



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES  
I Z T A C A L A

“Poliandria y éxito reproductivo de  
*Jacana spinosa* en Alvarado,  
Veracruz”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A:

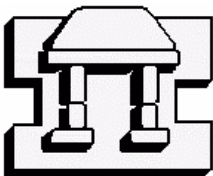
LUIS ENRIQUE CISNEROS HERNÁNDEZ

DIRECTOR DE TESIS

MAESTRO EN CIENCIAS ATAHUALPA EDUARDO DE SUCRE MEDRANO

Los Reyes Iztacala. Tlalnepantla, Estado de México.

2006





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.

## Dedicatoria

A mi Madre Celia Hernández Del Villar, por haberme dedicado su vida a hacer de mí y de mis hermanos hombres y mujeres de bien. Por todas sus horas de trabajo que me permitieron seguir adelante con mis estudios. Por su apoyo y comprensión, en los buenos y en los malos tiempos.

A Laura Bocardo "Chiquis" mi esposa, por ser mi compañera y mi amiga siempre. Por confiar en mí en todo momento y ser mi inspiración cada día, gracias por aquellos momentos, por los actuales y por los futuros.

A mis hijos Luis Enrique "Picho" y Gianna Laura "Gianni", por ser el motor para tratar de ser mejor cada día y por ser la luz de mi vida.

A mis hermanos, Xilonen, Roberto, Samantha y Mauricio por todos los momentos vividos en nuestra infancia, juventud y a lo largo de nuestras vidas.

## **Agradecimientos:**

Quiero agradecer a todas las personas que de alguna u otra manera me han apoyado en la elaboración y finalización de este proyecto, las mencione o no, más adelante.

A Atahualpa De Sucre por su apoyo incondicional en la realización de este trabajo, gracias al Maestro, al Director de la Tesis y al amigo.

A los sinodales: Doctor Sergio Cházaro Olvera, Maestro en Ciencias Jorge Gersenowies Rodríguez, Maestra en Ciencias Patricia Ramírez Bastida y Biólogo José Antonio Martínez Pérez, por sus valiosos comentarios, que sirvieron para mejorar sustancialmente éste trabajo.

A Tomás Corro "Machi" y a su esposa Juana María Ruíz "Juanis", por todo el apoyo que nos dieron en su casa, en Alvarado Veracruz.

A mi Madre por su apoyo durante todos los años de mi carrera y de mi vida, Gracias Mamá.

A Laura mi esposa que siempre me dio ánimos para concretar este trabajo y por su valiosa ayuda en la realización del mismo y por ser el móvil en este y otros proyectos.

A mi suegro que siempre me recordó de la importancia de seguir adelante para terminar mi carrera.

A mis amigos Javier y Daniel que siempre confiaron en mi.

A mis compañeros en el trabajo de campo Ramiro Flores y Juanita Morales por todas las horas de paciencia y soporte que me brindaron en aquellos días.

## ÍNDICE DE CONTENIDOS

---

---

DEDICATORIA	I
AGRADECIMIENTOS	li
RESUMEN	lii
I. INTRODUCCIÓN	1
II. ANTECEDENTES	4
III. DIAGNOSIS DE <i>JACANA SPINOSA</i>	8
IV. OBJETIVO GENERAL	12
IV.1 OBJETIVOS PARTICULARES	12
V. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO	13
V.1 UBICACIÓN GEOGRÁFICA	13
V. 2 GEOMORFOLOGÍA	15
V. 3 FISIOGRAFÍA	15
V. 4 CLIMATOLOGÍA	15
V. 5 HIDROLOGÍA	17
V. 6 VEGETACIÓN	17
V. 7 FAUNA	18
V. 8 AMENAZAS AL SISTEMA	19
VI. MÉTODOS. ASPECTOS GENERALES	21
VI. 1 CRONOLOGÍA DE LOS EVENTOS REPRODUCTIVOS	21
VI. 2 DIMORFISMO SEXUAL INVERSO	22
VI.2.1 CAPTURA Y MARCAJE DE LOS INDIVIDUOS	22
VI. 3 ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO DE LA POBLACIÓN REPRODUCTIVA	24
VI. 4 ÉXITO DE APAREAMIENTO Y PROPORCIÓN DE SEXOS	24
VI. 5 ÉXITO REPRODUCTIVO (PRODUCTIVIDAD DE NIDOS)	25
VI. 5. 1 BÚSQUEDA Y MONITOREO DE NIDOS Y HUEVOS	25
VI. 6 PRODUCTIVIDAD DE HUEVOS	26
VI. 7 PRODUCTIVIDAD DE HEMBRAS Y MACHOS	26
VI. 8 COMPARACIÓN DEL ÉXITO REPRODUCTIVO ENTRE HEMBRAS MONÓGAMAS Y POLIÁNDRICAS	26
VI. 9 REEMPLAZAMIENTO DE PUESTAS Y POLIANDRIA	26

---

---

VII. RESULTADOS	28
VII. 1 CRONOLOGÍA DE EVENTOS REPRODUCTIVOS	28
VII. 2 DIMORFISMO SEXUAL INVERSO	30
VII. 3 ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO DE LA POBLACIÓN REPRODUCTIVA	31
VII. 4 ÉXITO DE APAREAMIENTO Y PROPORCIÓN DE SEXOS	31
VII. 5 PRODUCTIVIDAD DE NIDOS	32
VII. 6 PRODUCTIVIDAD DE HUEVOS	32
VII. 7 PRODUCTIVIDAD DE HEMBRAS Y MACHOS	32
VII. 8 COMPARACIÓN DEL ÉXITO REPRODUCTIVO ENTRE HEMBRAS MONÓGAMAS Y POLIÁNDRICAS	33
VII. 9 REEMPLAZAMIENTO DE PUESTAS Y POLIANDRIA	33
VIII. DISCUSIÓN	36
VIII. 1 CRONOLOGÍA DE EVENTOS REPRODUCTIVOS	36
VIII. 2 DIMORFISMO SEXUAL INVERSO	37
VIII. 3 ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO DE LA POBLACIÓN REPRODUCTIVA	38
VIII. 4 ÉXITO DE APAREAMIENTO Y PROPORCIÓN DE SEXOS	38
VIII. 5 PRODUCTIVIDAD DE NIDOS	39
VIII. 6 PRODUCTIVIDAD DE HUEVOS	40
VIII. 7 PRODUCTIVIDAD DE HEMBRAS Y MACHOS	41
VIII. 8 COMPARACIÓN DEL ÉXITO REPRODUCTIVO ENTRE HEMBRAS MONÓGAMAS Y POLIÁNDRICAS	41
VIII. 9 REEMPLAZAMIENTO DE PUESTAS Y POLIANDRIA	42
IX. CONCLUSIONES	48
X. LITERATURA CITADA	49
APÉNDICE 1. PERÍODOS DE ESTANCIA DURANTE LA TEMPORADA REPRODUCTIVA 1992 DE <i>Jacana spinosa</i> EN ALVARADO, VERACRUZ	58
APÉNDICE 2. COMBINACIONES DE COLORES DE LOS ANILLOS COLOCADOS EN EL TIBIOTARSO DE LOS INDIVIDUOS REPRODUCTORES DE <i>Jacana spinosa</i> , durante la temporada 1992	59

---

## ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Taxa de vertebrados presentes en Alvarado Veracruz	18
Cuadro 2. Cronología de eventos reproductivos de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz (Temporada 1992)	28
Cuadro 3. Medidas de 12 hembras adultas de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz (Temporada 1992)	30
Cuadro 4. Medidas de 21 machos adultos de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz (Temporada 1992)	30
Cuadro 5. Comparación de los valores de las medias de las medidas de 12 hembras y 21 machos de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz (Temporada 1992)	31
Cuadro 6. Número de individuos reproductores de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz (Temporada 1992)	31
Cuadro 7. Éxito de apareamiento (número promedio de parejas) y proporción de sexos (poliandria), de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz (Temporada 1992)	31
Cuadro 8. Productividad total de nidos, huevos y juveniles independientes, de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz (Temporada 1992)	32
Cuadro 9. Valores de las medias de la productividad entre los sexos de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz (Temporada 1992)	32
Cuadro 10. Productividad de hembras monógamas y poliándricas de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz (Temporada 1992)	33
Cuadro 11. Reemplazamiento de puestas por hembras de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz (1991-1993)	33
Cuadro 12. Poliandria de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz (Temporada 1992)	34

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Macho adulto de <i>Jacana spinosa</i>	9
Figura 2. Mapa de distribución de <i>Jacana spinosa</i> en México y norte de Centroamérica (Modificado de A. O. U., 1998)	11
Figura 3. Mapa general de la zona de estudio. (Modificado de INEGI, 1984)	14
Figura 4. Climograma de la región de Alvarado Veracruz (Tomado de INEGI, 1984)	16
Figura 5. Cronología de eventos reproductivos de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz en 1992	29
Figura 6. Poliandria de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz en 1991	35

## RESUMEN

El presente estudio abarcó la biología reproductiva de la especie poliándrica *Jacana spinosa* conocida localmente como Gallito de Agua. El trabajo de campo se llevó a cabo en una laguna estacional en las cercanías del Puerto de Alvarado Veracruz, haciendo estancias durante los meses de mayo a noviembre de 1992. Los individuos reproductores fueron marcados con anillos de colores en combinaciones individuales para monitorear su actividad reproductiva hasta la eclosión de los polluelos o su pérdida. El destino final de los polluelos fue seguido hasta la fase de juveniles independientes. *Jacana spinosa* se reproduce durante la temporada de lluvias en la zona y mostró dimorfismo sexual inverso, ya que las hembras superaron significativamente a los machos en peso, cuerda alar, espolón y carúncula. Se registraron 12 hembras que se aparearon con 21 machos, por lo que el número promedio de machos por hembra fue de 1.8, mientras que se registraron a 0.57 hembras por macho. La proporción sexual de machos por hembra fue de 1.75:1. En el 56 % de los nidos (14 de 25) eclosionó al menos un polluelo y el 72.5 % de los huevos eclosionados produjeron juveniles independientes (37 de 51). El 42 % de las hembras fueron monógamas (5 de 12), mientras que el 58 % poliándricas (7 de 12). Las hembras poliándricas produjeron más juveniles independientes que las hembras monógamas. Cabe señalar que existieron rompimientos de parejas y la poliandria mostró cambios por la presencia de hembras intrusas que desplazaron a otras hembras dueñas de territorios, mediante conductas hostiles que llegaron al extremo de destruir puestas completas o matar a los polluelos. Los resultados obtenidos son consistentes con la hipótesis del reemplazamiento de puestas y apoyaron las predicciones planteadas en la literatura. Sin embargo, es necesario realizar otros estudios, sobre todo con paternidad, utilizando la comparación de ADN, a la par de estudios de ecología conductual y éxito reproductivo de por vida, para poder evaluar otras variables y tener evidencias concluyentes sobre la evolución de la poliandria en las aves.



## I. INTRODUCCIÓN

La poliandria es un sistema de apareamiento raro entre las aves, en el que las hembras tienen harenes de machos. Este sistema se conoce para menos del 10% de las especies de aves (especialmente limícolas) alrededor del mundo, distinguiéndose dos tipos: **a) clásica**, cuando cada macho se reproduce individualmente con una hembra mientras la hembra divide su atención entre los machos y, **b) cooperativa**, cuando grupos de machos comparten su esfuerzo reproductivo con una sola hembra (Jenni 1974; Emlen y Oring 1977; Faaborg y Patterson 1981; Oring 1982, 1986; Clutton-Brock 1991; Betts y Jenni 1991; Ligon 1993; Jenni, 1996; Emlen *et al.* 1998).

Cuando las hembras se aparean con un solo macho a la vez y después con otros en la misma temporada, la poliandria **clásica** se denomina **secuencial** como ocurre comúnmente en aves limícolas como *Actitis macularia* (Oring y Knudson 1972; Maxson y Oring 1980; Oring *et al.* 1983, 1991*a, b*), *Phalaropus lobatus* y *Phalaropus fulicarius* (Hilden y Vuolanto 1972; Schamel y Tracy 1977, 1991). Por otro lado, si la hembra se aparea con dos o más machos al mismo tiempo y en la misma temporada, se le llama poliandria **simultánea** y se presenta en *Jacana spinosa*, *Jacana jacana*, *Actophilornis africanus*, *Metopidius indicus* y ocasionalmente en *Actitis macularia* (Jenni y Collier 1972; Oring y Maxson 1978; Osborne 1982; Tarboton 1992; Jenni 1996; Emlen *et al.* 1998; Butchart 1999*a, b*).

En las jacanas y en *Actitis macularia* las hembras defienden territorios de usos múltiples y la calidad de éstos influye en la habilidad para monopolizar machos, lo que se conoce como poliandria por defensa de recursos, mientras que en los faláropos las hembras compiten entre ellas por el acceso a los machos, lo que se denomina poliandria por acceso a los machos (Emlen y Oring 1977; Oring 1982, 1986; Jenni 1996).

Es importante señalar que la poliandria clásica se encuentra restringida casi exclusivamente a cinco familias del orden Charadriiformes: Jacanidae, Charadriidae, Scolopacidae y Pedionomidae (Erckmann 1983; Oring 1986; Jehl y Murray 1986; Ligon 1993, 1999). Estos autores reconocieron que los factores que pudieron promover la evolución de la poliandria son el cuidado parental del macho, las ventajas del cuidado uniparental, el

dimorfismo sexual inverso, el tamaño de puesta pequeño y la habilidad de las hembras para producir puestas sucesivas. En el mismo sentido (Ligon 1999) mencionó que las primeras camadas son muy valiosas, ya que en estas los machos pueden tener mayor certidumbre en la paternidad y, al mismo tiempo, con la misma hembra engendrar camadas adicionales que son cuidadas por otros machos. Ligon (1999), también resaltó la incubación nocturna por el macho como el factor más importante promotor del cuidado uniparental.

Las teorías sobre el origen de éste sistema de apareamiento han sido revisadas por diversos autores y pueden agruparse en tres hipótesis ecológicas principales (Betts y Jenni 1991; Ligon 1993, 1999). Éstas son:

1.- La del estrés energético de la hembra que plantea, que es debido a la escasez de recursos en el medio y pérdida de energía en las hembras, ocasionada por el gasto en la puesta de los huevos. Si las fuentes de alimento fluctúan, los períodos de escasez pueden favorecer la deserción de la hembra, mientras que los períodos de abundancia, permitirían producir a la hembra puestas múltiples para los mismos o diferentes machos (Graul *et al.* 1977; Lenington 1984).

2.- La del cuidado uniparental que afirma que algunas veces el cuidado parental puede ser más exitoso si existen pérdidas frecuentes en el nido por altas tasas de depredación, o si existe una competencia significativa por el alimento entre los padres, o entre los padres y su progenie (Graul 1974; Pitelka *et al.* 1974; Maynard Smith 1977; Drent y Daan 1980), aunque no se aportan argumentos a favor de la poliginia o la poliandria.

3.- La del reemplazamiento de puestas que establece que la pérdida excesiva de nidadas hace adaptativamente viable la poliandria para ambos sexos ya que si la hembra se libera de los cuidados parentales podrá forrajear más y reponer puestas rápidamente (Jenni 1974; Emlen y Oring 1977).

Sin embargo, Erckmann (1983) realizó una revisión y análisis de estas hipótesis y concluyó que ninguna es lo suficientemente apropiada para las aves limícolas, pero señaló que varias son razonables para algunas especies. En el mismo sentido, Oring (1986), Jehl y Murray (1986) y Clutton-Brock (1991) concluyeron que ninguna explicación de la poliandria en aves por si sola es satisfactoria y su evolución continúa confundiendo a los ecólogos

conductuales, por lo que el desarrollo de un modelo general para entender su evolución parece improbable.

## II. ANTECEDENTES

Actualmente, se tiene conocimiento que en *Jacana spinosa*, *Jacana jacana*, *Actophilornis africanus* y *Metopidius indicus* existe poliandria clásica simultánea por defensa de recursos, con inversión de los papeles sexuales, de tal forma que los machos se encargan de la incubación y los cuidados parentales (Betts y Jenni 1991; Tarboton 1992; Jenni 1996; Emlen *et al.* 1998; Butchart 1999*a, b*).

