



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES
"IZTACALA"

400282

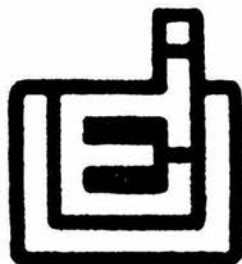


61060

CONTRIBUCION AL CONOCIMIENTO DE LA
BIOLOGIA REPRODUCTIVA DEL GALLITO
DE PANTANO *Jacana spinosa* (Aves: Jacanidae),
EN LA LOCALIDAD DE ALVARADO, VERACRUZ

B01193/96
E^o.3

T E S I S
PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G O
P R E S E N T A :
MARIA JUANA MORALES PADRON



LOS REYES IZTACALA, EDO. DE MEX.

1995

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

CONTENIDO

	Página
DEDICATORIA	iii
AGRADECIMIENTOS	iv
RESUMEN	1
INTRODUCCION	3
DESCRIPCION DE LA ESPECIE	6
ANTECEDENTES	7
OBJETIVOS	10
DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO	11
METODOLOGIA	14
Marcaje de la Población 14 , Marcaje de Nidos y Huevos 15 , Medición de Territorios 16 , Registros Conductuales 16	
RESULTADOS	18
Marcaje y Dimorfismo Sexual 18 , Formación de Parejas y Poliandria 20 , Caracterización de nidos 22 , Tamaño de Nidada y Éxito Reproductivo 32 , Territorialidad y Tamaño de Territorio 35 , Descripción Conductual 36 , Observaciones Conductuales 40	
DISCUSION	57
Dimorfismo Sexual 57 , Fidelidad al Sitio de Anidación 58 , Formación de Parejas y Poliandria 59 , Caracterización de Nidos 60 , Territorialidad y Tamaño de Territorio 63 , Conducta Reproductiva 63	
CONCLUSIONES	70
LITERATURA CITADA	71

ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS

	Página
CUADROS	
Cuadro 1. Datos Merísticos. Hembras	18
Cuadro 2. Datos Merísticos Machos	19
Cuadro 3. Poliandria encontrada en <i>Jacana spinosa</i> durante dos etapas reproductivas	21
Cuadro 4. Principales datos merísticos registrados para la Plataforma de Anidación	22
Cuadro 5. Porcentaje de especies utilizadas para la construcción de los Nidos	23
Cuadro 6. Frecuencia de plantas y otros materiales utilizados en la construcción	25
Cuadro 7. Porcentaje de especies encontradas formando la cobertura vegetal	27
Cuadro 8. Frecuencia de especies encontradas conformando la cobertura vegetal	30
Cuadro 9. Formas presentes en los huevos de seis nidadas de <i>Jacana spinosa</i>	32
Cuadro 10. Datos merísticos de los huevos de doce nidos completos y uno incompleto..	32
Cuadro 11. Registro de nidos, seguimiento y éxito de eclosión de <i>Jacana spinosa</i>	34
Cuadro 12. Área de territorios del NW durante el período de cortejo y su ampliación	35
Cuadro 13. Distancia entre nidadas exitosas de la zona NW en la localidad de...	35
Cuadro 14. Registros totales de observación conductual para <i>Jacana spinosa</i> ...	40
FIGURAS	
Figura 1. Mapa del Área de Estudio	13
Figura 2. Porcentaje de Especies Vegetales utilizadas para la construcción de los nidos de <i>Jacana spinosa</i>	24
Figura 3. Frecuencia de Plantas y otros Materiales utilizados en la construcción de los nidos de <i>Jacana spinosa</i>	26
Figura 4. Porcentaje de Especies que forman la cobertura vegetal en los sitios de anidación de <i>Jacana spinosa</i>	28
Figura 5. Esquema general de un nido de <i>Jacana spinosa</i>	29
Figura 6. Frecuencia de Especies encontradas conformando la cobertura vegetal de nidos.	31
Figura 7. Actividades realizadas por la Hembra durante la Preanidación	42
Figura 8. Actividades realizadas por la Hembra durante la Anidación	43
Figura 9. Actividades realizadas por la Hembra durante la Postanidación	44
Figura 10. Actividades realizadas por la Hembra durante la Reanidación	46
Figura 11. Actividades realizadas por el Macho durante la Preanidación	47
Figura 12. Actividades realizadas por el Macho durante la Anidación	49
Figura 13. Actividades realizadas por el Macho durante la Postanidación	50
Figura 14. Actividades realizadas por el Macho durante la Reanidación	51
Figura 15. Actividades realizadas por la Pareja durante la Preanidación	53
Figura 16. Actividades realizadas por la Pareja durante la Anidación	54
Figura 17. Actividades realizadas por la Pareja durante la Postanidación	55
Figura 18. Actividades realizadas por la Pareja durante la Reanidación	56

DEDICATORIA.

*A MIS QUERIDAS AURORAS, GRACIAS POR SU APOYO Y
CARIÑO A LO LARGO DE MI VIDA.*

A MIS HERMANOS JULIO CESAR Y ARGELIA ELIZABETH.

A MI PADRE, GRACIAS.

** A MI FAMILIA TODOS MIS LOGROS SE LOS DEBO A
USTEDES**

*A MIS AMIGOS ESPECIALMENTE A LOURDES FLORES
MORA, CON RESPETO Y ADMIRACIÓN.*

*A TODOS AQUELLOS QUE LUCHAN DIA A DIA POR SER
FELICES.*

AGRADECIMIENTOS.

- A los Biólogos Patricia Ramírez Bastida, Rodolfo García Collazo, Enrique Godínez, Tizoc Altamirano y Atahualpa De Sucre Medrano, por las sugerencias hechas al presente escrito.
- Al Biólogo Atahualpa E. De Sucre Medrano, por aceptar dirigir éste trabajo y compartir todas sus experiencias en el campo de la Ornitología. Gracias por su amistad y comprensión, siempre lo consideraré una parte importante en mi vida.
- A la Bióloga Patricia Ramírez Bastida, por su gran apoyo en todo momento y ante todo por permitirme disfrutar de su amistad. GRACIAS AMIGA.
- En Alvarado, Veracruz a mis queridísimos amigos Juanis y Machi, por todas sus atenciones durante mi estancia en el Puerto. AMIGOS LOS QUIERO MUCHO.
- Al Biólogo Rodolfo García Collazo por su invaluable amistad y apoyo.
- En el Laboratorio de Zoología a los Biólogos Etaín Varona, Alberto Morales, Jorge Ciro y José Luis Tello, por su valiosa asesoría en el manejo de los programas de computación, así como a todos mis compañeros tesisistas. GRACIAS POR SU APOYO.
- A todos mis amigos, especialmente a Claudia L., Lucero O., Lucía S., Tania M., Bertha P., Rosario G., y sobre todo a aquellos que en éste momento escapan a mi mente. SINCERAMENTE ...MUCHAS GRACIAS POR TODO.
- A los P. de Biol. Teresa M., Rocío P., y Daniel O., por su apoyo en el campo durante los muestreos.

RESUMEN

Jacana spinosa es un ave acuática en la que se ha establecido un sistema de apareamiento poliándrico. En este trabajo se estudiaron aspectos de la biología reproductiva de la especie, por lo cual se llevó a cabo un marcaje de la población, que tenía un seguimiento en años anteriores.

Se registraron parejas en cuatro etapas reproductivas: **preanidación, anidación, post-anidación y reanidación**. En los individuos que anidaron se fecharon y midieron los nidos, asimismo se determinaron los elementos florísticos que los conformaban y aquellos útiles en su cobertura vegetal; los huevos fueron medidos, pesados y se determinó su forma. Mediante un seguimiento continuo de éstos hasta su eclosión se determinó el éxito reproductivo a nivel de nido, eclosión y volantón en la población. Los pollos tuvieron un seguimiento continuo hasta su madurez o su desaparición del sistema.

Se determinó el tamaño de los territorios en la especie, así como la ampliación de los mismos al eclosionar los pollos. Se llevaron a cabo registros conductuales a través de observaciones continuas de las parejas formadas durante las cuatro fases de la reproducción, para tres períodos del día: mañana, medio día y tarde.

MARCAJE, DIMORFISMO SEXUAL Y POLIANDRIA.

Se marcaron un total de veinte individuos: seis hembras y once machos adultos; un macho subadulto y una pareja de juveniles. Las hembras superaron a los machos en la cuerda alar, espolón, carúncula y peso. Todos los individuos con previa experiencia reproductiva en el área de estudio tuvieron mayor éxito respecto a los nuevos reproductivos. Una vez que las parejas se formaron se detectó un mínimo movimiento de los individuos. Se detectó la poliandria en ésta parte de la población para dos etapas reproductivas distintas; durante el cortejo se encontró un 55.5% de hembras poliándricas, para la etapa de anidación se registró un 57.14% de hembras poliándricas.

NIDOS.

El nido de *Jacana spinosa* constituyó una estructura simple y muy variable en todas las dimensiones registradas. Los elementos florísticos más utilizados en la construcción de los nidos fueron: *Pistia stratiotes*, *Eichornia crassipes* y *Gramineae*. En cuanto a la cobertura vegetal de los mismo se encontró como elementos florísticos más comunes a: *Gramineae*, *Thalia sp* y *Eichornia crassipes*. Se encontraron un total de doce nidos completos y uno incompleto localizados en tres zonas diferentes una de ellas fuera del área de estudio.

EXITO REPRODUCTIVO.

Se registró un éxito de nido de 38.46%, un éxito de eclosión de 34% y un éxito de volantón de 17.64%; solamente se encontró una reanidación, no hubo reemplazos de nidada. Se registraron dos deserciones de macho y un desplazamiento de hembra. Se lograron capturar dos volantones de sesenta y un días de edad que mostraban dimorfismo sexual.

OBSERVACIONES CONDUCTUALES.

Las observaciones conductuales acumularon un total de 370740 segundos. En general en la etapa de preanidación se encontró un alto porcentaje en la alimentación de ambos sexos, aunque también las actividades defensivas tuvieron un importante consumo de tiempo; la conducta de pareja fue la más realizada. En la anidación no hubo registros para la tarde, las hembras realizaron conducta defensiva; los machos incubaron la mayor parte del tiempo, disminuyendo notablemente la actividad de la pareja. En la post-anidación se encontró un alto porcentaje en actividades defensivas para la hembra, además se registró actividad de paseos de la hembra con los pollos aunque en un bajo porcentaje, pues los machos ocuparon la mayor parte de su tiempo en paseos con sus vástagos; la pareja realizó una mayor proporción de despliegues de distracción, además se registró de manera casual actividad conflictiva sin razón aparente.

La única reanidación de éste estudio provocó un alto porcentaje de actividad conflictiva en una parte del sistema, aquí se observó conjuntamente la tendencia de ampliación de territorios, así como la presencia constante de *Porphyryla martinica* conocido depredador de huevos y pollos de *Jacana*, también se encontró un 81.56% y 16.58% para el medio día y tarde de actividad de la hembra con los pollos, la cual superó el porcentaje del macho con los pollos en ésta categoría, la incubación del macho tuvo un alto porcentaje de tiempo consumido; las actividades de pareja tuvieron un importante consumo de tiempo.

No obstante que la especie no se encuentra amenazada, es importantes estudio por un periodo de tiempo más amplia a fin de determinar los múltiples factores que influyen en la fluctuación de sus poblaciones y las adaptaciones de la misma a un sistema de apareamiento tan particular como lo es la poliandria.

INTRODUCCIÓN.

Casi todas las especies animales se enfrentan con problemas ecológicos fundamentales bastante parecidos: encontrar un lugar adecuado para vivir, localizar el alimento, evitar a los enemigos y sobre todo lograr la mayor cantidad posible de descendencia que pueda sobrevivir hasta alcanzar la edad reproductiva; por lo cual todo comportamiento esta modelado por su influencia sobre la capacidad del individuo para transmitir su acervo génico a la siguiente generación, de ésto resulta la perpetuación de las poblaciones que de otro modo podrían extinguirse (Alcock, 1978).

En los animales existe un gran número de posibles relaciones entre los individuos reproductores, estas relaciones se traducen en diferentes estrategias de apareamiento y reproducción, las cuales son el resultado de determinadas presiones selectivas. Tradicionalmente los sistemas de apareamiento en los vertebrados se han clasificado de acuerdo con la duración del enlace de la pareja y el número de parejas adquiridas por cada sexo (Wittenberger, 1981).

Las aves siempre han resultado de gran atracción para los estudios de reproducción. En particular debido a su comportamiento tan elaborado y la existencia de mecanismos sutiles en el control del esfuerzo reproductor, en éste grupo se han desarrollado grandes adelantos en los estudios de estrategias reproductivas (Rabinovich, 1980).

Hay cuatro sistemas principales de apareamiento establecidos en aves.

a) **Monogamia.** Un macho y una hembra integran un vínculo de pareja durante una parte, una estación reproductiva completa, por un corto tiempo o bien por varias estaciones y comparten los cuidados parentales.

b) **Poliginia.** Un macho se aparea con varias hembras, pero ellas, sólo con un macho. Un macho puede asociarse con varias hembras simultáneamente (poliginia simultánea), o en sucesión (poliginia sucesiva). El cuidado parental está normalmente a cargo de la hembra.

c) **Poliandria.** (una inversión de la poliginia). Una hembra asociada con varios machos, simultáneamente o en sucesión. El macho normalmente proporciona la mayor parte del cuidado parental.

d) **Promiscuidad.** Hembra y macho pueden aparearse con diferentes individuos, así hay una mezcla de poliginia y poliandria, la hembra o macho pueden proporcionar el cuidado parental.

Poliginia, poliandria y promiscuidad son algunas veces referidos colectivamente como poligamia.

Un detallado análisis de los sistemas de apareamiento aviares, muestra que alrededor del 92 % de todas las especies de aves son monógamas. Del resto 6 % son clasificadas como promiscuas, 2 % polígamas y 0.4 % poliándricas; también señala que la proporción de especies monógamas difieren

entre aquellas que producen crías altricias (93 %) y los que producen crías precoces (83 %); sugiere que la distribución y abundancia de alimento juega un importante papel en la evolución de los sistemas de apareamiento. El acceso de los machos a las hembras puede estar determinado en cierto punto por condiciones ecológicas. Teóricamente un macho puede incrementar el número de hembras que se aparean con él defendiéndolas o defendiendo los recursos que ellas requieren, de los cuales los más importantes son alimento y sitio de anidación, además de la habilidad de los machos para defender hembras o recursos puede depender de como estén distribuidos en el tiempo y el espacio. La distribución temporal de parejas es también importante en el establecimiento de los tipos de sistemas de apareamiento. El factor crucial aquí es el número de hembras receptivas relacionado al número de machos sexualmente activos en un tiempo determinado. Esta referido como la tasa funcional de sexos (Perrins y Birkhead, 1983).

En lo concerniente a la mayoría de aves, los costos energéticos de inseminación son relativamente bajos ya que el esperma es fácil de producir y normalmente no trae consigo compromisos posteriores para el macho. En las hembras sin embargo ocurre lo contrario y la inseminación puede traer consigo un largo período de compromiso. Puesto que los animales evolucionan a través de la selección natural su rendimiento reproductivo; los machos pueden realizar más apareamientos que las hembras. Sin embargo la variación del éxito reproductivo de los machos puede ser muy grande comparada con las hembras. Esto sucede porque ciertos machos pueden ser exitosos, en tanto que otros pueden fracasar totalmente al aparearse, mientras que el rendimiento reproductivo de las hembras es menos variable (Perrins y Birkhead, 1983).

Existen factores que influyen en los diferentes sistemas de apareamiento:

MONOGAMIA.

El suceso monogamia probablemente se ha desarrollado en tres vías.

- a) La monogamia ocurre cuando el cuidado parental del macho es esencial para el éxito reproductivo de la hembra y sucede: Cuando el continuo cuidado del nido es vital para el éxito reproductivo. Se da en especies que anidan en colonias numerosas o bien en donde las especies crían un sólo pollo a un tiempo. Se presenta en especies nidícolas.
- b) La monogamia ocurre en especies territoriales donde aparearse con un macho sin pareja, es siempre mejor que aparearse con uno que ya la tiene, esto ocurre: cuando recursos tales como alimento están uniformemente dispersos y la diferencia en calidad de territorio es pequeña, y no amerita aparearse con un macho ya comprometido (con pareja).
- c) La monogamia ocurre en especies no territoriales cuando los machos pueden reproducirse más exitosamente defendiendo una hembra y sucede cuando los recursos son abundantes y la proporción de sexos está sesgada hacia los machos.

POLIGINIA.

Existen dos tipos de poliginia:

- **POLIGINIA POR DEFENSA DE RECURSOS.** Comprende la defensa de los machos por los recursos que la hembra necesita, cuando los recursos están espacialmente agrupados, algunos machos pueden ser capaces de defender áreas que presentan mejor calidad. La explicación para la poliginia aquí, está en la irregularidad de los suministros de alimento y las grandes diferencias en la calidad de territorios que existen en consecuencia.

- **POLIGINIA POR DOMINANCIA DEL MACHO.** Aquí los machos compiten por estatus con despliegues comunales y las hembras eligen a los machos en base a su dominancia. Estos despliegues son realizados en sitios tradicionales denominados lek. (Perrins y Birkhead, 1983).

POLIANDRIA.

La poliandria es un sistema de apareamiento excepcional que ocurre principalmente en aves y se asocia siempre con la inversión del papel sexual (Jenni y Collier, 1972; Jenni, 1974; Jenni y Betts, 1978; Oring, 1986 y Betts y Jenni, 1991).

Poliandria cooperativa.

Esta forma de asociación reproductiva es tipificada por elementos reproductores compuestos de un gran número de machos que participan sexualmente con la hembra, en donde todos los miembros del elemento reproductivo contribuyen al cuidado de un sólo nido. En contraste con la poliandria clásica que ocurre más frecuentemente entre aves playeras, la poliandria cooperativa es desconocida entre miembros de éste grupo. Se ha reportado entre halcones (*Buteo galapagoensis*, *Parabuteo unicinctus*), rálidos (*Gallinula tenebrosa*), un carpintero (*Melanerpes formicivorus*) y un paseriforme (*Prunella modularis*). Existe una gran variabilidad en el número de machos cooperativos, su acceso sexual, el grado de ayuda por individuos no reproductivos, tanto en especies poliándricas como en aquellas que son monógamas cooperativas, de acuerdo con lo anterior la poliandria cooperativa es considerada como una reproducción cooperativa en su estructura teórica (Emlen y Vehrencamp, 1983. En Oring, 1986).

Poliandria clásica.

Los elementos reproductivos en este tipo de poliandria están compuestos de un macho y una hembra, pero las hembras pueden aparearse con más de un macho en un tiempo (poliandria simultánea) como en *Jacana spinosa* (Jenni y Collier, 1972) y ocasionalmente en *Actitis macularia* (Oring y Maxson, 1978); o las hembras pueden aparearse en una rápida secuencia con un macho y otro (poliandria secuencial), como es el caso de *Actitis macularia* (Hays, 1972; Oring y Knudson, 1972; Maxson y Oring, 1980; Oring et al., 1983); o como en *Phalaropus lobatus* (Hildén y Vuolanto, 1972;

Raner, 1972. En Oring, 1986; Reynolds, 1984; y en *Phalaropus fulicarius* (Schamel y Tracy, 1977). En el caso de las "jacanas" y "actitis" las hembras defienden múltiples territorios, la calidad de los cuales influye en su habilidad para monopolizar machos, una situación llamada POLIANDRIA POR DEFENSA DE RECURSOS (Emlen y Oring, 1977). En los faláropos las hembras compiten entre ellas por el acceso a machos, llamado en este caso POLIANDRIA POR DOMINANCIA DE LA HEMBRA (Emlen y Oring, 1977; Oring, 1982).

DESCRIPCION DE LA ESPECIE.

Se clasifica dentro del orden Charadriiformes y la familia Jacanidae; pero según Fry (1978), debido a que ocupa un habitat acuático, por su voz, su plumaje, el modo de caminar y el escudo frontal la hace característica del orden Gruiformes. La familia Jacanidae comprende siete u ocho especies.

Jacana spinosa es un ave residente de lagos y marismas tropicales, de tamaño pequeño a mediano (LT=165-535 mm) (Orr, 1974; National Geographic Society, 1983; Peterson y Chalif, 1985); no cuenta con membranas en las patas y siempre se ven caminando sobre las hojas de la vegetación flotante (Fry, 1978). Su pico es recto, presenta un espolón metacarpal agudo en la incurvación de las alas y la cola es corta (Orr, 1974).

Adultos. Presentan la cabeza, cuello, la parte anterior del pecho y la espalda de color negro con ciertas tonalidades de color verde oscuro, el resto del cuerpo es de color marrón o castaño oscuro, las plumas primarias de color verdoso pálido, el pico y escudo frontal amarillos, separados entre sí por una banda roja, iris negro, patas verdosas con dedos y uñas notablemente largos y delgados.

Juveniles. El escudo frontal es apenas visible, partes dorsales de color café grisáceo, lados de la cabeza y partes inferiores blancas, una franja negra post-ocular y el pecho amarillento.

No se observa dimorfismo sexual muy marcado solamente hay una diferencia en tamaño. la hembra es mayor que el macho (Emlen y Oring, 1977; Orians, 1969). Sin embargo a la fecha es la única especie en la que se ha comprobado la poliandria simultánea (Jenni, 1974; Oring, 1982, 1986).

Viven en parejas o en pequeños grupos forrajeando principalmente donde hay un crecimiento del lirio acuático (Fry, 1978).

DISTRIBUCION GEOGRAFICA DE LA ESPECIE.

Se distribuye en todo el Continente Americano desde Estados Unidos: al sur de Texas; el Caribe: Cuba, Isla de los Pinos, Jamaica, Isla Española y Puerto Rico; en Centroamérica : al Oeste de Panamá; en Suramérica: al Este de Ecuador y Argentina (A.O.U., 1983).

En México se encuentra al norte de Sinaloa: Mazatlán; Tamaulipas: Altamira y Tampico; Veracruz: Jalapa, Alvarado, Tlacotalpan y Cosamaloapan; Tabasco: Barra de Santa Ana, San Juan Bautista y Teapa; Quintana Roo: Cozumel; Chiapas: Tonalá; Oaxaca: Zanatepec, Santa Efigenia; Guerrero: Acapulco; Michoacán: Lago de Pátzcuaro; Colima: río Coahuayana y Manzanillo; Jalisco: Guadalajara, Ocotlán y Zapotlán; Nayarit: Tepic, San Blás y Santiago (Blake, 1977; Friedmann, *et al.*, 1950).

ANTECEDENTES

La poliandria es un suceso que ha conducido a una gran cantidad de estudios en diversas especies. En el caso de poliandria cooperativa Faaborg, *et al.* (1980) realizaron un estudio en *Buteo galapagoensis* en las Islas Santa Fe y Santiago, en ambos lugares la poliandria cooperativa fue verificada teniendo una frecuencia de 1.7 machos por hembra en Santa Fe y 2.2 machos por hembra en Santiago a excepción de un grupo de cinco machos que copularon con una hembra. Mader (1979) llevó a cabo un estudio en Arizona observando el mismo sistema de apareamiento en *Parabuteo unicinctus*. Garnett (1980) llevó a cabo un estudio en *Gallinula tenebrosa* en el Suroeste de Australia y se registró un porcentaje de 2.14 machos por hembra. Ridpath (1972b), para *Tribonyx mortierii* en Tasmania registró una incidencia de 1.47 machos por hembra establecidos en cincuenta grupos reproductivos. Valiosos estudios realizados en *Melanerpes formicivorus* en California, Nuevo México y Arizona se encuentran recopilados en Stacey y Koenig (1984) donde también fue verificada la poliandria cooperativa. Davies y Lundberg (1984) reportan un promedio de 1.09, 1.45 y 1.18 machos por hembra para *Prunella modularis* en Cambridge, Inglaterra durante tres años de estudio en la especie, lo que es considerado una incidencia muy baja a la poliandria, que se le atribuye principalmente a la alta mortalidad de hembras en el invierno.

