

00361



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

EXITO REPRODUCTIVO DE *Jacana spinosa* (AVES:
JACANIDAE) EN EL SISTEMA LAGUNAR DE
ALVARADO, VERACRUZ MEXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGIA)

P R E S E N T A :

BIOL. ATAHUALPA EDUARDO DE SUCRE MEDRANO

DIRECTORA DE TESIS: M. EN C. KAHTLEEN ANN BABB STANLEY

MEXICO, D. F.

2000



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

DEDICATORIA

A la memoria de mi Madre la Maestra Yolanda Medrano Barrientos (q.e.p.d.), por haber guiado mis pasos apoyándome siempre y saber comprenderme en los momentos difíciles de mi vida. Cuantas cosas tenía que decirte todavía.

A mi Padre (El Abuelo Toño). Por ser siempre la imagen anhelada desde niño, criticada cuando joven y reconocida en mi madurez.

A mis Hermanos:

Oswaldo

Cuauhtémoc

Alina

Antonio

María

José

Salvador

Carlos

Anahí

Por compartir nuestra niñez y juventud con todas las alegrías y sinsabores de nuestras vidas en familia y haber podido salir adelante cada uno siguiendo su propio camino y formando sus propios destinos. Con mis mejores deseos de volver a convivir como antes para seguir disfrutando de su agradable compañía.



DEDICATORIA

A mi esposa Arsenia y mis hijas

Tania y Yolanda Itzel:

**Por que actualmente son la luz que ilumina mi vida
y el apoyo necesario para seguir adelante.**

**Por todas las cosas que no pude hacer con ustedes y
perdí por terminar éste trabajo.**

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer ante todo a la Universidad Nacional Autónoma de México por haberme brindado la oportunidad de realizar mi educación profesional y de posgrado y además desarrollarme profesionalmente como Biólogo y en la enseñanza.

De manera especial, quiero hacer un reconocimiento al personal del Laboratorio de Zoología de la Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala por compartir juntos nuestra formación como Maestros en las diferentes disciplinas de esta maravillosa área de la Ciencia. A la Maestra en Ciencias Patricia Ramírez Bastida por su valiosa ayuda y colaboración en el área de la Ornitología, pero sobre todo por su amistad. A la Dra. Silvia Hernández Betancourt por todos los años de trabajo juntos, por su confianza en mí y por ser una persona muy especial.

A la M. en C. Kathleen Babb Stanley por haber aceptado la dirección de ésta tesis. Al Dr. Adolfo Navarro Sigüenza, la Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga, la Dra. Catalina Chávez Tapia, la M. en C. Fanny Rebón Gallardo, el M. en C. Sergio Cházaro Olvera y el M. en C. Rodolfo García Collazo, por sus valiosos comentarios, sugerencias y críticas al trabajo.

Por supuesto, éste trabajo no hubiera podido ser realizado sin el apoyo desinteresado, honesto y valioso de muchas personas de la H. Ciudad y Puerto de Alvarado, Veracruz. Con mucho cariño y estimación al señor Tomás Corro Ferreira (Machi), Don Pablo Torres Zamudio y, especialmente, a Juana María Ruíz Ramírez (Juanis).

De una manera muy especial agradezco a Juanita Morales Padrón, Ramiro Flores Xolocotzi y Luis Cisneros Hernández, por haber compartido el trabajo de campo juntos y un poco de nuestras vidas personales.

A todas aquellas personas que de una u otra forma contribuyeron en la realización y culminación de este estudio (¡¡¡por fin!!).



ÍNDICE DE CONTENIDOS

DEDICATORIA	i
AGRADECIMIENTOS	iii
RESUMEN	x
INTRODUCCIÓN	1
JUSTIFICACIÓN	3
ANTECEDENTES	4
DIAGNOSIS DE <i>Jacana spinosa</i>	8
OBJETIVO GENERAL	12
OBJETIVOS PARTICULARES	12
HIPÓTESIS DE TRABAJO	13
PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	13
DESCRIPCIÓN DEL AREA DE ESTUDIO	14
1. UBICACIÓN GEOGRÁFICA	14
2. GEOMORFOLOGÍA	17
3. FISIOGRAFÍA	17
4. CLIMATOLOGÍA	17
5. HIDROLOGÍA	19
6. VEGETACIÓN	19
7. FAUNA	20
8. AMENAZAS AL SISTEMA	21
MÉTODOS	23
ASPECTOS GENERALES	23
1. CRONOLOGÍA DE EVENTOS REPRODUCTIVOS	24