Existe una mayor cantidad de estudios en *Jacana spinosa*. Miller (1931) hizo observaciones sobre la incubación y cuidado de las crías de *Jacana spinosa* en El Salvador, Centroamérica, con individuos sin marcar y sugirió que el macho es el encargado de la incubación y el cuidado de las crías, mientras que la hembra es mucho más activa y agresiva durante el cortejo y apareamiento.

Donald A. Jenni con varios colaboradores trabajaron durante más de diez años (de 1963 a 1978) con poblaciones marcadas en una laguna de temporal en Costa Rica y encontraron que los papeles conductuales en los sexos están invertidos, los machos establecen pequeños territorios, construyen el nido, incuban los huevos y cuidan las crías solos, mientras que las hembras establecen territorios que incluyen los territorios contiguos de uno hasta cuatro machos, siendo mucho más agresivas y responsables del cuidado de los territorios (Jenni y Collier 1972).

Se sabe también que las interacciones sociales entre los adultos casi siempre incluyen vocalizaciones y en ocasiones parecen estar restringidas a señales vocales e inclusive son utilizadas en interacciones con los críos y en conductas anti depredatorias (Jenni *et al.* 1975). Posteriormente, Jenni y Betts (1978) describieron con detalle la construcción del nido, incubación y cuidados parentales y, basándose en datos sobre el tiempo consumido por la pareja en tales actividades, hicieron comparaciones cuantitativas sobre el papel relativo de los sexos en la realización de estos patrones conductuales, para considerar la adaptatividad y evolución de estas características.

Stephens (1982) trabajó una población marcada en una laguna de agua dulce con vegetación acuática tropical de Costa Rica y reportó la substitución de una hembra por otra de un territorio vecino y el posible infanticidio como una manera habitual de la especie para

adquirir parejas adicionales. El mismo autor (Stephens 1984*a*), realizó observaciones sobre el comportamiento agresivo interespecífico contra posibles depredadores de su prole, encontrando que la mayoría de los ataques son contra *Porphyryula martinica*, la cual depreda huevos y polluelos. Además, estudió los despliegues de distracción intraespecíficos desarrollados por los machos contra hembras conspecificas intrusas que intentan invadir su territorio y destruir su puesta (Stephens 1984*b*). Analizó también las relaciones entre el cuidado materno y la poliandria en la especie (Stephens 1984*c*).

Posteriormente, Betts y Jenni (1991) realizaron un análisis de las asignaciones de tiempo empleados por ambos sexos en las actividades conductuales que desarrollan durante la temporada reproductiva, encontrando diferencias significativas dependiendo de la condición reproductiva, sexo, lugar y hora del día. Sus resultados sostienen la hipótesis de reemplazamiento de puestas, aunque no excluyen del todo a la del estrés energético de la hembra y la del cuidado uniparental del macho. Como conclusión señalaron que no existen datos suficientes para proporcionar una sola explicación del origen de la poliandria clásica y que deben realizarse más estudios.

También se han realizado trabajos importantes en *Jacana jacana*. Osborne y Bourne (1977) estudiaron una población marcada en Burma, Guyana Sudamérica, en campos de arroz cruzados por diques y canales. Describieron la conducta de territorialidad, cortejo, construcción del nido, incubación y alimentación, y encontraron que los papeles de los sexos están casi invertidos; las hembras defienden territorios grandes, seleccionan el sitio de anidación y participan en los estadios iniciales de construcción del nido, mientras que los machos no defienden territorios pero realizan la mayor parte de la construcción del nido e incuban solos.

Las jacanas que se reprodujeron en los pastizales fueron serialmente monógamas y las de los campos de arroz poliándricas. Finalmente propusieron que la monogamia serial (o en serie) puede ser característica de especies que se reproducen en hábitat simples y que tienen además una fuerte fidelidad a las parejas, grandes territorios donde abundan los recursos pero están sujetos a fuertes presiones de depredadores (Osborne y Bourne 1977).

Posteriormente, Osborne (1982) realizó observaciones sobre productividad, reemplazamiento de puestas y uniones parentales, registrando poliandria por primera vez en la especie en tan solo el 18.2% (2 de 11 hembras) de la población. Registró tasas de éxito reproductivo bajas ya que solo 8 de 52 nidos fueron exitosos y las actividades humanas fueron las mayores causas de depredación en un 34.6% de los casos y las naturales en un 7.7%, quedando el resto como desconocidas. Resaltó la habilidad de las hembras para reemplazar puestas rápidamente y mencionó que una hembra puso seis puestas completas en 60 días con dos machos diferentes.

Así mismo, Emlen *et al.* (1989) realizaron inducción experimental de infanticidio en una población marcada de *Jacana jacana* estudiada en una laguna tropical con vegetación flotante en Panamá, cuya incidencia en la expresión de la poliandria fue del 57% (16 de 28 hembras). Después de realizar cuidadosas observaciones de los territorios, removieron dos hembras poliándricas antes de la puesta del sol y observaron una expansión territorial por dos hembras vecinas que dominaron a los machos dueños de los territorios, atacando agresivamente y dando muerte a dos polladas, corriendo a una tercera y dañando seriamente a los polluelos de una cuarta. Concluyeron que esta conducta puede verse en el contexto de una estrategia de selección sexual, extendiendo su aplicación a especies con inversión en el papel sexual.

Más adelante, Emlen *et al.* (1992) describieron la conducta de *Jacana jacana* con relación a la inversión de los papeles sexuales, la paternidad y la promiscuidad ocurrida en éste sistema de apareamiento. Por otro lado, Wrege y Emlen (1998) y Emlen *et al.* (1998) aportaron información con los primeros datos genéticos moleculares en ésta especie sobre las fertilizaciones extra pareja de las hembras y el riesgo sobre la paternidad de los machos provocado por esta conducta.

El presente trabajo se llevó a cabo en el sistema lagunar de Alvarado, Veracruz. Castañeda y Contreras (1994) en su recopilación sobre la bibliografía producida para los Ecosistemas costeros de México, registraron 197 trabajos en total para la zona. El 32% de las investigaciones han sido sobre necton (63 trabajos), el 22% (44 estudios) con el bentos y el 2.5% (cinco estudios) con aves.

Es importante señalar que en México no se han realizado estudios relacionados con ésta especie, y solo se mencionan aspectos sobre su distribución en el país (Peterson y Chalif 1983; Howell y Webb 1995).

### III. DIAGNOSIS DE *Jacana spinosa*

*Jacana spinosa* es un ave de hábitos dulceacuícolas y de lagunas salobres, de tamaño relativamente mediano en comparación con otros integrantes de la misma familia (198 a 230mm de longitud). En el adulto (Fig. 1), el plumaje de cabeza, pecho, cuello y parte superior de la espalda es negro con tonalidades iridiscentes verdosas y el resto del cuerpo es café rojizo. Las alas son de color verde-amarillento, con el borde y puntas negras en las primarias así como puntas negras en secundarias y terciarias (Peterson y Chalif 1983; Howell y Webb 1995; Jenni 1996).

Poseen un espolón metacarpal amarillo y presentan una carnosidad o carúncula trilobulada amarilla en la región frontal de la cabeza. El pico, también amarillo, es moderadamente largo y casi recto y el iris es café oscuro. Cola corta y ancha, patas largas y grises; tibiotarsos desnudos; los dedos y, especialmente las garras, extremadamente largos adaptados para caminar sobre vegetación acuática flotante (Van Tyne y Berger 1976; Fry 1978; Peterson y Chalif 1983; Howell y Webb 1995; Jenni 1996).

Los sexos son similares en plumaje. El carácter principal de dimorfismo sexual es el gran tamaño de las hembras, las cuales en la temporada reproductiva llegan a superar a los machos hasta por un 75% en peso. Las hembras muestran diferencias significativas en el peso y la longitud del ala, lo cual es la expresión de una mayor masa corporal (Jehl y Murray 1986; Oring 1986).

Los pollos son nidifugos y presentan un color naranja leonado con franjas negras en la corona, las alas y la espalda. La parte superior del cuello y la nuca son negros, con un par de líneas negras a cada lado del tracto central, seguidas de una banda amplia color ocre-amarillento a ambos lados de la espalda. Región loreal y auricular blancas al igual que el cuello, pecho y abdomen. La región postocular con una línea negra al igual que los bordes de las alas y sobre los flancos una línea negra en forma de zig-zag (Ridgway 1919; Howell y Webb 1995).

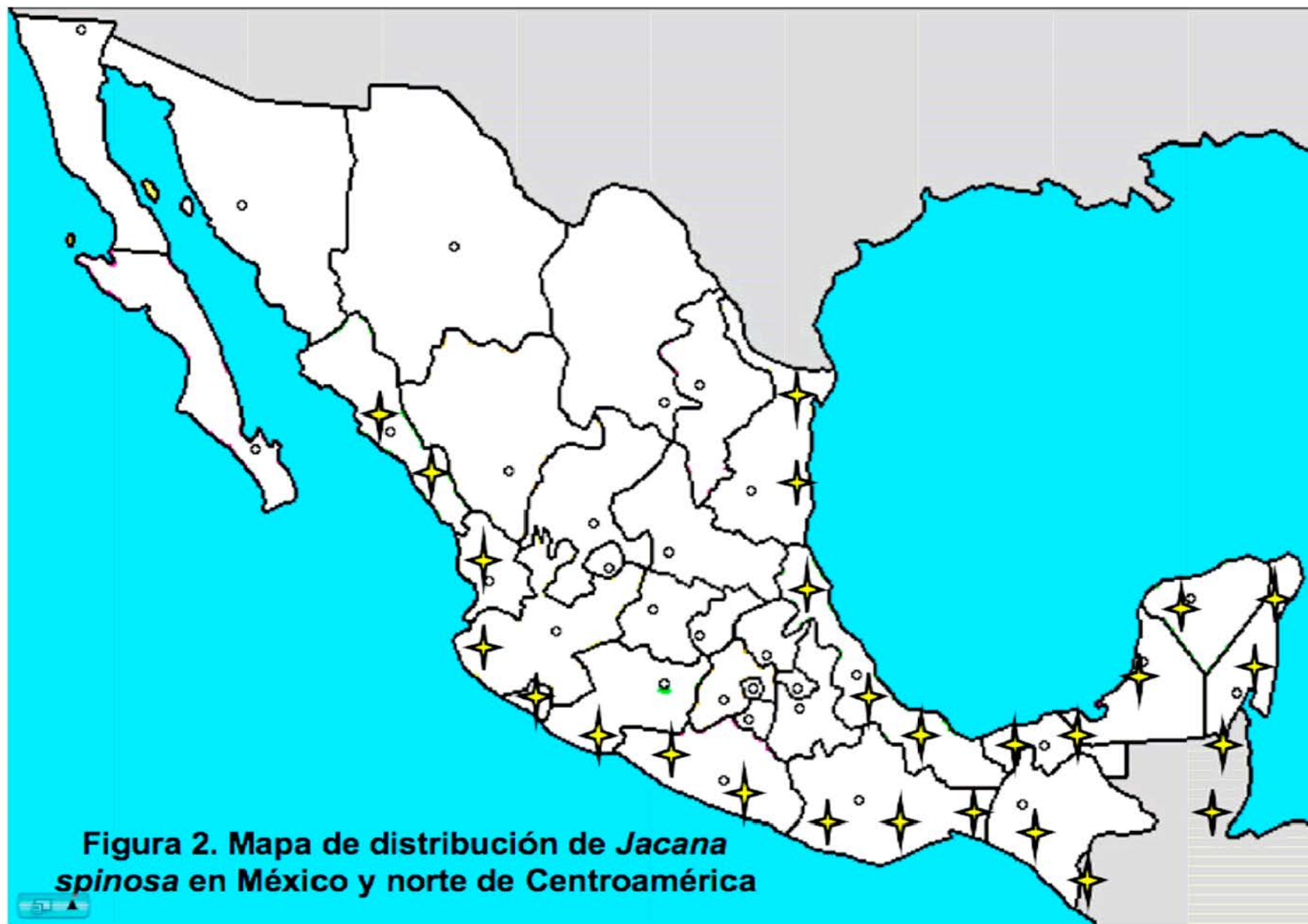


Figura 1. Macho adulto de *Jacana spinosa*



En el juvenil, el iris es de color amarillo y se distingue por presentar una banda superciliar ancha de color blanco desde la base de la maxila hasta la nuca, que contrasta con la corona y una banda postocular angosta café oscuro (Fig. 1A). Carúncula y espolón rudimentarios, espalda verde olivo y porción inferior del cuello café oscuro. Coberteras inferiores de la cola y flancos café obscuro. Las alas son de color amarillo pálido con los bordes negros (Howell y Webb 1995; Jenni 1996). El juvenil paulatinamente muda el plumaje y adquiere los colores del adulto y al año está completamente oscuro a excepción de unas cuantas plumas de color blanco localizadas en la parte baja del abdomen. Alcanzan la madurez sexual al cumplir un año de vida.

La familia Jacanidae está representada en América únicamente por el Género *Jacana*. El Check-list de A. O. U. (1998) señala que *Jacana spinosa* se distribuye en gran parte del Continente Americano, desde los Estados Unidos (casual al sur de Texas), el Caribe (Cuba, Jamaica, Isla Española y Puerto Rico) y en Centroamérica, al oeste de Panamá. Para México (**Fig. 2**) se encuentra en las costas del Pacífico, desde el norte de Sinaloa (Guamúchil, Guasave, Mazatlán, Escuinapa) hasta Chiapas (Ocozocoautla, Tonalá, Mapastepec, Acacoyagua, Acapetahua), pasando por Nayarit (Tepic, San Blas, Santiago), Jalisco (Zapotlán, Ocotlán, Guadalajara), Colima (Río Coahuayana, Manzanillo), Michoacán (Lago de Pátzcuaro), Guerrero (Acapulco) y Oaxaca (Zanatepec, Santa Efigenia). Para el Golfo de México (A. O. U. 1998), se encuentra desde Tamaulipas (Altamira y Tampico), hasta Quintana Roo (Cozumel), pasando por Veracruz (Jalapa, Alvarado, Tlacotalpan, Cosamaloapan) y Tabasco (Barra de Santa Ana, San Juan Bautista, Teapa).



#### **IV. OBJETIVO GENERAL**

Describir el sistema de apareamiento de *Jacana spinosa* para comparar el éxito reproductivo de hembras monógamas y poliándricas en Alvarado Veracruz, durante la temporada reproductiva de 1992.

#### **IV. 1 OBJETIVOS PARTICULARES**

- 1.- Determinar la cronología de eventos reproductivos de la especie en la zona de estudio.
- 2.- Estimar el dimorfismo sexual en peso y medidas entre los individuos.
- 3.- Determinar el tamaño de la población reproductiva.
- 4.- Estimar el éxito de apareamiento y la proporción de sexos.
- 5.- Determinar el número de nidos exitosos en la muestra.
- 6.- Estimar el número de puestas exitosas en la muestra.
- 7.- Determinar la variación en el éxito reproductivo entre hembras y machos.
- 8.- Determinar la variación en el éxito reproductivo entre hembras monógamas y poliándricas.
- 9.- Estimar el número de puestas de reemplazamiento y la expresión de la poliandria.

## V. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

### V. 1 UBICACIÓN GEOGRÁFICA

El área de estudio se ubica en la Llanura Costera del Golfo de México en la desembocadura del Río Papaloapan (**Fig. 3**) y por sus 46517km<sup>2</sup> se considera la segunda cuenca hidrológica en importancia para México. Junto con el Río Coatzacoalcos, ambos caudales aportan el 30% del escurrimiento fluvial total del país (Anta y Rosas 1992). Por éste motivo, está reconocido como un humedal prioritario para la conservación, ya que es sitio de reproducción, refugio y crianza de un gran número de especies de fauna y flora terrestres y acuáticas (Scott y Carbonell 1986; Morán *et al.* 1996). Recientemente, ha sido seleccionada como el Área de Importancia Para la Conservación de las Aves de México número 41 (Humedales de Alvarado) por Bird-Life International y el Consejo Internacional Para la Preservación de las Aves de México-CIPAMEX (Arizmendi y Márquez-Valdelamar 2001), así como la región marina prioritaria de Número 50 de la CONABIO "Sistema Lagunar Alvarado" (Arriaga-Cabrera *et al.* 1998).