En el caso de poliandria clásica: Hays (1972); Oring y Knudson (1972); Oring y Maxson (1978); Maxson y Oring (1980) y Oring *et al.* (1983) realizaron estudios en *Actitis macularia*, donde registraron una gran incidencia de poliandria clásica secuencial, aunque también verificada ocasionalmente la poliandria simultánea. Hildén y Vuolanto (1972) Raner (1972). En Oring, (1986); Reynolds (1984, 1987) realizaron un estudio en *Phalaropus lobatus* observando que la incidencia a la poliandria es muy variable, debido en gran parte a la disponibilidad de machos. Schamel y Tracy (1977) realizaron un estudio en *Phalaropus fulicaria* registrando también poliandria clásica.

Osborne y Bourne (1977) realizaron un estudio en *Jacana jacana*, especie íntimamente emparentada con *Jacana spinosa*, donde describen la conducta reproductiva y los hábitos alimenticios en ésta población que fue estrictamente monógama y concluyen a éste respecto que existen diversas fuerzas selectivas que operan en los individuos originando la adopción de un sistema reproductivo.

Osborne (1982) realiza un trabajo de reemplazo de nidada y poliandria en *Jacana jacana*. Aquí registran una baja incidencia de la poliandria (18.2%), concluye expresando que el éxito

reproductivo y la incidencia a la poliandria puede estar relacionada con la distribución espacial de los recursos.

Emlen *et al.* (1989) llevan a cabo un trabajo de inducción experimental de infanticidio en *Jacana jacana*, donde removieron hembras residentes, siendo reemplazadas por otras hembras vecinas que mataron o expulsaron tres de cuatro nidadas de pollos y establecieron lazos de pareja con cinco de cuatro machos usurpados. Concluyen exponiendo que ésta conducta fortalece la hipótesis del infanticidio en especies donde los papeles sexuales están invertidos.

En lo referente a la especie motivo del presente trabajo. Los estudios existentes se han encaminado también al comportamiento reproductivo.

Miller (1931) observó individuos reproductivos en el Lago Olomega, el Salvador encontró una diferencia en talla en los sexos de la especie, donde la hembra fue mayor que el macho, asimismo ésta se comportó más activa en la temporada de cortejo, localizó algunos sitios de anidación, reportando una estructura simple, suficiente para soportar el peso de la nidada; encontró que los machos realizaron la mayor parte de los deberes parentales y que aunque la hembra tomó relativamente poco interés en éstos aspectos su permanencia en la vecindad de los nidos era constante.

Jenni y Collier (1972) realizaron un estudio sobre dimorfismo sexual, delimitación y defensa de territorio inversión del papel sexual y anidación en una población de *Jacana spinosa* localizada en un estanque en Turrialba, Costa Rica.

Stephens (1982) en Costa Rica reporta observaciones que revelan que la estrategia reproductiva de las hembras de *Jacana spinosa* algunas veces involucran la adquisición de pareja de forma agresiva de los territorios vecinos, y sugiere que las hembras pueden destruir a los vástagos de las parejas adquiridas bajo tales circunstancias.

Stephens (1984a) realiza un estudio de la especie ampliando las descripciones de las conductas empleadas en conflictos interespecíficos, registrando el tiempo invertido por los machos y las hembras en ataques a depredadores de pollos, enfatizando en las causas y consecuencias de dichos ataques y el papel que juega la hembra en ésta forma de cuidado parental.

Stephens (1984b) hizo observaciones de despliegues de distracción intraespecíficos en *Jacana spinosa*, dado que ésta conducta se caracteriza por su función de protección a los pollos, concluye que existe la posibilidad de que algunas hembras errantes tratando de adquirir pareja se adueñen de territorios reproductivos de forma agresiva, e incluso lleguen a expulsar o matar a los pollos de la hembra anterior a fin de que el macho pueda iniciar actividad reproductiva con la hembra usurpadora.

Más recientemente Betts y Jenni (1991) llevaron a cabo un trabajo en Turrialba, Costa Rica sobre el tiempo invertido en los diferentes patrones conductuales en esta especie para considerar la adaptatividad de ambos sexos en este sistema de apareamiento.

Por otro lado, en el país se han realizado algunos registros y observaciones aisladas sobre la especie. En 1896 (En Miller, 1931) se registró una pequeña población no lejos de Tampico; además se

realizaron algunas observaciones en Río Grande sobre los sitios de anidación. Durante 1965 (En Jenni y Collier, 1972) se observó la conducta poliándrica en una población marcada de *Jacana spinosa* de Junio a Septiembre cerca de Villa Unión, Sinaloa, donde el promedio de territorios de los machos era de 1.7 acres. Las hembras defendían de 1 a 3 territorios.

En 1984 se colectaron algunos especímenes en el Lago de Pátzcuaro, los cuales fueron trasladados a Washington para ser montados en el Museo de la World's Columbian Exposition (De Sucre y Ramírez, 1991). Ramírez (1987), menciona en su trabajo que la especie llega a ser abundante en Alvarado Veracruz y que es aprovechada cinegéticamente. Amaya (1990) reporta que una población en Teapa Tabasco consume principalmente peces.

No obstante que recientemente han tomado auge los estudios sobre Ecología y Reproducción en especies poliándricas, aspectos sobre éxito reproductivo individual y por sexo, así como la incidencia de éste sistema reproductivo en *Jacana spinosa* son muy escasos; de aquí la importancia de estudios de ésta naturaleza, por ser los primeros realizados bajo diferentes condiciones biológicas y ecológicas, además de que permiten comparaciones con trabajos ya existentes en otras especies con sistema de apareamiento poliándrico.

OBJETIVOS.

OBJETIVO GENERAL

Conocer algunos aspectos involucrados en la biología reproductiva de *Jacana spinosa* en la localidad de Alvarado Veracruz.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Determinar el dimorfismo sexual en la especie y su influencia en el contexto de la selección sexual.

- Conocer la fidelidad al área de estudio como sitio de anidación para la temporada reproductiva de 1993.

- Determinar la poliandria en la población.

- Evaluar el éxito reproductivo a nivel de eclosión.

Describir la conducta de la especie durante la etapa reproductiva.

- Reconocer con base en porcentajes de tiempo acumulado las actividades desarrolladas durante la etapa de cortejo y construcción del nido.

- Reconocer con base en porcentajes de tiempo acumulado las actividades desarrolladas durante la etapa de anidación y cuidado de pollos.

DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO.

La zona de estudio comprende un área de aproximadamente 10 Ha., localizada a 2 km al Noreste de la Ciudad de Alvarado, Veracruz, en la desembocadura del Río Papaloapan en el Golfo de México. Se ubica entre los 18° 46' 16" y los 18° 46' 59" de latitud norte y los 95° 44' 14" y 95° 44' 21" de longitud oeste a 2 m.s.n.m. (Manjarrez, 1987; INEGI, 1984). (Fig. 1).

Se encuentra comprendida entre lo que es una zona mayor pantanosa sujeta a inundaciones la mayor parte del año. Su suelo es del tipo regosol eútrico de textura fina, formado por rocas sedimentarias que datan del Pleistoceno y Reciente, con gravas, arenas limos y arcillas, es decir material de origen marino y costero aluvial (Jiménez, 1979); son suelos claros que se parecen bastante a la roca que los subyace cuando no son profundos.

Frecuentemente son someros, su fertilidad es variable y su uso agrícola está principalmente condicionado a su profundidad y al hecho de que no presentan pedregosidad (Manjarrez, 1987).

El clima es Aw2" (i), cálido con lluvias en verano siendo el más húmedo de los subhúmedos con 1500 a 2000 mm de precipitación anual y un porcentaje de lluvia invernal entre el 5 y 10.2% con temporada de sequía entre Enero y Mayo; siendo Enero el mes más seco y frío y Septiembre el mes con mayor precipitación pluvial. El promedio anual de temperatura es de 25.6°C a 26.1°C (García, 1970).

De acuerdo a la clasificación descrita por Ramírez (1987) y Flores (1994) basado en los tipos vegetacionales propuestos por Gómez-Pompa (1977), para los climas Aw y complementadas por observaciones personales se reconocieron los siguientes tipos de vegetación en el área de estudio.

- a) Selva baja subperenifolia. Reducida a dunas consolidadas constituida por árboles y arbustos, se encuentran limitando la parte Norte y Este del área de estudio.
- b) Manglares. Existen manchones de mangle rojo *Rizophora mangle* (mangle rojo) y *Laguncularia racemosa*, bordeando las zonas inundadas o aquellas sujetas a inundación, tomando en cuenta que existen dos áreas sujetas a inundación la mayor parte del año conformando lagunas intermitentes localizadas al centro y al norte de la zona de estudio.
- c) Vegetación acuática. Se establece principalmente en las dos lagunas anteriormente descritas, y de acuerdo a los tipos de vegetación propuestos por Lot (1991) hay una comunidad de hidrofítas libres flotadoras de *Eichornia crassipes* (huachinango o lirio acuático), *Pistia stratiotes* (lirio acuático) y *Lemna sp.* (helecho acuático o chichicastle), aunque también existen especies como *Azolla sp.* (helecho acuático), *Juncus sp.* (juncos), (baraima) de la especie *Bacopa monnieri*, *Nymphoides indica*, *Numphoidea sp.* (ninfa) y *Thalia sp.* y *Pontederia sagittata* (popal) que junto con *Thypha sp.*, *Spartina sp.*, *Setaria geniculata* (tulares y carrizales), *Panicum sp.*, *Muhlebergia sp.* (gramíneas), *Mimosa pudica* y *Senna occidentalis* (leguminosas) así como *Poligonum sp.*, *Solanum physalis*, *Asclepias curassavica*, *Guasume ulmifolia*, y *Passiflora sp.*, (hierbas y arbustos) invaden principalmente las orillas de las lagunas.

d) Palmares. Constan de especies como *Sabal mexicana* y *Scheelea sp.*, distribuidos en manchones irregulares en toda el área de trabajo.

e) Matorral denso. Representado por cactáceas del género *Opuntia* distribuidos en pequeños manchones.

f) Vegetación secundaria o inducida por el hombre. Esta vegetación se compone principalmente de pastos inducidos que dan la apariencia de sabana al lugar y que están sujetos a inundación, dedicados al pastoreo de ganado, localizados en la zona Sur del área de trabajo, donde están distribuidos irregularmente algunos árboles frutales como *Spondias mombin* (jobos), *Pachyra acuatica* (apompos) y *Ficus sp.*

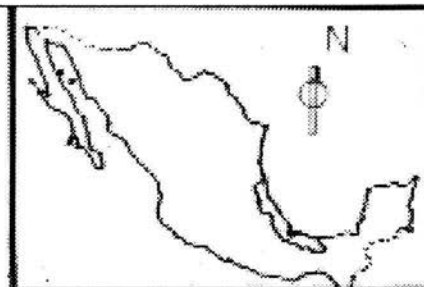
Existen también en una pequeña región al noroeste de la zona de trabajo, cerca a las dunas consolidadas cultivos introducidos de *Cocos nucifera* (coco) y *Carica papaya* (papaya). Los nombres comunes de las plantas fueron confirmados con la ayuda del catálogo de nombres vulgares de Martínez (1979) y Rzedowski (1981).

De entre las especies de anfibios y reptiles representativos de la zona encontramos algunas especies de anuros como: *Smilisca baudini*, *Leptodactylus malanonotus*, *Rana berlandieri*, *Rhinophrynus dorsalis*; entre los reptiles destacan *Iguana iguana* (iguana verde), *Basiliscus vittatus* (teterete o pasarios), *Cnemidophorus guttatus* y *Cnemidophorus deppei* (lagartija); y las serpientes semiacuáticas *Nerodia rhombifera* y *Thamnophis proximus*; y por último de tortugas encontramos a *Claudius angustatus* (García Collazo, Com. pers.).

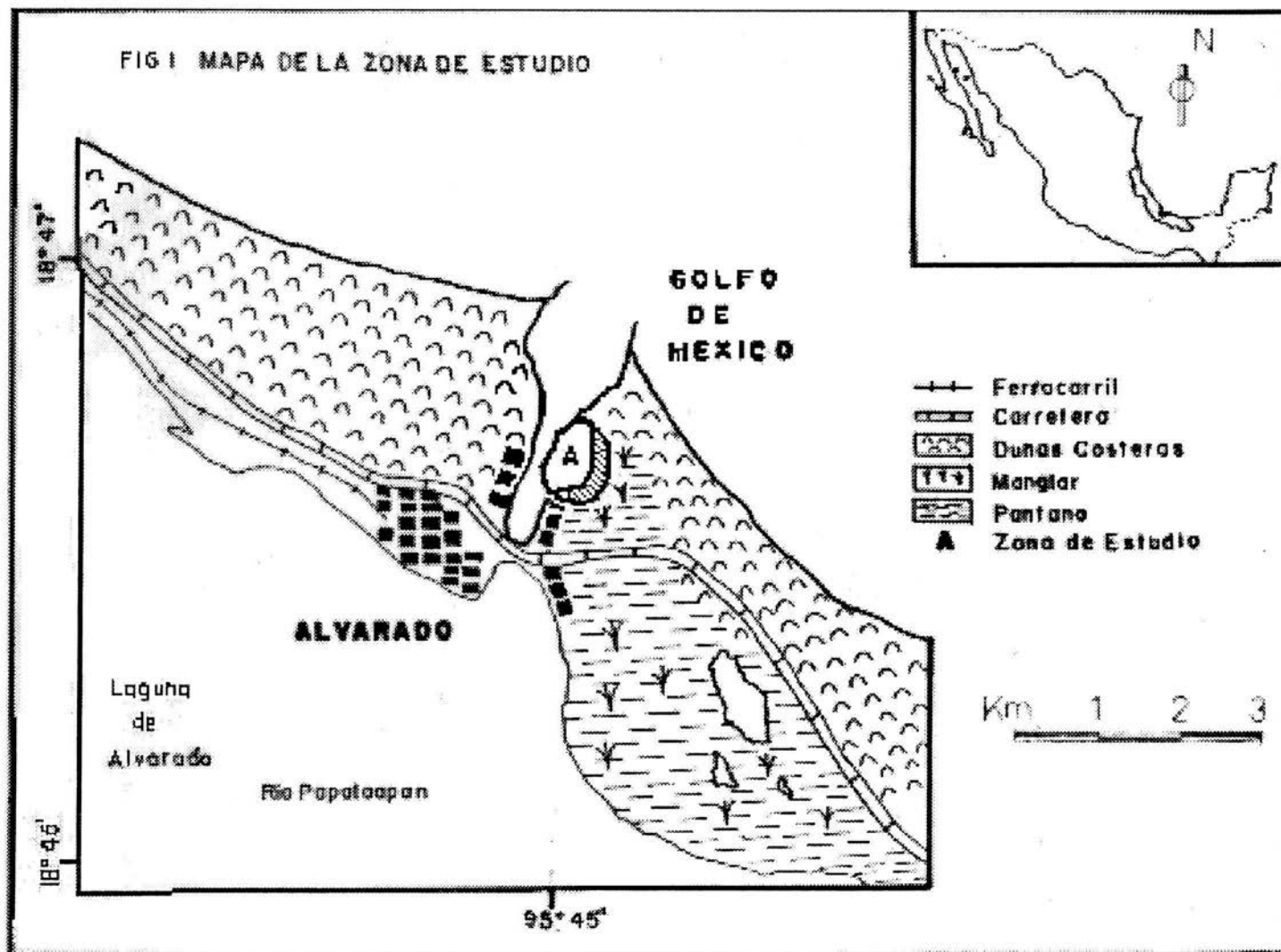
De acuerdo a previos censos en el área de estudio (Ramírez, 1987; Ramírez et al. 1989 y Flores, 1994) así como a observaciones personales se encontró como avifauna más común, compartiendo el habitat con *Jacana spinosa* durante la temporada de estudio a garzas entre las que destacaron *Casmerodius albus* (Garzón blanco), *Egretta caerulea* (Garza gris), *Egretta tricolor* (Garza azulosa), *Bubulcus ibis* (Garza garrapatera), *Butorides striatus* (Chogo); rapaces como *Cathartes aura* (Aura), *Rosthramus sociabilis* (Gavilán caracolero), *Elanus caeruleus* (Milano maromero), *Busarellus nigricollis* (Aguila de manglar), *Polyborus plancus* (Caracara), *Herpetotheres cachinnans* (Vaquero); rálidos de importante influencia en la especie de éste estudio como lo fue *Porphyryla martinica* (Gallareta), y *Aramides cajanea* (Gallineta); además hubo otros cuya presencia fue escasa en las áreas reproductivas tal fue el caso de *Aramus guarauna* (Viuda loca), *Chloroceryle americana* (Martín pescador), *Dryocopus lineatus* (Carpintero), *Pyrocephalus rubinus* (Cardenalito), *Miozetetes similis* (Pecho amarillo); así como paseriformes que originaron algunas situaciones conflictivas con *Jacana* como lo fueron *Agelaius phoeniceus* (Picho montes) y *Quiscalus mexicanus* (Zanate). Algunas especies se encontraron en zonas aledañas, pero en la continuidad de las lagunas intermitentes del área de estudio, sin embargo aquí no había la densidad de vegetación acuática de otras partes dentro de la misma zona de trabajo, por lo que constituyeron áreas má abiertas para la actividad de especies como *Podilymbus podiceps* (Patito buzo), *Nycticorax nycticorax* (Candil), *Dendrocygna autumnalis* (Pichichi) y *Fulica americana* (Gallareta).

Además en una ocasión se observó entre la vegetación acuática a *Lutra longicaudis* (Nutria).

FIG 1 MAPA DE LA ZONA DE ESTUDIO



13



METODOLOGÍA.

Se seleccionó un predio de 10 Ha., que se dividió en cuatro cuadrantes y fue elaborado un mapa con lo puntos de referencia, asimismo se marcaron cada veinte metros con pintura de aceite los cercados de alambre que delimitaron el área. Los muestreos se realizaron combinando el método de transecto con el de mapeo haciendo recorridos de las 7:00 hasta la 18:00 hrs., registrando el número de individuos, estatus reproductivo e interacciones intra e interespecíficas así como movimientos dentro y fuera del área; éstos datos fueron señalados dentro de mapas previamente elaborados. Los muestreos se iniciaron a finales de Junio (principio de la temporada reproductiva), hasta finales de Septiembre (cuando disminuye notablemente el ciclo reproductivo), bajo la siguiente calendarización:

Primera estancia. 26 de Junio a 10 de Julio.

Segunda estancia. 23 de Julio a 25 de Julio.

Tercera estancia. 3 de Agosto a 17 de Agosto.

Cuarta estancia. 28 de Agosto a 4 de Septiembre.

Quinta estancia. 17 de Septiembre a 26 de Septiembre.

Los datos fueron registrados en una bitácora de campo, formatos especiales y cintas magnéticas. De manera alternada se realizaron las siguientes actividades:

MARCAJE DE LA POBLACION.

Colecta y marcaje de organismos.

Generalmente los sitios de anidación localizados previamente se ubicaron en zonas sujetas a inundación y con altas densidades de vegetación acuática y subacuática, asimismo algunos fueron determinados por observación a lo largo del transecto; en estos lugares fueron colocadas cinco redes omitológicas de 2 X 12 mts., y 61 mm de abertura de malla para las hembras y cinco redes de 2 X 12 mts., y 36 mm de abertura de malla para machos y juveniles. Los individuos capturados fueron sexados con base a su talla corporal y su conducta sexual (Jenni y Betts, 1978; Osborne y Bourne, 1977), se marcaron con un anillo de combinación única de tres colores dispuestos en forma ascendente colocada en el tarso derecho; se tomaron sus datos merísticos y biológicos tales como: tarso, cuerda alar, abertura de pico, espolón (largo x ancho), y carúncula (largo x ancho) con un vernier de aproximación de 0.1 mm., asimismo fueron pesados con una aproximación de 1 gr., con una pesola de 100 y 200 gr., con éstos datos se extrajeron medias y desviaciones standar y se aplicó una prueba de "t" de Student para muestras independientes para determinar la existencia de diferencias corporales entre los sexos; se registraron mudas y cantidad de grasa (Colwell y Oring, 1988a); se anotó su estatus reproductivo. **Preanidación:** fase reproductiva caracterizada por intensa actividad de cortejo y defensa territorial de la pareja, no existe la presencia de pollos o huevos; **Anidación:** etapa reproductiva con la presencia de un nido en el territorio (Aquí todavía se llega a observar actividad de cortejo poco intensa); **Post-anidación:** en esta parte del ciclo reproductivo existe la presencia de pollos y puede reanudarse la actividad de cortejo en la pareja y, **Reanidación:** en esta fase hay una unión de dos condiciones

reproductivas anidación y post-anidación pues hay la presencia de pollos y un nido. (Schamel y Tracy, 1991).

Fidelidad al sitio de anidación.

La fidelidad al sitio de anidación se refiere a los individuos que regresan a reproducirse al siguiente año en el área de estudio (Oring y Lank, 1982; Schamel y Tracy, 1991), en éste estudio se capturaron individuos con experiencia previa en el área de estudio, a los cuales se les denominó "reproductivos de más de un año", de acuerdo con su porcentaje con respecto a los capturados por vez primera, considerados como "reproductivos de un año" reflejaron la fidelidad al sitio de anidación; de igual forma se estableció la ubicación de los "reproductivos de más de un año", en otras áreas para éste estudio, lo que permitió medir el desplazamiento de los individuos dentro de la zona de trabajo, o bien su alta fidelidad al no moverse de una área reproductiva específica, asimismo se pudo comparar el estatus y éxito reproductivo para éste estudio de individuos "reproductivos de más de un año" con respecto a los "nuevos reproductivos".

Formación de pareja.

La existencia de un lazo parental entre un macho y una hembra fue inferido por su forrajeo juntos en el territorio, la defensa territorial y la conducta precopulatoria (Osborne y Bourne, 1977; 1982). Debido a que el marcaje se inició cuando algunos territorios aún no se había establecido, hubo parejas que sólo llevaron a cabo alguna fase reproductiva dentro del área de estudio, lo que permitió comparar con base a porcentaje las parejas reproductivas presentes por etapa reproductiva, así como el establecimiento de parejas con aves que llegaron posteriormente a éstas áreas y por consiguiente algunas no fueron marcadas.

Como consecuencia de la formación de parejas, se determinó el porcentaje de poliandria de las hembras respecto a las que fueron monógamas para dos etapas reproductivas distintas: cortejo y anidación.

Durante el trabajo de campo se hicieron registros cada hora de las principales condiciones climáticas: temperatura, nubosidad (%) y viento (intensidad y procedencia) principalmente.

En esta etapa se hicieron observaciones ocasionales de los individuos para registrar aspectos conductuales importantes como encuentros agonísticos y cópulas.

MARCAJE DE NIDOS Y HUEVOS.

Los sitios de anidación se localizaron mediante observación de los diferentes despliegues de cortejo y cópula en las parejas, los cuales fueron registrados en mapas de la zona. De igual forma fueron marcaron los nidos con estacas encontradas en los alrededores del lugar.

Se tomaron los datos merísticos del nido: diámetro interno y externo, altura y profundidad a la que se encontraron elevados los nidos, lo cual sirvió para determinar el tamaño aproximado de ésta estructura.

Se llevó a cabo una descripción y una colecta florística de las especies vegetales utilizadas en su conformación, para determinar al nivel taxonómico de familia o de ser posible especie los elementos florísticos dentro del nido, se estimó el porcentaje aproximado de éstos tomando en consideración el área cubierta, de igual forma se determinó su frecuencia, es decir la presencia de las mismas en los nidos. Se hizo un registro del porcentaje aproximado de cobertura vegetal (abundancia de estructuras vegetales) presente en un perímetro de cinco metros alrededor de la estructura de anidación e igualmente la frecuencia de las especies vegetales útiles en la cobertura de los nidos, lo cual permitió caracterizar de manera general las estructuras donde la especie construye sus nidos.

