hembras y 0.2 en machos): además de otros taxa se deba a que son las presas más abundantes y vulnerables por su baja capacidad de motilidad y a que son muy abundantes en la temporada reproductiva y que coincide con la temporada de lluvias lo que favorece la multiplicación de muchos invertebrados de hábitos acuáticos, herbívoros y alimentadores de detritus como los taxa identificados en este trabajo y que emplean como nichos distintas plantas acuáticas como lirios y ninfas (Krapu, 1974; Lehmkuhl, 1974).

El espectro trófico encontrado en la especie es muy variado y difiere en el sentido de amplitud al encontrado por Osborne y Bourne (1977) en pastizales debido a la baja diversidad de taxa presentes en tales comunidades, ellos solo encuentran 4 taxa vegetales (a nivel de género) y 4 de animales a nivel de familia; en comparación con las 15 familias animales y 12 especies de semillas determinados encontrados en este trabajo. Stephens (1984 b) nos habla en su trabajo de la tendencia omnívora de la especie, sin embargo a partir de las observaciones que el realizó menciona como importantes en la dieta a ortópteros, odonatos e himenópteros que en esta investigación son asignados a una categoría secundaria por su bajo valor de importancia alimentaria. Aclaro que la dieta no tiene forzosamente que ser la misma ya que las condiciones difieren de un sitio a otro aun y

cuando sean lagunas. Se reporta mucho en la literatura del consumo de peces por parte de la "jacana" (Jenni y Collier, 1972; Stephens, 1984 b; DeSucre, en preparación) que no fueron encontrados en el análisis estomacal a pesar de que eran presas potencialmente disponibles en el hábitat donde se colectaron a los individuos.

En cuanto a semillas, la ausencia de estas en las heces de los intestinos vienen a corroborar que *J. spinosa* es más un depredador que un dispersor de semillas.

La amplitud trófica calculada en cada sexo es alta, tiende a ser mayor en hembras (1.4239) que en machos (1.0221), ya que en estos aunque su espectro de alimentación es bastante amplio, solo unos cuantos taxa se encuentran en cantidades apreciables, al menos 12 de los 36 tipos alimentarios encontrados se encuentran en cantidades traza. Razón por la cual los machos presentan una menor equitatividad que las hembras.

Las curvas de amplitud trófica acumulada en ambos sexos (Figs. 9 y 10) no alcanzan una estabilización, y en el caso de los machos la fluctuación es muy evidente, esto pudiera ser indicador de un mal tamaño de muestra o un mal diseño experimental. Sin embargo existe la probabilidad que represente una alta fluctuación en las diversidades como producto de la tendencia omnívora-oportunista de la especie. O sea sería factible suponer que debido a la gran variación de diversidad encontrada en machos y hembras las curvas no son más que una evidencia de los hábitos oportunistas y generalistas de la especie, sin embargo no se desecha la posibilidad de un mal diseño experimental debido a la cantidad de meses en que se

realizó el estudio 5 meses y al número de organismos por sesión (4 a 5).

Una amplitud trófica alta, tiene relación con el patrón de búsqueda de las presas, como lo afirma Recher (1966 *cit in* Galindo, 1977) quien propone que una amplitud trófica como la encontrada en *J. spinosa* es producto de un patrón alimentario aleatorio, en el cual el ave tomará cualquier tipo de organismos que encuentre, pudiendo definir esta dieta como "generalista" (Morse, 1980).

Esto lo podemos ver reflejado también en el más alto valor de importancia alimentaria encontrado en la especie: 0.4 para la familia Stratyomidae, que resulta ser bajo en la escala del índice; la presencia de bajos valores en los artículos alimentarios indican la presencia de una especie eurífaga que basa su alimentación en un amplio espectro de artículos alimentarios (Morse, 1980; Acosta, 1982) y que también se representa en los valores de similitud de Sorensen y Morisita en la dieta encontrados.

La aplicación de los índices de similitud, entre las dos categorías de depredador dió un grado de solapamiento de 60.6 % (0.606) según Sorensen (Valor muy alto) y de 0.0348 que corresponde a un 31% del valor máximo según Morisita. El bajo valor en el índice de Morisita se explica por el hecho de que al ser la especie "generalista", la abundancia de los taxa-presas era baja, en casi la mitad de estos solo se hallaba un individuo de cada taxa encontrado.

En base a esto se puede decir que si bien hembras y machos consumen un alto número de tipos alimentarios en común, el

solapamiento entre ambos es bajo ya que se pueden alimentar de cualquier presa disponible en el momento en que el depredador encuentre sus presas. Por tanto se le puede considerar como "oportunista". García (1989) menciona que la captura en masa por algunos individuos de presas raras ocasionalmente accesibles sería atribuible a un hábito oportunista. El análisis nos demuestra la presencia de al menos dos tipos de semillas (semilla M y Panicum sp. y de un tipo de invertebrados (Calanoidea) y de la semilla Nymphaea sp. en hembras que fueron consumidos en gran escala, pero que solo se encontraron en un estómago cada uno, lo mismo podría decirse de los moluscos que son elemento raros en la dieta, pero que su alto peso los hacen tener un valor de importancia elevado sin que verdaderamente sean fundamentales en la dieta.