El sitio de trabajo es una laguna estacional que comprende una superficie de 15ha, localizada 2km al noreste del Puerto de Alvarado, Veracruz. Se ubica entre los 18° 46' 24" y los 18° 46' 42" latitud norte y los 95° 44' 23" y 95° 44' 44" longitud oeste, prácticamente al nivel del mar (**Fig. 3**). Está ubicada entre una zona pantanosa mayor sujeta a inundaciones la mayor parte del año, que está protegida de los vientos provenientes del norte durante la temporada de invierno, por una serie de dunas consolidadas y móviles que forman una barrera que separa la playa de la zona pantanosa. Esta última ha quedado aislada de su conexión con el Río Papaloapan por un desnivel hecho para el paso de la carretera 180 en su tramo Alvarado-Cosamaloapan, así como un "bordo" para prevenir las inundaciones al poblado pesquero conocido localmente como "Las Escolleras" (Scott y Carbonell 1986; Morán *et al.* 1996).



Figura 3. Mapa general de la zona de estudio. (Modificado de INEGI, 1984)

## V. 2 GEOMORFOLOGÍA

El suelo está formado por material de origen marino y costero aluvial del tipo Regosol Eútrico de textura media, formado de rocas sedimentarias que datan del Pleistoceno y Reciente del Cenozoico. Son suelos claros muy parecidos a la roca que los subyace cuando no son profundos. Frecuentemente son someros, su fertilidad es variable y su uso agrícola está condicionado principalmente a su profundidad y al hecho de que no presentan pedregosidad (SPP 1980,1981).

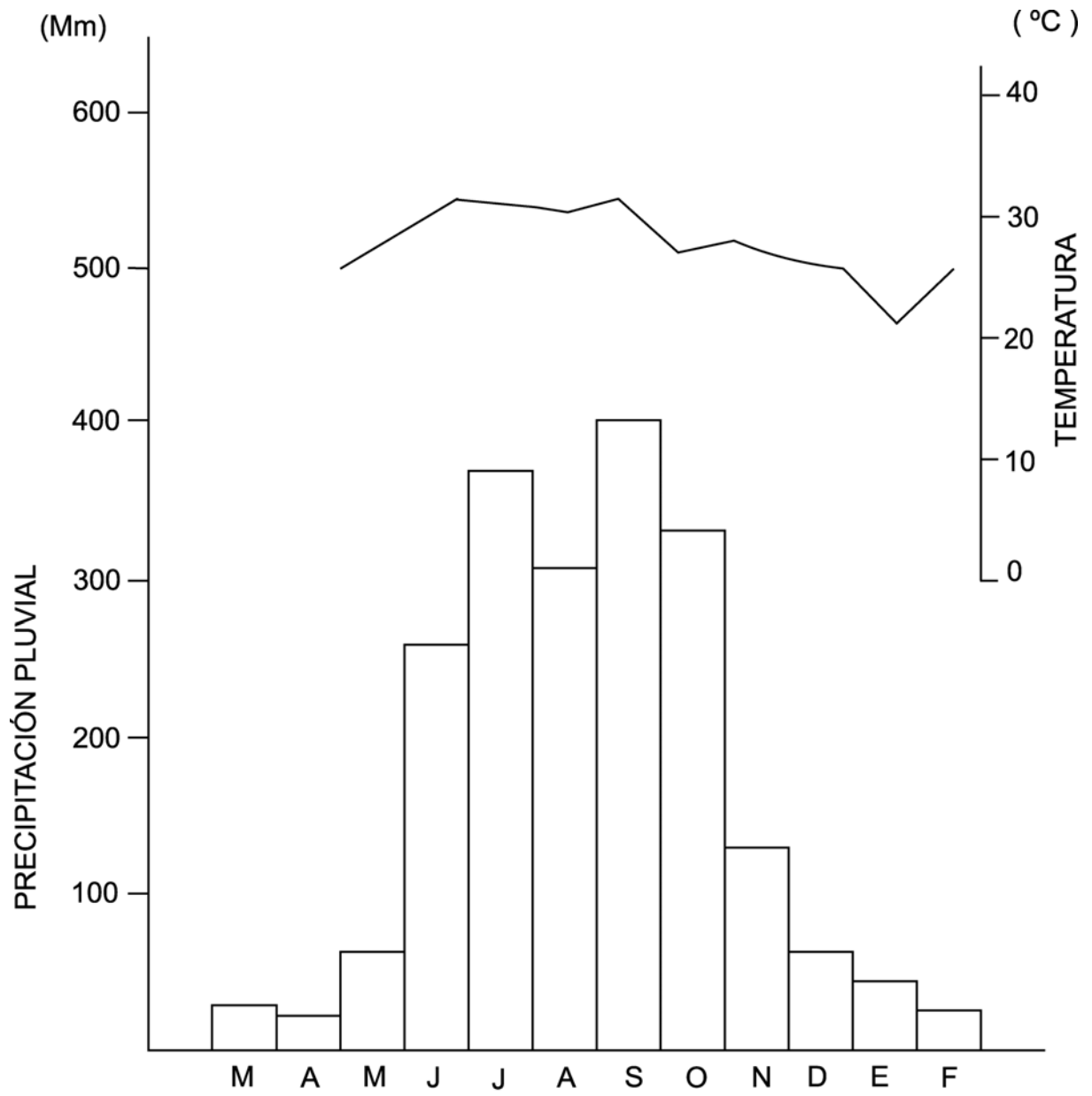
## V. 3 FISIOGRAFÍA

El área se encuentra en la unidad fisiográfica denominada Planicie Costera de Sotavento (Anta y Rosas 1992). López-Paniagua y Urbán (1992), señalaron que las Planicies Aluviales de Sotavento incluyen las zonas alrededor de los márgenes de los ríos con valles amplios de terrazas bajas y lomeríos de planicies antiguas. Poseen una morfodinámica por erosión hídrica, erosión lateral y acarreamiento, con materiales de aluvión limo-arcillosos (Scott y Carbonell 1986; Morán *et al.* 1996).

Los principales cultivos agrocomerciales son caña de azúcar, arroz, piña, cítricos, mango, maíz, yuca y papaya principalmente. Por otro lado, existe una intensa actividad ganadera con pastizales inducidos para forrajeo de ganado (Scott y Carbonell 1986; Morán *et al.* 1996).

## V. 4 CLIMATOLOGÍA

Según la clasificación climática de Köppen, modificada por García (1981) el clima es Aw" (I"), cálido con lluvias en verano, siendo el más húmedo de los subhúmedos, con 1500 a 2000mm de precipitación anual y un porcentaje de lluvia invernal entre el 5 y 10% (Fig. 4). El promedio anual de la temperatura es de 26.1°C. La temporada de sequía es entre enero y mayo, siendo enero el mes más seco y frío y septiembre cuando ocurre la mayor precipitación (Scott y Carbonell 1986; Morán *et al.* 1996).



**Figura 5.** Climograma de la región de Alvarado Veracruz. (Tomado de INEGI, 1984)



## V. 5 HIDROLOGÍA

El Sistema Lagunar de Alvarado se encuentra en la Región Hidrológica de la Cuenca del río Papaloapan y sus afluentes principales son los ríos Tonto, Usila, Santo Domingo, Valle Nacional y Tesechoacán (Scott y Carbonell 1986; Morán *et al.* 1996).

## V. 6 VEGETACIÓN

No existe un estudio sobre la vegetación del sistema lagunar de Alvarado Veracruz, por lo que la siguiente descripción está basada en la clasificación propuesta por Miranda y Hernández-Xolocotzi (1963) y Gómez-Pompa (1977) para los tipos generales y en Vázquez-Yáñez (1971), Rzedowski (1981) y Lot (1991) para la vegetación acuática, así como en varias recolectas hechas en el lugar durante el presente estudio.

En la zona pantanosa, existe una laguna estacional en donde crecen plantas acuáticas de varios tipos como mangle rojo (*Rhizophora mangle*), mangle blanco (*Laguncularia racemosa*) y apompo (*Pachyra acuatica*) como representantes del estrato arbóreo, entremezclados y muy reducidos. Entre las herbáceas más comunes que se encuentran arraigadas al fondo de las laguna están los popales de platanillo (*Thalia sp* y *Pontederia sagittata*), el tular (*Typha sp*), el carrizal (*Spartina sp*) y las ninfas (*Nymphoides indica* y *Nymphaea sp*). Se encuentra también como vegetación libre flotante, la lechuga de agua (*Pistia stratiotes*), el lirio acuático (*Eichornia crassipes*), el chichicastle (*Lemna sp*) y el helecho acuático (*Azolla sp*) (observación personal).

En los sitios más firmes es común observar palmas (*Sabal mexicana* y *Scheelea sp*) y algunos árboles como el jobo (*Spondias mombin*) y el palo mulato (*Bursera sp*) y entre los arbustos, y hierbas de los géneros *Panicum*, *Muhlenbergia*, *Mimosa*, *Asclepias* y *Guasuma*, entre otros, así como extensas zonas de pastizales para el pastoreo de ganado (observación personal).

## V. 7 FAUNA.

La zona de estudio en su conjunto presenta una elevada productividad y es sitio de alimentación y/o refugio para una gran cantidad de especies de peces e invertebrados de importancia económica al hombre (como el robalo, el camarón y la jaiba) que penetran al estuario, ya sea para desovar o pasar alguna fase larvaria de su ciclo de vida. En el Cuadro 1 se muestra la riqueza de especies de vertebrados presentes en el complejo lagunar y sus alrededores.

**Cuadro 1. Taxa de vertebrados presentes en Alvarado, Veracruz.**

Taxa	Peces <sup>1</sup>		Anfibios <sup>2</sup>	Reptiles <sup>3</sup>	Ave s <sup>4</sup>	Mamíferos <sup>5</sup>
	Estuarinos	Plataforma				
Orden	13	14	2	3	18	8
Familia	35	51	8	19	47	17
Género	61	107	12	36	220	25
Especie	82	157	20	42	343	25
	239					

<sup>1</sup> = Franco *et al.* (1996); <sup>2</sup> y <sup>3</sup> = Altamirano-Alvarez *et al.* (1996); <sup>4</sup> = Desucré-Medrano *et al.* (1996); <sup>5</sup> = Altamirano-Alvarez *et al.* 1995. Ver texto.

Franco *et al.* (1996) señalaron que de las especies de peces registradas para el Sistema Lagunar, el 40% es utilizado como un recurso económico por los pescadores de la zona, el 12% se emplea como carnada para la extracción de otras especies de interés, mientras el 48% restante carece de utilidad. En tanto, para las especies de peces acompañantes de la pesquería del camarón, el 27% se destina al consumo humano, 13% como carnada, 1% para la fabricación de artículos de ornato y el 58% restante es considerado como "basura".

Altamirano-Alvarez *et al.* (1996) mencionaron que de las 62 especies registradas que componen la herpetofauna, los habitantes del lugar emplean a 12: el 13% (ocho) son tortugas, el 3.3% (2) son iguanas, el 1.7% (1) es la boa y el 1.7% (1) es el cocodrilo. Sin embargo, señalaron que los quelonios son los más perseguidos y explotados

sistemáticamente sin importar las vedas. Así mismo, señalaron que el 27.5% (17) son las especies que se encuentran en alguna categoría de amenaza.

La avifauna esta compuesta por 343 especies que incluyen, tanto residentes y migratorias como acuáticas y terrestres. Destacan las especies migratorias por los grandes números de rapaces, pelícanos blancos, limícolas, anátidos y muchas paserinas. Así mismo, existen 126 especies (36.8%) señaladas en alguna categoría de riesgo (Ramírez 1987; Ramírez *et al.* 1988; DeSucre-Medrano *et al.* 1996).

Los mamíferos más sobresalientes son el manatí (*Trichechus manatus*), el cachalote (*Physeter catodon*), la nutria (*Lutra longicaudis*), el oso hormiguero (*Tamandua mexicana*), la onza (*Herpailurus jaguarondi*) y el puercoespín (*Coendu mexicanus*), aunque también son comunes tlacuaches, mapaches, zorrillos, roedores y murciélagos, siendo estos dos últimos grupos los más abundantes. Así mismo, los lugareños consumen cinco especies y 15 son consideradas dañinas para las actividades humanas (Altamirano-Alvarez *et al.* 1995).

## V. 8 AMENAZAS AL SISTEMA

La problemática del área de estudio es muy compleja por que están en juego gran cantidad de factores que afectan la estabilidad del sistema estuarino. La contaminación del agua es uno de los más importantes, ya que a lo largo de los innumerables cauces que alimentan las lagunas existen vertederos de desechos de las industrias petrolera, química, de agroquímicos y pesticidas, de celulosa y papel, así como los beneficios de café y caña de azúcar principalmente (Anta y Rosas 1992). Así mismo, la urbanización ha provocado contaminación bacteriana por desechos domésticos (Rivera *et al.* 1990).

Dichos contaminantes se localizaron en los sedimentos de la laguna y afectan a los seres vivos, ya que también fueron encontrados en altas concentraciones en peces e invertebrados de importancia para el consumo humano. Albert y Figueroa (1988) registraron contaminación por agroquímicos en peces y crustáceos de importancia comercial en el río Blanco y la laguna de Alvarado. Por otro lado, Rueda *et al.* (1990) encontraron agroquímicos en sedimentos y ostiones en altas concentraciones.

Aunado a lo anterior se encuentra el problema de la ganaderización, ya que esta actividad provoca la modificación de la cubierta vegetal en pastizales y potreros afectando los manglares principalmente así como otros tipos de vegetación acuática. Ordóñez y García (1992) señalaron que la ganaderización ocupa el 45% de la superficie del estado de Veracruz y Barrera-Bassols (1992) mencionaron que la densidad ganadera media es similar en todas las regiones de la entidad.

## **VI. MÉTODOS. ASPECTOS GENERALES**

El trabajo de campo se llevó a cabo en un predio de 15ha, ubicado a 1km al noreste del puerto de Alvarado Veracruz, haciendo estancias de 20 días por mes, de mayo a noviembre del año 1992, con el propósito de describir el ciclo biológico de *Jacana spinosa* (Apéndice 1).

En el área de estudio se eligió al azar un rectángulo de 500x300m que fue medido con una cinta de 100m. Posteriormente se dividió en una cuadrícula marcada cada 50m y, a partir de un plano topográfico 1:50000, fue elaborado un mapa a escala 1:6000. Sobre este mapa se señalaron los caminos, senderos, cuerpos de agua, tipos de vegetación y puntos de referencia importantes de cada sector. Además, fueron colocadas banderas de colores rotuladas con las coordenadas de los puntos de intersección de la cuadrícula, agregando estacas en los sitios donde no había suficientes marcas naturales. Para conocer los límites de los territorios de los individuos con mayor precisión, se marcó con pintura de aceite cada 20m el cercado de alambre de púas que delimita el predio (Koskimies y Vaisanen 1991; Ralph *et al.* 1994).

Las observaciones se hicieron con ayuda de binoculares Tasco (8x50 y 10x50) y un telescopio Tasco (15-45x60). Para evitar perturbar a los organismos, en tierra fueron diseñados sitios de observación con aluminio y tela de camuflaje, pero comúnmente se utilizaron 15 árboles del sitio con el propósito de implementar observatorios elevados entre dos a cinco metros del suelo (o la superficie del agua), protegidos también con tela de camuflaje. La información obtenida sobre tamaño de la población, cronología reproductiva, poliandria y éxito reproductivo fue sistematizada en mapas, libreta de notas y una grabadora portátil. Adicionalmente, fueron grabados algunos aspectos de la conducta de la especie con ayuda de una cámara de vídeo Sony H2K15.