En el caso de los huevos, se registró el día en que fueron descubiertos o en su caso el inicio de la nidada, fueron marcados y numerados con pintura, además se tomaron sus medidas (Largo X Ancho), se pesaron y determinó su forma y color realizándose un seguimiento continuo de ellos hasta completar la nidada y/o destino de la misma (pérdida o eclosión).

Los datos merísticos de los huevos permitieron establecer de manera general el tamaño de éstos para la especie. El seguimiento de las nidadas permitió establecer el éxito reproductivo de tres formas:

1. Éxito en la fase de nido.- Es el número de nidos en los cuales eclosiona al menos un polluelo (Oring y Lank, 1982; Schamel y Tracy, 1991);
2. Éxito de eclosión.- Es el número de polluelos que eclosionan de un total de huevos puestos;
3. Éxito de volantones.- Es el número de polluelos que alcanzan la edad juveniles con capacidad de vuelo.

El monitoreo permitió registrar reanidaciones, reemplazos de individuos reproductivos y la influencia de los factores bióticos y abióticos en la pérdida de las nidadas.

ECLOSION.

Los polluelos que fueron registrados se marcaron con pintura de barniz en el tarso, cuando fue posible y se hizo un seguimiento de los mismo a fin de capturarlos y marcarlos como volantones.

MEDICION DE TERRITORIOS.

Nuestra área de estudio estuvo constituida por pequeñas porciones de hábitat de anidación relativamente continuos en donde se establecieron las parejas reproductivas, debido a la territorialidad característica de la especie, basado en el cuadrante previamente establecido en la zona de estudio, se determinó el área ocupada por las parejas anidando y se comparó con su ampliación una vez que los nidos eclosionaron.

REGISTROS CONDUCTUALES.

Se realizaron observaciones con ayuda de binoculares 7 X 10 y 20 X 50. Las aves fueron elegidas con base a su condición reproductiva. Para evitar en lo posible la perturbación a los individuos

se recurrió a cortinas camuflajeadas y ubicaciones desde sitios fuera de su presencia. Los datos fueron registrados en cintas magnéticas o bitácora de campo.

Las observaciones fueron reunidas en datos de tiempo acumulado continuo (Altmann, 1974). Las proporciones de observaciones continua fueron estimadas por porcentajes de horas del día dedicadas en categorías de comportamiento particular y fueron reportadas como porcentaje de tiempo de observación.

Para cada punto de muestreo continuo se registró el comportamiento del ave, y algunas otras observaciones importantes. Para analizar el comportamiento las actividades fueron divididas en las siguientes categorías, que son comparables a las usadas por Maxson y Oring (1980) para *Actitis macularia* y por Brunton (1988) para *Charadrius vociferus*, agrupadas como:

A) ACTIVIDADES SOMATICAS. Incluyen: 1. acicalamiento; 2. Alimentación; 3. Baño; 4. Vuelo.

B) ACTIVIDADES DE CORTEJO. Incluyen: 1. Actividades de la pareja; 2. Construcción del nido; 3. Cópula; 4. Intentos de cópula; 5. Invitación; 6. Llamados.

C) ACTIVIDADES DE INCUBACION. 1. Dar sombra; 2. Incubación; 3. Mantenimiento del nido.

D) ACTIVIDADES CON POLLOS. 1. Alimentación; 2. Despliegue de huida; 3. Empollamiento; 4. Pollos solos.

E) ACTIVIDADES DEFENSIVAS. 1. Actividad conflictiva sin razón aparente; 2. Despliegue de distracción; 3. Encuentros interespecíficos; 4. Encuentros intraespecíficos; 5. Llamados; 6. Vigilar.

F) PERMANENCIA DE OTRAS ESPECIES: Se hicieron registros de las especies que influyeron en la conducta reproductiva de *Jacana spinosa* divididas en: A. Aves de diferente especie: 1. *Porphyrula martinica* 2. Otras aves; G. Ganado; H. Hombre; J. Jacanas; R. Reptiles;

H) OTROS REGISTROS. Además se hicieron otros registros involucrados en la reproducción tales como: Ampliación o formación de territorios, marcaje de individuos o nidos, pérdida de individuos o nidos y periodos de tiempo sin hacer registro alguno.

Cada grupo de categorías fue incluido dentro de cuatro diferentes fases de la reproducción, según fueron requeridas: preanidación, anidación, post-anidación y reanidación; registrando las actividades individuales para la hembra, el macho y la pareja.

Los datos de tiempo acumulado total en segundos fueron vaciados en tablas para después ser analizados en base a porcentajes parciales por actividad y porcentajes totales por categoría conductual dentro de tres periodos del día: mañana (que comprendió de las 7:00 a las 12:00 hrs.), medio día (comprendido de las 12:00 a las 14:00 hrs) y la tarde (que comprendió de las 14:00 a las 18:00 hrs), los cuales fueron comparados y graficados para cada sexo y la pareja dentro de los tres periodos del día, para determinar las diferencias encontradas durante las diferentes etapas reproductivas y entre los sexos de esta especie.

RESULTADOS.

MARCAJE Y DIMORFISMO SEXUAL.

De acuerdo a censos y marcaje previos en el área de trabajo y zonas aledañas a ella, establecimos que los individuos marcados para éste estudio, constituyen aproximadamente una tercera parte de la población total de *Jacana spinosa* que asimismo representó el comportamiento reproductivo de la especie.

Se capturaron un total de 20 individuos: 17 adultos (seis hembras y once machos), un macho subadulto y dos juveniles (un macho y una hembra) de la zona NW, la edad de estos dos últimos era de sesenta y un días.

Los adultos fueron sexados en base a su talla corporal y a su conducta sexual (Jenni, 1972; 1974; Jenni y Betts, 1978; Osborne y Bourne, 1977).

Las hembras (N=6), superaron a los machos (N=12) en las seis medidas corporales registradas (Cuadro 1 y 2); las diferencias más significativas se encontraron en la cuerda alar, espolón, peso y carúncula, de las cuales, a excepción de la última fueron también importantes para *Jacana jacana* (Osbourne y Bourne, 1977).

CUADRO 1. DATOS MERÍSTICOS HEMBRAS. *Jacana spinosa*. N=6

Zona	Marca	Tarso (mm)	C. Alar (mm)	Espolón (mm)	Carúncula (mm)		Ab. Pico (mm)	Peso (gr)
					L	A		
NW	BBB-D	47.3	137	18	21	22	9	180
NW	BBA-D	51	134	14	23	20	5	160
SE	BVB-D	51	137	18	20	20	4	190
NW	AAB-D	52	140	16	18	20	7	150
NW	AAR-D	47	137	15	19	24	9	170
NW	ABA-D	42	136	16	19	22	11	170
MEDIA		48.383	136.833	16.166	20	21.333	7.5	170
D.S.		3.757	1.94	1.602	1.788	1.632	2.664	14.142

CUADRO 2. DATOS MERÍSTICOS MACHOS. *Jacana spinosa* N=12

Zona	Marca	Tarso (mm)	C. Alar (mm)	Espolón (mm)	Carúncula (mm)		Ab. Pico (mm)	Peso (gr)
					L	A		
NW	BBR-D	42	116	10	16	18	11	
NW	BBN-D	48	128	10	18	20	5	130
NW	BBV-D	54	116	11	17	13	4	110
NW	BRB-D	52	133	11	18	14	4	110
SE	BAB-D	51	118	11	21	13	4	110
SE	BNB-D	42	113	11	15	20	4	90
NW	AAA-D	52	122	14	15	14	7	95
NW	AAN-D	42	126	12	18	22	9	100
NW	AAV-D	42	136	12	16	19	9	115
S	AVA-D	49	118	10	19	15	6	90
S	RRR-D	42	121	9	19	13	11	90
S	RRB-D	45	118	8	20	17	7	90
MEDIA		46.75	122.08	10.75	17.66	16.5	6.75	102.72
D.S.		4.750	7.20	1.54	1.922	3.23	2.70	13.29

El 83% de los adultos carecían de grasa corporal y a excepción de dos machos, todos se encontraban en el período de muda (88.8%), lo cual aunado al máximo pico reproductivo muestran el estrés fisiológico al que se encuentran sometidos los individuos.

FIDELIDAD AL SITIO DE ANIDACIÓN.

Ambos sexos de *Jacana spinosa* mostraron tenacidad al sitio de anidación (regreso de adultos), pues cuatro de seis hembras (66.6%) y cuatro de doce machos (33.3%) correspondieron a recapturas de años anteriores (1991, 1992). Se encontró que las hembras reproductivas de un año fueron exitosas en 50%; mientras que para las hembras reproductivas de más de un año se encontró un 75% de individuos exitosos. En el caso de los machos, del total de los individuos reproductivos de un año hubo un 42.85% de exitosos; para las recapturas o reproductivos de más de un año hubo al igual que las hembras de ésta categoría un 75% de individuos exitosos.

La fidelidad al sitio de anidación fue más marcada en el caso de tres hembras (marcadas con ABA, ARR y BVB) que ocuparon el mismo sitio donde establecieron harem en 1992 (De Sucre Medrano, Com. pers.).

En cuanto al resto de los individuos recapturados en el área de estudio, su desplazamiento fue el siguiente:

- Hembra AAB. Primera captura en 1992 en la zona más sureña del área de estudio, parte SE del transecto, moviéndose al área NW del mismo.
- Macho BAB. Primer marcaje en 1992. Individuo registrado como flotante en la zona SW, para 1993, después de desertar anida hacia el lado E del área de trabajo (fuera de ella, aunque no tiene éxito).
- Macho AAA. Capturado en 1991 se registró en la parte NE del transecto, en 1993 se mueve al NW
- Macho BBV. Primer marcaje en 1992, registrado en el límite (cerco) NW, se movió en 1993 hacia el otro extremo en la misma área. Este macho ambos años ha sido exitoso con la eclosión de cuatro pollos por nidada.
- Macho RRR. Primer marcaje en 1991 aunque no se tiene registro de su ubicación en ese año, pero en 1993 fue exitoso en la zona SE (fuera del área de estudio).

FORMACION DE PAREJAS Y POLIANDRIA EN LA ESPECIE.

De los individuos capturados, las seis hembras (100%) cortejaron en el área de estudio; además se registraron tres hembras sin marca en ésta misma fase reproductiva. Para la anidación cinco de seis hembras marcadas (83.3%) anidaron aquí, sólomente se encontraron dos hembras en esta misma condición reproductiva.

En el caso de los machos; diez de doce (83.3%) llevaron a cabo actividades de cortejo aquí además se detectaron nueve machos sin marca en ésta etapa reproductiva. En la anidación, diez de doce individuos marcados (83.3%) llevaron a cabo esta etapa reproductiva aquí, sólo se registraron tres machos sin marca bajo esta misma condición reproductiva.

Tres de diez machos marcados (30%) cortejaron y anidaron con parejas sin marca, en cambio cuatro de seis hembras marcadas (66.6%) cortejaron con parejas sin marca y dos de cinco hembras (40%) anidaron con parejas sin marca.

Como consecuencia de la formación de parejas entre organismos reproductivos adultos, se detectó la poliandria en la especie durante dos etapas reproductivas distintas: Cortejo y Anidación.

Durante la etapa de cortejo se registraron nueve hembras (seis marcadas y tres sin marca) con territorios formados; cinco de ellas (55.5%) fueron poliándricas encontrándose dos biándricas, una triándrica y dos tetrándricas. Se registraron cuatro hembras en aparente conducta monógama (44.4%).

Durante la anidación se registraron siete hembras (cinco marcadas y dos sin marca), de las cuales cuatro se manifestaron poliándricas (57.14%), siendo de éstas dos biándricas (una de ellas fue triándrica en la etapa de cortejo), y dos triándricas (ambas registradas como tetrándricas en la fase de cortejo). Tres hembras (42.85%), se registraron como monógamas en el área de estudio (Cuadro 3).

CUADRO 3 . Poliandria encontrada en *Jacana spinosa* durante dos etapas reproductivas en la localidad de Alvarado, Veracruz.

HEMBRA	MACHO	
	CORTEJO	ANIDACION
BBB-D	S/M	S/M
	AAA-D	AAA-D
	BRB-D	BRB-D
	S/M	
S/M**	RRR-D	RRR-D
	AVA-D	AVA-D
	RRB-D	RRB-D
	S/M	
BVB-D	BNB-D	BNB-D
	BAB-D	BAB-D
	S/M	
ABA-D	AAV-D	AAV-D
	S/M	S/M
BBA-D	S/M	
	M/S	
S/M	S/M	S/M
AAB-D	BBV-D	BBV-D
AAR-D	AAN-D	AAN-D
S/M	S/M	

S/M** SISTEMAS FUERA DEL AREA DE ESTUDIO.

CARACTERIZACION DE NIDOS.

El nido es una estructura variable relativamente simple, construida sobre vegetación acuática disponible (Jenni y Betts, 1978). El montículo formado por vegetación compactada tuvo dimensiones variables alcanzando un diámetro menor (estructura donde se colocan los huevos) que va desde 4 x 5 cm hasta 12.8 x 14 cm ($X=7.25 \times 7.72$; $DS= 3.49 \times 3.78$) y un diámetro mayor (límite visible del montículo o nido) que va desde 12 x 11.4 cm hasta 32.7 x 17 cm ($X=21.37 \times 19.65$; $DS=7.55 \times 8.55$).

Debido a que la especie utiliza como habitat áreas sujetas a inundación la profundidad de las mismas será dependiente de varios factores, como la precipitación, flora y nivel propio del terreno, de tal manera que la profundidad del cuerpo de agua en el que se encuentran elevados los nidos fue por consiguiente igualmente variable, alcanzando rangos desde 20 hasta 62 cm ($X= 41.33$ D. S.=16.57) Es importante mencionar que los rangos más altos (que van desde 50 a 62 cm) se localizaron en dos lagunas intermitentes situadas al NW de la zona de trabajo.

El material del nido fue puesto en lo alto de la vegetación ya presente, su integridad dependió de la cantidad de material reunido que constituyó la altura de la plataforma la cual registró desde 1.2 hasta 7.5 cm. ($X=4.41$, D.S.=2.47). (Cuadro 4).

CUADRO 4. Principales datos merísticos registrados para la plataforma de anidación en *Jacana spinosa*. N=6.

Zona	Macho	Diámetro Menor. (cm)	Diámetro Mayor. (cm)	Profundidad Plataforma. (cm)	Altura Plataforma. (cm)
SE	BNB-D	4x5	25x33	24	1.2
NW	AAV-D	10x9	24x27	50	7.3
NW	S/M	7x9	20x17	52	7.5
NW	AAA-D	12.8x14	32.7x17	62	3.5
S*	RRR-D	5.2x5.8	12x11.4	40	3.48
S*	RRB-D	4.5x3.5	14.5x12.5	20	3.5
MEDIA		7.25x7.72	21.37x19.65	41.33	4.41
D. S.		3.49x3.78	7.55x8.55	16.57	2.47

S* ZONA SUR FUERA DEL TRANSECTO.

SE+ ZONA SURESTE HACIA LA DUNA.

Se determinó a nivel taxonómico de Familia y Especie el tipo de material utilizado en los trece nidos registrados, se llevó a cabo una estimación de porcentaje aproximado de las estructuras florísticas; las más utilizadas fueron *Pistia stratiotes* (lirio nativo) con 24.61%; *Eichornia crassipes* (lirio introducido) con 23.07% y *Gramineae* (pastizales o zacates) con 18.07% (Cuadro 5, Fig. 2).

CUADRO 5. Porcentaje de especies utilizadas para la construcción de los nidos en *Jacana spinosa*. N=13

NOMBRE COMUN	NOMBRE CIENTIFICO	PORCENTAJE
Lirio nativo.	<i>Pistia stratiotes</i>	24.61
Lirio introducido.	<i>Eichornia crassipes</i>	23.07
Pastizal.	<i>Gramineae</i>	18.07
Popal.	<i>Thalia sp</i>	12.30
Helecho flotante	<i>Salvinia sp</i>	8.84
Otras plantas +	<i>Ludwigia octovalvis</i>	6.92
Otras plantas *	Otras especies	6.14
		100.00

Otras plantas * *Amaranthus australis*, *Polygonum punctatum*, *Polygonum acre* y otras no identificadas.

Especies Vegetales Utiles Para Construcción de Nidos

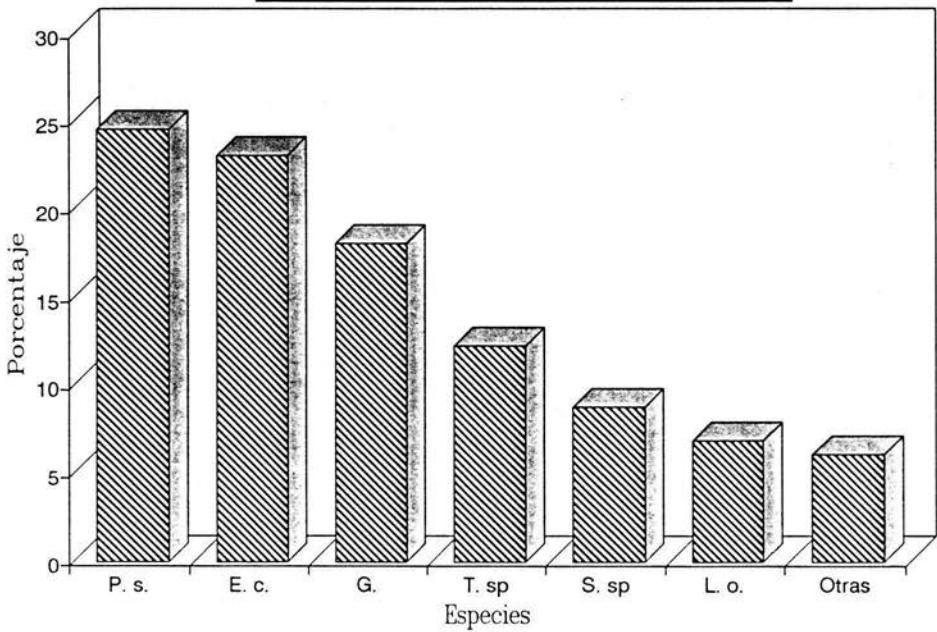


Fig. 2. Porcentaje de especies vegetales utilizadas para la construcción de los nidos de *Jacana spinosa*.

Clave de Especies:

P. s. - *Pistia stratiotes*

E. c. - *Eichornia crassipes*

G. - Graminae

T. sp- *Thalia sp.*

S. sp - *Salvinia sp.*

L. o. - *Ludwigia octovalvis*

Otras - *Amaranthus australis*, *Polygonum punctatum*, *P. acre* y otras.

Las especies más frecuentes en los nidos fueron *Pistia stratiotes* (lirio nativo) y *Gramineae* (pastizal o zacates) con 69.23% en ambos casos (N=9) y *Eichornia crassipes* (lirio introducido) con 53.84% (N=7). (Cuadro 6, Fig. 3).

CUADRO 6. Frecuencia de plantas y otros materiales utilizados en la construcción de *Jacana spinosa*. N=13.

NOMBRE CIENTIFICO	NUMERO DE NIDOS	PORCENTAJE
<i>Gramineae</i>	NUEVE	69.23
<i>Pistia stratiotes</i>	NUEVE	69.23
<i>Eichornia crassipes</i>	SIETE	53.84
<i>Salvinia sp</i>	SEIS	46.15
<i>Ludwigia octovalvis</i>	SEIS	46.15
Otras plantas *	UNO	7.69

Otras plantas * *Amaranthus australis*, *Polygonum punctatum*, *Polygonum acre*, y otras no identificadas.

Materiales de Construcción de los Nidos

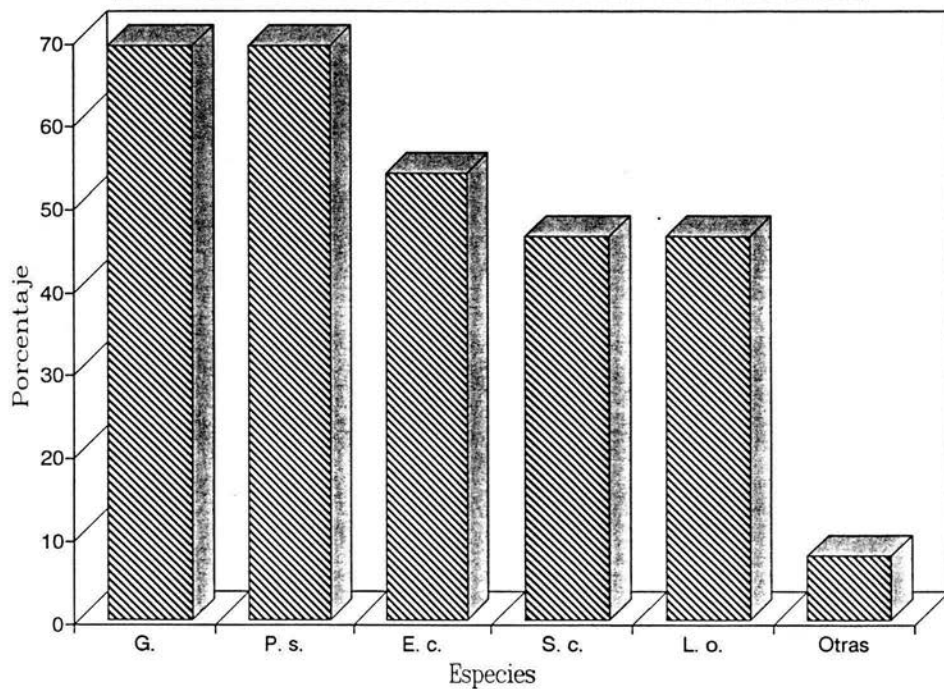


Fig. 3. Frecuencia de plantas y otros materiales utilizados en la construcción de los nidos de *Jacana spinosa*.

Clave de Especies:

G. - Graminae

P. s.- *Pistia stratiotes*

E. c.- *Eichornia crassipes*

S. sp- *Salvinia sp.*

L. o. - *Ludwigia octovalvis*

Otras - Otras especies no identificadas

De igual forma se determinó el porcentaje de cobertura vegetal presente en los trece nidos encontrándose los mayores porcentajes para *Gramineae* (pastizales) con 34.61%; *Thalia sp* con 23.46% y *Eichornia crassipes* (lirio introducido) con 15%. (Cuadro 7, Fig. 4).

CUADRO 7. Porcentaje de especies encontradas formando la cobertura vegetal en los nidos de *Jacana spinosa*. N=13.

NOMBRE COMUN	NOMBRE CIENTIFICO	PORCENTAJE
Pastizal.	<i>Gramineae</i>	34.61
Popal.	<i>Thalia sp</i>	23.46
Lirio introducido.	<i>Eichornia crassipes</i>	15.00
Mangle.	<i>Rizophora mangle</i>	6.53
Anona.	<i>Annona sp.</i>	5.38
Palmar.	<i>Sabal mexicana</i>	3.84
Junco.	<i>Juncus sp</i>	3.84
Lirio nativo.	<i>Pistia stratiotes</i>	2.30
Otras plantas.	Sp. no identificadas.	2.30
Otras plantas.++	<i>Ludwigia octovalvis</i>	1.53
Otras plantas.++	<i>Amaranthus australis</i>	1.15
		100.00

Otras plantas ++. Especies halófitas anfibias o semiacuáticas.

El esquema general del nido se muestra en la Figura 5.