Por otra parte podemos considerar a la hembra de J. spinosa hasta cierto punto un depredador selectivo durante la reproducción, debido a la necesidad de nutrimentos de origen animal. Krebs (1978) menciona que un depredador selectivo tendrá una alta tasa de ingestión de alimento por unidad de tiempo de manipulación de presa, aunque corre el riesgo de que al ser selectiva gaste un tiempo relativamente más largo buscando tales presas, si estas no son abundantes en su territorio.

II) OBSERVACIONES DE CONDUCTA ALIMENTARIA

Se encontraron tres patrones conductuales en la alimentación de J. spinosa, estos fueron: Pica mientras Camina (PC), Parado-Pica (PP) y Alza la Vegetación (AV), no se encontraron diferencias entre los sexos en cuanto al tiempo gastado y uso de cada estrategia. Sin embargo si se detectaron diferencias dentro de cada sexo.

Tanto machos como hembras gastan la mayor parte de su tiempo en las estrategias "pica mientras camina" y en segundo término en "parado-pica". Mientras que los machos tienen una preferencia por usar la primer estrategia, las hembras emplean por igual ambas, el tercer patrón conductual es usado esporádicamente por ambos sexos. En un ave depredadora como J. spinosa el factor principal que afectará la frecuencia de uso de estas estrategias, serán probablemente la distribución, disponibilidad y abundancia de sus presas, esto hace que los patrones de búsqueda en el ave sigan hasta cierto punto una forma aleatoria. Sin embargo la gran necesidad por parte de las hembras de consumir ciertos nutrimentos de naturaleza animal durante la reproducción, harán que la hembra dirija su atención a procurarse alimentos de este tipo lo que de cierta forma involucraría una jerarquización de presas potenciales debido al beneficio que le da al depredador, este es un concepto que constituye los Modelos de Selección de Presa que a su vez forman parte de la Teoría de alimentación óptima, la cual intenta predecir los patrones de alimentación de los animales en base a la ganancia neta de energía por unidad de tiempo (Krebs, 1978; Krebs y Mcleery, 1984; Galindo, 1987).

La Teoría de alimentación óptima intenta determinar los factores que influyen para que un depredador elija cierto tipo de presa, el lugar donde se alimentará y la forma de buscar y capturar a la presa y que podemos denominar factores de selección que han sido moldeados por la Selección Natural, lo que permite al animal realizar sus funciones lo más eficientemente posible.

Por todo esto proponemos que para las hembras de J. spinosa uno de los factores principales durante la temporada reproductiva, sino es que el principal que predecirá la selección sobre sus presas será la calidad y cantidad nutricional, debido al requerimiento de nutrimentos de origen animal para la producción de huevos viables entre otras cosas como se menciona al principio de esta discusión.

Esto tal vez explicaría dos cosas: 1) el porqué las hembras le dan igual uso a las estrategias "pica mientras camina" y "parado-pica", especialmente esta última estrategia; quizás las hembras presentan mayor predominancia que los machos debido a que este último patron está dirigido a la consecución de un tipo de alimento en específico y 2) la no existencia de diferencias en las tasas de forrajeo ya que las diferencias no se encuentran en quien se alimenta más o quien menos de manera general, sino en el tipo de alimento que tiene mayor preferencia en cada sexo durante la reproducción.

Es también posible que el patrón conductual de alzar la vegetación sea una estrategia encaminada a la obtención un poco más segura de alimento y que satisficaría la alimentación de un ave que necesita saciar su apetito, esto es importante ya que al alzar la vegetación removerla y voltearla, es muy probable que

encontrará semillas de lirio, ninfas y otras plantas acuáticas, además de larvas de insectos y otros invertebrados que emplean como hábitat a estas hidrofítas; y que incluso constituyan parches o que se encuentren en altas densidades. Desgraciadamente tanto esta estrategia como la de Parado pica se ven minimizadas, ya que el uso de la estrategia no nos dice que tan importante es, debido a que su importancia radicaré en el número de intentos alimentarios (picotazos) que dé después de removerla.

Otras formas de alimentación observadas en la "jacana" fueron la obtención de insectos atrapándolos al vuelo, probablemente la obtención de insectos adultos como cicadelidos y dípteros se lleve en buena parte mediante esta forma, sin embargo fue raramente observada en el presente trabajo, además de jalar las espigas de "gramíneas" y "cyperaceas".