### **VI. 1 CRONOLOGÍA DE LOS EVENTOS REPRODUCTIVOS**

La cronología de los eventos reproductivos fue determinada con base en las observaciones de las fechas de puesta, eclosión y desarrollo de los pollos hasta el vuelo e independencia de los volantones en el campo, y apoyados en los datos reportados por Stephens (1984c) y

Emlen *et al.* (1989), con respecto a la duración de las distintas etapas del ciclo reproductivo. En el presente estudio fue considerado únicamente desde el período de puesta del primer huevo e incubación (28 días después de la puesta del último huevo), crianza hasta el vuelo (35 días después de que eclosionan los pollos) y dependencia de los volantones (56 días después de la eclosión). Esto hizo un total de 84 días de esfuerzo por macho para lograr una camada exitosa.

Para obtener un valor promedio por nido en las etapas señaladas, a cada día del año se le asignó un número consecutivo, de tal forma que el primero de enero fue el día número uno y el 31 de diciembre el 365 (Rivera-Rodríguez 1993; Rivera-Rodríguez y Rodríguez-Estrella 1998). Se consideró también la fecha promedio en que cada hembra pone el primer huevo de su puesta tomando en cuenta únicamente las primeras y excluyendo segundas puestas o reemplazamientos después de perder la primera (Perrins y Birkhead 1983; Begon *et al.* 1986).

Con el propósito de comparar el tiempo de duración de cada fase del ciclo reproductivo entre los años, se aplicó una prueba  $\chi^2$  según lo recomendado por Zar (1984), para evaluar la hipótesis nula  $H_0$ : el tiempo de duración de las fases reproductivas no es dependiente del tiempo, contra la hipótesis alternativa  $H_a$ : la duración de las fases reproductivas es dependiente del tiempo, para lo cual se utilizó la hoja de cálculo Excel (Microsoft 1997). Esto se hizo bajo la regla de decisión de rechazar  $H_0$  si  $\chi^2_{o} > \chi^2_{0.05t}$  y seis grados de libertad.

## **VI. 2 DIMORFISMO SEXUAL INVERSO**

### **VI. 2. 1 CAPTURA Y MARCAJE DE LOS INDIVIDUOS**

Durante el trabajo de campo, fueron empleadas seis sesiones de trampeo de 5hr cada una desde mediados de abril hasta fines de mayo y una vez por semana. Se utilizaron seis redes de neblina de 12m de largo por 2.6m de altura y abertura de malla de 121mm para las hembras y seis redes con las mismas dimensiones excepto que con abertura de malla de 60mm para los machos (Karr 1981*a, b*; Keyes y Grue 1982). Esto se debió a que las

hembras “rebotaban” en la red de malla chica y los machos se escapaban en la red de malla grande haciendo imposible su captura.

En cada sesión, las redes se colocaron en forma de “U” alrededor de los nidos (o un sitio probable de anidación) y en forma de “L” en los límites entre los territorios de las hembras y los machos que fueron comúnmente los sitios de encuentros agonísticos (Ralph *et al.* 1994). La distancia entre el sitio de ubicación de las redes fue variable debido al tamaño de cada territorio y el lugar elegido para la construcción del nido.

Las redes fueron abiertas desde las 07:00hr y permanecieron así por períodos de 30min cuando el ave tenía nido activo, hasta 2hr como máximo cuando no había huevos en el nido para evitar la perturbación (Reynolds y Cooke 1988; Emlen *et al.* 1989; Schamel y Tracy 1991; Ralph *et al.* 1994). Posteriormente, cuando las aves aprendían a evadir las redes, fueron trasladadas a otro sector del predio para realizar la misma rutina en otros territorios haciendo cuatro o cinco repeticiones por muestreo.

A los organismos capturados se les determinó el sexo con base en su talla corporal y conducta reproductiva durante la cópula (Jenni y Collier 1972; Jenni 1974; Osborne y Bourne 1977; Jenni y Betts 1978). Para marcarlos se utilizaron anillos de plástico con diez colores básicos (**Apéndice 2**) para hacer combinaciones entre ellos y lograr un arreglo especial que permitiera diferenciar a cada ave individualmente (White 1983; Colwell y Oring 1988*a, b*; Whitfield 1990; Betts y Jenni 1991; Ralph *et al.* 1994; Emlen *et al.* 1998). Con el propósito de confirmar la permanencia de la marca en el organismo, se les colocaron dos bandas en el tibiotarso izquierdo y una en el derecho (White 1983; Colwell y Oring 1988*a, b*; Whitfield 1990; Betts y Jenni 1991; Ralph *et al.* 1994; Emlen *et al.* 1998) y todos los individuos recapturados fueron marcados nuevamente siguiendo la secuencia de combinaciones establecida en 1991 (DeSucre-Medrano 2000).

Por otro lado, con ayuda de un calibrador milimétrico (0.1mm), a las aves capturadas se le tomaron las siguientes medidas: culmen expuesto, tarso, cuerda alar, longitud total, envergadura, cola, espolón metacarpal (largo por ancho) y carúncula frontal (largo por ancho). El peso fue tomado con una balanza granataria (0.1gr). Se utilizó una prueba de ANOVA simple al azar para comparar el peso y las medidas entre los sexos usando un nivel

de significancia de  $P < 0.05$  (Zar, 1984). Esto se hizo con ayuda del Paquete de diseños experimentales de Olivares-Sáenz (1990).

### **VI. 3 ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO DE LA POBLACIÓN REPRODUCTIVA**

Para conocer el número total de individuos que se reproducen en las 15ha del predio de estudio, se utilizó el método de mapeo de parcelas, que consiste en señalar sobre un mapa ya elaborado la ubicación exacta de los individuos detectados durante visitas consecutivas, con el propósito de determinar el número de territorios y la densidad de la población. La parcela fue recorrida a pie una vez por semana durante cada mes de 07:00 a 17:00hr para observar cualquier tipo de actividad reproductiva de los individuos, detectar la presencia de aves marcadas y la combinación de los colores, registrar sus movimientos y las interacciones intra e interespecíficas (Koskimies y Vaisanen 1991; Ralph *et al.* 1994).

Durante cada visita los recorridos por el área fueron iniciados desde diferentes lugares, trazando rutas específicas para abarcar de una manera uniforme todos los sectores. Las rutas siguieron una cuadrícula de 50m para evitar contar dos veces a un individuo, utilizando los senderos del predio para caminar y subiendo a los árboles para tener mejor visión sobre los territorios y lograr observar a los individuos de la periferia (Koskimies y Vaisanen 1991; Ralph *et al.* 1994).

Todas las detecciones fueron señaladas en los mapas elaborados utilizando uno por visita. Posteriormente, las observaciones fueron transferidas a un mapa mensual exactamente con los mismos datos señalados anteriormente y fue elaborado un mapa final para el período de estudio con la ubicación precisa de cada individuo en el área (Koskimies y Vaisanen 1991; Ralph *et al.* 1994).

### **VI. 4 ÉXITO DE APAREAMIENTO Y PROPORCIÓN DE SEXOS**

En los mapas de campo fueron señalados los vuelos de persecución de los dueños de los territorios durante encuentros agonísticos para ahuyentar individuos intrusos y delimitar las fronteras entre vecinos. Esto permitió observar el tiempo de permanencia de las hembras con los machos e identificarlos por su marca particular, registrando las interacciones entre la pareja como proteger el nido contra intrusos o alimentarse juntos y copular.



Posteriormente fueron detectados individuos sin marca que llegaron al área de estudio y que adquirieron un territorio, la mayoría de los cuales eventualmente recibieron anillos de colores. Durante el trabajo de campo fueron marcados el 81.8% de los individuos (27 de 33). Para facilitar su reconocimiento durante el manejo de la información, las hembras fueron señaladas con letras mayúsculas y los machos con minúsculas.

Con esta información se obtuvo el número de parejas adquiridas por cada sexo y sus proporciones, como una expresión de poliginia en los machos y poliandria en las hembras (Oring *et al.* 1983, 1991*b*).

## **VI. 5 ÉXITO REPRODUCTIVO (PRODUCTIVIDAD DE NIDOS)**

### **VI. 5. 1 BÚSQUEDA Y MONITOREO DE NIDOS Y HUEVOS**

Los nidos y su contenido de cuatro huevos (denominados aquí como la puesta) fueron localizados mediante búsqueda intensiva en los sitios con vegetación alta, pero comúnmente observando a los machos en actividades de construcción e incubación y/o a las hembras en encuentros intra e interespecíficos. Antes de aproximarse al nido, fue necesario esperar un receso en la incubación para reducir el riesgo de deserción (Ralph *et al.* 1994; Martin y Geupel 1994). Enseguida se procedió a marcar el sitio con una estaca o rama delgada, alta y recta colocada en las cercanías del nido. Todos los nidos fueron señalados en los mapas para precisar su ubicación (Ralph *et al.* 1994; Martin y Geupel 1994).

Posteriormente, para evitar incrementar los riesgos de depredación, nidos y huevos fueron monitoreados visitándolos a intervalos de cuatro días para registrar su permanencia, depredación o eclosión. En cada ocasión fueron revisados con rapidez desde una distancia de uno a dos metros, procurando usar rutas diferentes cada vez. Esto se hizo caminando en la misma dirección sin regresar por el mismo lugar e inspeccionando otros sitios para evitar "delatar" la presencia del nido ante depredadores y alejándonos rápidamente (Bart y Robson 1982; Martin y Roper 1988; Major 1989; Gotmark 1992; Martin y Geupel 1994; Ralph *et al.* 1994).

## VI. 6 PRODUCTIVIDAD DE HUEVOS

Con los datos obtenidos del monitoreo, se obtuvo el número de nidos construidos totales y cuantos de éstos produjeron volantones independientes.

## VI. 7 PRODUCTIVIDAD DE HEMBRAS Y MACHOS

En los territorios de reproducción de los machos, fueron documentadas pérdidas parciales y/o totales de puestas o polluelos, período de desarrollo embrionario, número de polluelos eclosionados y las fases de desarrollo de los juveniles para determinar a que edad vuelan. Así mismo, se registró el tiempo de dependencia de los volantones con los padres para conocer el número promedio de jóvenes producidos por cada sexo (Stephens 1984*c*; Emlen *et al.* 1989; Oring *et al.* 1991*b*).

Con el propósito de calcular el esfuerzo realizado por cada sexo, se evaluó el número de juveniles independientes producidos por hembras y machos, para lo cual se dividió el número de huevos producidos entre el número de hembras totales. **Se utilizó una prueba de ANOVA simple al azar para comparar el éxito reproductivo entre las hembras y los machos usando un nivel de significancia de  $P < 0.05$  (Zar 1984). Esto se hizo con ayuda del Paquete de diseños experimentales de Olivares-Sáenz (1990).**

## VI. 8 COMPARACIÓN DEL ÉXITO REPRODUCTIVO ENTRE HEMBRAS MONÓGAMAS Y POLIÁNDRICAS

El éxito fue evaluado como número promedio de juveniles independientes producidos por las hembras y por los machos.

## VI. 9 REEMPLAZAMIENTO DE PUESTAS Y POLIANDRIA

La observación de los organismos marcados individualmente permitió conocer el número de parejas obtenidas por las hembras y la cantidad de nidos que tuvo con cada macho. Durante el monitoreo fueron registrados los reemplazamientos de puesta después de una pérdida y los tiempos de reposición de los huevos. También fueron detectadas las segundas puestas después de un primer intento exitoso en la misma temporada y la substitución de hembras o

machos por otros individuos de la población como una forma de obtener parejas adicionales (Betts y Jenni 1991; Oring *et al.* 1991*a, b*).

Se utilizó una prueba  $\chi^2$  para evaluar la hipótesis nula  $H_0$ : el reemplazamiento de puestas no es dependiente del tiempo, contra la hipótesis alternativa  $H_a$ : el reemplazamiento de puestas es dependiente del tiempo (Zar 1984). Así mismo, se usó una prueba  $\chi^2$  para evaluar la hipótesis nula  $H_0$ : el número de parejas obtenidas no es dependiente del tiempo, contra la hipótesis alternativa  $H_a$ : el número de parejas obtenidas es dependiente del tiempo (Zar 1984). Para ambos casos esto se hizo bajo la regla de decisión de rechazar  $H_0$  si  $\chi^2_o > \chi^2_t$  y dos grados de libertad (Zar 1984). El trabajo fue realizado con ayuda de la hoja de cálculo Excel (Microsoft 1997).

## VII. RESULTADOS

### VII. 1 CRONOLOGÍA DE LOS EVENTOS REPRODUCTIVOS

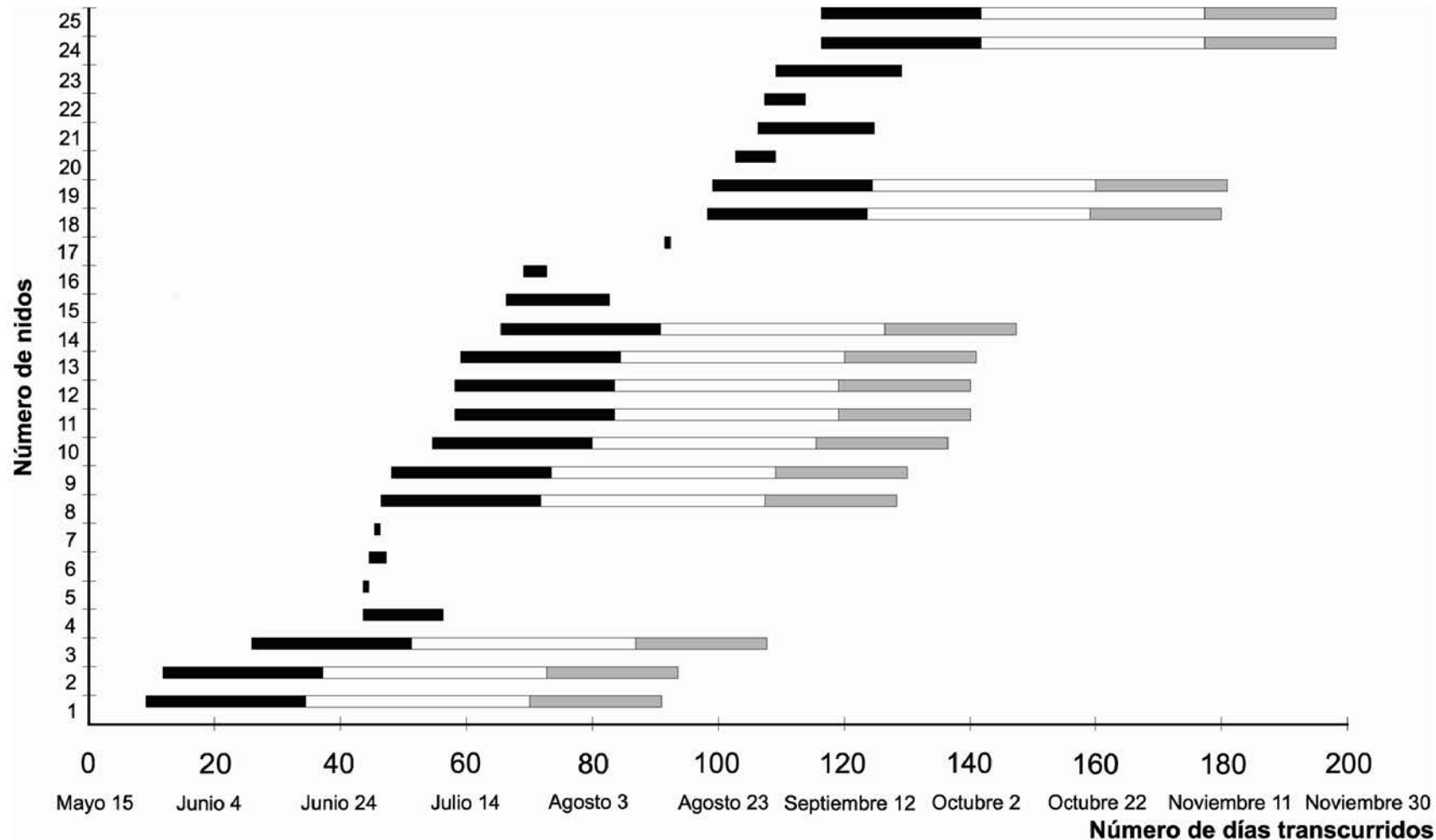
La puesta se presentó en cuatro de los siete meses de actividad reproductiva registrada en la zona. En el Cuadro 2 se observa que la fecha más temprana de puesta ocurrió el 24 de mayo de y la más tardía el 9 de septiembre. La fecha más temprana de eclosión fue el 19 de junio y la más tardía el 5 de octubre.