Cobertura Vegetal en los Sitios de Anidación

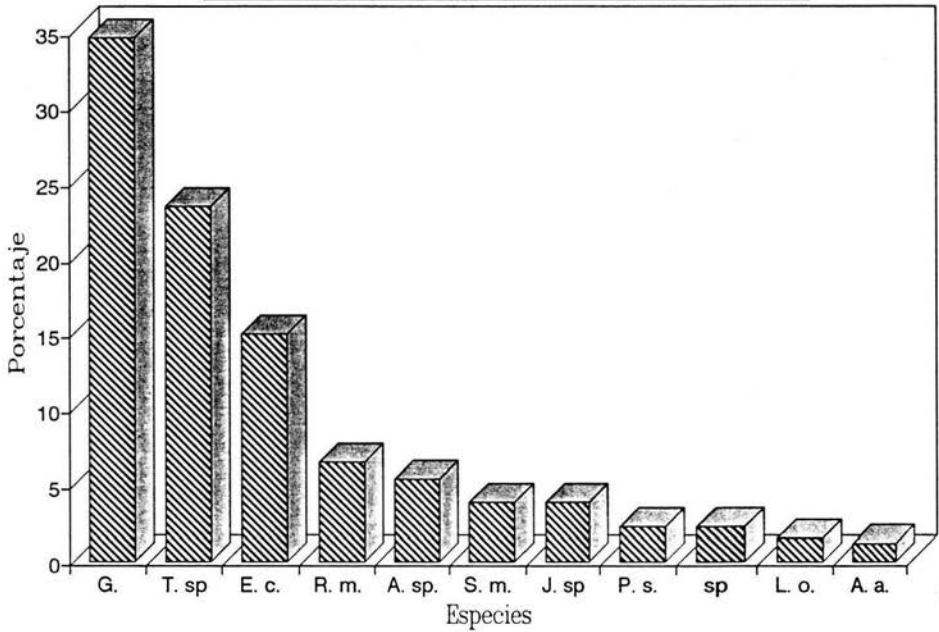


Fig. 4. Porcentaje de especies que forman la cobertura vegetal en los sitios de anidación de *Jacana spinosa*.

Clave de Especies:

G. - Graminae
 T. sp- *Thalia sp.*
 E. c. - *Eichornia crassipes*
 R. m.- *Rizophora mangle*
 A. sp- *Annona sp.*
 S. m.- *Sabal mexicana*

J. sp.- *Juncus sp.*
 P. s. - *Pistia stratiotes*
 Otras- Especies no identificadas
 L. o. - *Ludwigia octovalvis*
 A. a. - *Amaranthus australis*

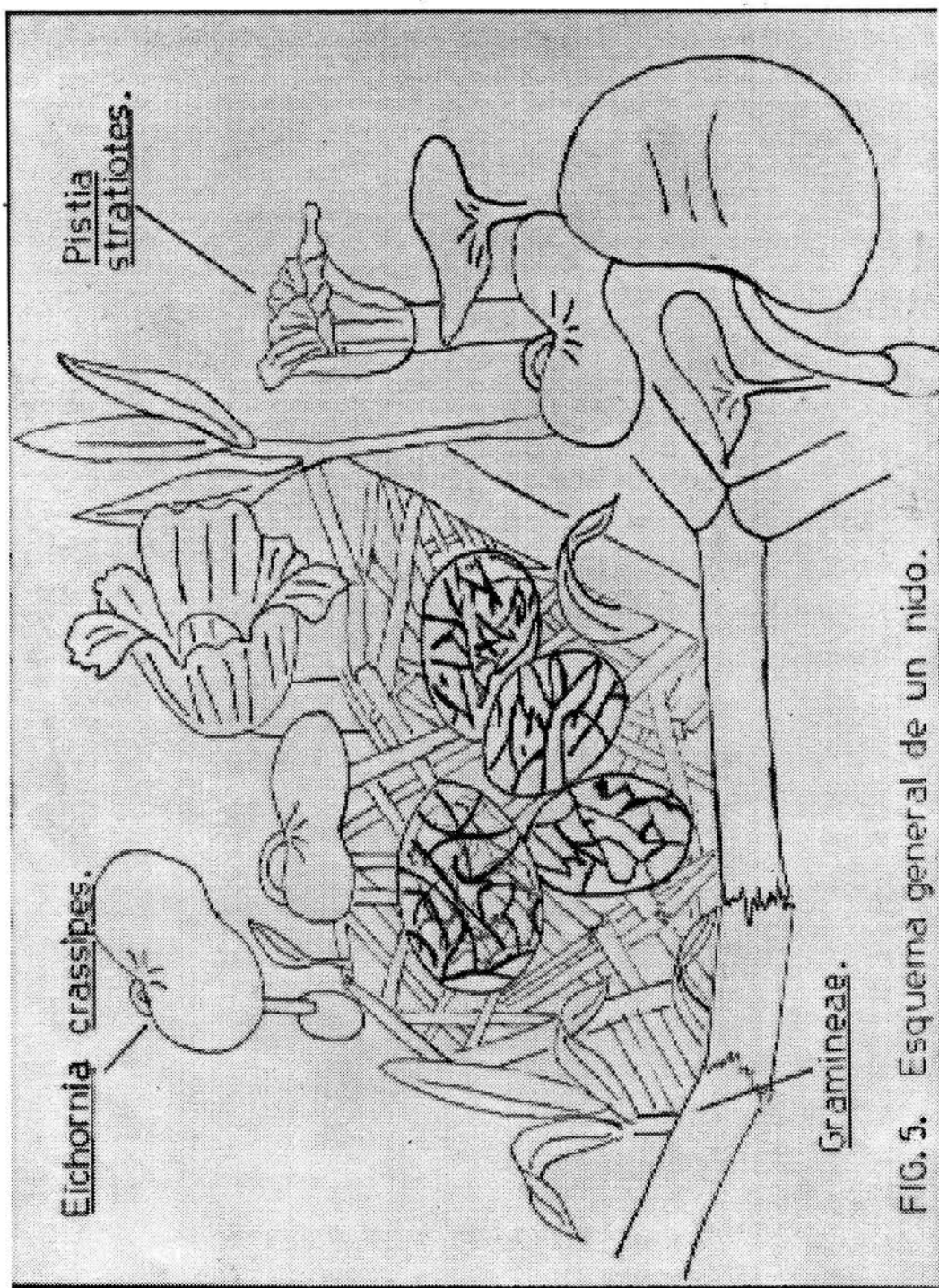


FIG. 5. Esquema general de un nido.

La frecuencia de especies más comunes que conformaron la cobertura vegetal fueron *Gramineae* (pastizales) con 61.53% (N=8); *Thalia sp* (popal) con 46.15% (N=6) y *Eichornia crassipes* (lirio introducido) tuvo 38.46% (N=5). (Cuadro 8, Fig. 6).

CUADRO 8. Frecuencia de especies encontradas conformando la cobertura vegetal de los nidos de *Jacana spinosa*.

NOMBRE CIENTIFICO	NUMERO DE NIDOS	PORCENTAJE
<i>Gramineae.</i>	OCHO	61.53
<i>Thalia sp.</i>	SEIS	46.15
<i>Eichornia crassipes.</i>	CINCO	38.46
<i>Rizophora mangle.</i>	TRES	23.07
<i>Sabal mexicana.</i>	DOS	15.38
<i>Juncus sp.</i>	DOS	15.38
<i>Ludwigia octovalvis.</i>	DOS	15.38
<i>Annona sp.</i>	UNO	7.69
<i>Amaranthus australis.</i>	UNO	7.69
Otras plantas *	UNO	7.69

Otras plantas * Especies no identificadas.

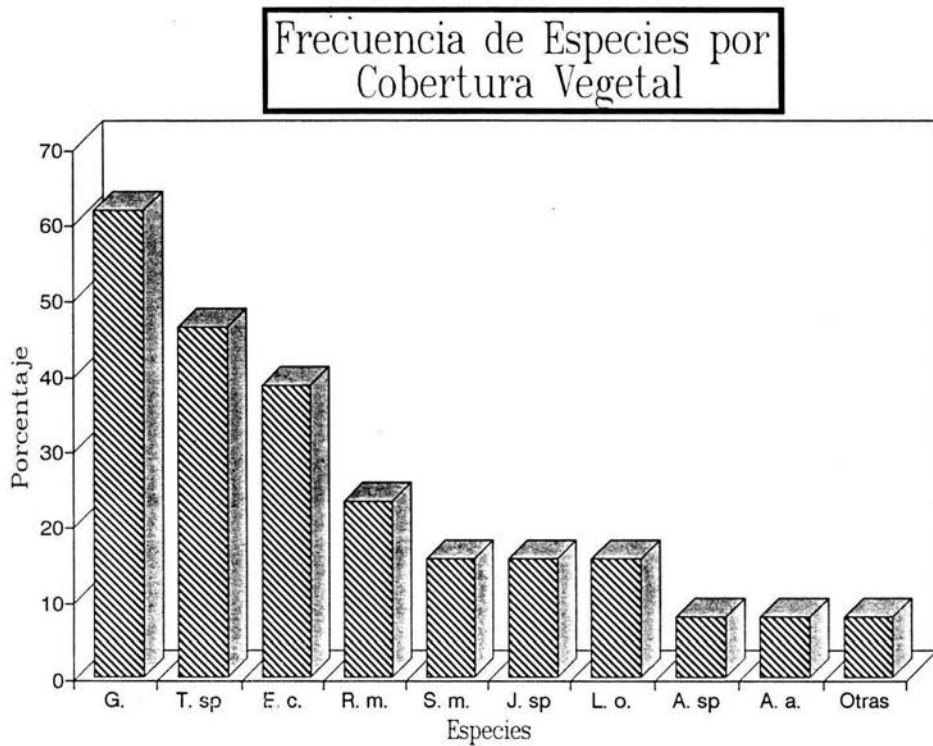


Fig. 6. Frecuencia de especies encontradas conformando la cobertura vegetal de los nidos de *Jacana spinosa*.

Clave de Especies:

G. - Graminae

T. sp- *Thalia sp.*

E. c. - *Eichornia crassipes*

R. m.- *Rizophora mangle*

S. m.- *Sabal mexicana*

J. sp- *Juncus sp.*

L. o.- *Ludwigia octovalvis*

A. sp- *Annona sp*

A. a.- *Amaranthus australis*

Otras- Especies no identificadas

TAMAÑO DE NIDADA, ÉXITO REPRODUCTIVO Y REANIDACIÓN.

El tamaño modal de la nidada en *Jacana spinosa* es de cuatro huevos (Jenni, 1974; Jenni y Betts 1978). De seis nidadas (N=24) se registró la forma que presentaban los huevos, de los cuales 14 (58.33%) presentaron forma oval corta y cinco (20.83%) tuvieron forma cilíndrica y piriforme corta (Cuadro 9). Los huevos tuvieron una longitud media de 30.048 mm por 23.38 mm de ancho (N=50; D. S. 0.795 y 0.713). (Cuadro 10). Las nidadas tuvieron un peso medio de 8.08 gr por huevo (N=48; D. S. 0.787).

CUADRO 9. Formas presentes en los huevos de seis nidadas de *Jacana spinosa*. N=24.

FORMA	NUMERO DE HUEVOS	PORCENTAJE
CILINDRICO	CINCO	20.83
OVAL CORTO	CATORCE	58.33
PIRIFORME CORTO	CINCO	20.83

CUADRO 10. Datos merísticos de los huevos de doce nidos completos y uno incompleto de *Jacana spinosa* registradas en la localidad de Alvarado Veracruz.

	L X A	PESO
N	50	48
MEDIA	30.048 x 23.38	8.08
D. S.	0.795 x 0.713	0.787

N. Número de huevos registrados.

D. S. Desviación standar.

Un total de doce nidos completos y uno incompleto (con dos huevos), fueron localizados en tres diferentes zonas, una de ellas fuera del área de estudio.

De los trece nidos, sólo uno (7.69%) fué fechada la puesta desde el primer huevo, del resto (92.3%), sólo se llevó a cabo el registro del hallazgo del nido completo, además hubo un nido que aunque no se registró su éxito fue evidente por la presencia de cuatro pollos al final de la temporada. Es importante destacar que la única nidada que fué seguida desde el inicio, tuvo un desarrollo

embrionario de 25 días después de completar la nidada, lo cual no corresponde a lo reportado por Stephens (1984a), que registra un periodo de incubación de 28 días.

Fué encontrado un éxito de nido de 38.46%, un éxito de eclosión de 34%, sólo en dos nidos se tomaron las medidas de los cuatro pollos recién eclosionados; del resto de los nidos se registraron visualmente en uno de ellos a cuatro pollos, en otro a tres y en el último dos pollos en compañía del macho, el éxito de volantón fué de 17.64%, pues sólo se registraron tres juveniles, de los que sólo dos fueron marcados. Es importante señalar que para ésta estimación del éxito, no se consideró un nido que fué registrado, pero que sin embargo sólo se sospechó su éxito, así como el éxito de otro macho del cual no se tuvo registro de su nido, pero que al final de la temporada se le observó en compañía de cuatro pollos.

Se registraron siete pérdidas de nidada y la pérdida de un pollo a los nueve días de edad (Cuadro 11), aunque fueron desconocidas, se observó una alta incidencia de especies tanto de aves, mamíferos e incluso reptiles en las cercanías de los sitios de anidación y muy especialmente de *Porphyrula martinica* conocido depredador de huevos y pollos de la especie (Jenni y Betts, 1978), la cual una vez que los nidos eclosionaron e incluso cuando algunos machos se encontraban incubando se hicieron presentes cerca de los nidos, y en un caso particular de un macho marcado BRB-D de la zona NW, (donde fué registrada la pérdida del pollo) se encontraba permanentemente en su territorio, al eclosionar los pollos se llegó a observar hasta una pelea entre dos individuos de este depredador, invadiendo el territorio del macho cuyos vástagos tenían pocos días de nacidos, aquí mismo se observó en una ocasión a *Aramides cajanea*, rálido ya registrado por Flores (1994), un año antes de este estudio, así como la aparición casual de *Lutra longicaudis*, una nutria cerca de este mismo territorio, de igual forma el paso de otras especies pudo provocar la pérdida de algunas nidadas, pues tortugas, garzas y hasta el ganado tenían acceso a las áreas de anidación.

Solamente se registró una reanidación, que correspondió a un macho cuyo primer nido fue exitoso al inicio de éste estudio, esta reanidación finalmente se perdió a los siete días de su registro. No se registraron reemplazos de nidada, contrario a lo reportado en estudios anteriores.

Como parte del trabajo de campo se llevó a cabo un monitoreo de los pollos, sin embargo como se expuso anteriormente dado que los machos abandonaron los territorios reproductivos poco después de las eclosiones, solamente se pudieron marcar dos volantones juveniles (un macho y una hembra) pertenecientes a un macho marcado AAA-D a los sesenta y un días de edad, los cuales fueron sexados por su talla corporal y cuyo seguimiento servirá para estudios posteriores.

Se registraron dos deserciones de machos, uno de ellos localizado al NW y otro en el SE. Así como un reemplazo de hembra en el sistema SE.

CUADRO 11. Registro de nidos, seguimiento y éxito de eclosión en *Jacana spinosa*.

Hembra	Macho	Registro de Nido	Eclosión	Pollos	Pérdida de Nido	Pérdida de Pollos
BBB-D	S/M	C*. JUN 26			JUN 28	
	AAA-D	C*. JUN 26	JUL 1	4		
	BRB-D	I+. JUL 8	AG 5	4		1° AG 14.
	AAA-D	C*. AG 5			AG 12	
S/M	S/M	C*. JUL 10	JUL 23. (SOSP).	4		
ABA-D	AAV	C*. JUL 25			AG 3	
	S/M	C*. JUL 25			AG 4	
AAR-D	AAN-D	C*. JUL 9	JUL 23	3		
BVB-D	BNB-D	C*. JUL 24	AG 12	2		
	BAB-D	C*. AG 30			SEP 17	
AAB-D	BBV-D	S/R		4		
S/M **	RRR-D	C*. AG 6	AG 17-30	4		
	AVA-D	C*. AG 30			AG 18	
	RRB-D	I+. SEP 4			SEP 17	

C* REGISTRO DE NIDO COMPLETO.

I+ REGISTRO DE INICIO DE LA NIDADA.

S/M** NIDOS FUERA DEL AREA DE ESTUDIO.

SOSP. SE SOSPECHO LA ECLOSION.

S/R SIN REGISTRO DE NIDO.

TERRITORIALIDAD Y TAMAÑO DE TERRITORIO.

La competencia por un espacio limitado puede darse en el seno de una especie lo mismo que entre especies diferentes. El desarrollo de la territorialidad y de unas dimensiones óptimas del territorio serán el resultado de la Selección Natural (Wilson, 1980).

Jacana spinosa en éste estudio presentó una conducta reproductiva territorial. Durante dos etapas específicas se detectaron la formación y ampliación de los territorios. En la zona NW se detectaron tres territorios (dos de ellos pertenecientes a la misma hembra), con áreas desde 391 m² hasta 2075 m² (X= 1051.66. D. S. 898. 67) durante la etapa de cortejo, dichos territorios fueron ampliados después de la eclosión, se registraron variaciones de 1170 hasta 4725 m² (X= 2542. D. S. 1911.22). (Cuadro 12)

CUADRO 12. Area de territorios del NW durante el período de cortejo y su ampliación después de la eclosión.

Territorio	Área antes de Eclosión (m ²)	Área después de Eclosión (m ²)
MACHO AAA-D	689	4725
MACHO BRB-D	391	1731
MACHO BBV-D	---	1170
MACHO S/M	2075	

La distancia media entre cuatro nidos exitosos en esta zona NW, varió de 27 hasta 97 metros (X= 62.5. D. S. 29.14). (Cuadro 13).

CUADRO 13. Distancia entre los nidos exitosos de la zona NW en la Localidad de Alvarado Veracruz.

N I D O E X I T O S O		D I S T A N C I A (m)
MACHO BRB-D →	MACHO AAA-D (N-2)	97
MACHO BRB-D →	MACHO AAA-D (N-1)	70
MACHO S/M →	MACHO BRB-D	56
MACHO AAA-D (N-1) →	MACHO AAA-D (N-2)	27

DESCRIPCIÓN CONDUCTUAL.

ACTIVIDADES SOMÁTICAS.

A) ACICALAMIENTO. Al realizarla el ave introduce su pico al plumaje constantemente, extrayendo ocasionalmente algunos parásitos, esponja y sacude las plumas a fin de examinarlo completamente. Comúnmente ésta actividad la realiza al inicio del día, después del baño durante o después de la alimentación y cuando está incubando.

B) ALIMENTACION. Constituye una de las actividades más importantes en la vida del individuo, a éste respecto Flores (1994) define de modo puntual tres estrategias de alimentación en la especie:

1. Pica mientras camina (PC). Aquí el ave camina por todo el territorio e incluso llega a salir del mismo, examinando y picoteando el substrato, ocasionalmente interrumpe su actividad para observar a su alrededor a bien para acicalarse o realizar algún otro movimiento de confort.

2. Parado pica (PP). Esta estrategia es parte complementaria de la anterior, e indica abundancia de alimento en un sitio determinado, además de que ocasionalmente el ave se alimenta de insectos que vuelan a su alrededor y jala espigas de gramíneas.

3. Alza la vegetación (AV). Este último patrón alimentario es el menos aleatorio de los tres. Aquí el ave se detiene y levanta la vegetación flotante pudiendo llegar a voltearla, buscando y removiendo la misma a fin de capturar sus presas.

C) BAÑO. Esta actividad es realizada por el ave generalmente al atardecer. Busca un claro entre el lirio y se introduce en él, realizando movimientos de pavoneo, extiende el plumaje y se sumerge metiendo la cabeza primero en el agua continuamente, posteriormente sale a una zona firme, sacudiéndose el exceso de agua y comienza a acicalarse intensamente, ocasionalmente vuelve a introducirse al agua y repite la actividad descrita.

D) VUELO. Constituye la manera más eficaz de traslado, sin embargo es poco realizado por el macho debido a la conducta territorial de la especie. El vuelo ésta reducido a traslados locales que ocuparon poco porcentaje de tiempo. Los vuelos más largos fueron realizados por las hembras y éstos no fueron cuantificados debido a la dificultad para ello.

ACTIVIDADES DE CORTEJO.

A) ACTIVIDADES DE LA PAREJA. Se definieron como caminatas del macho con la hembra, donde generalmente los individuos picoteaban ocasionalmente el substrato hasta establecerse en el sitio donde se construyó el nido, ocurrieron previas o posteriores a la actividad copulatoria. Continuamente la hembra se ofrece en invitación a la cópula.

B) CONSTRUCCION DEL NIDO. Una vez elegido el o los lugares de cópula por la hembra, el macho se encargó de la formación de varios montículos constituidos por vegetación adyacente del territorio, la cual pisotea constantemente al incorporarla, a fin de formar una plataforma con

determinada firmeza pero sin ninguna forma de manipuleo en las estructuras que lo constituyen; éste patrón conductual fue también descrito por Jenni y Collier (1972), a lo que denominaron "lanzar el substrato". En este estudio se observó que durante la construcción, el macho llega a emitir vocalizaciones ocasionalmente. Se llegó a registrar a la hembra que realizaba un patrón conductual similar al de construcción, después de conductas precopulatorias, sin embargo sus movimientos fueron azarosos y sin orientación al nido.

C) COPULA. La cópula se consideró como una monta exitosa del macho, donde hubo contacto de cloacas.

D) INTENTO DE COPULA. Es una monta no exitosa del macho.

E) INVITACION. Fue realizada por la hembra, donde una vez establecida la estructura que constituirá el nido, se agacha como si fuera a alimentarse pero sin hacerlo y levanta simultáneamente la cola, dando algunos pasos ocasionalmente y realizando éstos movimientos una y otra vez, tratando de llamar la atención del macho. Se observó que ésta actividad la realizó previo a las cópulas o intentos de cópula por parte del macho.

F) LLAMADOS. Esta actividad fue realizada por el macho que, aun sin tener huevos o pollos, se dedicó a vocalizar constantemente en el territorio, sin que aparentemente hubiera una razón para ello, y cuando a éstos llamados acudía la hembra, posteriormente había alguna conducta relacionada con el cortejo.

ACTIVIDADES DE INCUBACIÓN.

A) DAR SOMBRA. Fue realizada exclusivamente por el macho en éste estudio, una vez que los huevos o pollos están presentes. La realizó parándose sobre el nido, con extremo cuidado para evitar dañar los huevos, impidiendo que el sol incidiera directamente sobre ellos. Mientras realiza ésta actividad es común ver que se acicala intensamente el plumaje y en ocasiones jaló materiales del substrato que circundó el nido.

B) INCUBACION. Al igual que la actividad anterior fue realizada por el macho y constituyó la manera más eficiente de protección del nido ante fenómenos externos. Los machos después de realizar alguna actividad (principalmente la alimentación), se dirigen al nido, parándose sobre él, se posan sobre los huevos, con movimientos cuidadosos llevan a cabo algunos ajustes de postura sobre el nido, incluso se llegó a ver que algunos individuos estaban en cuclillas, ésta posición fue previa a volverse a posar o a intentar levantarse del nido. Mientras se encuentra en ésta posición a veces picotea el substrato y lleva a cabo el mantenimiento del nido, actividad que será descrita posteriormente.

C) MANTENIMIENTO DEL NIDO. Es una forma de manutención del nido, para evitar que pierda su estabilidad y firmeza. Para ello cuando el ave ya se encontraba en el nido e incluso cuando ya incubaba, se dedicó a jalar con el pico la vegetación adyacente al nido a manera de incorporarla a los límites de la plataforma.

ACTIVIDADES CON POLLOS.

A) ALIMENTACIÓN. También fueron identificadas como caminatas con los pollos, a éste respecto Jenni (1978) y Flores (1994), hacen referencia a la importancia de ésta actividad para la mayor eficiencia en la alimentación de los pollos cuando se encuentran en compañía del padre, pues éste incluso llegó a mostrarles donde localizar el alimento y el modo más fácil de encontrarlo; aunado a la alimentación, el padre proporcionó protección a sus vástagos pues fue emitiendo vocalizaciones típicas descritas por Jenni (1972), que sirven para que los polluelos lo sigan muy de cerca. Además se detectó que éste realizó movimientos con el cuerpo y la cabeza de caminar y regresar tratando de estar más cerca de ellos y a su vez hacía menos evidente su presencia.