Con respecto al tiempo gastado en cada estrategia, según Krebs (1978) se asume que el tiempo de búsqueda es inversamente proporcional a la densidad de la presa, por lo cual a mayor densidad de presa menor es el tiempo gastado, por lo tanto si bien la estrategia "pica mientras camina" es la más usada y en la que gastan más tiempo en la búsqueda de alimento, no quiere decir que sea la más importante (o sea la forma en que se procuran la mayor cantidad de alimento) ya que la segunda estrategia en uso y tiempo gastado "parado-pica" está determinada por el encuentro de parches con una buena densidad de presas y que el ave al ir caminando se encuentra.

A fin de cuentas se propone en este trabajo, que en un ave depredadora, generalista y oportunista como Jacana spinosa, se presenta un patrón alimentario en el cual el ave camina

azarosamente por su territorio en busca de alimento, picoteando sobre los distintos substratos, tal búsqueda estará influida por la densidad de presas que ira encontrando en su caminar y que el ave aprovechará, si esto no es suficiente el ave removerá y alzará la vegetación y llegará a voltearla en busca de su alimento; esta búsqueda en el caso de la hembras tenderá a ser selectiva hacia la calidad y cantidad de nutrimentos animales dentro de la temporada reproductiva debido a los mayores requerimientos nutricionales de estos relacionados con la puesta de huevos.

Otras observaciones en la conducta alimentaria de esta especie vienen a confirmar lo ya observado por otros autores como Jenni y Collier (1972), Jenni y Betts (1978) y Betts y Jenni (1991).

En este trabajo se han determinado conductas desplazadas en situaciones conflictivas con otros organismos y en cópulas. Estas conductas se explican según Eibl-Eibesfeldt (1971) por desinhibición de un estímulo ya que dos impulsos en donde cada uno por su lado inhiben a un tercero se inhiben mutuamente en los casos de conflicto y dejan por tanto de inhibir a un tercero que así queda libre. Basándose en esto la conducta de la "jacana" se explicaría ya que al momento de percibir al intruso el ave presenta dos estímulos distintos uno de huida y otro de ataque, ambos se inhiben y desinhiben a un tercero que sería la alimentación; en el caso de la cópula se han determinado conductas desplazadas como acicalamiento y alimentación en otras aves acuáticas.

Durante el período de incubación a medida que transcurre el tiempo se observó un mayor cuidado por parte del macho hacia sus huevos y posteriormente a sus polluelos recién nacidos, su conducta se hace más agresiva a medida que se acerca el día de la eclosión, Betts y Jenni (1991) reportan que esto trae consigo una reducción en el tiempo gastado en la alimentación y otras conductas somáticas del macho asumiendo una mayor responsabilidad en el cuidado parental,

Recientemente, se ha determinado la amplitud y desplazamiento de territorios días después de la eclosión, invadiendo incluso los territorios de machos vecinos, esta conducta poseclosional ha sido reportada por Wilson (1980) en distintas aves, como un mecanismo por el cual el ave y su prole obtienen mayor disponibilidad y cantidad de alimento, sin embargo no se obtuvo información acerca de la interacción que es provocada entre vecinos de territorio y las implicaciones que esto pudiera tener debido a los conflictos suscitados entre estos.

Jenni y Betts (1978) señalan que la presencia del macho es fundamental en la alimentación de sus vástagos ya que aparentemente ellos caminan y se alimentan más rápidamente si son acompañados por el macho, este nunca los alimenta por sí mismo; además, proponen que esta compañía del macho, se puede dar favorablemente debido a que la talla pequeña del macho es adaptativa para que estos no compitan por el alimento con sus polluelos, esta suposición es la base de la Teoría ecológica que intenta explicar el origen del dimorfismo sexual en distintos

grupos de aves Charadriiformes de acuerdo a su no competencia por el nicho, en este caso particular el Dimorfismo sexual inverso en especies poliándricas (Jehl y Murray, 1986).

Actualmente la aseveración de que la talla del macho es adaptativa para que este no compita por el alimento con sus pollos ha sido muy discutida; los resultados obtenidos por Betts y Jenni (1991) acerca del alto porcentaje de tiempo que gastan las hembras en su alimentación, incluso aun después de la eclosión y su estadía constante en el territorio donde ocurrió para cumplir funciones de protección, junto con el desplazamiento y amplitud del territorio del macho con sus vástagos invadiendo territorio vecinos; parecen indicar dos cosas:

1) La hembra a pesar de la gran necesidad de alimento para poderle proporcionar nidadas adicionales a su pareja, no evita competir por el alimento con esta y sus polluelos, incluso permanece más tiempo en el o los territorios donde haya pollos presentes, por tanto no hay evidencia de que su talla mayor sea impedimento para que esta siga alimentándose en tales territorios.

2) El desplazamiento y amplitud del territorio pueden ser adaptaciones ecológicas para que el macho y la hembra dispuesta a proporcionarle nidadas adicionales no compitan por el alimento con sus vástagos

Basándonos en el trabajo de Jehl y Murray (1986) en el cual ellos sugieren que el dimorfismo sexual en especies poliándricas no es una adaptación para evitar la competencia por el alimento del macho con sus pollos (Teoría ecológica de la inversión del

Dimorfismo sexual), ellos explican que una teoría así no tiene mayores pruebas que las dadas para la Teoría Darwiniana de la inversión del Dimorfismo sexual que intenta explicar que las diferencias en talla en especies poliándricas están dadas en relación con la conducta del animal, en este caso de la hembra que cumple una importante función de defensa y protección de sus pollos ante depredadores potenciales como pollas de agua.