Los primeros juveniles empezaron a volar el 24 de julio y los últimos el 9 de noviembre. Los primeros juveniles independientes aparecieron el 14 de agosto y los últimos el 30 de noviembre (Figura 5). Al comparar el tiempo de duración de cada fase del ciclo reproductivo, los resultados de la prueba de  $\chi^2$  nos llevan a rechazar  $H_0$  con una probabilidad de error de  $P < 0.05$ , por lo que las variables no son independientes y si hay diferencias significativas entre ellas.

**Cuadro 2. Cronología de eventos reproductivos de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz (Temporada 1992)**

Año	Puesta e incubación	Eclosión de los pollos	Crianza hasta el vuelo	Juvenil independiente
1992	may 24-sep 9 (108 días) **	jun 19-oct 5 (108 días)	jul 24-nov 9 (108 días)	ago 14-nov 30 (108 días)

\*\*  $P < 0.05$ . Total de días en cada fase de la reproducción entre paréntesis



**Figura 5.** Cronología de eventos reproductivos de *Jacana spinosa* en Alvarado, Veracruz en 1992. Las barras horizontales indican el tiempo de duración de las fases de puesta e incubación (■ 28 días) crianza hasta el vuelo (□ 35 días) y juvenil independiente producido (▒ 56 días). Cuando la barra se corta, es que ocurrió depredación de ese nido. En el eje de las ordenadas, se anota el número total de nidos.

## VII. 2 DIMORFISMO SEXUAL INVERSO

Durante el período de estudio fueron capturados 33 individuos en total. En el Cuadro 3 se presentan los valores máximo, mínimo y promedio de las medidas registradas para 12 hembras adultas en actividad reproductiva. Igualmente, se observan la desviación estándar y la varianza de los valores obtenidos.

**Cuadro 3. Medidas de 12 hembras adultas de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz (Temporada 1992)**

	Wt	CA	T	CU	Carúncula		Espolón	
					L	A	L	A
$\xi$	163.29	137.49	50.7	27.25	20.	20.41	15.26	1033
Mín	127.5	130	36.1	17	14	16	9	7
Máx	190	150	85	34	23.5	24	22	16
DE	15.22	5.9	10.88	6.25	3.12	1.89	2.8	2.06
S <sup>2</sup>	219.6	33	112.13	37.1	9.27	3.41	7.45	4.05

Wt = peso; CA = cuerda alar; T = tarso; Cu = culmen; L = largo; A = ancho; Min = mínimo; Max=máximo;  $\xi$ =media; S<sup>2</sup> = varianza; DE = desviación estándar. Medidas en milímetros y peso en gramos.

En el Cuadro 4 se presentan los valores máximo, mínimo y promedio de las medidas registradas para 21 machos adultos en actividad reproductiva. Además, se observan la desviación estándar y la varianza de los valores obtenidos.

**Cuadro 4. Medidas de 21 machos adultos de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz (Temporada 1992)**

	Wt	CA	T	CU	Carúncula		Espolón	
					L	A	L	A
$\xi$	92.8	123.16	45.85	28.32	14.58	17.75	9.17	7.1
Mín	80	112	36	23	10	11	4	4
Máx	115	138	65	31	20	30	12	12
DE	8.66	7.23	6.77	2.62	3.56	3.93	1.86	2.15
S <sup>2</sup>	71.08	49.6	43.52	6.51	12.04	14.68	3.29	4.41

Wt = peso; CA = cuerda alar; T = tarso; Cu = culmen; L = largo; A = ancho; Min = mínimo; Max= máximo;  $\xi$ =media; S<sup>2</sup>= varianza; DE = desviación estándar. Medidas en milímetros y peso en gramos.

Las hembras superaron a los machos en seis de las ocho medidas corporales registradas (Cuadro 5). Las principales diferencias significativas encontradas en la ANOVA

fueron en el peso ( $F=298.6$ ,  $P < 0.001$ ), cuerda alar ( $F = 33.3$ ,  $P < 0.001$ ), largo del espolón ( $F = 69.1$ ,  $P < 0.001$ ) y largo de la carúncula ( $F = 41.5$ ,  $P < 0.001$ ).

**Cuadro 5. Comparación de los valores de las medias de las medidas de 12 hembras y 21 machos adultos de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz (Temporada 1992)**

Sexo	Wt **	CA **	T	CU	Carúncula		Espolón	
					L **	A *	L **	A **
Hembras	163.29	137.49	50.7	27.25	20.0	20.41	15.26	10.3
Machos	92.8	123.16	45.85	28.32	14.57	17.75	9.17	7.1

Wt = peso; CA = cuerda alar; T = tarso; Cu = culmen; L = largo; A = ancho. Medidas en milímetros y peso en gramos. ANOVA \* =  $P < 0.05$ ; \*\* =  $P < 0.001$ ; 18° de libertad en todos los casos

### VII. 3 ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO DE LA POBLACIÓN REPRODUCTIVA

Fueron registradas doce hembras reproductivas que se aparearon con 21 machos (Cuadro 6). Durante el período de estudio fueron recapturados y vueltos a marcar dos hembras y cuatro machos y en 1993 cuatro hembras y tres machos.

**Cuadro 6. Número de individuos reproductores de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz (Temporada 1992)**

Año	Hembras	Machos
1992	12(a)	21(b)

(a) = se incluyen dos hembras del año anterior; (b) = se incluyen cuatro machos del año anterior. Todos son recapturas.

### VII. 4 ÉXITO DE APAREAMIENTO Y PROPORCIÓN DE SEXOS

En el Cuadro 7 se observa que el valor número promedio de parejas anual para las hembras correspondió a 1.7 machos. Para los machos, el valor 0.57 hembra. El valor de la proporción de sexos fue de 2.7 machos por hembra (Cuadro 7).

**Cuadro 7. Éxito de apareamiento (número promedio de parejas) y proporción de sexos (poliandria), de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz (Temporada 1992)**

Año	Número promedio de parejas		Proporción de sexos
	♂♂ x ♀♀	♀♀ x ♂♂	♂♂ x ♀♀
1992	1.7:1	0.57:1	2.7:1

## VII. 5 PRODUCTIVIDAD DE NIDOS

En el Cuadro 8 se observa que durante el trabajo de campo se registraron 25 nidos en total, de los cuales fueron depredados el 44 % (11 de 25). El 56 % (14 de 25) eclosionó al menos un pollo y el 56% (14 de 25 nidos) produjeron al menos un juvenil independiente.

## VII. 6 PRODUCTIVIDAD DE HUEVOS

En total se registraron 98 huevos puestos por las hembras, de los cuales en el 52 % (51 de 98) de ellos eclosionaron pollos y fueron depredados el 48 % (47 de 98). Sin embargo, cabe resaltar que de estos polluelos eclosionados, el 72.6% produjeron juveniles independientes (37 de 51 huevos; Cuadro 8).

**Cuadro 8. Productividad total de nidos, huevos y juveniles independientes, de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz (Temporada 1992)**

Año	No. De nidos totales			Huevos totales		No. de Polluelos volantes totales	Promedio del número de:				
	Regis-trados	Con hue-vos eclo-sionados	Con volan-tones	Puestos	Eclosio-nados		Huevos puestos por nido	Eclosio-nados por nido	Volanto-nes por nido	Eclosio-nados por huevo	Volanto-nes por huevo
1992	25	14	14	98	51	37	3.92	2.04	1.48	0.52	0.37

## VII. 7 PRODUCTIVIDAD DE HEMBRAS Y MACHOS

En el Cuadro 9 se puede observar que globalmente las hembras pusieron 8.16 huevos y los machos recibieron 4.66. Las hembras produjeron 4.25 pollos y los machos 2.42. Por otro lado, fueron producidos 3.08 juveniles independientes por las hembras y por los machos 1.76. Las hembras produjeron más juveniles independientes que los machos (Cuadro 9).

**Cuadro 9. Valores de las medias de la productividad entre los sexos de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz (Temporada 1992)**

Año	Promedios por sexo de:					
	Huevos		Pollos		Juveniles	
	Puestos	Incubados	Eclosionados	Eclosionados	Independientes	Independientes
1992	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos
	8.16	4.66	4.25	2.42	3.08 **	1.76



## VII. 8 COMPARACION DEL ÉXITO REPRODUCTIVO ENTRE HEMBRAS MONÓGAMAS Y POLIÁNDRICAS

En el Cuadro 10 se observa que en total las hembras poliándricas produjeron el 67.5 % (27 de 40) juveniles independientes, mientras que las hembras monógamas produjeron el 32.5% (13 de 40) durante el período de estudio

**Cuadro 10. Productividad de hembras monógamas y poliándricas de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz (Temporada 1992)**

Año	Número de juveniles independientes producidos por:	
	Hembras monógamas	Hembras poliándricas
1992	13	27

## VII. 9 REEMPLAZAMIENTO DE PUESTAS Y POLIANDRIA.

Fueron registrados 10 reemplazos de puestas para cinco machos en total. El 60 % (seis) fueron por depredación y el 40 % (cuatro) por un segundo intento reproductivo después de uno exitoso en la misma temporada (Cuadro 12). De las hembras que pusieron reemplazos ( $n = 6$ ) el 72.7% (ocho) pusieron una puesta y el 27.3% (tres) pusieron dos.

**Cuadro 11. Reemplazo de puestas por hembras de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz (Temporada 1992)**

Año	Pérdidas por depredación (1)	Reposiciones por segunda puesta (1)	Número de hembras totales
1992	6	4	6

(1) = número de nidos reemplazados por año

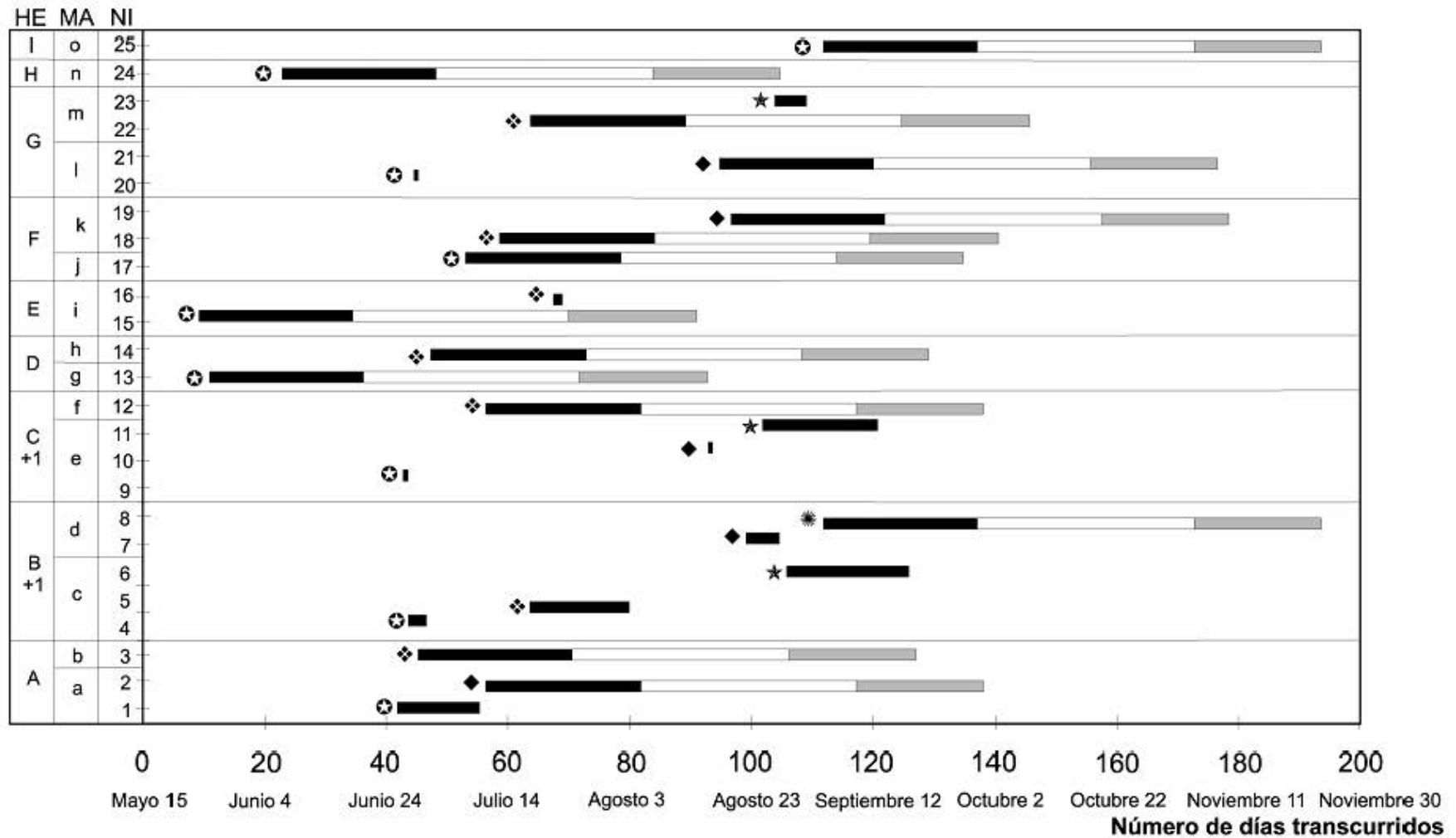
Del total de hembras, el 42 % (cinco de 12) fueron monógamas y el 58 % (siete de 12) poliándricas. De estas últimas, el 72 % (cinco de siete) fueron biándricas y el 28 % (dos de siete) tuvieron tres parejas (Cuadro 13).

**Cuadro 12. Poliandria de Jacana spinosa en Alvarado Veracruz (Temporada 1992)**

Año	Número de parejas por hembra		
	H 1	H 2	H 3
1992	5	5	2

H 1 = hembras monógamas; H 2 = Hembras biándricas; 3 = Hembras triándricas.

En la Figura 6, se observa que de las 12 hembras registradas durante el período de estudio, nueve fueron monitoreadas y tres solo pudieron ser observadas copulando con un macho cada una (monógamas), pero no fue posible comprobar la presencia de nido ni tampoco de pollos. Por otro lado, cada una de las hembras (B), (C) e (I) tuvo un macho adicional que no estuvo accesible por las condiciones de inundación del predio, pero que si fue posible ver copulando con su hembra respectiva aunque nunca se comprobó la presencia de nido activo desde los observatorios elevados. Las hembras (B) y (C) repusieron en un lapso de 30 días dos puestas a una de sus parejas (machos *c* y *e* respectivamente) debido a depredaciones y todos los intentos reproductivos fracasaron. Así mismo, las hembras (A) y (B) repusieron una puesta a una de sus parejas (machos *a* y *d* respectivamente) después de un primer fracaso y en ambos casos el segundo intento fue exitoso (Figura 6).



**Figura 6.** Poliandria de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz en 1992. En las columnas de la izquierda se anotan las hembras (HE) con letras mayúsculas, los machos (MA), con minúsculas y los nidos (NI) con números. (+1)= macho adicional. Las barras horizontales indican el tiempo de duración de las fases de puesta e incubación (■ 28 días), crianza hasta el vuelo (□ 35 días) y juvenil independiente producido (▒ 56 días). ⊕ = 1a. Puesta; ⊕ = 2a. Puesta; ◆ = 3a. Puesta; ★ = 4a. Puesta; ★ = 5a. Puesta. Cuando la barra se corta es que ocurrió depredación de nido. Ver el texto.