B) DESPLIEGUES DE HUIDA. Cuando el macho detectó la presencia de algún peligro evidente para su prole, o para evitar situaciones conflictivas con individuos de su misma especie optó por correr extendiendo las alas, hecho que los pollos imitaron siguiéndolo. Esta actividad se observó cuando a los conflictos con conespecíficos acudía la o las hembras vocalizando interponiéndose en los territorios donde éstos se suscitaban, incluso se observó que en una ocasión dos machos con pollos cuyos territorios se encontraban demasiado juntos, uno de éstos individuos prácticamente golpeó a un pollo que invadía su territorio, a lo que el padre que se encontraba reanidando salió del nido donde incubaba vocalizando y corrió cerca de su pollo, provocando la llegada de la hembra y la huida del padre con los pollos.

C) EMPOLLAMIENTO. Generalmente ocurrió en las primeras horas de la mañana, al atardecer o durante los períodos de intensa lluvia y viento se observó que el macho vocalizó esponjando el plumaje extendiendo las alas y se colocó en cuclillas a lo que los pollos respondían acudiendo hacia él, colocándose bajo su cuerpo e incluso llegaron a subir a él, mientras que el macho seguía en la misma posición o a veces parado esponjaba el plumaje y realizó movimientos similares a los de acicalamiento acomodando a sus vástagos en su cuerpo, cuya presencia a veces sólo se evidenciaba por sus patas que llegaban a sobresalir.

Es importante mencionar que aunque no se tenía contemplada la categoría de "Pollos solos", se llegó a detectar específicamente en un territorio que los pollos permanecieron solos mientras que el macho y la hembra no estuvieron cerca de ellos, aunque por vocalizaciones ocasionales dentro del territorio se sospechó que ambos se encontraban ahí, éste hecho también fue reportado por Jenni y Betts (1978).

ACTIVIDADES DEFENSIVAS.

A) ACTIVIDAD CONFLICTIVA SIN RAZON APARENTE. Esta actividad fue escasa pues sólo se registró un día, sin embargo se consideró muy importante por la postura defensiva que tomaban los individuos. La actividad se inició en el territorio más norteño de la zona NW: tras vocalizaciones estridentes del macho de ese territorio hacia un punto en la vegetación, la hembra llegó y comenzó a vocalizar al mismo sitio. Lo mismo ocurrió en los dos territorios adyacentes al poco tiempo, éstos

contaban con pollos, aquí las vocalizaciones se hicieron más intensas por parte primero de los machos y luego de las hembras respectivas, incluso en el segundo de éstos territorios que tenía a los pollos de mayor edad (un mes catorce días), éstos imitaban a sus padres vocalizando a un macoyo de vegetación, aquí fue donde la situación conflictiva duró mayor tiempo, provocando la aparición de dos miembros de *Porphyrula martinica* que empezaron a desplazarse muy cerca de los pollos hasta que la hembra notó su presencia y realizó un vuelo local interponiéndose entre ellas y sus vástagos. Por último se detectó ésta misma actividad en un territorio del SE; aquí, además de las vocalizaciones de una pareja, se registró a dos machos más vocalizando a el mismo punto que la pareja, así como la presencia de una *Porphyrula* muy cerca de ellos. Es importante señalar que ésta actividad fue observada sólo un día y se continuó en cada territorio.

B) DESPLIEGUES DE DISTRACCION. Aquí los machos realizan alguno o todos los actos siguientes: se encogen y parcialmente extienden las alas, pisoteando el substrato alternativamente con sus pies, chasquean ambas alas lateralmente, las extienden a la mitad o completamente y golpean el substrato con ellas y cantan fuertemente con notas estridentes ampliamente espaciadas, si no lograba llamar la atención del intruso, el macho a menudo se posaba en el substrato. Esta conducta también fue realizada por la hembra, aunque principalmente por el macho cuando estaba cercano el día de la eclosión de la nidada.

C) ENCUENTROS INTERESPECIFICOS. Esta conducta fue más común identificarla como un patrón anti-depredatorio a individuos peligrosos como lo era *Porphyrula martinica*. En especial, se detectó que al acecho de ella, la hembra en particular optó primero por interponerse entre el depredador y sus vástagos mediante un vuelo local acompañado de vocalizaciones estridentes y comenzaba a caminar muy cerca del intruso; no se llegaron a detectar encuentros más intensos como las descritas por Jenni y Betts (1978). Generalmente el macho al estar permanentemente en el territorio es quien inicia los ataques contra intrusos o depredadores.

D) ENCUENTROS INTRAESPECIFICOS. Se refirió a ataques a individuos de la misma especie y debido a la conducta territorial fueron comunes éstos encuentros que son reducidos a amenazas volando acompañadas de vocalizaciones por parte de la pareja.

E) LLAMADOS. Fue la forma más común de amenaza o de llamar la atención ante cualquier peligro inminente, y constituyó la forma de alertar a la hembra y de alguna forma "avisarle del peligro". Los llamados fueron cualquier tipo de vocalización en mayor o menor grado relacionado con actividad conflictiva.

F) VIGILAR. Se manifestó como observaciones continuas a individuos que representaban algún peligro para la especie y más comúnmente realizada por la hembra, generalmente fue muy discreta en su actividad, pues trató de simular otra, particularmente la alimentación realizando algunos movimientos similares a los de picoteo, pero sin llevar a cabo la alimentación cerca de algún intruso. La vigilancia constituyó un modo discreto y preventivo de mantener a los intrusos alejados del territorio.

OBSERVACIONES CONDUCTUALES.

Las observaciones conductuales registraron un total de 370 740 segundos. Puesto que el muestreo fue continuo por territorio reproductivo se registraron actividades de hembras y machos individualmente, así como interacciones de la pareja; de igual forma se encontraron territorios en diferentes condiciones reproductivas: preanidación, anidación, post-anidación y reanidación. El registro del número total de individuos (algunos de ellos, pertenecientes a los mismos territorios pero registrados durante los tres periodos del día) y de segundos de muestreo por condición reproductiva y por periodo del día se muestra en el Cuadro 14.

CUADRO 14. Registros totales de observación conductual para *Jacana spinosa* durante las diferentes condiciones reproductivas y periodos del día, correspondientes a hembra, macho y la pareja.

Condición Reproductiva	Período del Día	Hembra		Macho		Pareja	
		Seg.	N	Seg.	N	Seg.	N
PREANIDACIÓN	MAÑANA	17130	2	16621	4	20823	5
	MEDIO DIA	14551	3	34310	7	20784	7
	TARDE	12528	3	14100	5	10497	4
ANIDACIÓN	MAÑANA	420	1	8742	2	360	1
	MEDIO DIA	1310	1	7784	2	1275	1
	TARDE	0	0	18994	1	88	1
POST-ANIDACIÓN	MAÑANA	5891	1	7030	4	10056	3
	MEDIO DIA	4248	2	32618	3	2343	1
	TARDE	5090	2	57288	3	6362	3
REANIDACIÓN	MAÑANA	4502	1	15045	1	1446	1
	MEDIO DIA	1507	1	16750	1	242	1

Seg. Segundos totales de observación por periodo del día para cada condición reproductiva.

N. Número total de individuos observados por periodo del día para cada condición reproductiva.

HEMBRA.

PREANIDACION.

Durante ésta condición reproductiva se observaron a ocho individuos (cinco hembras de NW y tres del SE), el período total de observación fue de 44209 segundos; de aquí el mayor porcentaje global para la mañana fue de 50.62% dedicado a actividades defensivas, principalmente en actividades de conflictos intraespecíficos (27.26%) y de vigilancia (13.49%). Las actividades somáticas también tuvieron un importante porcentaje de tiempo con 47.26% de ésta categoría, la alimentación ocupó la mayor parte del porcentaje total con 46.74%. Las actividades de cortejo tuvieron un 2.1% de porcentaje global.

Durante el medio día y la tarde el mayor porcentaje lo ocupó la categoría de actividades somáticas, igualmente la alimentación fue la actividad más realizada con 61.99 y 72.15% respectivamente y las defensivas le siguieron en importancia con un porcentaje global de 18.37 y 27.68% aunque, las actividades de cortejo fueron menores en porcentaje global con 9.73% al medio día, por la tarde no se registró cortejo. Para ambos periodos se observaron tres individuos. (Fig. 7).

ANIDACION.

Para ésta condición reproductiva se observaron a dos hembras (una de SE y otra del NW). El tiempo total de observación fue de 1352 segundos. Durante la mañana y medio día se registró únicamente actividad defensiva exclusiva de conflictos intra e interespecíficos de 100% global para cada período respectivamente. No se hicieron registros de actividad para el período vespertino (Fig. 8).

POSTANIDACION.

Se observó a un individuo en actividad defensiva con un 100% global principalmente de vigilancia que ocupó el mayor porcentaje de tiempo con 73.51%.

Durante el medio día y la tarde se observaron a dos individuos, ambos con mayor presupuesto dedicado a actividades defensivas, siendo la más utilizada la vigilancia con 50.51% para el medio día; siguieron en importancia los llamados con 24.10%; las actividades somáticas mostraron una disminución en presupuesto con 18.22% en actividad de forrajeo. A diferencia del medio día por la tarde se registró actividad de la hembra con los pollos con un 16.62% que podría interpretarse como actividad de cuidado hacia sus vástagos.

Aquí se observaron a cinco hembras (cuatro del NW y otra del SE), por un período de tiempo de 15229 segundos (Fig. 9)

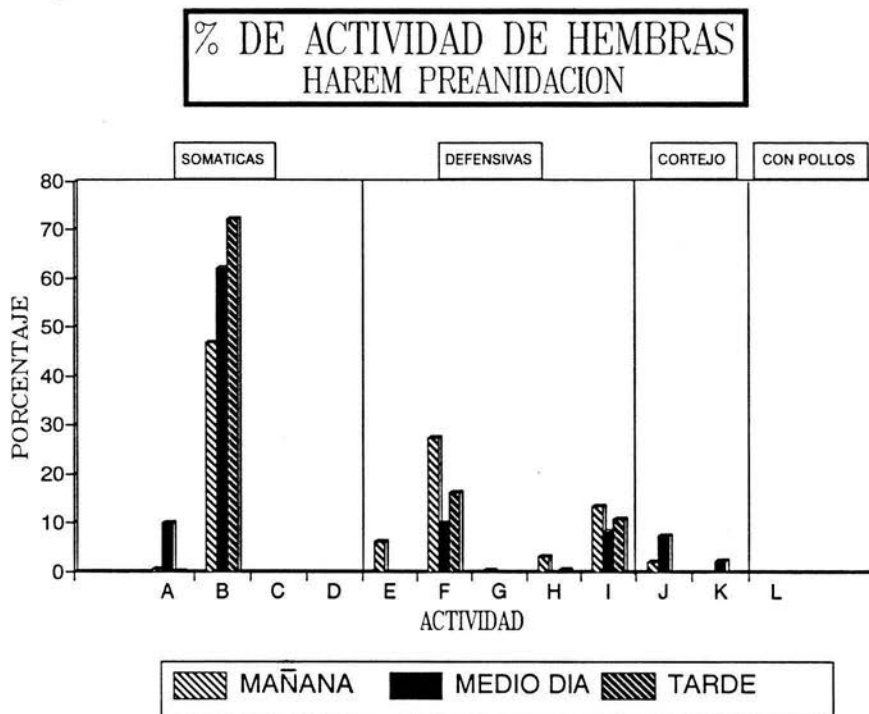


Fig. 7. Actividades realizadas por la Hembra durante la PREANIDACIÓN

SOMÁTICAS

A. Acicalamiento B. Alimentación C. Baño D. Vuelo

DEFENSIVAS

E. Conflictos Interspecíficos F. Conflictos Intraespecíficos
G. Despliegues de distracción H. Llamados I. Vigilar

CORTEJO

J. Invitación K. Llamados

ACTIVIDADES CON POLLOS

L. Hembra con pollos

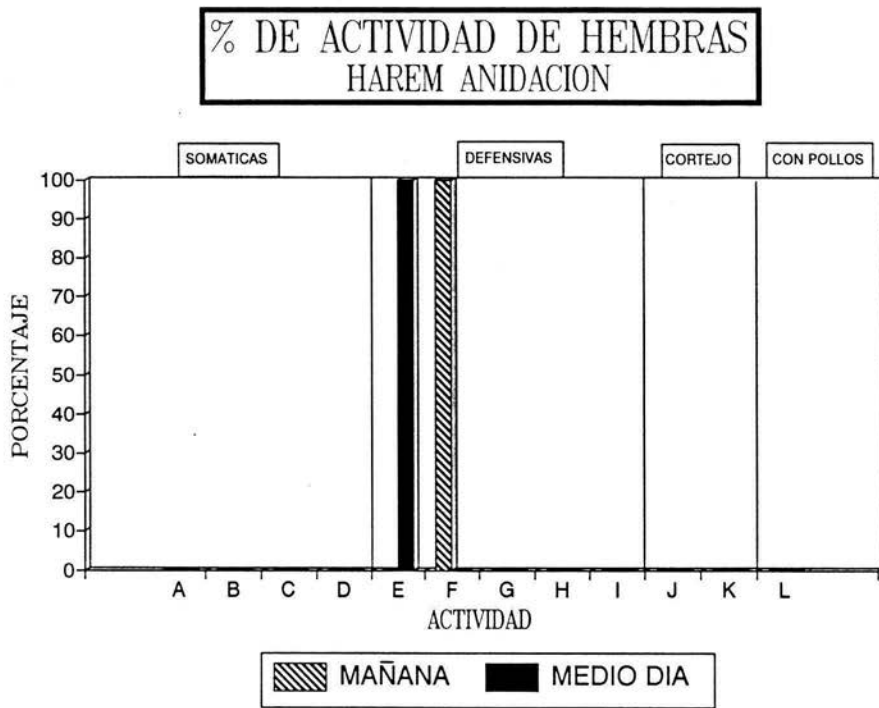


Fig. 8. Actividades realizadas por la Hembra durante la ANIDACIÓN

SOMÁTICAS

- A. Acicalamiento B. Alimentación C. Baño D. Vuelo

DEFENSIVAS

- E. Conflictos Interspecificos F. Conflictos Intraespecificos
G. Despliegues de distracción H. Llamados I. Vigilar

CORTEJO

- J. Invitación K. Llamados

ACTIVIDADES CON POLLOS

- L. Hembra con pollos

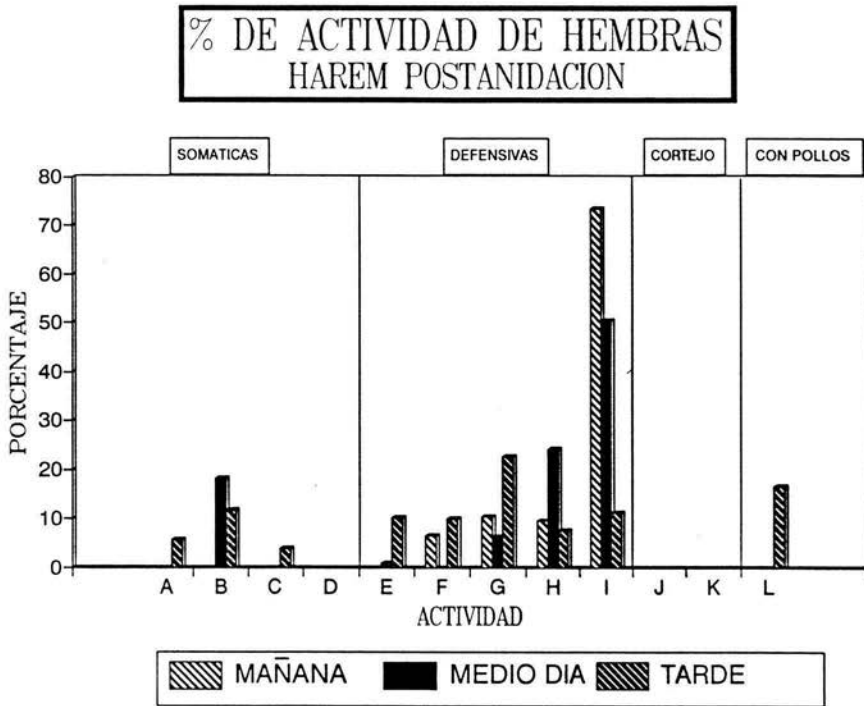


Fig. 9. Actividades realizadas por la Hembra durante la POSTANIDACIÓN

SOMÁTICAS

A. Acicalamiento B. Alimentación C. Baño D. Vuelo

DEFENSIVAS

E. Conflictos Interspecíficos F. Conflictos Intraespecíficos
G. Despliegues de distracción H. Llamados I. Vigilar

CORTEJO

J. Invitación K. Llamados

ACTIVIDADES CON POLLOS

L. Hembra con pollos

REANIDACION.

Solamente se registró actividad durante los períodos de medio día y tarde de la única reanidación de éste estudio en la zona NW, con un total de observación para ésta condición reproductiva de 6009 seg. Durante el medio día, contrariamente a lo que se pudiera esperar, se encontró que el porcentaje más alto se registró en acompañamiento de la hembra con los pollos de 81.56%, siguiéndole las actividades defensivas en importancia con 14.39% teniendo los llamados un 11.39% del total de ésta categoría, las somáticas sobre todo la alimentación tuvo un bajo registro con 4.04%.

Por la tarde se registró el mayor porcentaje en actividades defensivas con 54.14%, teniendo los más altos porcentajes la vigilancia con 31.85% y los conflictos intraespecificos con 15.85%, le siguieron las somáticas con 29.26% y las actividades con pollos que en el periodo anterior fueron muy altas aquí pasaron a ser mínimas, con 16.58% (Fig. 10).

MACHOS.

PREANIDACION.

Aquí se observaron un total de dieciseis machos (ocho del NW, seis del SE y dos del SW), con un tiempo total de observación de 65031 seg. Durante la mañana fueron registrados cuatro individuos, la categoría de actividades somáticas ocupó el mayor porcentaje (66.56%), donde la alimentación fue la actividad más realizada con 52.65% de porcentaje parcial; el cortejo tuvo el segundo lugar en importancia con 19.94% del total y por último las actividades defensivas que totalizaron un 13.49%.

Durante el medio día las actividades somáticas ocuparon el mayor porcentaje con 82.87%, la actividad más realizada fue la alimentación con 79.48%, le siguieron las actividades defensivas con 12.43% y las de cortejo ocuparon el menor porcentaje con 4.69%.

Para la tarde, el mayor porcentaje estuvo en las actividades somáticas con 69.76% la alimentación ocupó el mayor pico en ésta categoría con 69.76%, siguieron en importancia las actividades de cortejo con 21.24%, la actividad más realizada fue la construcción del nido con 18.95% y por último las actividades defensivas con 8.98% (Fig. 11).

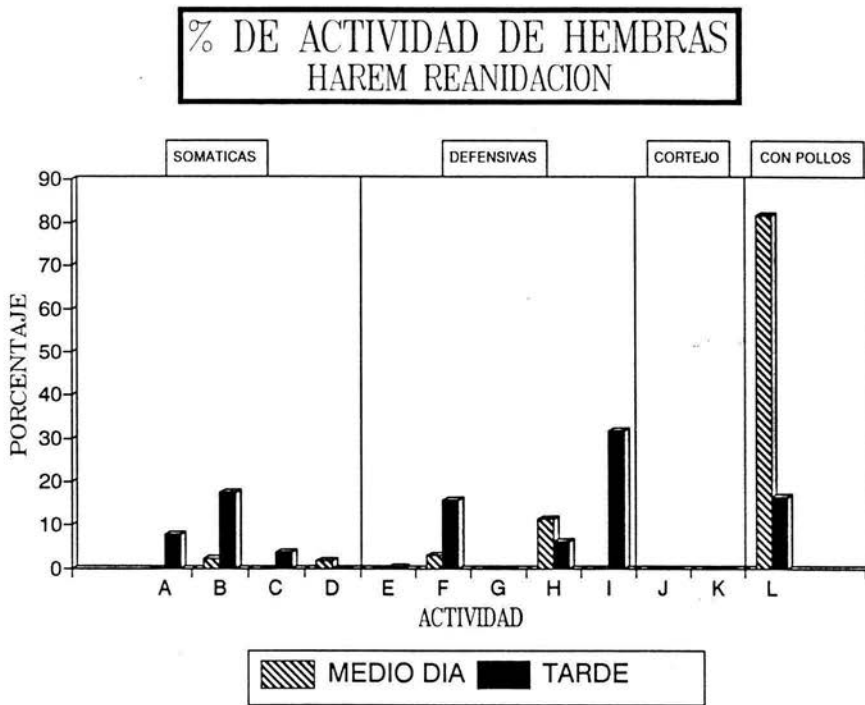


Fig. 10. Actividades realizadas por la Hembra durante la REANIDACIÓN

SOMÁTICAS

A. Acicalamiento B. Alimentación C. Baño D. Vuelo

DEFENSIVAS

E. Conflictos Interespecíficos F. Conflictos Intraespecíficos
G. Despliegues de distracción H. Llamados I. Vigilar

CORTEJO

J. Invitación K. Llamados

ACTIVIDADES CON POLLOS

L. Hembra con pollos

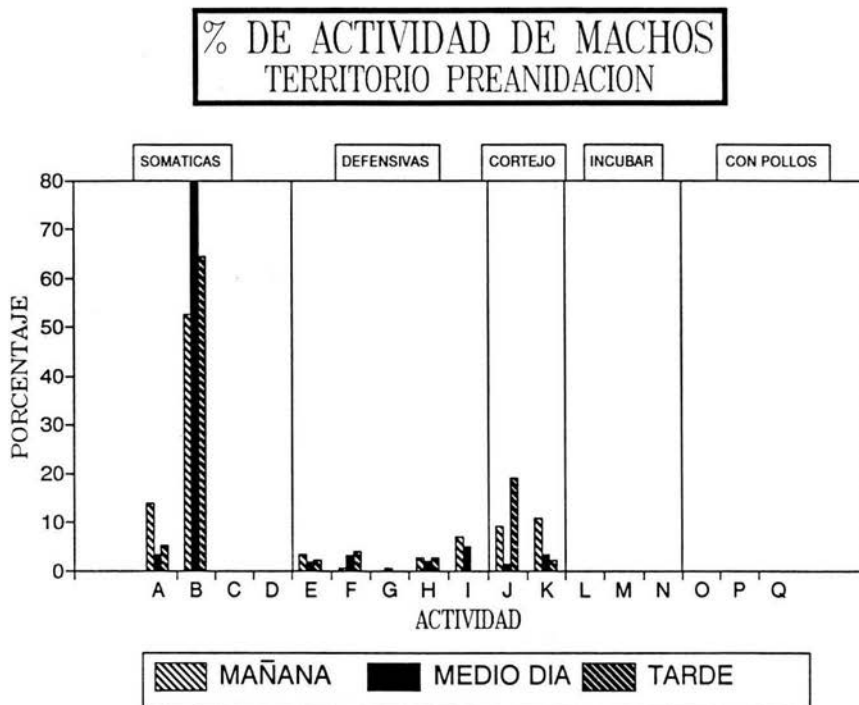


Fig. 11. Actividades realizadas por el Macho durante la PREANIDACIÓN

SOMÁTICAS

A. Acicalamiento B. Alimentación C. Baño D. Vuelo

DEFENSIVAS

E. Conflictos Interspecíficos F. Conflictos Intraespecíficos
G. Despliegues de distracción H. Llamados I. Vigilar

CORTEJO

J. Construcción de nido K. Llamados

INCUBACIÓN

L. Dar sombra M. Incubar N. Mantenimiento del nido

ACTIVIDADES CON POLLOS

O. Empollar P. Huida con pollos Q. Macho con pollos

ANIDACION.

Para ésta condición reproductiva se registraron cinco machos (tres del SE, uno del NW y otro de fuera del área de estudio), por un total de 35520 seg. Durante los tres períodos del día la categoría de incubación fue la más realizada, ocupando los mayores porcentajes del tiempo total con 51.87, 41.13, y 61.84% respectivamente, le siguieron las actividades somáticas en donde el mayor porcentaje lo ocupó la alimentación con porcentajes de 24.59, 22.31 y 32.56% respectivos, las actividades defensivas presentaron un patrón de distribución irregular teniendo un alto rango al medio día con 31.92% y el más bajo por la tarde con 4.58% (Fig. 12).