2. DIMORFISMO SEXUAL INVERSO	25
CAPTURA Y MARCAJE DE INDIVIDUOS	25
3. ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO DE LA POBLACIÓN REPRODUCTIVA	26
4. ÉXITO DE APAREAMIENTO Y PROPORCIÓN DE SEXOS	27
5. ÉXITO REPRODUCTIVO	28
BÚSQUEDA Y MONITOREO DE NIDOS Y HUEVOS	28
6. PRODUCTIVIDAD DE NIDOS Y HUEVOS	29
7. PRODUCTIVIDAD DE HEMBRAS Y MACHOS	30
8. COMPARACIÓN DE LA PRODUCTIVIDAD ENTRE HEMBRAS MONÓGAMAS Y POLIÁNDRICAS	30
9. PROBABILIDAD DE SOBREVIVENCIA	31
10. REEMPLAZAMIENTO DE PUESTAS Y POLIANDRIA	32
RESULTADOS	33
1. CRONOLOGÍA DE EVENTOS REPRODUCTIVOS	33
2. DIMORFISMO SEXUAL INVERSO	37
3. ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO DE LA POBLACIÓN REPRODUCTIVA	38
4. ÉXITO DE APAREAMIENTO Y PROPORCIÓN DE SEXOS	39
5. PRODUCTIVIDAD DE NIDOS	39
6. PRODUCTIVIDAD DE HUEVOS	40
7. PRODUCTIVIDAD DE HEMBRAS Y MACHOS	40
8. COMPARACIÓN DE LA PRODUCTIVIDAD ENTRE HEMBRAS MONÓGAMAS Y POLIÁNDRICAS	41



9. PROBABILIDAD DE SOBREVIVENCIA	42
10. REEMPLAZAMIENTO DE PUESTAS Y POLIANDRIA	42
DISCUSIÓN	49
1. CRONOLOGÍA DE EVENTOS REPRODUCTIVOS	49
2. DIMORFISMO SEXUAL INVERSO	50
3. ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO DE LA POBLACIÓN REPRODUCTIVA	52
4. ÉXITO DE APAREAMIENTO Y PROPORCIÓN DE SEXOS	53
5. PRODUCTIVIDAD DE NIDOS	54
6. PRODUCTIVIDAD DE HUEVOS	54
7. PRODUCTIVIDAD DE HEMBRAS Y MACHOS	55
8. COMPARACIÓN DE LA PRODUCTIVIDAD ENTRE HEMBRAS MONÓGAMAS Y POLIÁNDRICAS	56
9. PROBABILIDAD DE SOBREVIVENCIA	56
10. REEMPLAZAMIENTO DE PUESTAS Y POLIANDRIA	58
CONCLUSIONES	65
LITERATURA CITADA.	66
APÉNDICE 1. PERÍODOS DE ESTANCIA DURANTE LAS TEMPORADAS REPRODUCTIVAS 1991-1993 DE <i>Jacana spinosa</i> EN ALVARADO, VERACRUZ	77

APÉNDICE 2. COMBINACIONES DE COLORES DE LAS BANDAS COLOCADAS EN EL TIBIOTARSO DE LOS INDIVIDUOS REPRODUCTORES DE <i>Jacana spinosa</i> EN ALVARADO, VERACRUZ. (TEMPORADAS 1991- 1993)	78
APÉNDICE 3. ANÁLISIS DE ANOVA PARA LA COMPARACIÓN DE LOS VALORES DE LAS MEDIAS DE LAS MEDIDAS DE MACHOS Y HEMBRAS DE <i>Jacana</i> <i>spinosa</i> EN ALVARADO, VERACRUZ (1991-1993)	79
APÉNDICE 4. ANÁLISIS DE ANOVA PARA ÉXITO DE APAREAMIENTO DE <i>Jacana spinosa</i> EN ALVARADO VERACRUZ (TEMPORADAS 1991-1993)	87
APÉNDICE 5. ANÁLISIS DE ANOVA PARA LA COMPARACIÓN DE LA PRODUCTIVIDAD ENTRE HEMBRAS Y MACHOS DE <i>Jacana spinosa</i> EN ALVARADO, VERACRUZ (1991-1993)	88
APÉNDICE 6. ANÁLISIS DE ANOVA PARA LA COMPARACIÓN DE LA PRODUCTIVIDAD ENTRE HEMBRAS MONÓGAMAS Y POLIÁNDRICAS DE <i>Jacana</i> <i>spinosa</i> EN ALVARADO, VERACRUZ (1991-1993)	89



ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Taxa de vertebrados presentes en Alvarado Veracruz	20
Cuadro 2. Cronología de eventos reproductivos de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz. (Temporadas 1991-1993)	33
Cuadro 3. Medidas de 20 hembras adultas de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz. (Temporadas 1991-1993)	37
Cuadro 4. Medidas de 46 machos adultos de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz. (Temporadas 1991-1993)	37
Cuadro 5. Comparación de los valores de las medias de las medidas de 20 Hembras y 46 machos de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz. (Temporadas 1991-1993)	38
Cuadro 6. Número de individuos reproductores de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz (1991-1993)	38
Cuadro 7. Éxito de apareamiento (número promedio de parejas) y proporción de sexos (poliandria), de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz. (Temporadas 1991-1993)	39
Cuadro 8. Productividad total y promedio de nidos, puestas y juveniles independientes, de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz (1991-1993)	40
Cuadro 9. Valores de las medias de la productividad entre los sexos de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz. (Temporadas 1991-1993)	41
Cuadro 10. Productividad de hembras monógamas y poliándricas de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz. (Temporadas 1991-1993)	41
Cuadro 11. Éxito de anidación usando el método de Mayfield ($\bar{X} \pm DE$) de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz (1991-1993)	42
Cuadro 12. Reemplazamiento de puestas por hembras de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz (1991-1993)	43
Cuadro 13. Poliandria de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz (1991-1993)	44

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Pareja de adultos de <i>Jacana spinosa</i> con pollos de dos semanas de edad. (Modificado de Jenni, 1996)	9
Figura 2. Mapa de distribución de <i>Jacana spinosa</i> en México y norte de Centroamérica. (Adaptado de A. O. U., 1998)	11
Figura 3. Mapa general de la zona de estudio. (Modificado de INEGI, 1984)	15
Figura 4. Mapa de campo. (Modificado de INEGI, 1984)	16
Figura 5. Climograma de la región de Alvarado Veracruz. (Tomado de INEGI, 1984)	18
Figura 6. Cronología de eventos reproductivos de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz en 1991	34
Figura 7. Cronología de eventos reproductivos de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz en 1992	35
Figura 8. Cronología de eventos reproductivos de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz en 1993	36
Figura 9. Poliandria de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz en 1991	45
Figura 10. Poliandria de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz en 1992	47
Figura 11. Poliandria de <i>Jacana spinosa</i> en Alvarado Veracruz en 1993	48

RESÚMEN

La biología reproductiva de *Jacana spinosa* fue estudiada en una laguna estacional localizada 1.5km al noreste del puerto de Alvarado, Veracruz, entre mayo a noviembre de 1991, 1992 y 1993. Los individuos con territorio reproductivo y nido fueron marcados individualmente con anillos de colores para monitorearlos hasta la eclosión de los huevos o su pérdida. El destino final de los pollos fue seguido hasta la fase de juveniles independientes. La especie se reproduce durante la temporada de lluvias en la zona y mostró dimorfismo sexual inverso ya que las hembras superaron a los machos significativamente en peso, cuerda alar, espolón y carúncula. Durante los tres años fueron registradas 30 hembras que se aparearon con 54 machos, por lo que el número promedio de machos por hembra fue de 1.7, mientras que se presentaron 0.55 hembras por macho. Globalmente, la proporción sexual de machos por hembra fue de 2.7:1. En el 51.7% de los nidos (29 de 56) eclosionó al menos un pollo y el 35.3% de los huevos puestos (78 de 221) produjeron juveniles independientes. Las hembras poliándricas produjeron más juveniles independientes que las monógamas y en general la probabilidad de sobrevivencia fue menor durante la incubación y se incrementó durante la etapa de crianza e independencia de los juveniles. Del total de puestas de reemplazamiento registradas durante los tres años, el 47% (ocho de 17) fracasaron en producir juveniles independientes. El 40% de las hembras (12 de 30) fueron monógamas y el 60% (18 de 30) poliándricas. Los resultados obtenidos son consistentes con la hipótesis del reemplazamiento de puestas y apoyan las predicciones planteadas en la literatura. Sin embargo, es necesario realizar más estudios sobre todo con paternidad de DNA para poder evaluar otras variables y tener evidencias más concluyentes sobre la evolución de la poliandria en las aves.



INTRODUCCIÓN

Uno de los aspectos más relevantes en la vida de cualquier animal es el acto de dejar descendencia para las subsiguientes generaciones, por lo que la selección natural favorecerá a aquellos individuos que produzcan el mayor número de descendientes, los que a su vez sobrevivirán hasta la reproducción (Perrins y Birkhead, 1983; Begon *et al.*, 1986; Clobert y Lebreton, 1995).