Ante esto se abren nuevas perspectivas de investigación en relación a la conducta de las parejas de Jacana spinosa y la relación de estas con sus polluelos, aspecto que sería interesante de estudiar, en distintas fases del empollamiento; el desplazamiento o amplitud de territorios forman parte de nuevas observaciones que deberan ser ampliadas, incluso cuantificadas, en trabajos posteriores de conducta reproductiva de esta especie.

Además de ser necesario un estudio de la alimentación de esta especie durante la fase no reproductiva, siendo interesante este aspecto debido a la conducta gregaria de la especie durante esta fase y el diseño e implementación de técnicas que nos permitan conocer los hábitos alimentarios de los polluelos y juveniles, sin la necesidad de sacrificarlos.

La ecología alimentaria nos brinda datos muy importantes y tal vez desvalorizados en algunos aspectos, si tenemos en cuenta lo que menciona Graul **et al.** (1977) y Wilson (1980) quienes sugieren que la evolución de un sistema de apareamiento en particular, ya sea monogamia, poliginia y poliandría dependerá de la interacción entre la disponibilidad de alimento y el papel que juegan el macho y la hembra en el cuidado parental.

Sin embargo existe cierta discrepancia entre los factores

que influyen en la elección de un determinado sistema de apareamiento, sobre todo en el caso de la Poligamia, y cuyos aspectos son discutidos por varios autores entre ellos Graul, et al. (1977), Wilson (1980) y Oring (1982); incluso se cae en el error de generalizar estas teorías para todos los tipos de poligamia como ocurre en Wilson (1980), mientras Oring (1982) y Graul (1977) al mismo tiempo que explican los diferentes tipos determinan diferencias entre los distintos sistemas en base a esto proponen diferentes hipótesis para explicar cada una de ellas.

Mientras que Oring (1982) y Wilson (1980) proponen como umbral de aparición de poliandria una superabundancia de alimento; Graul menciona que la elección de un tipo u otro de poligamia probablemente ocurrirá por causas distintas, proponen dos umbrales de aparición distintos para cada uno, mencionan que el umbral de aparición de poliginia está relacionado con una superabundancia de alimento local o estacional y el riesgo de una fuerte depredación y que el umbral de aparición de la poliandria, está en relación con una escasez de nutrimentos vitales y alimentos limitados para la hembra debido a una fluctuación en las fuentes de alimento como ocurre en lagunas con vegetación acuática como las reportadas por Jenni y Collier (1972) semejante a la zona estudiada en este trabajo, en donde los recursos se encuentran fragmentados (en parches) y fluctúan en el tiempo.

Osborne y Bourne (1977) proponen algo similar en Jacana jacana, ellos mencionan que la alta disponibilidad y abundancia de alimento en pastizales favorecen un sistema monogámico de

reproducción, estas fuerzas selectivas operan de diferente forma en lagunas de vegetación acuática del tipo donde se realizó este estudio, en donde la diversidad es alta si se comparan con las de pastizales, probablemente la poliandria sea una adaptación al problema de la distribución en parches de los recursos alimentarios en humedales, sometidos a elevadas tasas de depredación.

Es necesario un estudio de disponibilidad de recursos durante las distintas fases de la reproducción en el hábitat de Jacana spinosa para poder aclarar este último aspecto, ya que no existen pruebas contundentes para aceptar o rechazar alguna de las dos hipótesis.

Si bien Betts y Jenni (1991) ponen en duda la hipótesis de Graul et al. (1977) que ellos nombran como hipótesis del "Stres energético" en hembras, debido también al alto porcentaje de tiempo dedicado por la hembra a la alimentación después de la eclosión (relacionado con la puesta de nidadas adicionales y reemplazo de nidadas), ellos sostienen más la hipótesis del reemplazo de nidadas como adaptación hacia la poliandria. Sin embargo ellos aclaran que no descartan ninguna hipótesis, más bien lo que proponen al final de su trabajo y que también se propone en esta tesis, es que no se puede concluir con una sola explicación la evolución de un sistema de apareamiento como la poliandria.