POSTANIDACION.

De acuerdo a los resultados obtenidos se encontró un mayor pico en el porcentaje de actividad con pollos para los tres períodos del día con porcentajes parciales de 80.34, 68.41 y 66.56%, le siguieron las actividades somáticas principalmente la alimentación con 16.07 y 22.65% para el medio día y la tarde solamente; nuevamente las actividades defensivas fluctuaron irregularmente por la mañana con el rango más alto de 19.65% y por la tarde con el menor rango de 5.9%. En ésta condición reproductiva se registraron diez individuos (ocho machos del NW y dos del SE), que fueron observados por un periodo de tiempo de 96 936 segundos (Fig 13).

REANIDACION.

Durante el medio día la categoría más realizada fue la incubación con 58.85%, donde las actividades con más alto porcentaje fueron dar sombra e incubar con 30.62 y 27.20 % respectivamente, siguiendole las actividades somáticas donde la alimentación fue la más realizada con 23.92%, los menores rangos estuvieron representados por la actividad con pollos con 8.08% y las defensivas con 1.56%; a diferencia de la tarde donde el mayor porcentaje estuvo en actividades somáticas con un 44.68 % parcial de actividad de forrajeo, la incubación con obtuvo un 25.44% parcial, las actividades con pollos tuvieron sólo 11.06% y las defensivas 8.04% global. El tiempo de observación para ésta condición reproductiva fue de 31 795 segundos (Fig 14).

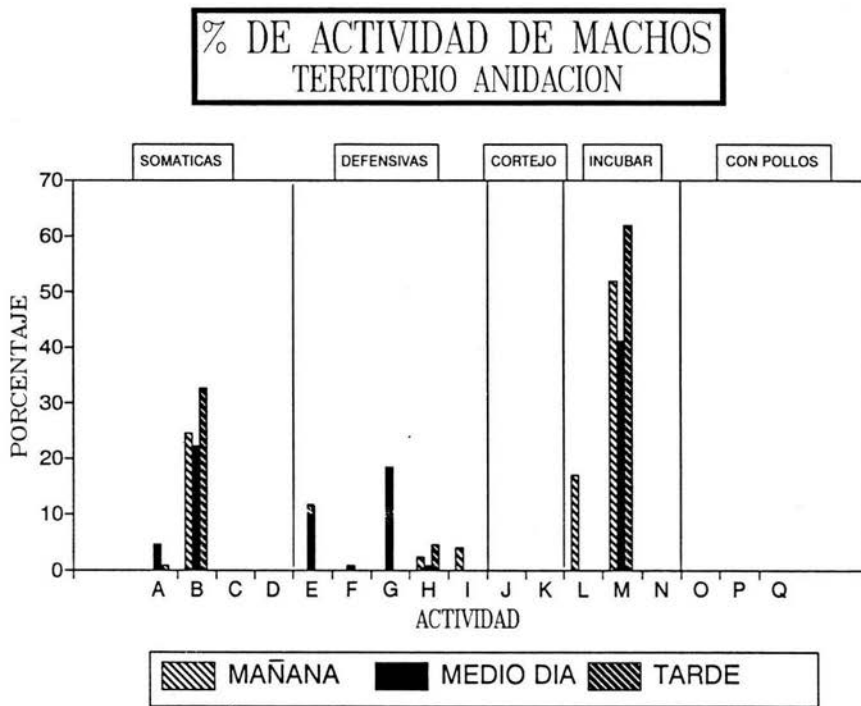


Fig. 12. Actividades realizadas por el Macho durante la ANIDACIÓN

SOMÁTICAS

A. Acicalamiento B. Alimentación C. Baño D. Vuelo

DEFENSIVAS

E. Conflictos Interspecíficos F. Conflictos Intraespecíficos
G. Despliegues de distracción H. Llamados I. Vigilar

CORTEJO

J. Construcción de nido K. Llamados

INCUBACIÓN

L. Dar sombra M. Incubar N. Mantenimiento del nido

ACTIVIDADES CON POLLOS

O. Empollar P. Huida con pollos Q. Macho con pollos

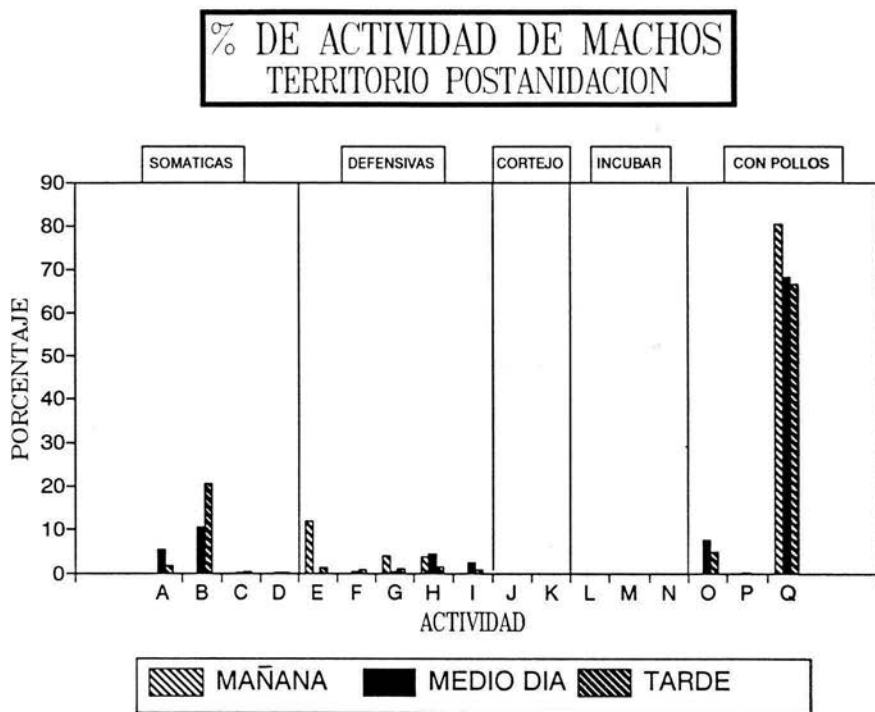


Fig. 13. Actividades realizadas por el Macho durante la POSTANIDACIÓN

SOMÁTICAS

- A. Acicalamiento B. Alimentación C. Baño D. Vuelo

DEFENSIVAS

- E. Conflictos Interespecíficos F. Conflictos Intraespecíficos
 G. Despliegues de distracción H. Llamados I. Vigilar

CORTEJO

- J. Construcción de nido K. Llamados

INCUBACIÓN

- L. Dar sombra M. Incubar N. Mantenimiento del nido

ACTIVIDADES CON POLLOS

- O. Empollar P. Huida con pollos Q. Macho con pollos

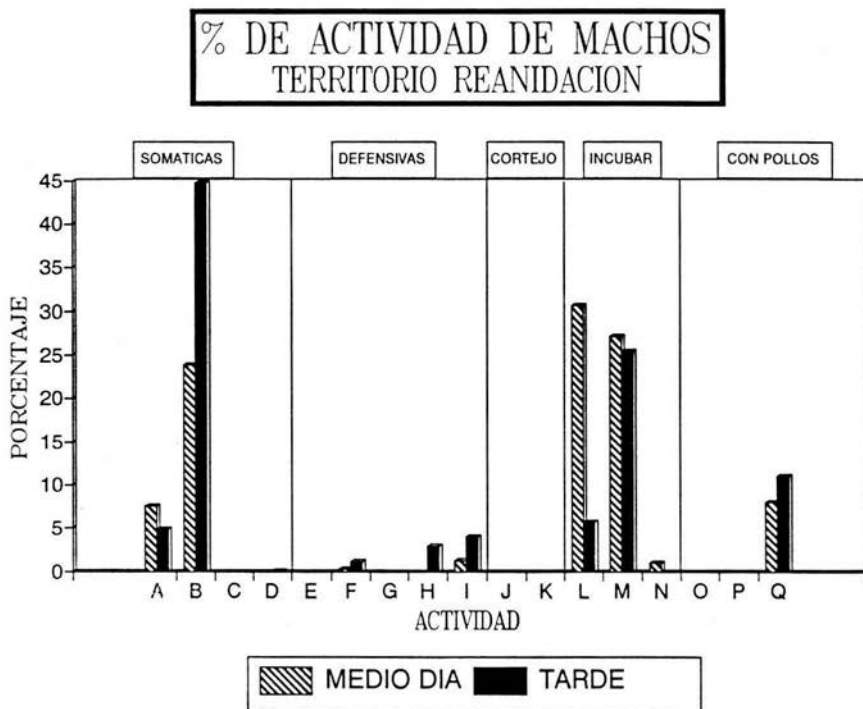


Fig. 14. Actividades realizadas por el Macho durante la REANIDACIÓN

SOMÁTICAS

A. Acicalamiento B. Alimentación C. Baño D. Vuelo

DEFENSIVAS

E. Conflictos Interspecíficos F. Conflictos Intraespecíficos
G. Despliegues de distracción H. Llamados I. Vigilar

CORTEJO

J. Construcción de nido K. Llamados

INCUBACIÓN

L. Dar sombra M. Incubar N. Mantenimiento del nido

ACTIVIDADES CON POLLOS

O. Empollar P. Huida con pollos Q. Macho con pollos

PAREJAS.

PREANIDACION.

Se registraron dieciséis territorios (siete al NW, siete en el SE y dos al SW), los cuales fueron observados por un período de tiempo de 52 109 segundos. Durante los tres periodos del día las actividades de cortejo fueron las más realizadas con un porcentaje que varió de 95.30 hasta 96.87%, siendo la actividad preponderante la actividad de pareja con 93.81, 89.93 y 94.09% respectivamente, comparada con la cópulas, intentos de cópula y llamados. Las actividades defensivas a su vez acuparon rangos desde 3.12% para la mañana hasta 4.69% para el medio día (Fig. 15).

ANIDACION.

Durante esta condición reproductiva se registraron dos categorías de actividades al igual que en el periodo anterior, siendo las defensivas las más realizadas durante los primeros dos periodos del día con 66.66 y 100% respectivamente, por la tarde no se registro actividad de este tipo; en el caso de actividades de cortejo tuvieron un porcentaje de 33.33% por la mañana, para el medio día no fué registrada ésta actividad, en cambio para la tarde se registró un 100% de dicha categoría conductual. Aquí se observaron tres territorios (uno al NW, uno al SE y otro fuera del área de trabajo), con un tiempo total de observación de 1723 segundos (Fig 16).

POST-ANIDACION.

Para ésta condición reproductiva se registraron siete territorios (seis al NW y uno al SE) con un tiempo de observación de 18 761 segundos. Aquí también sólo se registraron dos tipos de categoría tomando mayor porcentaje por la mañana las actividades defensivas con 97.86% donde la actividad más realizada fueron los despliegues de distracción y las de cortejo 2.13% de actividad de pareja, durante el medio día el cortejo fue la actividad más realizada con 69.14% de actividad de pareja y las defensivas ocuparon 30.85%, para la tarde los porcentajes estuvieron más equitativos, siendo un poco mayores las actividades de cortejo con 53.39% de actividad de pareja y las defensivas con 46.60% (Fig. 17)

REANIDACION.

Durante el período de la mañana el cortejo fue la actividad más realizada con 90.45% de actividad de pareja y las defensivas ocuparon un 9.54% de conflictos intraespecíficos, para la tarde sólo se registro 100% de actividad de pareja. El tiempo total de observación para ésta condición reproductiva fue de 1 688 segundos (Fig. 18).

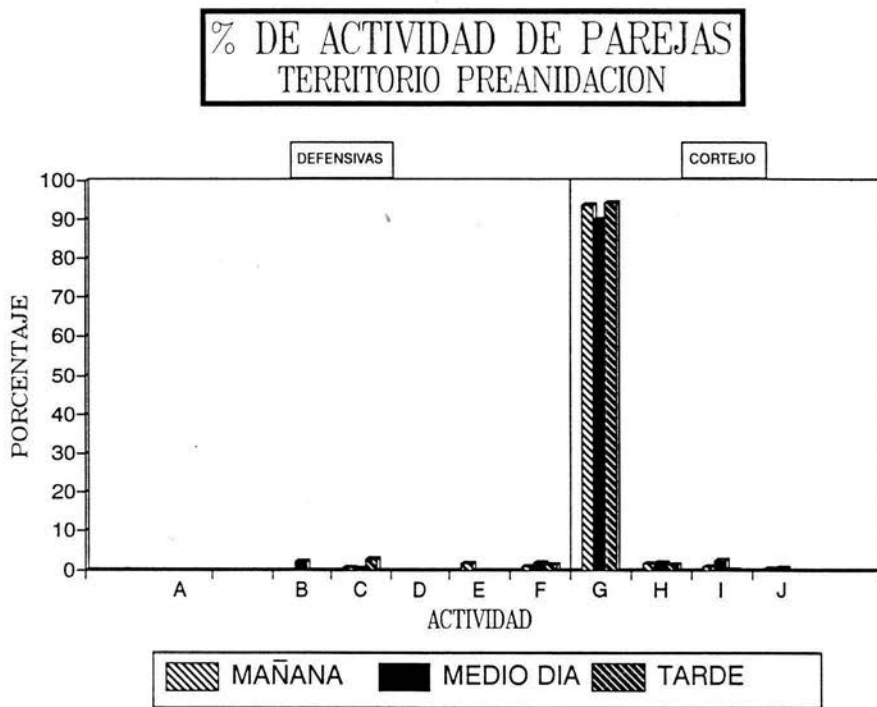


Fig. 15. Actividades realizadas por la Pareja durante la PREANIDACIÓN

DEFENSIVAS

- | | |
|---|--------------------------------|
| A. Actividad conflictiva sin razón aparente | B. Conflictos interespecíficos |
| C. Conflictos Intraespecíficos | D. Despliegues de distracción |
| E. Llamados | F. Vigilar |

CORTEJO

- | | |
|------------------------|-------------|
| G. Actividad de pareja | H. Cópula |
| I. Intentos de cópula | J. Llamados |

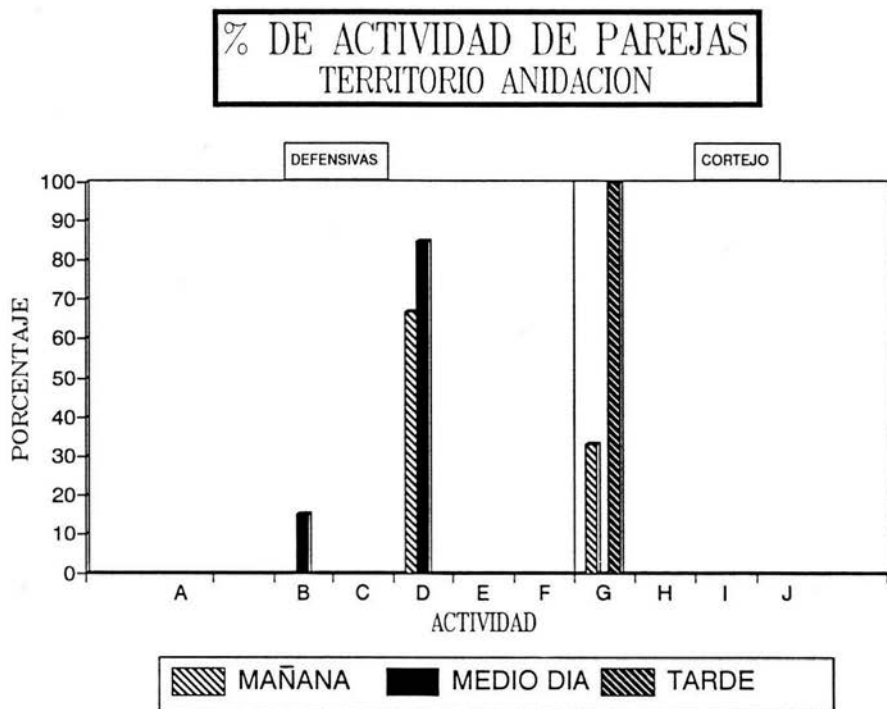


Fig. 16. Actividades realizadas por la Pareja durante la ANIDACIÓN

DEFENSIVAS

- A. Actividad conflictiva sin razón aparente
- C Conflictos Intraespecíficos
- E. Llamados

- B. Conflictos interespecíficos
- D. Despliegues de distracción
- F. Vigilar

CORTEJO

- G. Actividad de pareja
- I. Intentos de cópula

- H. Cópula
- J. Llamados

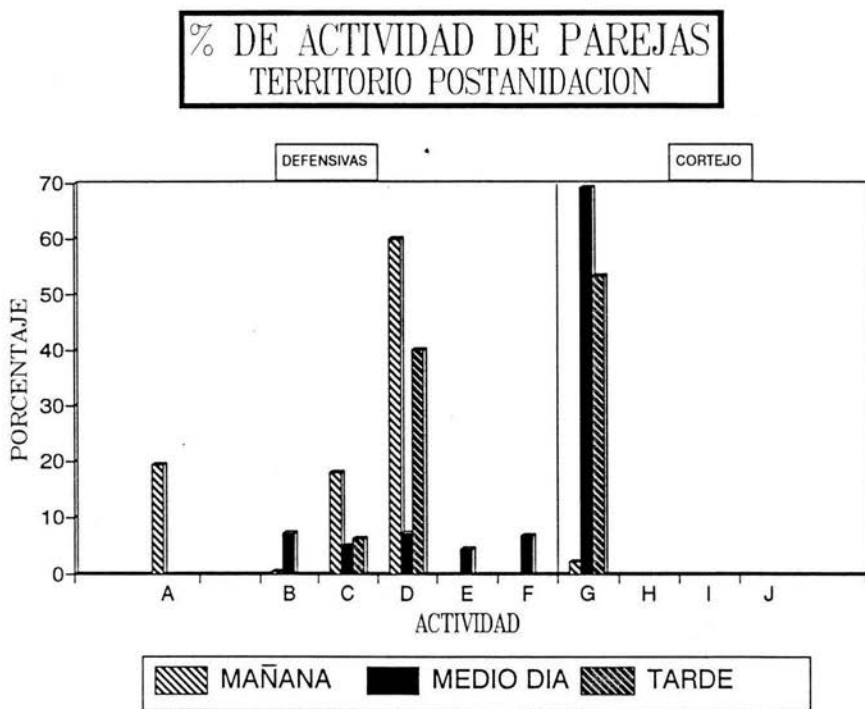


Fig. 17. Actividades realizadas por la Pareja durante la POSTANIDACIÓN

DEFENSIVAS

- A. Actividad conflictiva sin razón aparente
- B. Conflictos interespecíficos
- C. Conflictos Intraespecíficos
- E. Llamados

- D. Despliegues de distracción
- F. Vigilar

CORTEJO

- G. Actividad de pareja
- I. Intentos de cópula

- H. Cópula
- J. Llamados

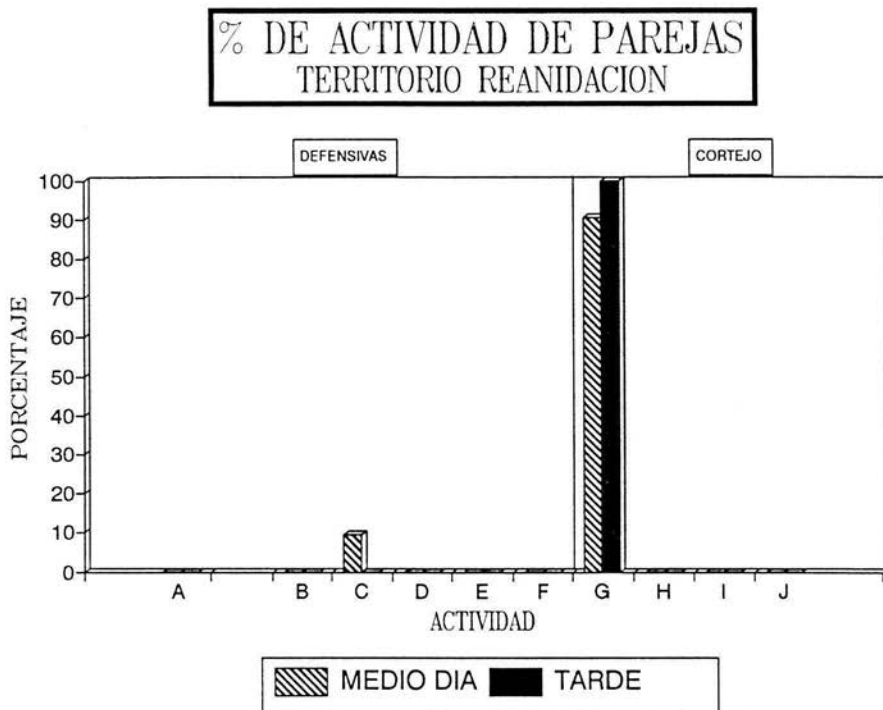


Fig. 18. Actividades realizadas por la Pareja durante la REANIDACIÓN

DEFENSIVAS

- A. Actividad conflictiva sin razón aparente
- B. Conflictos interespecíficos
- C. Conflictos Intraespecíficos
- D. Despliegues de distracción
- E. Llamados
- F. Vigilar

- B. Conflictos interespecíficos
- D. Despliegues de distracción
- F. Vigilar

CORTEJO

- G. Actividad de pareja
- I. Intentos de cópula

- H. Cópula
- J. Llamados

DISCUSION.

DIMORFISMO SEXUAL.

Jacana spinosa presenta un dimorfismo sexual inverso, siendo la hembra mayor que el macho llegando a superarlos hasta en un 75% en el peso corporal (Jenni, 1972; Jenni y Collier, 1974; Jenni y Betts, 1978; Betts y Jenni, 1991). Jenni y Betts (1978), sugieren que la talla pequeña del macho es adaptativa para que no compita por el alimento con sus polluelos, pues aparentemente éstos se alimentan más eficientemente si son acompañados por el padre y esto constituye la base de la Teoría Ecológica del Dimorfismo Sexual Inverso en especies poliándricas (Jehl y Murray, 1986). Posteriores estudios de Betts y Jenni (1991) ponen a discusión éste punto, pues se encontró un alto porcentaje de tiempo utilizado por la hembras para su alimentación en estos territorios, incluso su permanencia constante después de la eclosión que junto con un desplazamiento y amplitud de territorio, parecían indicar que la hembra no evita competir por alimento con su pareja y pollos incluso su permanencia es mayor en estos territorios, por lo tanto, concluyen que no hay evidencia de que su talla mayor sea impedimento para que ella siga alimentándose en dichos lugares y que el desplazamiento y ampliación de los mismos son adaptaciones ecológicas para que la pareja no compita con sus vástagos por alimento, además de que la hembra pueda a su vez proporcionar nidadas adicionales.

Jehl y Murray (1986), en contraposición a la Teoría Ecológica de la Inversión del Dimorfismo Sexual, afirman que ésta carece de pruebas contundentes, y, que según lo propone la Teoría Darwiniana de Dimorfismo Sexual Inverso, tales diferencias morfológicas en especies poliándricas están dadas en relación a la selección sexual.

Debido a que en el caso particular de *Jacana spinosa*, el dimorfismo sexual se expresa en el peso del ave durante la reproducción, llegando a pesar la hembra hasta 75 % más que el macho (Jenni y Collier, 1972); a este respecto, Flores (1994) realizó un trabajo de Ecología Trófica durante la temporada reproductiva de esta especie, no encontró diferencias significativas en el peso del contenido alimentario total de hembras y machos como la encontrada por Osborne y Bourne (1977) en *Jacana jacana*, diferencias que puedan ser atribuidas al dimorfismo sexual de la especie.

Sin embargo Flores (1994), expresa que aunque no hubo diferencias significativas en la cantidad de materia inorgánica entre sexos, para las hembras representa en promedio el 50 % del contenido estomacal total, que si bien no puede considerarse como alimento ocupa gran parte en los estómagos en el caso de las hembras. Supone que las diferencias en la dieta estriban en el tipo y cantidad de alimento animal encontrado, que fue diferente y mayor en hembras debido a sus requerimientos de nutrimentos de origen animal para la producción de huevos viables aunado a su intensa actividad reproductiva y antipredatoria. Sugiere que si bien la eficiencia alimentaria fue la misma, la búsqueda hacia un tipo de alimento específico fue diferente y mayor en hembras que en machos.