## VIII DISCUSIÓN

### VIII. 1 CRONOLOGIA DE LOS EVENTOS REPRODUCTIVOS

El tiempo de duración de las fases del ciclo reproductivo fue diferente entre los años, lo cual pudo deberse a probablemente factores climáticos como una mayor intensidad de la precipitación pluvial durante 1992, lo que pudo haber provocado que la reproducción iniciara más temprano y terminara más tarde comparado con 1991 (DeSucre-Medrano 2000). Esto mismo ocurrió en Sudáfrica para *Actophilornis africanus* (Tarboton 1995), en donde las jacanas iniciaron la reproducción más temprano y tuvieron un ciclo reproductivo más largo durante los años lluviosos que en los secos, debido a que las inundaciones provocadas por la mayor cantidad de lluvias modificaron el hábitat de anidación.

El sitio del presente estudio correspondió a una laguna estacional que presentó descensos en los niveles de agua, particularmente conforme avanzó la temporada de sequía hacia los meses de abril y mayo, llegando inclusive en algunos años a secarse por completo (observación personal). Es probable que *Jacana spinosa* iniciara el cortejo y la construcción del nido en estos meses puesto que al momento de iniciar el trabajo de campo durante 1991 y 1992 se encontraron nidos con huevos e inclusive pollos (DeSucre-Medrano 2000). Sin embargo, no fue posible evaluar estos eventos por las condiciones logísticas imperantes al momento de planear el estudio. En Guyana, Sudamérica, Osborne (1982) registró a *Jacana jacana* reproduciéndose de junio a noviembre y aunque no proporcionó más datos, es posible también que la reproducción sea estacional, ya que mencionó dos temporadas de sequía y dos de lluvias para la zona.

Bajo estas condiciones puede sugerirse que *Jacana spinosa* presentó una temporada de reproducción marcada durante la época de lluvias en la localidad conocida como "Las Escolleras" (Paso Nacional Norte) perteneciente al municipio de Alvarado, Veracruz y probablemente en numerosos cuerpos de agua similares del sistema de lagunas costeras de la zona.

Sin embargo, es viable que la reproducción ocurra todo el año en lagunas de mayor tamaño que no llegan a secarse por completo y que ofrecen a los organismos las condiciones apropiadas, lo cual ha sido sugerido que ocurre también en otras latitudes. En

Turrialba, Costa Rica, Jenni y Collier (1972) y Jenni (1974, 1996) mencionaron que la especie aparentemente se reproduce todo el año, ya que encontraron nidos a fines de enero, marzo, junio, julio, agosto y octubre. Sin embargo, señalaron también que se presentaron períodos refractarios cortos en noviembre y diciembre o abril y mayo debido a las dos temporadas de estiaje del lugar.

## VIII. 2 DIMORFISMO SEXUAL INVERSO

En Alvarado, Veracruz se encontró dimorfismo sexual inverso en la talla y masa corporal de las hembras de *Jacana spinosa*, cuyas principales diferencias significativas fueron en el peso, cuerda alar, largo del espolón y de la carúncula. Estos resultados permiten confirmar que *Jacana spinosa* se comportó de manera similar en nuestro país al igual que en otras latitudes. En Turrialba, Costa Rica, Jenni y Collier (1972) registraron un peso promedio de 86.9gr para 16 machos, mientras 12 hembras pesaron en promedio 145.4gr (Jenni 1974; Jenni y Betts 1978; Betts y Jenni 1991; Jenni 1996). Sin embargo, estos autores no presentaron una tabla con las medidas que permitan hacer comparaciones más precisas pero, en Alvarado, los machos pesaron casi 6gr más y las hembras fueron 17.8gr más pesadas, comparadas con los individuos de Centroamérica. Lo mismo ocurrió en Sudamérica, ya que Osborne y Bourne (1977) mencionaron que en *Jacana jacana* las hembras fueron mayores significativamente que los machos en siete de nueve medidas registradas, especialmente en peso, longitud del ala y del espolón.

En Alvarado, el dimorfismo sexual inverso también se observó en la conducta. Los machos construyeron el nido, incubaron a los huevos y cuidaron a los pollos casi sin ninguna ayuda de las hembras. Ellas fueron las que llevaron la iniciativa durante los cortejos y las encargadas de la defensa del territorio contra otras hembras vecinas y otras especies de aves, especialmente aquellas que son depredadores potenciales de huevos y pollos. Esto también ha sido registrado en Centroamérica, donde los machos se encargaron de la construcción del nido, incubación y cuidados parentales mientras las hembras fueron más agresivas que ellos y capaces de dominarlos en cualquier situación (Jenni y Betts 1978; Betts y Jenni 1991; Jenni 1996).

Esta condición de dimorfismo sexual inverso en tamaño es una norma común que ocurre en el orden Charadriiformes sin considerar el sistema de apareamiento (Erckmann 1983; Oring 1986; Jehl y Murray 1986; Ligon 1993) y se ha registrado también para otras especies de aves poliándricas como *Phalaropus tricolor* (Colwell y Oring 1988b) y *Actitis macularia* (Oring *et al.* 1983, 1991a, b), en donde las hembras si pueden participar en los cuidados parentales. Por lo tanto, se considera que el tamaño del cuerpo más grande de las hembras con relación a los machos, más allá de su origen o de su función adaptativa primaria, puede ser visto como una preadaptación para la poliandria clásica (Ligon 1993).

### **VIII. 3 ESTIMACION DEL TAMAÑO DE LA POBLACION REPRODUCTIVA**

En Alvarado, Veracruz se registró un promedio de 1.8 individuos reproductores de *Jacana spinosa* por hectárea, lo cual es similar a los valores registrados en otras latitudes. En Centroamérica, Jenni y Collier (1972) reportaron 1.6 individuos reproductores de *Jacana spinosa* por hectárea y Osborne (1982) encontró 1.5 individuos reproductores de *Jacana jacana* en Sudamérica.

Los cambios en la fisonomía del ambiente debidos a la mayor cantidad de lluvias en el presente estudio, probablemente provocaron alteraciones en los estadios sucesionales de la comunidad de plantas hidrófilas, en respuesta a las fluctuaciones en la disponibilidad de nutrientes, temperatura y salinidad lo que a su vez repercutió en el número de individuos de *Jacana spinosa* que se reproducen en el área. Tarboton (1992, 1995) señaló que el hábitat donde se reproduce *Actophilornis africanus* presentó variaciones extremas en las condiciones de inundación que provocaron movimientos de los individuos reproductores y reducción de sus números.

### **VIII. 4 EXITO DE APAREAMIENTO Y PROPORCION DE SEXOS**

Aparentemente no existen diferencias en el número promedio de machos por hembra debido probablemente a que el tamaño de la población se mantuvo constante a lo largo del estudio, lo cual puede sugerir que se trata de una población estable y no existen variaciones en el

número de individuos como fue mencionado por Jenni y Collier (1972) y Jenni y Betts (1978) para *Jacana spinosa*, así como Osborne (1982) para *Jacana jacana*.

La proporción sexual de individuos reproductores de *Jacana spinosa* en Alvarado, Veracruz estuvo sesgada hacia los machos durante los tres años de estudio (DeSucre-Medrano 2000). Valle (1994) señaló que dicho sesgo puede favorecer la deserción de la pareja por el sexo más raro (las hembras), lo cual ha sido sugerido que es un pre-requisito para la evolución de la poliandria (Erckmann 1983; Oring 1986; Jehl y Murray 1986; Ligon 1993). Existe evidencia empírica de que lo mismo ocurre en Centroamérica, donde Jenni (1974) mencionó que 18 hembras poliándricas de *Jacana spinosa* promediaron 2.4 machos cada una y Jenni y Betts (1978) registraron 2.5 machos por hembra. En Guyana Sudamérica, Osborne (1982) reportó 1.1 machos por hembra de *Jacana jacana*. A pesar de que éste último valor es menor que los anteriores se conserva por arriba de la unidad.

Por otro lado, en Alvarado la proporción sexual para las hembras no mostró variaciones durante el período de estudio, lo cual puede indicarnos que no existieron cambios en la disponibilidad de parejas y que la competencia intrasexual por el acceso a los machos no fue muy intensa como lo sugieren Oring *et al.* (1983) y Lank *et al.* (1985) para *Actitis macularia*, así como Colwell y Oring (1988a) para *Phalaropus tricolor*.

## VIII. 5 PRODUCTIVIDAD DE NIDOS

Los resultados muestran que el número de nidos exitosos en eclosionar al menos un pollo y en producir al menos un juvenil independiente se mantuvo por arriba del 50 %, aunque en 1991 se presentaron números menores (DeSucre-Medrano 2000). Esto pudo deberse probablemente a las características del hábitat que permitió que los nidos estuvieran más protegidos o a que hubo menor cantidad de depredadores. Sin embargo, durante el presente estudio el hábitat de anidación se redujo por un incremento en el crecimiento de la vegetación secundaria, como también lo señaló Tarboton (1992) para Sudáfrica donde existen períodos de intensas lluvias e inundaciones y años de sequía extrema y la productividad en *Actophilornis africanus* es variable.

Los resultados encontrados en Alvarado son mayores que los reportados en la literatura, aunque solo existen tres registros sobre éxito reproductivo. A pesar de no aportar datos precisos, Jenni (1974) señaló para *Jacana spinosa* que "el éxito de anidación es extremadamente bajo (y) probablemente menos del 50% de las puestas son exitosas". Por otro lado, Osborne (1982) reportó para *Jacana jacana* que, de 52 nidos, solo ocho (15.4%) fueron exitosos en producir al menos un pollo. Tarboton (1992) mencionó que, en *Actophilornis africanus*, el éxito globalmente fue bajo con el 18.8% de eclosión en años de sequía y el 38.5% de eclosión en años lluviosos.

### VIII. 6 PRODUCTIVIDAD DE HUEVOS

Además de que el 52 % del total de los huevos puestos por las hembras fueron exitosos porque de ellos eclosionaron polluelos, es importante destacar los altos números de juveniles independientes producidos, lo cual concuerda con las curvas de mortalidad de las aves, siendo la fase de huevo en el nido la que sufre mayores pérdidas, comparado con los polluelos y juveniles (Perrins y Birkhead 1983; Begon *et al.* 1986; Clobert y Lebreton 1995).

Sin embargo, como se mencionó anteriormente, durante 1991 (DeSucre-Medrano 2000) se presentaron números menores, posiblemente por que el hábitat de anidación se redujo por el crecimiento de la vegetación secundaria que pudo hacer más vulnerables a los huevos, ya que se apreció un aumento en el número de parejas de *Porphyio martinica* (observación personal), que es el depredador principal de *Jacana spinosa* (Jenni y Betts 1978; Betts y Jenni 1991; Jenni 1996).

Esta relación entre la cantidad de precipitación pluvial y el crecimiento de la vegetación, aunado al incremento de la mortalidad por lo expuesto de los nidos a los depredadores, fue reportado por Tarboton (1992) para *Actophilornis africanus*, quien resaltó además que ésta es una característica distintiva que tiene el hábitat de reproducción de las jacanas africanas.

En Alvarado, el número de huevos exitosos de *Jacana spinosa* que produjeron juveniles independientes es mayor que los registrados para *Jacana jacana* en América del sur. Sin embargo, Osborne (1982) no aportó datos precisos sobre el número total de huevos



puestos y pollos eclosionados que permitan hacer comparaciones más precisas en ambas localidades. Por otro lado, Tarboton (1992) señaló que la productividad de huevos individuales de *Actophilornis africanus* en Sudáfrica también fue baja con un 19% de eclosión en años de sequía y un 24% en años de lluvias.

### VIII. 7 PRODUCTIVIDAD DE HEMBRAS Y MACHOS

Los resultados detectaron que las hembras produjeron más juveniles independientes que los machos debido a que ellos las superan en número. Como se señaló anteriormente, se considera que éste es un prerrequisito para la evolución de la poliandria (Oring 1986; Jehl y Murray 1986; Ligon 1993) y además por que las hembras de la familia Jacanidae pueden tener la capacidad de aparearse simultáneamente con varios machos al mismo tiempo (Betts y Jenni 1991; Tarboton 1992, 1995; Jenni 1996; Emlen *et al.* 1998; Butchart 1999*a, b*).

Por otro lado, no existen datos acerca del número de jóvenes producidos por machos y hembras para hacer comparaciones con *Jacana spinosa* en Centroamérica ni tampoco con *Jacana Jacana* en Sudamérica Sin embargo, Tarboton (1992) mencionó que las hembras de *Actophilornis africanus* en Sudáfrica criaron un máximo de 4.29 jóvenes y los machos 1.46 en años de lluvias intensas. Esta condición de productividad entre los sexos también se presenta en otras especies de limícolas poliándricas. Oring *et al.* (1991*a, b*, 1983) señalaron que las hembras de *Actitis macularia* produjeron más juveniles independientes que los machos debido a las distintas estrategias reproductivas de cada sexo.

### VIII. 8 COMPARACION DEL EXITO REPRODUCTIVO ENTRE HEMBRAS MONOGAMAS Y POLIANDRICAS

Los resultados muestran que las hembras poliándricas produjeron más juveniles independientes que las monógamas. Esto es debido al mayor número de nidos y huevos puestos con sus parejas, lo cual indica que la poliandria es un sistema de apareamiento exitoso para *Jacana spinosa* ya que ha demostrado ser una opción viable para ésta y otras especies.

## VIII. 9 REEMPLAZAMIENTO DE PUESTAS Y POLIANDRIA

Sin embargo, es importante señalar que existieron rompimientos de parejas y la poliandria entre los años mostró cambios por la presencia de hembras vecinas intrusas que lograron desplazar a las dueñas del territorio mediante conductas hostiles que llegaron al extremo de destruir puestas completas o matar a los pollos.

Los 10 reemplazamientos en total observados en Alvarado correspondieron a hembras que respondieron mayormente a pérdidas debidas a causas naturales por depredación o actividades humanas como la pesca y la ganadería. Sin embargo, las hembras respondieron también con sus parejas después de la eclosión de los huevos. En éste último caso como un segundo intento reproductivo después de uno exitoso en la misma temporada y con la misma pareja. Estos datos contradicen lo señalado por Erckmann (1983) quien aseguró que las pérdidas por perturbaciones humanas "...con frecuencia no resultan en una reanidación."

Solo existen cuatro registros en la literatura de reemplazamientos de puesta por las jacanas. Betts y Jenni (1991) en Centroamérica señalaron que una hembra de *Jacana spinosa* repuso una puesta para un macho. Una hembra de *Jacana jacana* en Sudamérica repuso tres nidadas al mismo macho, mientras que otra puso seis nidadas para dos machos, de las cuales cuatro fueron reemplazos con uno de ellos (Osborne y Bourne 1977; Osborne 1982). Tarboton (1995) registró tres hembras de *Actophilornis africanus* en Sudáfrica que repusieron 12 nidos a seis diferentes machos en la misma temporada: una puso seis reemplazos a tres machos, la segunda cuatro con dos machos y la tercera dos con solo un macho.

Por otro lado, las hembras monógamas fueron superadas en número por las poliándricas y hubo cambios constantes en el número de parejas de éstas últimas. Lo anterior también ha sido descubierto en otras latitudes. Jenni y Collier (1972) encontraron para *Jacana spinosa* en Centroamérica que una hembra tetrándrica copuló inclusive con un quinto macho, aunque no puso ningún huevo en éste nido. Jenni y Betts (1978) registraron de abril a diciembre en otra localidad de Centroamérica a dos hembras de *Jacana spinosa* triándricas mientras que de enero a mediados de abril observaron una hembra monógama,

una biándrica y una triándrica y señalaron que las tres hembras fueron substituídas por otras. Osborne (1982) reportó para *Jacana jacana* en Sudamérica nueve hembras monógamas y únicamente dos biándricas y señaló que todos los apareamientos exitosos y la poliandria se manifestaron en el hábitat de lagunas y diques de drenaje de los campos de arroz circunvecinos pero no en los potreros. Tarboton (1995) mencionó para *Actophilornis africanus* en Sudáfrica que en un año de sequía solo una hembra fue poliándrica mientras que durante un año lluvioso siete hembras tuvieron múltiples parejas.