CONCLUSIONES

1. La dieta en general de J. spinosa muestra una amplitud trófica amplia durante la temporada reproductiva, está constituida principalmente por larvas de insectos en especial de la Familia Stratyomidae (Diptera) y de semillas de plantas acuáticas de Pistia stratiotes (lirio), Nymphoides indica, Nymphaea sp. (ninfas), además de gramíneas, cyperáceas y algunas más no identificadas.
2. Las hembras de J. spinosa muestran durante la temporada reproductiva una preferencia (o selección) por consumir materia animal necesaria para la producción de huevos viables y otras funciones fisiológicas durante la reproducción, mientras que los machos no muestran preferencia hacia materia animal ni vegetal; si bien ambos sexos consumen un alto número de taxa-presas en común, el solapamiento es bajo ya que pueden consumir un número amplio de presas distintas en el momento en que se encuentre con ellas.
3. Podemos considerar a la especie como un depredador generalista o eurífago, oportunista.
4. Los principales órdenes de insectos consumidos por las hembras fueron: Coleoptera (adultos), Coleoptera (larvas), Diptera (l), Hemiptera (a), Homoptera (a) y Orthoptera (a) y los principales tipos de semillas fueron: Pistia stratiotes (lirio), Nymphoides indica (ninfa) y dos especies de semillas no identificadas.

5. Los principales órdenes de insectos consumidos por los machos fueron: Coleoptera (a), Coleoptera (l), Diptera (l), Hemiptera (a), Homoptera (a), además de arañas y huevos de invertebrados y de semillas de Pistia stratiotes, Nymphoides indica, Fimbristylis spadicea Nymphaea sp. y una más no identificada.

6. Se determinaron tres formas de alimentación en J. spinosa, estas fueron; Pica mientras Camina, Parado-Pica y Alzar la Vegetación, el empleo de cada una de estas se da en relación al encuentro azaroso de presas en el primero y de parches ricos y abundantes de alimento en el caso de las otras dos, sin embargo el tercer tipo constituye el menos aleatorio de los tres, el más dirigido y el menos usado; por otra parte se observó que las aves pueden llegar a consumir insectos atrapándolos al vuelo, además de recurrir a jalar espigas de gramíneas y cyperáceas.

7. La dieta de las hembras con preferencia en el consumo de materia animal probablemente se ve reflejado en las diferencias de conducta alimentaria dentro de cada sexo debido a que la búsqueda de parches de alimentación (reflejado en la estrategia parado pica) es más común en hembras, tal búsqueda pudiese estar dirigida a la consecución de invertebrados acuáticos que pudiese encontrar entre la vegetación.

8. Dentro de las nuevas observaciones expuestas en este trabajo, observamos un desplazamiento y amplitud de territorios después de la eclosión, lo que implica un área mayor de alimentación que

evitaría la competencia por el alimento del macho con sus pollos, pero que involucra una invasión y presión hacia los machos vecinos que junto con datos de otros trabajos recientes, implican una nueva revisión a las teorías que proponen el origen del dimorfismo sexual inverso. Probablemente tal dimorfismo no sea una adaptación que evite la competencia por el alimento, sino más bien esté relacionado con otros factores que pudiesen estar relacionados con la conducta del ave, por todo esto se proponen nuevos estudios más detallados en el comportamiento e interacción de los padres con sus polluelos en distintas fases del empollamiento.

LITERATURA CITADA.

Acosta, M. 1982. Índice para el estudio del nicho trófico. Rev. Cienc. Biol. 7: 125-127.

Acosta, M. y V. Berovides. 1982. Ecología trófica de las palomas del género Zenaida en el sur del Pinar del Río. Rev. Cien. Biol. 7:113-123.

Amaya, H. D. 1990. Estudio taxonómico de algunos tremátodos y nemátodos parásitos de aves de Teapa, Tabasco. México. Tesis de Lic. Fac. de Cienc. UNAM. 110 p.

A.O.U. 1983. American Ornithologist Union, Check of North American Birds. Edit. Lord Baltimor Press. 6 Edition. 875 p.

Baker, M. C. 1974. Foraging behaviour of Black-bellied Plovers (Pluvialis squatarola). Ecology. 55: 162-167.

Bartonek, J. C. y J. J. Hickey. 1969. Food habits of Canvasbacks, Red Heads and Lesser Scaup in Manitoba. Condor. 7 (3): 280-290.

Beltzer, A. H., R. A. Sabatini y M. C. Marta. 1991. Ecología alimentaria de la polla de agua negra Gallinula chloropus Galeata (Aves: Rallidae) en un ambiente lenítico del río Paraná medio, Argentina. Ornitología Neotropical. 2: 29-36.

Betts, B. J. y D. A. Jenni. 1991. Time budgets and the adaptiveness of polyandry in Northern Jacanas. The Wilson Bulletin. 4(103): 579-595.

Blake, E. R. 1977. Manual of Neotropical Birds I. The University of Chicago Press. U. S. A. 674 p.

Borror, D. J. y White, R. E. 1987. A field guide to Insects América north of México. Houghton Mifflin Company. USA. 388 p.

Burton, M. y R. Burton. 1979. Enciclopedia de la vida animal. Bruguera. México. Tomo 9. p. 1328.

Cházaro, S. 1989. Estudio sobre algunos aspectos de la Biología del charal Chirostoma jordani, en el embalse Trinidad Fabela, Estado de México. Tesis de Lic. UNAM. ENEP Iztacala. 82 p.