Tomando en cuenta otro aspecto del dimorfismo sexual, Käläs (1988), hace una revisión del dimorfismo sexual de *Charadrius morinellus*, otra especie poliándrica y propone que el papel de los

sexos en las diferentes actividades reproductivas pueden modificar las características físicas de los individuos; este aspecto también es retomado por Flores (1994) que supone que tal vez la mayor talla de la hembra fue debido a su función de protección y defensa de sus pollos ante depredadores potenciales. Apoyado en el trabajo de Jehl y Murray (1986), sugiere que este tipo de dimorfismo sexual ocurre en aves vadeadoras como *Jacana spinosa* y la evidencia que esto provoca la selección sexual: a su vez afirma que ésta se ve fuertemente influenciada por el OSR (proporción de hembras fértiles por machos sexualmente activos), propuesta por Emlen y Oring (1977), como una medida empírica de la selección sexual, especialmente en especies con sistema de apareamiento con defensa de pareja. Aquí es importante hacer referencia a la intensa competencia intrasexual que existe durante la formación de parejas en *Jacana spinosa* donde los machos compiten entre ellos por territorios reproductivos y las hembras lo hacen entre ellas por el completo control de los machos y territorios, además de que existe un sesgo en la proporción de sexos activos.

FIDELIDAD AL SITIO DE ANIDACION.

La fidelidad al sitio reproductivo es una característica común para algunas especies poliándricas.

A este respecto *Jacana spinosa* mostró tenacidad a ésta área de anidación, reflejada en mayor porcentaje tanto para hembras como para machos con un 66.6%; asimismo se encontró en ambos casos un mayor éxito reproductivo para ambos sexos (75% de éxito), con respecto a aquellos individuos marcados por vez primera en la zona de estudio y considerados como "reproductivos de un año", esto viene a apoyarse con otros estudios de especies poliándricas, como lo es en el caso de *Jacana jacana* que, de acuerdo a Osborne y Bourne (1977), también presentan una alta fidelidad al sitio de anidación.

Oring y Lank (1982), registran una alta fidelidad al sitio de anidación para ambos sexos de *Actitis macularia*, influenciada principalmente por su previa experiencia y éxito reproductivos, para ésta especie territorial y migratoria, suponen además que la llegada previa de las hembras respecto a los machos es debida a que la competencia intrasexual (hecho que también ocurre con *Jacana spinosa*, durante la formación de parejas) ha favorecido a las hembras que establecen territorios primero, no obstante el riesgo de encontrar baja calidad en recursos alimentarios y en las condiciones climáticas, ya que esto se encuentra compensado por la fuerte predicción del éxito como consecuencia de la obtención de múltiples parejas.

Además si tomamos en cuenta que tres de las cuatro hembras mostraron una marcada fidelidad al sitio de anidación pues se localizaron en los mismos territorios que ocuparon en un año previo a éste estudio, se podría suponer que estos individuos tengan la capacidad de establecerse y anidar primero en los habitats disponibles y donde ya han tenido experiencia reproductiva, éste hecho es reportado por Schamel y Tracy (1977) para *Phalaropus fulicarius*, en su estudio registran una baja incidencia de retorno a las mismas áreas reproductivas, sugieren que las que regresan, anidan primero si el habitat está disponible lo cual tiene la ventaja de prolongar el periodo potencial de puesta.

Del resto de los individuos recapturados, los tres machos tuvieron un desplazamiento relativamente corto de su primer territorio reproductivo o en su caso de su primer registro, pues uno de ellos marcado RB-D registrado como flotante en 1992, para éste estudio marcado BAB-D si llegó a anidar aunque no tuvo éxito de eclosión.

Solamente una hembra registró el mayor desplazamiento de todos los individuos con respecto a su primer territorio reproductivo, lo cual de acuerdo con Pitelka et. al. (1974) Cit en Oring et al., 1983 es una adaptación oportunista que permite a los individuos buscar áreas más óptimas para reproducirse.

FORMACION DE PAREJAS Y POLIANDRIA.

Nelson (1972; En Shamel y Tracy, 1977) ha definido la unión de pareja como "la relación especial entre los miembros de una pareja que facilita la cooperación en una o más fases del ciclo reproductivo". La existencia de una pareja está generalmente referida por la presencia de ciertos patrones conductuales únicos entre los individuos.

En el caso de *Jacana spinosa* se observó que una vez establecidos los territorios reproductivos el movimiento de las parejas fue mínimo, aunque en apariencia una hembra con sus dos parejas y dos machos pertenecientes a otro harem abandonaron el área de estudio, observaciones posteriores de algunos individuos de *Jacana* en áreas aledañas nos hacen inferir que solamente desplazaron sus territorios de anidación (De Sucre Medrano. Com. pers.).

Las parejas registradas en *Jacana spinosa* se encuentran fuertemente vinculadas, no obstante el poco tiempo dedicado por una hembra con cada uno de sus machos.

La mayoría de las hembras registradas en este estudio se caracterizaron por manifestar un sistema de apareamiento poliándrico por defensa de recursos (Jenni, 1974; Graul et al., 1977; Emlen y Oring, 1977), y aunque gran parte de las hembras se manifestaron como monógamas dentro del sistema, suponemos que esto se debe a que muchas de ellas poseían otros territorios en zonas vecinas a nuestra área de estudio, lo cual fue confirmado por observación de sus movimientos a otras zonas durante actividades conflictivas principalmente.

La evolución de éste inusual sistema de apareamiento ha sido muy discutido. Jenni y Betts (1978) sugieren que la alta producción de huevos para proveer reemplazos de nidada como una consecuencia de la pérdida por depredación, probablemente facilitó la evolución de la poliandria; sin embargo, suponen que tal estrategia pudo evolucionar sólo si los recursos alimentarios permitieron a las hembras producir tales nidadas.

Betts y Jenni (1991), expresan que la poliandria de *Jacana spinosa* se desarrolló probablemente cuando los machos pudieron incrementar su adecuación asumiendo la mayor parte de

los deberes parentales, mientras que las hembras están libres y recobran los nutrientes y/o capacidad energética para producir reemplazos de nidadas. De esta manera, las hembras y machos de *Jacana* probablemente tienen estrategias reproductivas diferentes que deben ser reflejadas como diferencias mayores en su presupuesto de tiempo, particularmente en aquel dedicado a la adquisición de energía y obligaciones parentales.

Osborne y Bourne (1977), encontraron para *Jacana jacana* evidencia circunstancial de la poliandria donde una hembra aparentemente monógama estableció lazos de pareja con dos machos. Graul (1977) refiere esta relación monógama y poliándrica como un sistema de "multi-anidación rápida". Sugieren que los factores que intervienen en el desarrollo de la monogamia serial de *Jacana jacana* implica un seguimiento conductual ajustado a condiciones ecológicas. Suponen que el hábitat de campos de arroz propio de la especie, constituyen territorios estructuralmente simples y amplios con una vasta distribución de parejas reproductivas. Aquí las hembras están sujetas a una alta destrucción de nidos y descubren una ventaja al poner nidadas secuenciales con un mismo macho, antes que reducir el tamaño de la nidada o aparearse con otros machos. Expresan que fuerzas selectivas pueden estar operando en campos de arroz y estanque (hábitat propio de *Jacana spinosa* en Costa Rica), para la selección de los sistemas de apareamiento de ambas especies de *Jacana*. Proponen que la monogamia serial de *Jacana jacana* puede ser característica de especies reproduciéndose en hábitat simple que tienen una alta fidelidad a la pareja, extensos territorios con abundancia de recursos y son sujetas a una fuerte presión depredatoria.

Colwell y Oring (1988), sugieren que la incidencia a la poliandria en *Phalaropus* una especie poliándrica, migratoria y no territorial puede estar relacionada con la estación reproductiva, sincronía reproductiva de hembras-machos y la proporción de éxito al anidar. Expresan que la asincrónica llegada de los machos favorece la poliandria al realzar las oportunidades para adquirir múltiples parejas y producir múltiples nidadas (Emlen y Oring, 1977; Erkmann, 1983; Reynolds, 1987).

Oring, et al., (1983) indican que la poliandria en *Actitis macularia* está fuertemente influenciada por la proporción de sexos, la sincronía de llegada de los individuos y el nivel de depredación de nidos.

CARACTERIZACION DE NIDOS.

En nuestra área de estudio, al igual que en Costa Rica los picos de anidación para *Jacana spinosa* fueron iniciados para la estación lluviosa, no obstante que la poliandria ocurre a lo largo del año (Jenni y Betts, 1978).

La variabilidad encontrada en las dimensiones propias del nido se debe tal vez a que, como lo expresan Jenni y Betts (1978), no existe una manipulación o tejido de la vegetación que lo conforma, es decir no hay una construcción como tal, que le de una forma definida, de aquí dicha variabilidad, tanto en las dimensiones como en el espesor de la estructura.

En cuanto a la vegetación utilizada por la especie para construir los nidos, es importante considerar que el ave dispone de los materiales vegetales que tiene a su alcance en el territorio, los cuales únicamente reúne y compacta. Puesto que la vegetación presente estuvo representada principalmente por especies acuáticas, es por esto que las mayormente utilizadas correspondieron a *Pistia stratiotes* (lirio nativo) y *Eichornia crassipes* (lirio introducido), dos clases de lirio muy comunes en las áreas inundadas de la zona de estudio; en lo referente a la frecuencia de especies utilizadas en la construcción de los nidos, se encontró que la más común es la familia *Gramineae* o pastos que aunque no son especies silvestres, si son comunes, puesto que son inducidas por el hombre al transformar éstas áreas a potreros para el pastoreo del ganado.

Respecto a la cobertura vegetal para los nidos de *Jacana spinosa*, es común como se mencionó anteriormente, encontrar manchones de pasto creciendo a lo largo del transecto e incluso algunas áreas son pastizales inundados que al igual que el crecimiento y altas densidades de dos especies acuáticas como son *Thalia sp* (popal) y *Eichornia crassipes* (lirio introducido), llegan a ser una útil cobertura vegetal para los nidos de la especie. Es importante destacar que la cobertura vegetal mayor que pudo estar compuesta por mangle, estuvo restringida a los márgenes del área de estudio, puesto que los parches de este tipo de vegetación sólo se localizaron ahí, por tal razón sólo los nidos ubicados en éstas partes tuvieron este tipo de cobertura vegetal.

Es importante hacer notar que las especies poco comunes tanto para la construcción de los nidos como conformando la cobertura vegetal son especies semi-acuáticas o anfibias desplazadas hacia las zonas inundadas (Rzedowski, 1981).

Jenni y Betts (1978), mencionan que la mayor parte del comportamiento de construcción del nido, más que propio de construcción, lleva implícita una función comunicativa dentro de la pareja, inferen que la falta de éxito al construir un nido más firme y conspicuo, podría ser una adaptación anti predatoria para proteger a los huevos de la visión de predadores cazadores visuales. Sin embargo el Orden Charadriiformes se caracteriza por construir nidos pobres, la mayoría ponen sus huevos en el suelo y muy pocos preparan el sitio. Concluyen suponiendo que quizá *Jacana spinosa* no ha evolucionado en la habilidad de construir nidos más firmes debido a su inercia filogenética.

TAMAÑO DE NIDADA, EXITO REPRODUCTIVO Y REANIDACION.

Las presiones predatorias y la destrucción del nido parecen ser importantes en la adaptatividad del sistema reproductivo (Osborne y Bourne, 1977)

El tamaño de las nidadas en especies poliándricas ha sido muy discutido. Osborne y Bourne (1977), sugieren que hay algunas evidencias de que las presiones predatorias limitan el tamaño de nidada en aves tropicales con nidos descubiertos, aunque es desconocido para jacanas. Sin embargo doce especies de aves playeras poliándricas enlistadas por Oring y Knudson (1972) tuvieron reducción en el tamaño de nidada.

Concluyen apoyando la interpretación de Jenni (1974), que el tamaño pequeño de la nidada en *Jacana spinosa* es una adaptación de las hembras para poner nidadas adicionales antes que permitir a otras hembras poner sólo una nidada bajo escasas condiciones alimentarias.

En éste estudio casi el total de nidos que fueron registrados ya estaban completos, debido a que los muestreos se realizaron periódicamente y el alto crecimiento de la vegetación que impidió una mejor visibilidad de la actividad reproductiva incluso un nido no fue registrado y sólo por la presencia de los pollos después de la eclosión se infirió su existencia. Sin embargo el único nido que fue monitoreado desde su inicio hasta la eclosión de los pollos, no tuvo el mismo período de tiempo de desarrollo embrionario que ha sido reportado para la especie en otras localidades, desgraciadamente no existen suficientes datos para suponer una diferencia en el período de incubación influenciada por factores biogeográficos como lo pudiera ser la latitud.

Tal como la proporción de sexos y sincronía reproductiva influyen en la incidencia a la poliandria, lo hace el nivel de depredación de nidos. No obstante la depredación como último factor, puede jugar un papel clave en el desarrollo de los patrones de incubación del macho (Emlen y Oring, 1977; Oring, 1982), actualmente la depredación puede limitar o facilitar la poliandria por defensa de recursos (Oring, et al., 1983).

Betts y Jenni (1991) en Turrialba, Costa Rica han establecido el bajo éxito reproductivo de la especie, estimado en un 50% o menos para 1991.

Osborne y Bourne (1982) reportan un total de pérdida de nidada de 84.6 % de 52 nidos de *Jacana jacana*, en una localidad de Burma, Guyana.

Oring, et al. (1983) registra que *Actitis macularia* tuvo un éxito de eclosión de sólo 39 % durante nueve años en una pequeña isla en Minnesota.

Los resultados de la alta pérdida de nidadas apoyan la Hipótesis del Reemplazo de Nidada que argumenta que, la pérdida excesiva de nidos crea adaptaciones poliándricas para ambos sexos, si la hembra se libera de sus obligaciones parentales puede forrajear más rápidamente y proporcionar reemplazos de nidadas (Jenni, 1974; Emlen y Oring, 1977).

Contrariamente a lo estimado en años anteriores para este estudio no se registraron reemplazos de nidada (De Sucre Medrano, Com. pers).

Al igual que en el estudio de Betts y Jenni (1991) sólo se registro una reanidación. Esto también pudo estar fuertemente influenciado por lo corto de la estación reproductiva de este estudio con respecto a años anteriores (De Sucre Medrano, Com pers), lo cual tal vez se debe a que existieron fuertes presiones predatorias de *Porphyryula martinica*, que se hicieron más intensas y frecuentes después de la eclosión, por lo que los machos tendieron a abandonar los territorios reproductivos poco después de tener éxito con sus nidadas (caso particular de todos los machos del sistema NW y uno del sistema SE), no iniciando reanidaciones en estos sitios, esto se ve apoyado por Jenni y Betts (1978),

que suponen que para la especie es más importante la presencia de los pollos que de los nidos, pues éstos últimos son fáciles de reponer lo que no sucede con los pollos.

TERRITORIALIDAD Y TAMAÑO DE TERRITORIO.

Jacana spinosa, tiene un sistema reproductivo territorial (Jenni y Betts, 1978; Betts y Jenni, 1991). Para este estudio se observó un desplazamiento y amplitud de territorios reproductivos después de la eclosión de los pollos. Se midieron tres territorios de la zona NW, en donde se detectó ampliación una vez que los pollos eclosionaron, al siguiente día del nacimiento de los mismos, el macho ocupó la mayor parte de su tiempo en caminatas con ellos en busca de alimento; incluso en ésta zona NW, se detectó una intensa actividad conflictiva durante un periodo de nueve días, pues se encontraban tres territorios vecinos con pollos donde uno de los machos se encontraba reanidando, sus vástagos al tener menos cuidado por parte del padre, se alimentaban ocasionalmente solos por el territorio y frecuentemente invadían los dos territorios vecinos.

También otros machos invadían su territorio agrediendo a los pollos (que eran los de mayor edad con respecto a sus vecinos), lo que ocasionaba que los conflictos entre individuos fueran constantes, sobre todo la presión ejercida sobre éste macho que reanidaba, una vez que éste individuo perdió la nidada se detectó que los conflictos disminuyeron notablemente, pues el macho dedicado nuevamente al cuidado de su prole y por consiguiente a su territorio evitando en lo posible la invasión, aunque se continuó con la tendencia a la ampliación de los mismos y que junto con la fuerte presión predatoria en éste sistema en especial, tal vez tuvo la mayor influencia en que los individuos emigraran a otras zonas, no iniciándose reanidaciones y por tanto acortando el ciclo reproductivo.

Este aspecto también es registrado por Flores (1994), que en su trabajo de Ecología trófica sugiere que dicho desplazamiento y amplitud de los territorios pueden ser adaptaciones ecológicas para que la hembra pueda proporcionar nidadas adicionales y evitar la competencia con sus vástagos, es posible que además de la alimentación, otras actividades inherentes a los volantones influyan en la ampliación de los territorios, como puede ser el aprender a volar y la exploración de otras áreas por la tendencia a independizarse de los padres.

CONDUCTA REPRODUCTIVA.

Para la discusión global de los patrones conductuales presentados por la especie, se dividieron y compararon en las cuatro fases de la reproducción (preanidación, anidación, post anidación y reanidación), las cuales incluyeron las diferentes categorías conductuales según fueron requeridas para hembras, machos y parejas; asimismo se hizo énfasis en actividades particulares que destaquen por su importancia dentro de cada categoría.

Tal y como ya se expresó, la poliandria probablemente se desarrolló cuando los machos incrementaron su adecuación asumiendo la mayor parte de los deberes parentales, mientras que las

hembras libres recobran los nutrimentos y/o capacidad energética para producir reemplazos de nidada (Emlen y Oring, 1977).

De esta manera, las hembras y machos de *Jacana spinosa* tienen estrategias reproductivas diferentes mayores en presupuesto de tiempo, particularmente en aquel dedicado a la adquisición de energía y obligaciones parentales (Betts y Jenni, 1991).

PREANIDACION.

Durante la etapa de preanidación, ambos sexos mostraron un alto índice en actividades somáticas, en especial el forrajeo, esto ya fue corroborado por Betts y Jenni (1991) para la especie de este estudio y por Osborne y Bourne (1977), para *Jacana jacana*; en cuanto a las actividades defensivas, los conflictos inter e intraespecíficos estuvieron motivados por invasión territorial de otras especies, para el macho se concentraron en manifestaciones defensivas más discretas, dada su permanencia en el territorio son los primeros en manifestar esta actividad ante peligro o intrusos dentro del mismo, o bien como lo expresa Stephens (1984a) los ataques de los machos durante la preincubación sugieren que éstos procuran disuadir a otros individuos de habitar las áreas cercanas a los futuros nidos.

En cuanto a las actividades de cortejo, las invitaciones de la hembra no siempre provocaron la "monta" del macho y éstas ocuparon poco porcentaje de tiempo, esto es comprensible por lo rápido de las cópulas en aves al igual que los llamados. En lo referente al macho éste realizó la construcción del nido dedicando un mayor porcentaje de tiempo durante la mañana con 9.11% y por la tarde 18.95%, en este sitio se registraron todas las invitaciones y cópulas. Jenni y Betts (1978), sugieren que la conducta de construcción del nido muestra una diferente forma de la inversión en los papeles sexuales, pues aunque la hembra llevó a cabo movimientos similares a los de construcción, éstos han sido conservados por su valor comunicativo dentro de la pareja y no fueron registrados en tiempo, pues como nuestros datos lo muestran todas las funciones de construcción son realizadas por los machos.

Respecto a la actividad de pareja fue poca la conducta defensiva, el más alto porcentaje se presentó en actividades de pareja, aquí es importante hacer referencia a que esta conducta además de que tiene una función comunicativa al reforzar los lazos de la pareja complementa la alimentación de los individuos; como lo manifiestan Betts y Jenni (1991) las cópulas e intentos de cópula tienen un gasto mínimo de tiempo.

ANIDACION.

En el caso de las hembras, únicamente se registraron patrones conductuales defensivos, aquí los que se manifestaron fueron los conflictos inter e intraespecíficos durante la mañana y el medio día, esto tal vez se debe en el caso de los conflictos interespecíficos a la gran cantidad de especies sobre

todo de aves que interactúan en los sitios de anidación de **Jacana**, es común que éstas se acerque a alimentarse a éstas áreas llegando a provocar encuentros.

En el caso de los conflictos intraespecíficos tal vez se deben a la intensa competencia intrasexual que aún persiste no obstante la delimitación de los territorios, sin embargo es probable el desplazamiento de individuos de los territorios. No se registró ninguna actividad somática por parte de la hembra, debido al corto tiempo en que fue registrada actividad para éste individuo existe un sesgo en las observaciones a este individuo en particular, pues incluso no hubo registros para el período de la tarde para ninguna actividad. Estos datos no pueden ser apoyados pues como lo expresó Jenni y Betts (1978), Betts y Jenni (1991) y Flores (1994), los presupuestos de tiempo dedicados al forrajeo por parte de las hembras no son disminuidos (mucho menos suspendidos) debido a los altos requerimientos de nutrientes necesarios para la producción de las nidadas a sus múltiples parejas.

En el caso de los machos, se registró un alto porcentaje en alimentación, sin embargo al igual que Betts y Jenni (1991) lo expresan, la incubación ocupó el mayor porcentaje de actividad del individuo, principalmente en el período de la mañana y la tarde que es cuando la incidencia solar se manifiesta de modo permanente sobre la nidada; Betts y Jenni (1991), expresan que probablemente el decremento en el forrajeo de los machos tiene respecto a otras actividades, un efecto menor en machos aptos, incluso cuando el tiempo dedicado al forrajeo se reduce como en este caso, en algunas partes del día, al parecer los individuos son capaces de satisfacer sus necesidades durante las cuatro semanas de incubación.

Las actividades defensivas ocuparon poco porcentaje de tiempo, pues debido a su actividad de incubación, el macho tendió a ser menos evidente en esta etapa reproductiva que en cualquier otra, y únicamente se manifestó como lo expresa Stephens (1984a), cuando algún intruso tuvo una aproximación espacial hacia el nido, o bien como lo expresó Flores (1994) y por observaciones personales, que cuando la eclosión de la nidada estaba próxima, el macho se mostró menos tolerante con cualquier tipo de intruso cercano a donde incubaba, incluso con especies ante las cuales no había manifestado anteriormente conducta agresiva.

La pareja presentó en ésta etapa un alto porcentaje en actividades defensivas como fueron los despliegues de distracción y conflictos interespecíficos, sobre todo al medio día, lo cual viene a confirmar la función anti-depredatoria de ambos sexos hacia el nido protegiéndolo de especies que consideran peligrosas, en esta etapa es común ver que el macho coopere con su pareja para tratar de alejar a intrusos, a diferencia de la etapa de post-anidación y aun en reanidación donde la hembra se encarga de enfrentar al intruso de manera más agresiva, mientras el macho se aleja con los pollos, reflejando el mayor valor de los pollos respecto al nido para la pareja. A diferencia de la fase de preanidación donde tuvo un alto porcentaje la actividad de pareja, durante la anidación se manifestó muy poco ésta conducta en los individuos, éste hecho como lo expresa Jenni y Betts (1978), sugiere que las hembras poliándricas al consumir menos tiempo con un macho incubador crean la errónea impresión de que el vínculo de la pareja se ha roto, siendo que ésto constituye uno de los múltiples factores que influyeron en la evolución de la poliandria simultánea.

POST-ANIDACION.

En ésta etapa es importante destacar que una vez que nacieron los pollos, organismos de *Porphyrula martinica* principal depredador de la especie se hicieron presentes desde el día de la eclosión cerca de los nidos, lo cual hizo prescindible la presencia de la hembra en los territorios, especialmente en la zona NW donde se encontraba un macho marcado BRB-D, con nido muy cercano a la zona de manglar, su pareja era una hembra BBB-D, que para ésta fase era biándrica en el área de estudio, con otro macho marcado AAA-D.