Los estudios realizados con otras especies de aves muestran variaciones. Hildén y Vuolanto (1972) mencionaron que solo cinco de 87 hembras de *Phalaropus lobatus* fueron poliándricas. Schamel y Tracy (1977) señalaron que cuatro de 11 hembras de *Phalaropus fulicarius* fueron biándricas. Colwell y Oring (1988b) encontraron que en *Phalaropus tricolor* cuatro hembras fueron biándricas, sin aclarar el número total reproduciéndose. Whitfield (1990) estudió a *Phalaropus lobatus* y todas las hembras observadas fueron monógamas. En contraste, *Actitis macularia* mostró niveles más altos de poliandria. Oring *et al.* (1983; 1991 a, b) reportaron que el 24 % de las hembras de un año, el 48 % de hembras de dos años y el 83 % durante tres años fueron poliándricas.

Esta característica de producir puestas sucesivas o de reemplazamiento ha sido considerada como un factor crucial para la evolución de la poliandria, en alrededor de 14 familias de aves limícolas del orden Charadriiformes, ya que en este grupo se encuentra una constancia en el tamaño de puesta máximo de cuatro huevos y la única modificación en este número es una reducción a tres (Erckman, 1983; Jehl y Murray, 1986; Oring, 1986; Ligon, 1993).

La hipótesis del reemplazamiento de puestas afirma que a medida que se incrementa la frecuencia de fracasos por depredación la habilidad de las hembras para poner puestas de reemplazo adquiere gran importancia. Pero solo hasta que se ve liberada de la actividad de incubación y el macho "acepta" la responsabilidad de esta tarea la hembra podrá forrajear más tiempo y reponer puestas rápidamente. De esta manera, las hembras pueden incrementar su éxito reproductivo no solo por el reemplazo de puestas sino inclusive

compitiendo con otras hembras para poner huevos con otros machos disponibles y así la poliandria podría evolucionar (Jenni 1974; Emlen y Oring 1977).

Para evaluar ésta hipótesis, Erckmann (1983) planteó tres predicciones. En la primera señaló que las especies poliándricas podrían tener tasas de pérdidas de puestas de reemplazo relativamente altas. Usando datos bibliográficos, analizó el promedio del éxito de anidación global y lo comparó con el fracaso de las puestas de reemplazo entre especies monógamas y poliándricas que se reproducen en el ártico y no encontró diferencias significativas. Sin embargo, mencionó la escasez de datos para hacer comparaciones con las jacanas tropicales.

En Alvarado, Veracruz el 50% de los nidos (28 de 56) fueron depredados y el fracaso de las puestas de reemplazo fue del 47% (8 de 17). En Centroamérica, Jenni (1974) estimó un éxito de anidación de menos del 50% para *Jacana spinosa* aunque no presentó información detallada. En Sudamérica, Osborne (1982) registró una pérdida del 84.6% (44 de 52 nidos) para *Jacana jacana* y el fracaso de las puestas de reemplazo fue del 87.5% (siete de ocho nidos). Tarboton (1992) mencionó que en *Actophilornis africanus*, el fracaso en la anidación fue del 73.7% durante cuatro años de estudios.

En su segunda predicción Erckmann (1983) señaló que la reanidación podría ser relativamente frecuente en las especies poliándricas. Encontró que en algunas de las especies monógamas del ártico es regular y en otras no y en aquellas de zonas templadas es muy común. En los faláropos poliándricos la frecuencia es muy baja mientras que en *Actitis macularia* entre el 40% y el 50% de las puestas perdidas son reemplazadas y uno de cuatro machos reanida al menos una vez por temporada y algunos hasta tres veces con la misma hembra (Oring y Knudson 1972; Maxson y Oring 1980). En Alvarado, el 36.6% de las hembras (11 de 30) repusieron 17 puestas para 14 machos en total durante los tres años, mientras que en Centroamérica una hembra de *Jacana spinosa* reanidó con el mismo macho. En Sudamérica, el 16.6% (dos de 12) de las hembras de *Jacana jacana* repusieron cinco puestas para dos machos (Osborne 1982). En Sudáfrica, durante la temporada reproductiva de 1987/1988 el 42.8% (tres de siete) de las hembras de *Actophilornis africanus* repusieron 12 puestas para seis machos (Tarboton 1995).

En su tercera predicción, Erckmann (1983) planteó que las hembras liberadas de la incubación podrían ser capaces de reemplazar puestas perdidas con menor retraso que las hembras que comparten la incubación. Para analizar esto, hizo una comparación del intervalo entre nidos perdidos y el inicio de la puesta de reemplazamiento en hembras poliándricas que estuvieran o no incubando al momento de la pérdida. Encontró que en las hembras de *Actitis macularia*, que se reproduce en zonas templadas, liberarse de la incubación no aumentó la habilidad de reanidar más rápidamente.

Betts y Jenni (1991) en Centroamérica señalaron que una hembra de *Jacana spinosa* inició la segunda puesta 15 días después de que se perdió la primera. Una hembra de *Jacana jacana* en Sudamérica repuso tres nidadas al mismo macho en 45 días, mientras que otra puso seis nidadas para dos machos en 60 días, de las cuales cuatro fueron reemplazos con uno de ellos (Osborne y Bourne 1977; Osborne 1982). En el último caso, la segunda puesta fue iniciada solo dos días después de desaparecida la primera. En Alvarado, el promedio de reposiciones para *Jacana spinosa* fue de 10 días con un intervalo de cuatro a 23 días.

Erckmann (1983) señaló que la hipótesis del reemplazamiento de puestas es más aplicable en las especies tropicales en las cuales las tasas de depredación del nido son aparentemente mayores y las temporadas reproductivas más largas permiten intentos de reanidación frecuentes. Los resultados información obtenida en Alvarado son consistentes con ésta hipótesis.

Por último, es necesario señalar que los resultados aquí presentados no pueden ser concluyentes debido a que no fueron evaluadas otras variables que pudieran estar influyendo en el sistema de apareamiento de *Jacana spinosa* en Alvarado, Veracruz y en las especies de la familia Jacanidae de otras localidades. Primero, se ha argumentado que las primeras camadas de la temporada probablemente son las más valiosas en términos de la probabilidad de producir jóvenes que sobreviven a la madurez (Lack 1956, citado por Ligon 1993). A pesar de que esto está comprobado en algunas especies de limícolas poliándricas que son migratorias de larga distancia como *Actitis macularia* (Oring 1982, 1991a, b), no ha sido reportado en ninguna de las especies de la familia Jacanidae. Sin embargo, en Alvarado

se observó durante 1991 y 1993 que al inicio de la temporada fueron producidos un mayor número de juveniles independientes (ver Figuras 5 y 7). Esto se explica por que los machos pueden verse favorecidos para invertir en el cuidado parental de la primera progenie de la temporada reproductora.

En segundo lugar, la certidumbre en la paternidad puede ser considerablemente mayor para el primer macho que se aparea con una hembra que para los machos subsiguientes. Valle (1994) sugirió que la inversión de los papeles sexuales y la poliandria podría ser favorecida si los machos ganan un beneficio extra inseminando a la hembra antes de que ella los abandone, engendrando así al menos parte de la camada siguiente que ella ponga para otro macho. La frecuencia con la que las hembras de las jacanas copulan en un período corto de tiempo permite suponer que los machos tienen pocas garantías en la paternidad de las puestas que están incubando (Betts y Jenni 1991; Tarboton 1992, 1995; observación personal), y que la competencia de esperma puede ser un factor importante para los individuos (Tarboton 1995).

En *Actitis macularia* (Oring *et al.* 1991*b*) encontraron que las hembras almacenan esperma en los microtúbulos de la vagina. Sin embargo, en las especies de la familia Jacanidae se han registrados otros mecanismos. En *Jacana jacana* (Emlen *et al.* 1998) y en *Metopidius indicus* (Butchart 1999; Butchart *et al.* 1999, Butchart 2000) descubrieron que los machos tienen una competencia intrasexual intensa por el acceso a las hembras y que la frecuencia de cópulas se hace más intensa durante el período de puesta de los huevos en el nido. Además, señalaron que la frecuencia de fertilizaciones extra pareja es similar a las que se presentaron en otras especies limícolas con poliandria secuencial como *Actitis macularia* (Oring *et al.* 1992), *Charadrius morinellus* (Owens *et al.* 1995), *Phalaropus wilsonia* (Delehanty *et al.*, 1998) y *Phalaropus fulicarius* (Dale *et al.* 1999). Estos autores (Emlen *et al.* 1998; Butchart 1999 y Butchart *et al.* 1999) concluyeron que los valores encontrados en el número de juveniles producidos por las fertilizaciones extra parejas son considerablemente más bajos que los reportados para muchas especies de aves socialmente monógamas pero que son consistentes con las expectativas de una alta certidumbre en la paternidad en las especies donde los machos son los proveedores primarios del cuidado parental.

Por todo lo expuesto anteriormente, es necesario realizar estudios en *Jacana spinosa* sobre paternidad con ADN, a la par de estudios de ecología conductual y éxito reproductivo de por vida, para conocer las estrategias de protección de la paternidad en ésta especie, por el alto riesgo a que están sometidos los machos por los conflictos sexuales entre ambos sexos y poder hacer conclusiones más acertadas sobre la evolución de la poliandria en las aves.

## IX. CONCLUSIONES

- 1.- En el área de estudio, la especie presentó un ciclo reproductivo marcado por la época de lluvias.
- 2.- En Alvarado Veracruz, se corroboró que *Jacana spinosa* presenta dimorfismo sexual inverso como ha sido mencionado en la literatura.
- 3.- El número promedio de parejas para machos y hembras se mantuvo más o menos constante.
- 4.- La proporción sexual para las hembras refleja una condición de más de dos machos por año, lo cual es típico de las especies poliándricas.
- 5.- La productividad de nidos y puestas es mayor en Alvarado que en otras localidades reportadas en la literatura.
- 6.- Las hembras de *Jacana spinosa* produjeron más juveniles independientes que los machos, lo cual ocurre también en otras especies poliándricas.
- 7.- La probabilidad de sobrevivencia es mayor después de la eclosión de los pollos.
- 8.- El reemplazamiento de puestas por las hembras para el mismo macho es común después de una pérdida o como un segundo intento reproductivo después de uno exitoso en la misma temporada.
- 9.- El fracaso de las puestas de reemplazo fue alto, por lo que la hipótesis del reemplazamiento de puestas no puede ser sostenida adecuadamente.
- 10.- Las hembras poliándricas superaron en número a las monógamas y fueron más exitosas en producir juveniles independientes, por lo que se afirma que la poliandria es un sistema exitoso para *Jacana spinosa*.



## X. LITERATURA CITADA

- \*\* -Albert, A. L. y A. Figueroa. 1988. Estudio preliminar sobre indicadores biológicos de la contaminación química en aguas superficiales del Estado de Veracruz. Memorias IX Congreso Nacional de Zoología. Vol. 1. pp 39-44.
- \*\* -Altamirano-Alvarez, T. A., L. J. Franco, A. E. DeSucre-Medrano, B. P. Ramírez, L. R. Chávez, M. Soriano-Sarabia y S. C. M. Bedia. 1995. Usos actuales y potenciales de los Vertebrados en Alvarado, Veracruz. Rev. Mus. Zool., (7):14-31.
- \*\* -Altamirano-Alvarez, T. A., M. Soriano-Sarabia, A. E. DeSucre-Medrano y B. P. Ramírez. 1996. Riqueza específica de la herpetofauna de Alvarado, Veracruz. . Rev. Mus. Zool., No. Esp. (2): 69-81.
- \*\* -Anta, F. S. y H. M. Rosas 1992. Los espacios rurales de la región de Tuxtepec, Oaxaca: una propuesta de regionalización. pp 65-104 En: F. S. Anta (Coordinador). Ecología y manejo integral de recursos naturales en la región de la Chinantla. Fundación Friedrich Elbert México.
- \*\* -A.O.U. (American Ornithologists Union). 1998. Check-list of North American birds. 6<sup>et.</sup> ed. American Ornithologists Union. Allen Press. Lawrence Kansas.
- \*\* -Arizmendi, A. M C. y L. Márquez-Valdelamar (editores). 2001. Áreas de importancia para la conservación de las aves en México. Comisión para el Conocimiento y uso de la biodiversidad. México.
- \*\* - Arriaga-Cabrera, L., E. Vázquez-Domínguez, J. González-Cano, R. Jiménez-Rosenberg, E. Muñoz-López, V. Aguilar-Sierra (coordinadores. 1998. Regiones marinas prioritarias de México. Comisión para el Conocimiento y uso de la biodiversidad. México.
- \*\* -Barrera-Bassols, N. 1992. El impacto ecológico y socioeconómico de la ganadería bovina en Veracruz. pp 31-50 En: E. Boege y H. Rodríguez (editores). Desarrollo y medio ambiente en Veracruz. Instituto de Ecología, Fundación Friedrich Ebert, CIESAS. Golfo, Universidad Veracruzana. México.
- \*\* -Bart, J. and D.S. Robson. 1982. Estimating survivorship when the subjects are visited periodically. Ecology, 63 (4): 1078-1090.

- \*\* -Begon, M., J.L. Harper and C.R. Townsend. 1986. Ecology: individuals, populations and communities. Blackwell, Oxford.
- \*\* -Betts, B.J. and D.A. Jenny. 1991. Time budgets and the adaptiveness of polyandry in Northern Jacanas. *Wilson Bull.*, 103 (4): 578-597.
- \*\* -Butchart, S. H. M. 2000. Population structure and copulation patterns in polyandrous Bronze-Winged Jacanas (*Metopidius indicus*). *Ibis* 136:443-468.
- \*\* -Butchart, S. H. M. 1999. Sexual conflicts and copulations patterns in polyandrous Bronze-Winged jacanas (*Metopidius indicus*). *Behav.* 136:443-468.
- \*\* -Butchart, S.H.M., N. Seddon and J. MM Ekstrom. 1999. Yelling for sex: Harem males compete for female access in Bronze-Winged jacanas. *Anim. Behav.* 57:637-646.
- \*\* -Castañeda, O. L. y E. Contreras. (Compiladores). 1994. Bibliografía comentada sobre Ecosistemas Costeros de México. Vol. III: Golfo de México I. De Tamaulipas a Veracruz. CONABIO/UAM/CDELM. México. pp 392-509.
- \*\* -Clobert, J. and J-D. Lebreton. 1995. Estimation of demographic parameters in bird populations. pp 75-104 In: C.M. Perrins, J-D. Lebreton and G.J.M. Hirons (editors). *Bird population studies*. Oxford University Press.
- \*\* -Clutton-Brock, H. 1991. The evolution of parental care. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- \*\* -Colwell, M.A. and L.W. Oring. 1988a. Sex ratios and intrasexual competition for mates in a sex role reversed shorebird, Wilson's Phalarope (*Phalaropus tricolor*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 22: 165-173.
- \*\* -Colwell, M.A. and L.W. Oring. 1988b. Breeding biology of Wilson's Phalarope in southcentral Saskatchewan. *Wilson Bull.*, 100 (4): 567-582.
- \*\* -DeSucre-Medrano, A. E. 2000. Éxito reproductivo de Jacana spinosa (Aves: Jacanidae) en el sistema lagunar de Alvarado, Veracruz. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- \*\* -DeSucre-Medrano, A. E., B. P. Ramírez y G. D. E. Varona. 1996. Visión general de la avifauna del Sistema Lagunar de Alvarado, Veracruz. *Rev. Mus. Zool., Núm. Esp. (2):*82-100.