Cody, M. 1974. Competition and the structure of bird communities. Princeton University Press. U.S.A. 318 p.

DeSucre, M. A. y P. Ramírez. 1991. Abundancia y diversidad de la Ornitofauna de Alvarado, Veracruz en el período de febrero a septiembre de 1991. Reporte de Biología de Campo, 1991. ENEP Iztacala. UNAM. Manuscrito no publicado.

DeSucre, M. A. (En preparación). Exito reproductivo de Jacana spinosa en los humedales de Alvarado, Veracruz. Tesis de Maestría. UNAM. ENEP Iztacala.

Dirección Gral. de Geografía. 1984a. Carta geológica E 15-1-4 Coatzacoalcos Ver. Esc. 1:250 000 S.P.P. México.

— Dirección Gral. de Geografía. 1984b. Carta topográfica E 15 A 51 Alvarado. Esc. 1:50 000 S.P.P. México.

Drobney, R. D., C. T. Train y L. H. Fredrickson. 1983. Dynamic of the platyhelminth fauna of Wood Ducks in relation to food habits and reproductive state. J. Parasitol. 69(2): 375-380.

Duarte, S. P. 1981. Contribución al conocimiento de los hábitos alimenticios de 12 especies de peces de la Laguna de Cuitzeo, Mich. Tesis de Lic. I.P.N. Esc. Nal. Cien. Biol. 70 p.

Eibl-Eibesfeldt, I. 1979. Etología. Omega. España, Barcelona. 643 p.

Fisher, H. 1971. The nutrition of birds II. In Farner, D. S., J. K. King and K. C. Parkes (Eds.) Avian Biology. Academic Press. New York. 431-450 p.p.

Franco, L. J., G. Cruz, A. Rocha, N. Navarrete, G. Flores, E. Kato, S. Sánchez, L. Abarca, C. Bedia, I. Winfield. 1985. Manual de Ecología. Trillas. México, D.F. 266 p.

Friedmann, H., L. Griscom y R. T. Moore. 1950. Distributional Check List of the birds of Mexico. Part. I Cooper Ornithology Club. U. S. A. California. Berkeley. 436 p.

Fry, C. H. 1978. Jacanidae birds families of the world. Hutchinson. P. and C. J. O. Harrison (Eds.). Harry N. Abrahams, Inc. Publishers. U.S.A. New York.

Galindo, J. J. 1987. Estrategias de optimización y conducta alimenticia del Tildillo de Wilson (Charadrius wilsonia) en la ensenada de la Paz. Baja California Sur, México. Tesis de Lic. ENEP Iztacala. UNAM. México. 58 p.

García C. R. 1989. Ciclo reproductivo y hábitos alimenticios de Sceloporus variabilis variabilis (Reptilia: Sauria: Iguanidae) en Alvarado, Veracruz. Tesis de Lic. ENEP Iztacala. UNAM. México. 95 p.

García-Cubas, A. 1982. Moluscos de un sistema lagunar tropical en el sur del Golfo de México (Laguna de Términos Campeche). Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM. México. Publ. Esp. 5: 1-182.

Gómez-Pompa, A. 1977. Ecología de la vegetación del Estado de Veracruz. CECSA. México. D. F. 91 p.

Graul, W. D., S.R. Derrickson y D. W. Mock. 1977. The evolution of avian polyandry. Amer. Natur. 111:812-816.

Jarvis, R. L. y J. H. Noyes. 1986. Foods of Canvasbacks and Redheads in Nevada: paired males and ducklings. *J. Wildl. Manage.* 50(2):199-203.

Jehl, J. R. y B. G. Murray. 1986. The evolution of normal and reverse sexual size dimorphism in Shorebirds and other birds. In: *Current Ornithology*. R. F. Johnston (ed.) 3:4- 76

Jenni, D. A. y B. J. Betts. 1978. Sex differences in nest construction, incubation and parental behaviour in the polyandrous American Jacana (Jacana spinosa). *Anim Behav.* 26: 207-218.

Jenni, D. A. y G. Collier. 1972. Polyandry in the American Jacana, Jacana spinosa. *Auk.* 89: 743-765.

Jiménez, R. A. 1979. Características hidrográficas de la vertiente del Golfo de México en el Edo. de Veracruz. *Inst. de Geografía. UNAM. Boletín* 9: 117-155.

Korschgen, J. L. 1987. Procedimientos para el análisis de los hábitos alimentarios. In Mosby, H. S. y R. H. Giles (Eds.). *Manual de técnicas de gestión de vida salvaje.* 119-133 p.p.

Krapu, G. L. 1974. Foods of breeding Pintails in North Dakota. *J. Wildl. Manage.* 38(3): 408-417.

Krebs, Ch. J. 1985. *Ecología.* Edición: 2 a. Harla. México, D. F. 753 p.