La hembra durante esta fase reproductiva, manifestó un bajo porcentaje en el forrajeo y en general en todas las actividades somáticas, sin embargo tuvo un alto consumo de tiempo en actividades defensivas principalmente la vigilancia, despliegues de distracción y llamados; estos resultados se encuentran apoyados por la sugerencia de Betts y Jenni (1991), que expresa que una vez que los pollos nacen, la estrategia reproductiva de la hembra poliándrica es de protección, concentrando sus actividades de mantenimiento en territorios con pollos y proporcionando protección ante depredadores potenciales, en el caso de la vigilancia es una protección que no se manifiesta, y aunque los conflictos inter e intraespecíficos tuvieron poco porcentaje de tiempo muchos de ellos se suscitaron cuando la hembra estaba en el territorio; Stephens (1984a), expresa que si existe evidencia directa de que los pollos de *Jacana* son sujetos a depredación de algunas especies territoriales y que los conflictos interespecíficos son un medio para reducir tal depredación. Además durante ésta etapa se registró de modo evidente un 16.62% de actividad de la hembra con los pollos en la tarde, lo que viene a apoyar su función protectora, así como un vínculo parental y complementa su actividad de forrajeo. Stephens (1984a), supone que debido a que las hembras son más grandes que los machos, son mucho más efectivas al prevenir la depredación de los pollos, además expresa que mientras en muchas ocasiones se concluye que las hembras de *Jacana spinosa* proporcionan poco o ningún cuidado parental; el papel de las hembras en la defensa de los pollos es muy importante en la historia de vida de la especie. Si bien Jenni y Betts (1978), también registraron ésta actividad de la hembra con los pollos, en circunstancias que, de acuerdo a sus observaciones parecían ser raras y accidentales.

En el caso de los machos, tuvieron un bajo porcentaje en la alimentación solos y en todas las demás actividades somáticas, y aunque aquí aparecen los vuelos que van a constituir un eficaz medio de desplazamiento que aunque tuvieron poco porcentaje de tiempo dada la territorialidad de la especie, son importante para la defensa y protección de los pollos.

Las actividades defensivas también se presentaron poco; sin embargo las actividades con pollos sobre todo los paseos tuvieron el más alto porcentaje, Jenni y Betts (1978), hacen referencia a la importancia del padre en la eficiencia alimentaria de los pollos, pues aunque no se ha reportado que les proporcione el alimento, tiene una influencia decisiva para que los polluelos encuentren el alimento, además de que el estar simplemente cerca de los pollos es aparentemente una importante forma de atención parental, disminuyendo la posibilidad de depredación.

Es importante mencionar que el tiempo dedicado al empollamiento es bajo respecto a otras especies, lo que hace que los pollos se encuentren más conspicuos y visibles a los depredadores.

Durante esta fase la actividad de la pareja mostró un porcentaje mayor para los despliegues de distracción dentro de las actividades defensivas, a este respecto Jenni y Betts (1978), expresan que *Jacana spinosa* realiza este tipo de conducta a depredadores potenciales después de ataques directos fracasados para rechazar a dichos.

El resto de conductas defensivas tuvieron porcentajes altos, en especial los conflictos intraespecíficos, Stephens (1984a), supone que los ataques en conjunto son mucho más efectivos que aquellos realizados por algún miembro de la pareja de modo individual; además la vigilancia fue igualmente alta en porcentaje, lo cual contribuye disminuyendo y previniendo más eficazmente los conflictos sobre todo de tipo interespecífico que tuvieron un bajo porcentaje de tiempo. Esto viene a reflejar que si bien los despliegues de distracción además de mostrar de alguna manera el nivel de depredación al que se encuentra sujeta la especie en ésta etapa reproductiva, en particular para este estudio, son un medio menos violento para rechazar a los depredadores potenciales, pues en lo posible *Jacana spinosa*, trata de evitar peleas o enfrentamientos directos con especies peligrosas para su prole, lo que se ve reflejado por el bajo porcentaje en conflictos inter e intraespecíficos con respecto a los despliegues de distracción no sólo en este caso de parejas, sino también en la actividad defensiva de la hembra en particular.

Aunque la actividad conflictiva sin razón aparente fue solamente detectada una ocasión, su efecto sobre los individuos es muy significativo, pues alerta a toda la comunidad de un área, provoca el gregarismo o la unión entre los individuos independientemente de la etapa reproductiva y constituye un importante factor de depredación ya sea por lo que en sí causa la conducta defensiva de las jacanas, o bien porque ésto provoca distracción de los adultos hacia su prole que puede traer como consecuencia la depredación de la misma por otros individuos como *Porphyrula martinica*. Nuevamente se encontró un alto porcentaje en la actividad de pareja, lo cual muestra que la especie se encuentra sujeta a diversas presiones a lo largo de la temporada reproductiva, trata de mantener de modo constante un vínculo parental.

REANIDACION.

Como ya se mencionó, solamente se registró una reanidación que correspondió a un macho marcado AAA-D, que se encontraba al NW de la zona de estudio, este individuo tenía como vecinos a dos machos más, uno BRB-D, que al verse sujeto al acoso constante de *Porphyrula* una vez que eclosionaron los pollos, tendió a ampliar su territorio. Ambos pertenecían a la misma hembra marcada BBB-D; el segundo macho vecino marcado BBV-D también tenía pollos y con la misma tendencia a ampliar su territorio pertenecía a otra hembra AAB-D. Bajo tales circunstancias el macho que reanidaba se encontraba sujeto a una gran presión por parte de los machos vecinos, pues a la vez que trataba de ampliar su territorio para el paseo con sus polluelos provocaban situaciones conflictivas con éste macho, que alternaba su tiempo para cuidar a sus polluelos y atender su nido.

La hembra tuvo un bajo porcentaje en general para todas sus actividades somáticas incluyendo la alimentación. Las defensivas tuvieron mayor porcentaje en conflictos intraespecíficos, llamados y

vigilancia; esto viene a reflejar la situación conflictiva que la hembra guardaba para sus dos machos y con la pareja vecina, especialmente el que tenía pollos más pequeños, pues al querer ampliar su territorio tendió a invadir el del macho que reanidaba provocando conflictos constantes, los llamados en general tuvieron una función comunicativa y de amenaza para la pareja y otros conespecíficos. Además se encontró nuevamente un 81.56% para el medio día y un 16.58% por la tarde de tiempo dedicado por la hembra en actividad con los pollos comparada con un 8.08% y 11.06% para el macho en los mismos periodos del día; Jenni y Betts (1978), sugieren que algunos patrones de conducta paternal como el empollamiento, son conservados por la hembra y que estos llegan a realizarlos bajo circunstancias especiales (como las presentes en ésta fase de la reproducción), es posible que la actividad con los pollos además de la función primordial de protección, llegue a reforzar un vínculo paternal entre la hembra y sus vástagos.

Para los machos se encontró un máximo porcentaje en la alimentación respecto al resto de las actividades somáticas, si bien la alimentación en sí, es importante para el individuo, no es primordial dada la adaptación del macho a la poliandria, por lo cual sugerimos que el alto índice de actividad alimentaria lleve implícita una función tanto de atención a la nidada como a los pollos, pues al llevar a cabo recorridos a lo largo del territorio durante su alimentación, el individuo tiene una mejor perspectiva de lo que ocurre a su alrededor.

Las actividades defensivas estuvieron escasamente representadas en porcentaje de tiempo, siguiendo un patrón más o menos similar a aquel adquirido por el macho durante la fase de anidación, teniendo más bien una conducta defensiva discreta.

En cuanto a las actividades de incubación, ésta y dar sombra fueron las que presentaron mayor porcentaje, aun respecto a las actividades con pollos. Aquí es importante mencionar que una vez que la hembra mostró mayor cuidado a los pollos, el macho enfocó su atención en la nidada, sin embargo no dejó de atender a sus pollos hasta la pérdida de su nido que ocurrió nueve días después de su registro, momento en el cual él volvió a asumir la completa responsabilidad de los pollos y la hembra se enfocó a sus actividades defensivas y de atención hacia sus otras parejas, lo cual viene a constatar que tal vez el acompañamiento de la hembra con los pollos no sea un patrón conductual que de algún modo disminuya su potencial poliándrico.

Respecto a la actividad de pareja, se registró un bajo porcentaje de conflicto intraespecífico en las actividades defensivas, lo cual refleja que es más común que la pareja se enfrente a un individuo de su misma especie dada la ampliación de los territorios vecinos, que a otros de especie distinta. De algún modo el macho es más eficiente en su protección estando junto a los pollos alejándolos o escondiéndolos, mientras que la hembra hace frente a un intruso o depredador potencial, en vez de ayudarla a desplazar a dicho intruso. Aquí se encontró también un alto porcentaje en actividad de la pareja, puesto que la poliandria de las hembras de *Jacana spinosa* permite los reemplazos y reanidaciones es muy probable que muchos de los patrones de actividad de cortejo en particular de actividad de pareja permitan además de la unión de lazos parentales, reanudar cortejos para proporcionar nuevas nidadas, pues aunque el pico máximo de anidación para la especie es durante la temporada de lluvia, ésta se reproduce a lo largo del año.

Aunque no se cuantificó el tiempo en el que se dejaron solos a los pollos de un territorio específicamente, es importante mencionar que pertenecían al territorio sujeto a una constante permanencia de miembros de *Porphyryula martinica* desde la eclosión del nido, no obstante éste hecho a los tres días de nacidos estos pollos, se detectó que se encontraban solos en el territorio y posteriormente a los seis días registró la pérdida de uno de ellos, aunque no tengo datos suficientes para determinar las causas, aun cuando el acoso de *Porphyryula* era constante, la pareja dejaba sola a su prole. En el último registro de ésta familia, se observó a la hembra moviéndose al otro extremo de su territorio, lo cual me hizo suponer que tal vez trató de salir de ahí para evitar la pérdida de más pollos que solo tenían doce días de nacidos para este último registro.

CONCLUSIONES.

- Se encontró un dimorfismo sexual inverso expresado en talla para todos los individuos registrados de *Jacana spinosa*.
- Existe alta fidelidad al área de estudio como sitio de anidación, principalmente de las hembras, así como una correspondencia de ésta característica con su éxito reproductivo.
- Los nidos de *Jacana spinosa* son estructuras de dimensiones variables. Los elementos florísticos más comunes utilizados en su construcción fueron: *Pistia stratiotes*, *Eichornia crassipes* y *Gramineae*. Las principales especies que conformaron la cobertura vegetal de los nidos fueron: *Gramineae*, *Thalia sp.*, y *Eichornia crassipés*.
- Se encontró un bajo éxito reproductivo, no se registraron reemplazos de nidada y sólo hubo una reanidación.
- Se encontró una tendencia de ampliación de los territorios reproductivos una vez que los pollos eclosionaron, la cual se incrementó conforme éstos crecían.
- La estación reproductiva tuvo una corta duración debido principalmente a las intensas presiones predatorias y la tendencia de ampliación de los territorios reproductivos después de la eclosión, por lo cual la mayor parte de las familias abandonaron los sitios de anidación poco después que los pollos nacieron.
- Las observaciones conductuales mostraron en general, una inversión en los papeles sexuales de la pareja, en donde el macho asumió la mayor parte de los deberes parentales.
- La hembra tuvo una intensa actividad defensiva durante todas las etapas reproductivas, pero principalmente una vez que los pollos nacieron, lo que estuvo principalmente influenciado por las intensas presiones predatorias.
- Circunstancias especiales en éste estudio de constante depredación e invasión territorial, modificaron la conducta de hembra que asumió parte de cuidado hacia sus vástagos. Sin embargo, éstos patrones conductuales no disminuyeron su potencial poliándrico.
- Nuevos estudios permitirán ampliar varios aspectos relacionados con las estrategias biológicas y conductuales de la especie y su influencia en el éxito reproductivo.

LITERATURA CITADA.

- Alcock, J. 1978. Comportamiento Animal. Enfoque Evolutivo. Salvat. México. 587 p.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49: 227-265.
- Amaya, H. D. 1990. Estudio taxonómico de algunos tremátodos y nematodos parásitos de aves de Teapa, Tabasco. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 110 p.
- A. U. O. American Ornithologist's Union. 1983. Check of North American Birds. Lord Baltimore Press.
- Betts, B. J., y D. A. Jenni. 1991. Time Energy Budgets and the Adaptiveness of Polyandry in Northern Jacanas. *Wilson Bull.*: 103 (4). 578-597.
- Blake, E. R. 1977. *Manual of Neotropical Birds*. University of Chicago Press. Chicago. 674 p.
- Brunton, H. D. 1988. Sexual differences in reproductive effort: Time-activity budgets of monogamous killdeer, *Charadrius vociferus*. *Anim. Behav.* 36: 705-717.
- Colwell, M. A., y L. W. Oring. 1988a. Breeding Biology of Wilson's Phalarope in Southcentral Saskatchewan. *Wilson Bull.*: 100 (4), 567-582.
- Colwell, M. A., y L. W. Oring. 1988b. Sex ratios and intrasexual competition for mates in a sex-role reversed shorebirds, Wilson's phalarope (*Phalaropus tricolor*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 22: 165-173.
- Davies, N. B., y Lundberg, A. 1984. Food distribution and a variable mating system in a Dunnock, *Prunella modularis*. *J. An. Ecol.* 53: 895-912.
- De Sucre, M. A. E., y P. Ramírez B. 1991. Abundancia y diversidad de Ornitofauna de Alvarado Veracruz, en el periodo de febrero a septiembre de 1991. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. Manuscrito no publicado.
- De Sucre, M. A. (En preparación). Exito reproductivo de *Jacana spinosa* en los humedales de Alvarado Veracruz. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Eibl-Eisbesfeldt, I. 1979. *Etología*. Omega. Barcelona. 643 p.
- Emlen, S., y L. W. Oring. 1977. Ecology, Sexual selection and the Evolution of Mating systems. *Science*. Vol. 197. p.p. 215-223.
- Emlen, S.T., y Vehrencamp, S.L. 1983. Cooperative breeding strategies among birds., en *Perspectives in Ornithology* (A.H. Brush y G.A. Clark, J.R., eds.) Cambridge University Press. Cambridge. p.p. 93-127.
- Emlen, S. T., N. J. Demong y D. J. Emlen. 1989. Experimental induction of infanticide in female Wattled jacanas. *AUK* 106: 1-7.
- Erkmann, W. J. 1983. The evolution of polyandry in shorebirds: an evaluation of hypotheses. In *social behaviour of female vertebrates*. Edited by S. K. Wasser Academic Press, New York. p. p. 113-168.
- Faaborg, J., de Vries, T., Patterson, C. B., y Griffin, C. R. 1980. Preliminary observations on the occurrence and evolution of polyandry in the Galapagos Hawk (*Buteo galapagoensis*). *AUK* 97: 581-590.

- Flores, X., R. 1994. Ecología Trófica de *Jacana spinosa* (Aves: Jacanidae) durante la temporada reproductiva en los humedales de Alvarado, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Friedmann, H., L. Griscom y R. T. Moore. 1950. Distributional Check List of the Birds of México. Parte II. Cooper Ornithological Club. Berkeley, Cal. 436 p.
- Fry, C. H. 1978. Jacanidae Family, en: Birds Families of the World. (Hutchinson, P., y C. J. O. Harrison Editores). Harry N. Abraham. Inc. publishes. U. S. A. New York.
- García, E. 1970. Los climas del Estado de Veracruz (según el Sistema de Clasificación Climática de Köppen modificado por la autora). An. Inst. Biol. Univ. Auton. Ser. Botánica (1): 3-42.
- Gamett, S. T. 1980. The social organization of the Dusky Moorhen, *Gallinula tenebrosa* Gould (Aves: Rallidae). Aust. Wild. Res. 7: 103-112.
- Gómez-Pompa, A. 1977. Ecología de la vegetación del Estado de Veracruz. CECSA. México. 91p.
- Graul, W. D., S. R. Derrickson y D. W. Mock. 1977. The Evolution of Avian Polyandry. Amer. Natur. 111: 812-816.
- Griffin, C. R. 1976. A preliminary comparison of Texas and Arizona Harris'Hawk (*Parabuteo unicinctus*) populations. Raptor Res. 10: 50-54.
- Hays, H. 1972. Polyandry in the Spotted Sandpiper. Living Bird. 11: 43-57.
- Hildén, O., y S. Vuolanto. 1972. Breeding Biology of the Red-necked Phalaropes *Phalaropus lobatus* in finland. Omis. Fern. 49: 57-85.
- I. N. E. G. I. (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 1984. Carta topográfica E 15 A 51 Alvarado. Escala 1: 50 000 SPP. México.
- Jehl, J. R., y B. G. Murray. 1986. The evolution of normal and reverse sexual size dimorphism in Shorebirds and other birds. In Current Ornithology. R. F. Johnston (editores). 3: 4-76.
- Jenni, D. A., y G. Collier. 1972. Polyandry in the American Jacana (*Jacana spinosa*). AUK 89: 743-765.
- Jenni, D. A. 1974. Evolution of polyandry in Birds. Amer. Zool. 14: 129-144.
- Jenni, D. A., y B. J. Betts. 1978. Sex Differences in Nest construction, Incubation and Parental behaviour in the Polyandrous American Jacana (*Jacana spinosa*). Anim. Behav. 26: 207-218.
- Jiménez, R. A. 1979. Características Hidrográficas de la Vertiente del Golfo de México en el Estado de Veracruz. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. Boletín 9: 117-155
- Kälás, J. A. 1988. Sexual dimorphism in size and plumage of the polyandrous Dotterel (*Charadrius morinellus*): Sex roles and constraints on sexual selection. Can. J. Zool. 66: 1334-1341.
- Lot, H. A. 1988. Vegetación y flora vascular acuática del Estado de Veracruz. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Mader, W. J. 1979. Breeding behaviour of a polyandrous trio of Harris'Hawks in southern Arizona. AUK 96: 776-788.

- Manjarrez, S. F. 1987. Ecología alimenticia de las culebras semi-acuáticas *Nerodia rhombifera werleri* y *Thamnophis proximus* en Alvarado, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Martinez, M. 1979. Catalogo de nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas. Fondo de Cultura Económica. México. 1220 p.
- Maxson, S. J., y L. W. Oring. 1980. Breeding Season Time and Energy Budgets of the polyandrous Spotted Sandpiper. *Behaviour*. 74: 200-263.
- Miller, A. H. 1931. Observations on the Incubation and the care of the young in the Jacana. *The Condor*. Vol. XXXIII. p. p. 32-33.
- National Geographic Society. 1983. Field Guide to the Birds on North American. 1a edition. Washington. 464 p.
- Orians, G. K. 1969. The Number of Birds species in some tropical forest.
- Orians, G. K. 1971. Ecological aspects of behaviour. In *Avian Biology I*. Farmer, D. S. J. R. King y K. C. Parkes (editores) Academic Press. New York. p. p. 513-546.
- Oring, L. W. 1982 Avian Mating Systems, en: *Avian Biology*. Vol. 6. (D. S. Farmer, J. R. King, y K. C. Parkes, editores). Academic Press. New York. p. p. 1-92.
- Oring, L. W. 1986. Avian polyandry., en *Current Ornithology*. (R. F. Johnston editores). Vol. 3. p. p. 309- 351.
- Oring, L. W., y Knudson, M. L. 1972. Monogamy and Polyandry in the Spotted Sandpiper. *Living Bird*. 11: 59-73.
- Oring, L. W., y S. J. Maxson 1978. Instances of simultaneous polyandry by a Spotted Sandpiper, *Actitis macularia*. *Ibis* 120: 349-353.
- Oring, L. W., y D.B. Lank. 1982. Sexual selection, arrival times, philopatry and site fidelity in the polyandrous Spotted Sandpiper. *Behav. Ecol. Sociobiol*. 10: 185-191.
- Oring, L. W., y D. B. Lank. 1986. Polyandry in Spotted Sandpipers: The Impact of Environment and Experience. *Ecological Aspects of Social Evolution*. Rubenstein, D., y P. Wrangham (editores). Princeton. U. S. A. p. p. 21-42.
- Oring, L. W; D. B. Lank y S. J. Maxson. 1983. Population Studies of the polyandrous Spotted Sandpiper. *AUK*. 100: 272-285.
- Orr, R. T. 1974. *Biología de los vertebrados*. California Academy of Science. Interamericana.
- Osborne, R. D., y G. R. Boume. 1977. Breeding Behaviour and Food Habits of the Wattled jacana. *The Condor* 79: 98-105.
- Osborne, R. D., y G. R. Boume. 1982. Replacement nesting and polyandry in the Wattled jacana. *Wilson Bull* 92 (2): 206-208.
- Perrins, C. M., T. R. Birkhead. 1983 . *Avian Ecology*. Chapman y Hall editores. New York. p. p. 33-44.
- Peterson, R. T., y E. L. Chalif. 1973. *Field Guide of Mexican Birds*. Houghton Mifflin Company. Boston. 298 p.

- Pitelka, F. A., R. T. Holmes y S. R. Maclean. 1974. Ecology and Evolution of social organization in Arctic sandpiper. *Am. Zool.* 14: 185-204.
- Ramírez, B. P. 1987. Estudio Omnitofaunístico de Alvarado Veracruz, México. Tesis Profesional. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. 96 p.
- Rabinovich, J. E. 1980. Introducción a la Ecología de las Poblaciones. Continental. p.p. 205-208.
- Reynolds, J. D. 1984. Sex role reversal in the Red-necked Phalarope: effects on arrival times and philopatry. MSC Thesis, Queen's University, Kingston, Ont.
- Reynolds, J. D. 1987. Mating system and nesting biology of the Red-necked Phalarope. *Phalaropus lobatus*: What constrains polyandry?. *Ibis* 129: 225-242.
- Reynolds, J. D., y F. Cooke. 1988. The Influence of Mating Systems on Phyloptry: A test with Polyandrous Red-necked phalaropes. *Animal Behaviour*. 36: 1788-1795.
- Ridphath, M. G. 1972b. The Tasmanian Native Hen, *Tribonyx mortierii*. II. The individual, the group and the population. *CSIRO. Wild. Res.* 17: 53-90.
- Rivera, R. L. 1983. Ecología reproductiva del caracara *Polyborus plancus audubonii* en la Región del Cabo B. C. S. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 104 p.
- Rzedowski, J. 1981. Vegetación de México. Limusa. México. 432 p.
- Schamel, D., y D. Tracy. 1977. Polyandry, replacement clutches and site tenacity in the Red Phalarope (*Phalaropus fulicarius*) at Barrow Alaska. *Bird Banding*. 48 (4): 314-324.
- Schamel, D., y D. M. Tracy. 1991. Breeding site fidelity and natal philopatry in the sex role-reversed Red and Red-necked phalaropes. *J. Field Ornithol.* 62. (3): 390-398.
- Stacey, P. B., y Koenig, W. D. 1984. Cooperative breeding in the Acorn Woodpecker. *Sc. Amer.* 251: 114-121.
- Stephens, M. L. 1982. Mate takeover and possible infanticide by a female Northern jacana (*Jacana spinosa*). *Repint N.* 62. From *Animal behaviour*. 30 (4): 1253-1254.
- Stephens, M. L. 1984a. Interspecific Aggressive Behaviour of the polyandrous Northern Jacana (*Jacana spinosa*). *AUK* 101:508-518. The University of Chicago.
- Stephens, M. L. 1984-b. Intraspecific distraction displays of the polyandrous Northern jacana. *Jacana spinosa*. *Ibis* 126: 70-72.
- Whitfield, D. P. 1990. Male choice and sperm competition as constraints on polyandry in the red-necked phalarope *Phalaropus lobatus*. *Behav. Ecol. Sociobiol* 27: 247-254.
- Wilson, L. 1980. Sociobiología. Omega. Barcelona. 770 p.
- Wittenberger, J. F. 1981. *Animal Social Behaviour*. Boston. Duxbury. 722 p.