- \*\*Drent, R.H. And S. Daan. 1980. The prudent parent: Energetic adjustments in avian breeding. *Ardea*, 68:225-252.
- \*\*Emlen, S.T. and L.W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- \*\*Emlen, S.T., P.H. Wrege y M.S. Webster. 1998. Cuckoldry as a cost of polyandry in the sex-role reversed Wattled Jacana, *Jacana jacana*. *Proc. Roy. Soc. London*. B265:2359-2364.
- \*\*Emlen, S.T., P.H. Wrege y M.S. Webster. 1992. Polyandry, promiscuity and paternity in the role-reversed Wattled Jacanas. Abstracts of the fourth International Behavioural Ecology Congress. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- \*\*Emlen, S.T., N. Demong and D.J. Emlen. 1989. Experimental induction of infanticide in female Wattled Jacanas. *Auk*, 106 (1):1-7.
- \*\*Erckmann, W. J. 1983. The evolution of polyandry in shorebirds: An evaluation of hypotheses. pp 113-168 In: S.K. Wesser (editor). *Social behavior of female vertebrates*. Academic Press. New York.
- \*\*Faaborg, J. and C.B. Patterson. 1981. The characteristics and occurrence of cooperative polyandry. *Ibis*, 123: 477-484.
- \*\*Franco, L. J., L. R. Chávez, R. E. Peláez y S. C. M. Bedia. 1996. Riqueza ictiofaunística del Sistema Lagunar de Alvarado, Veracruz. *Rev. Mus. Zool., No. Esp. (2)*: 17-32.
- \*\*García, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. 3a edición. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- \*\*Gómez-Pompa, A. 1977. *Ecología de la vegetación del estado de Veracruz*. C.E.C.S.A. México.
- \*\*Gotmark, K.F. 1992. The effects of investigator disturbance on nesting birds. pp 63-104 In: D. M. Power, (editor) *Current Ornithology*. Vol. 9. Plenum Press. New York.
- \*\*Graul, W.D. 1974. Adaptive aspects of the Mountain Plover social system. *Living Bird* 12:69-74.
- \*\*Graul, W.D., S.R. Derrickson and D.W. Mock. 1977. The evolution of avian polyandry. *Am. Nat.* 111: 812-816.

- \*\*Hilden, O. and S. Vuolanto. 1972. Breeding biology of the Red-Necked Phalarope *Phalaropus lobatus* in Finland. *Ornis Fennica*, 49: 57-85.
- \*\*Howell, S.N.G. and S. Webb. 1995. A guide to the birds of Mexico and Northern Central America. Oxford Univ. Press.
- \*\*Jehl, J.R., Jr., and B.G. Murray Jr. 1986. The evolution of normal and reverse sexual size dimorphism in shorebirds and other birds. pp 1-76. In: R.F. Johnston, (editor) *Current Ornithology*, Vol. 3. Plenum Press. New York.
- \*\*Jenni, D. A. 1996. Family Jacanidae (Jacanas). Pp 276-291 En: (J. del Hoyo, A. Elliot y J. Sargatal, editores). *Handbook of the birds of the world*. Lynx Edicions. Barcelona, España.
- \*\*Jenni, D.A. 1974. Evolution of polyandry in birds. *Am. Zool.* 14: 129-144.
- \*\*Jenni, D.A. and 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. and G. Collier. 1972. Polyandry in the American Jacana (*Jacana spinosa*). *Auk*, 89:743-765.
- \*\*Jenni, D.A., R.D. Gambs and B. J. Betts. 1975. Acoustic behaviour of the Northern Jacana. *Living Bird*, 13:193-210.
- \*\*Karr, J. 1981a. Surveying birds with mist nets. pp 62-67. In: C. Ralph, and J. Scott (editors). *Estimating numbers of terrestrial birds*. *Studies in Avian Biology* Vol. 6. Ed. Cooper Ornithological Society.
- \*\*Karr, 1981b. Rationale and techniques for sampling avian habitats. . pp 26-28. In: D. E. Capen (editor). *The Use of multivariate statistics in studies of Wildlife habitat*. USDA Forest Service. General Technical Report RM. 87
- \*\*Keyes, B.E. and C.E. Grue. 1982. Capturing birds with mist nets: a review. *North American Bird Bander*, 7 (1): 2-5.
- \*\*Koskimies, P. and R. Vaisanen. 1991. *Monitoring bird populations*. Helsinki: Zoological Museum. Finnish Museum of Natural History. Universiti of Helsinki.

- \*\* -Lenington, S. 1984. The evolution of polyandry in shorebirds. pp 149-167. In: J. Burger and L. Olla (editors). Behavior of marine animals, Vol. 5, Shorebirds: breeding behavior and populations. Plenum Press, New York.
- \*\* -Ligon, J.D. 1993. The role of phylogenetic history in the evolution of contemporary avian mating and parental care systems. Pp 1-46. In: D. M. Power (editor). Current Ornithology. Vol 10. Plenum Press. New York.
- \*\* - Ligon, J.D. 1999. The Evolution of avian breeding systems. Oxford, Univ. Press. New York.
- \*\* -López-Paniagua, J. y L. G. Urbán. 1992. Ordenamiento Ecogeográfico de una zona cálida-húmeda: la región de Tuxtepec, Oaxaca. pp 17-64. En: F. S. Anta (Coordinador). Ecología y manejo integral de recursos naturales en la región de la Chinantla. Fundación Friedrich Elbert. México.
- \*\* -Lot, H. A. 1991. Vegetación y flora vascular acuática del estado de Veracruz. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- \*\* -Major, R. E. 1989. The effect of human observers on the intensity of nest predation. Ibis, 132 (4): 608-612.
- \*\* -Martin, T.E. and G.R. Geupel. 1994. Nest-monitoring plots: methods for locating nests and monitoring success. Jour. Field Ornithol. 64 (4): 507-519.
- \*\* -Martin, T.E. and J.J. Roper. 1988. Nest predation and nest site selection of a western population of the Hermit Thrush. Condor. 90: 51-57.
- \*\* -Maxson, S.J. and L.W. Oring. 1980. Breeding season time and energy budgets of the polyandrous Spotted Sandpiper. Behaviour, 74: 200-263.
- \*\* -Maynard-Smith, J. 1977. Parental investment: A prospective analysis. Animal Behaviour, 25: 1-9.
- \*\* -Microsoft. 1997. Paquete de hoja de cálculos. Microsoft Windows Inc. Seattle. Washington
- \*\* -Miller, A.H. 1931. Observations on the incubation and the care of the young in the Jacana. Auk, XXXIII: 32-33.
- \*\* -Miranda, F. y E. Hernández-Xolocotzi. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. de México. 28:29-179.

- \*\* -Morán, S. A., L. J. Franco, L. R. Chávez y T. A. Altamirano-Alvarez. 1996. Aspectos generales del comportamiento hidrológico del sistema lagunar de Alvarado Veracruz, México. Rev. Mus. Zool. Núm. Esp (2): 1-16.
- \*\* -Olivares-Sáenz, E. 1990. Paquete de diseños experimentales. Versión 2.0. Facultad de Agronomía de la Universidad Autónoma de Nuevo León. México.
- \*\* -Ordóñez, M. J. y O. F. García. 1992. Zonificación Ecoproductiva de Veracruz. pp 31-50. En: E. Boege y H. Rodríguez (editores). Desarrollo y medio ambiente en Veracruz. Instituto de Ecología, Fundación Friedrich Ebert, CIESAS. Golfo, Universidad Veracruzana. México.
- \*\* -Oring, L.W. 1986. Avian polyandry. pp 309-351 In: R.F. Johnston (editor). 1986. Current Ornithology. Vol. 6. Plenum Press. New York.
- \*\* -Oring, L.W. 1982. Avian Mating Systems. Pp 1-92. In: D.S. Farner and J.R. King (editors). Avian Biology. Vol. VI. Academic Press. New York.
- \*\* -Oring, L.W. and S.J. Maxson. 1978. Instances of simultaneous polyandry by a Spotted Sandpiper, *Actitis macularia*. Ibis, 120: 349-353.
- \*\* -Oring, L.W. and M.L. Knudson. 1972. Monogamy and polyandry in the Spotted Sandpiper. Living Bird, 11: 59-73.
- \*\* -Oring, L.W., M.A. Colwell, and J.M. Reed. 1991a. Lifetime reproductive success in the Spotted Sandpiper (*Actitis macularia*): sex differences and variance components. Behav Ecol Sociobiol 28:425-432.
- \*\* -Oring, L.W., J.M. Reed, D.M. Lank, and S.J. Maxson. 1991b. Factors regulating annual mating success and reproductive success in Spotted Sandpipers (*Actitis macularia*). Behav Ecol Sociobiol 28:433-442.
- \*\* -Oring, L.W., D.B. Lank and S.J. Maxson. 1983. Population studies of the polyandrous Spotted Sandpiper. Auk, 100: 272-285.
- \*\* -Osborne, D.R. 1982. Replacement nesting and polyandry in the Wattled Jacana. Wilson Bull., 94: 206-208.
- \*\* -Osborne, D.R. and G.R. Bourne. 1977. Breeding behavior and food habits of the Wattled Jacana. Condor, 79: 98-105.
- \*\* -Perrins, C.M. and T.R. Birkhead. 1983. Avian Ecology. Blackie and Sons Ltd. London.

- \*\* -Peterson, R.T. y E.L. Chalif. 1983. Guía de aves de México. Houghton Mifflin Company. Boston.
- \*\* -Pitelka, F.A., R.T. Holmes and S.F. MacLean, Jr. 1974. Ecology and evolution of social organization in arctic sandpipers. *Am. Zool.* 14: 185-204.
- \*\* -Ralph, C.J., G.R. Geupel, P. Pyle, T.E. Martin, E. Thomas, D.F. DeSante and B. Milá. 1994. Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. General Technical Report, Albany CA: Pacific Southwestern Station, Forest Service, US Department of Agriculture.
- \*\* -Ramírez, B. P. 1987. Estudio ornitofaunístico de Alvarado, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala. UNAM.
- \*\* -Ramírez, B. P., A. E. DeSucre-Medrano y T. A. Altamirano-Alvarez. 1988. Avifauna de Alvarado, Veracruz. *Memorias II Simposium Internacional de Vida Silvestre*, pp 231-244.
- \*\* -Reynolds, J. D. and F. Cooke. 1988. The influence of mating systems on philopatry: a test with polyandrous Red-Necked Phalaropes. *Animal Behaviour*, 36: 1788-1795.
- \*\* -Rivera-Rodríguez, L. B. 1993. Ecología reproductiva del Caracara *Polyborus plancus audubonii* en la región del Cabo, B. C. S. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala. U. N. A. M. México.
- \*\* -Rivera-Rodríguez, L.B. and R. Rodríguez-Estrella. 1998. Breeding biology of the Crested Caracara in the Cape region of Baja California, Mexico. *J. Field Ornithol.*, 69(2):160-168.
- \*\* -Rivera, S. E., V. J. A. García, J. J. Romero y A. Vázquez-Botello. 1990. Análisis de la contaminación bacteriana en las lagunas Carmen-Machona y Mecoacán Tabasco; Alvarado y Mandinga en Veracruz. *Memorias VI Curso Simposio Internacional sobre biología de la contaminación*. U. N. A. M. México. P 16.
- \*\* -Rueda, Q. L., G. G. Díaz y A. Vázquez-Botello. 1990. Evaluación de plaguicidas organoclorados en las lagunas de Carmen-Machona, Tabasco y Alvarado, Veracruz, durante lluvias. (Junio de 1989). *VI Curso Simposio Internacional sobre biología de la contaminación*. UNAM. México. p 14.
- \*\* -Rzedowski, J. 1981. *Vegetación de México*. Limusa. México. 432 p.

- \*\*Schamel, D. and D.M. Tracy. 1991. Breeding site fidelity and natal philopatry in the sex role-reversed Red and Red-Necked Phalaropes. *Journal of Field Ornithology*, 62 (83): 390-398.
- \*\*Schamel, D. and D.M. Tracy. 1977. Polyandry, replacement clutches, and site tenacity in the Red Phalarope (*Phalaropus fulicarius*) at Barrow Alaska. *Bird Band.*, 48:314-324.
- \*\*Scott, A.D. y M. Carbonell. 1986. Inventario de humedales de la Región Neotropical. IWRB-IUCN. Cambridge. pp 374-403.
- \*\*SPP (Secretaría de Programación y Presupuesto). 1980. Carta de humedad del suelo. Escala 1:50000. Villahermosa. México.
- \*\*SPP (Secretaría de Programación y Presupuesto). 1981. Carta Edafológica. Escala 1:50000. Villahermosa. México.
- \*\*Stephens, M.L. 1982. Mate takeover and possible infanticide by a female Northern Jacana (*Jacana spinosa*). *Anim. Behav.*, 30:1253- 1254.
- \*\*Stephens, M.L. 1984a. Interspecific aggressive behaviour of the polyandrous Northern Jacana (*Jacana spinosa*). *Auk*, 101:508- 518.
- \*\*Stephens, M.L. 1984b. Intraspecific distraction displays of the polyandrous Northern Jacana (*Jacana spinosa*). *Ibis*, 126:70-72.
- \*\*Stephens, M.L. 1984c. Maternal care and polyandry in the Northern Jacana, *Jacana spinosa*. Ph. D. thesis. University of Chicago.
- \*\*Tarboton, W.R. 1995. Polyandry in the African Jacana: The roles of male dominance and rate of clutch loss. *Ostrich*, 66:49-60.
- \*\*Tarboton, W.R. 1992. Aspects of the breeding biology of the African Jacana. *Ostrich*, 63:141-157.
- \*\*Valle, C.A. 1994. Parental Role-reversed Polyandry and Paternity. *Auk*, 111:476-478.
- \*\*Vázquez-Yáñez, C. 1971. La vegetación de la Laguna de Mandinga, Veracruz. *An. Inst. Biól. U. N. A. M. Ser. Botánica*, (1): 49-94.
- \*\*Whitfield, D. P. 1990. Mate choice and sperm competition as constraints on polyandry in the Red-necked Phalarope *Phalaropus lobatus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 27: 247-254.



\*\* -White, G.C. 1983. Numerical estimation of survival rates from band recovery and biotelemetry. *Journal of Wildlife Management*, 47: 716-728.

\*\* -Wrege, P.H. y S.T. Emlen. 1998. Promiscuity by female Wattled Jacanas: A mechanism to manipulate males, not to obtain "good genes". *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr.*, Durban.

\*\* -Zar, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.

**Apéndice 1. Períodos de estancia durante la temporada reproductiva 1992, de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz**

Mes / Año	1992
Mayo	12—31
Junio	5-11; 16-22; 25-30
Julio	1-7; 13-19; 25-30
Agosto	4-10; 15-20; 26-31
Septiembre	5-12; 17-23; 26-30
Octubre	6-11; 17-21; 25-31
Noviembre	4-10; 16-20; 25-30

Apéndice 2. Combinaciones de colores \*\* de los anillos colocados en el tibiotarso de los individuos reproductores de *Jacana spinosa* en Alvarado, Veracruz, durante la Temporada 1992.

No.	Pata izq.	Pata der.	No.	Pata izq.	Pata der.	No.	Pata izq.	Pata der.
01	BB	Am	23	BNa	R	45	BC	Ne
02	BB	Na	24	BNa	C	46	BC	Az
03	BB	R	25	BNa	Ne	47	BC	Ve
04	BB	C	26	BNa	Az	48	BC	P
05	BB	Ne	27	BNa	V	49	BC	Vcl
06	BB	Az	28	BNa	P	50	BNe	B
07	BB	V	29	BNa	VCl	51	BNe	Am
08	BB	P	30	BR	B	52	BNe	Na
09	BB	Vcl	31	BR	Am	53	BNe	R
10	BAm	B	32	BR	Na	54	BNe	C
11	BAm	Am	33	BR	R	55	BNe	Ne
12	BAm	Na	34	BR	C	56	BNe	Az
13	BAm	R	35	BR	Ne	57	BNe	Ve
14	BAm	C	36	BR	Az	58	BNe	P
15	BAm	Ne	37	BR	V	59	BNe	Vcl
16	BAm	Az	38	BR	P	60	BAz	B
17	BAm	V	39	BR	Vcl	61	BAz	Am
18	BAm	P	40	BC	B	62	BAz	Na
19	BAm	Vcl	41	BC	Am	63	BAz	R
20	BNa	B	42	BC	Na	64	BAz	C
21	BNa	Am	43	BC	R	65	Bza	Ne
22	BNa	Na	44	BC	C	66	BAz	Az

\*\* = los colores básicos seleccionados fueron: blanco (B), amarillo (Am), naranja (Na), rojo (R), café (C), negro (Ne), azul intenso (Az), verde intenso (V), rosado (P), verde claro (Vcl).  
 No. = número progresivo; pata izq. = tibiotarso izquierdo; pata der. = tibiotarso derecho.