Krebs, J. R. 1978. Optimal foraging: decision rules for predatory. In Krebs, J. R. y N. B. Davies (eds). *Behavioural Ecology: An Evolutionary approach.* Blackwell Scientific Publications: 23-63.

Krebs, J. R. y R. H. McCleery. 1984. Optimization in behavioural ecology. In: Krebs, J. R. y N. P. Davies (eds). *Behavioural Ecology: An Evolutionary approach.* 2nd Edition.

Blackwell Scientific Publications. 91-121 p.p.

Lehmkuhl, D. M. 1979. How to know the aquatic insects. The Picture Key Nature Series. USA. 168 p.

Lot, H. A. 1991 . Vegetación y flora vascular acuática del estado de Veracruz. Tesis de Doctorado. Fac. de Ciencias. UNAM. México. 225 p.

Llorente, J. 1965. Manual de recolección y preparación de animales. Fac. de Cien. UNAM. México. 270 P.

Manjarrez, S. F. 1987. Ecología alimenticia de las culebras semiacuáticas Nerodia rhombifera werleri y Thamnophis proximus rutiloris en Alvarado, Veracruz . Tesis de lic. UNAM. ENEP Izta-cala. 75 p.

Martin, A. C. y W. D. Barkley. 1961. Seed identification manual. University of California Press. Berkeley. USA. 221 p.

Martínez, M. 1979. Catálogo de nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas. Fondo de Cultura Económica. México. D. F. 1220 p.

Morrison, M. L. 1984. Influence of sample size and sampling design of analysis of avian foraging behaviour. Condor. 86: 146-150.

Morse, D. H. 1980. Behavioural mechanisms in ecology. Cambridge, Massachusetts. Harvard University Press. 383 p.

Mosso, E. D. y A. H. Beltzer. 1991. Alimentación invernal del Siriri Colorado Dendrocygna bicolor (Aves: Anatidae) en el valle aluvial del río Paraná medio, Argentina. Ornitología Neotropical. 2: 29 36.

National Geographic Society. 1983. Field guide to the birds of North America. U. S. A. 463 p.

Noyes, J. H. y R. L. Jarvis. 1985. Diet and nutrition of breeding females redhead and Canvasback ducks in Nevada. J. Wildl. Manage. 49(1):203-211

Odum, E. P. 1990. Ecología. Edición Quinta. Interamericana. México. D.F. 639 p.

Olvera, G. M. 1988. Manual de Identificación de semillas de plantas vasculares acuáticas del Valle de México. Tesis de Lic. Fac. de Ciencias. UNAM. México. 83 p.

Oring, W. L. 1982. Avian mating systems. In Farner, D. S., J. K. King and K. C. Parkes (Eds.). Avian Biology VI. Academic Press. New York. 1-92 p.p.

Orians, G. K. 1971. Ecological aspects of behaviour. In Farner, D. S., J. K. King and K. C. Parkes (Eds.). Avian biology I. Academic Press. New York. 513-546 p.p.

Orr, R. T. 1974. Biología de los vertebrados. 3a edición. Interamericana. México, D. F. 545 p.

Ortega, R. A. 1981. Las lagartijas: organismos modelo para estudios en Ecología Cuantitativa. Ejercicio Predoctoral. IPN. México. D.F. 313 p.

Osborne, D. R. y G. R. Bourne. 1977. Breeding behaviour and food habits of the Wattled Jacana. The Condor. 79: 98-105.

Pérez, P. S. y J. Pelayo. 1991. Determinación de algunos aspectos ecológicos y biológicos de la culebra semiacuática Nerodia rhombifera blanchardi (Reptilia:Culubridae) en la laguna de Metztitlan, Hidalgo. Tesis de Lic. UNAM. ENEP Iztacala. México. 96 p.

Peterson, R. T. y E. L. Chalif. 1987. Mexican Birds. Field

Guide Houghton Mifflin Company U. S. A. 298 p.

Pettingil, O. S. 1985. Ornithology in laboratory and field. 5 edition. Academic Press. 404 p.

Pianka, E. R. 1982. Ecología evolutiva. Omega. España. Barcelona. 365 p.

Prevett, J. P., I. F. Marshall y V. V.G. Thomas. 1985. Spring foods of snow and Canada Geese at James Bay. J. Wildl. Manage. 49(3): 558-563.

Ramírez, B. P. 1987. Estudio Ornitofaunístico de Alvarado, Veracruz. México. Tesis de Lic. ENEP Iztacala 96 p.

Rabinovich, E. J. 1982. Introducción a la ecología de poblaciones animales. Continental. México. D. F. 313 p.

Reyes, C. P. 1983. Bioestadística aplicada. Trillas. México, D. F. 216 p.

Robbins, C. S. B. Bruun y H. S. Zim. 1983. Birds of North America: A Guide to field identification. Golden Press. U. S. A. New York. 500 p.

Rzedowski, J. 1981. Vegetación de México. Limusa. México, D. F. 432 p.

Scheffler, W. C. 1983. Bioestadística. Fondo Educativo Interamericano. México. D. F. 267 p.

SEDUE. 1985. Regionalización ecológica del territorio. México, D. F. 21 p.

Sigfried, W. R. 1976. Segregation in feeding behaviour of four diving ducks in Southern Manitoba. Can. J. Zool. 5 (5): 730-736.

Stephens, M. L. 1982. Mate takeover and possible infanticide by a Female Northern Jacana (Jacana spinosa). Animal Behaviour.

30: 1253-1254.

Stephens, M. L. 1984 a. Intraspecific distraction displays of the polyandrous Northern Jacana, Jacana spinosa. Ibis. 126: 70-72.

Stephens, M. L. 1984 b. Maternal care and polyandry in the Northern Jacana, Jacana spinosa. Ph. D. Thesis. Chicago, Illinois. Univ. Chicago.

Sugden, L. G. 1973. Feeding ecology of Pintail, Gadwall, American Widgeon and lesser Scaup Ducklings in southern Alberta. Can. Wildl. Serv. Rep. Ser. No. 24. 43 p.

Swanson, G. A. y J. C. Bartonek. 1970. Bias associated with food analysis in gizzards of Blue Winged Teal. J. Wildl. Manage. 34(4): 739-746.

Swanson, G. A., G. Krapu, J. Bartonek, J. Serie, D. Johnson. 1974. Advantages in mathematically weighting waterfowl food habits data. J. Wildl. Manage. 38(2): 302-307.

U. S. Fish and Wildlife Service. 1988. Winter waterfowl survey. U. S. A. Department of the interior, fish and wildlife service. Portland, Oregon. U. S. A. 41 p.

Welty, J. C. 1975. The life of birds. 2nd. Edition. W. B. Saunders Company. U. S. A. 670 p.

Wilson, L. 1980. Sociobiología. Omega. España, Barcelona. 770 p.

Woodin, M. C. y Swanson, G. A. 1989. Foods and dietary strategies of Prairie-Nesting Ruddy Ducks and Redheads. Condor. 21(2): 280-287.

ANEXO I

Listado de invertebrados-presas consumidas por cada sexo.

MACHOS

Coleoptera

Cucujidae
Curculionidae
Hydrophyllidae
Staphyllinidae
Fam. no identificada

Coleoptera (larvas)

Dytiscidae
Fam. no identificada I
Fam. no identificada II

Diptera

Culicidae
Drosophyllidae
Fam. no identificada

Diptera (larvas)

Stratyomidae
Chironomidae

Hemiptera

Belostomatidae
Gerridae
Fam. no identificada

Homoptera

Cicadelidae

Hymenoptera

Formicidae

Orthoptera

Acrididae

Collembola (larvas)

Hypogastruridae

Archaeogastropoda

Neritidae Neritina reclivata

Araneae

Fam. no identificada

Calanoidea

Diaptomidae Diaptomus sp.

Huevos de invertebrados

HEMBRAS

- Coleoptera
 - Cucujidae
 - Curculionidae
 - Dytiscidae
 - Hidrophyllidae
 - Scarabeidae
 - Staphyllinidae
 - Tenebrionidae
- Coleoptera (larvas)
 - Fam. no identificada II
- Diptera
 - Culicidae
 - Tabanidae
- Diptera (larvas)
 - Stratyomidae
- Hemiptera
 - Corimaelenidae
 - Reduvidae
 - Fam. no identificada
- Homoptera
 - Cicadelidae
- Hymenoptera
 - Formicidae
- Odonata (larvas)
 - Fam. no identificada
- Orthoptera
 - Acrididae
 - Blatidae
- Araneae
 - Fam. no identificada
- Mesogastropoda
 - Ampullaridae Pomacea sp.
- Huevos de invertebrados

ANEXO II

Artículos alimentarios encontrados en 3 hembras juveniles de J. spinosa con sus respectivos porcentajes de peso, frecuencia y abundancia.

Artículos alimentarios	P	F	A
Fracción animal			
Coleoptera	42.0	100.0	38.1
Diptera (Larvas)	16.7	66.7	6.3
Homoptera	0.1	33.3	0.8
Hymenoptera	0.3	33.3	0.8
Araneae	0.1	33.3	0.8
Ampullaridae	0.6	33.3	0.8
Neritidae	21.4	33.3	4.0
Fracción vegetal			
Semilla a	0.8	33.3	0.8
<u>Nymphoides indica</u>	3.4	33.3	19.0
<u>Pistia stratiotes</u>	0.5	33.3	0.8
<u>Fimbristylis spadicea</u>	0.2	33.3	1.6
<u>Panicum</u> sp.	2.4	33.3	4.8
<u>Sesbania emerus</u>	1.8	33.3	6.3
<u>Setaria geniculata</u>	3.4	33.3	7.1
Semilla v	6.5	33.3	1.6
Semilla z	0.2	33.3	6.3