Con el propósito de lograr superar exitosamente la fase reproductiva de su ciclo de vida las aves, como otros animales de reproducción sexual, requieren de la interacción de un macho y una hembra, por lo que se forman relaciones a menudo muy estrechas conocidas como sistemas de apareamiento. Dichos sistemas han sido clasificados tradicionalmente como monogamia, poligamia (poliginia y poliandria) y promiscuidad de acuerdo al tipo de unión de la pareja, al número de parejas obtenidas por cada sexo y a los cuidados parentales proporcionados a la progenie por la madre y/o el padre (Oring, 1982, 1986; Clutton-Brock, 1991).

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

Cuando las hembras se aparean con un solo macho a la vez y después con otros en la misma temporada, la poliandria clásica se denomina **secuencial** como ocurre comúnmente en *Actitis macularia* (Oring y Knudson, 1972; Maxson y Oring, 1980; Oring *et al.*, 1983, 1991a,b), *Phalaropus lobatus* y *Phalaropus fulicarius* (Hildén y Vuolanto, 1972; Schamel y Tracy, 1977, 1991). Por otro lado, si la

hembra se aparee con dos o más machos al mismo tiempo y en la misma temporada, se le llama poliandria **simultánea** y se presenta en *Jacana spinosa*, *Jacana jacana*, *Actophilornis africanus*, *Metopidius indicus* y ocasionalmente en *Actitis macularia* (Jenni y Collier, 1972; Oring y Maxson, 1978; Osborne, 1982; Tarboton, 1992; Jenni, 1996; Emlen *et al.*, 1998; Butchart, 1999*a, b*).

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

Es importante señalar que la poliandria clásica se encuentra restringida casi exclusivamente a cinco familias del orden Charadriiformes: Jacanidae, Rostratulidae, Charadriidae, Scolopacidae y Pedionomidae (Erckmann, 1983; Oring, 1986; Jehl y Murray, 1986; Ligon, 1993). Estos autores reconocieron que los factores que pudieron promover la evolución de la poliandria son el cuidado parental del macho, las ventajas del cuidado uniparental, el dimorfismo sexual inverso, el tamaño de puesta pequeño y la habilidad de las hembras para producir puestas sucesivas. En el mismo sentido, Ligon (1993) mencionó que las primeras camadas son muy valiosas, ya que en estas los machos pueden tener mayor certidumbre en la paternidad y, al mismo tiempo, con la misma hembra engendrar camadas adicionales que son cuidadas por otros machos. Resaltó la incubación nocturna por el macho como el factor más importante promotor del cuidado uniparental.

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



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

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

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

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

JUSTIFICACIÓN

Los estudios realizados hasta ahora con *Jacana spinosa* y *Jacana jacana* han permitido conocer con detalle aspectos relacionados con el dimorfismo sexual inverso en talla y conducta en el cual los machos se encargan de la incubación y



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

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

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

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

JUSTIFICACIÓN

Los estudios realizados hasta ahora con *Jacana spinosa* y *Jacana jacana* han permitido conocer con detalle aspectos relacionados con el dimorfismo sexual inverso en talla y conducta en el cual los machos se encargan de la incubación y

cuidados parentales solos mientras las hembras son dominantes sobre ellos y cuidan el territorio contra hembras intrusas y depredadores (Osborne y Bourne, 1977; Jenni y Betts, 1978; Osborne, 1982; Betts y Jenni, 1991; Jenni, 1996; Emlen *et al.*, 1998).

Por otro lado, hay pocos datos disponibles en la literatura sobre proporción de sexos o incidencia de la poliandria, y no existe información sobre el número de juveniles independientes producidos exitosamente por machos o hembras, monógamas o poliándricas o de machos versus hembras en general (Oring, 1986; Jehl y Murray, 1986). Además, se desconoce casi todo con relación a la biología reproductiva de la especie como es la cronología reproductiva, esfuerzo y éxito reproductivo individual y por sexos y el número de reanidaciones por temporada.

Durante el presente trabajo se estudió la biología reproductiva de *Jacana spinosa* en una laguna estacional de Alvarado Veracruz, con el propósito de aportar información sobre el tiempo reproductivo de la especie, el tamaño de la población en el área, la proporción de sexos y el éxito de apareamiento. Así mismo, se pretendió conocer las tasas de natalidad y mortalidad de huevos y pollos y la probabilidad de sobrevivencia para medir el éxito reproductivo como la productividad de juveniles independientes (fecundidad) por machos y hembras monógamas y poliándricas. Los datos obtenidos sobre demografía de poblaciones se analizarán para poder entender las variables que limitan la expresión de la poliandria en esta especie y aportar información nueva que permita comprender el origen y evolución de la poliandria.

ANTECEDENTES.

Oring (1986) señaló que "...probablemente todos los miembros de la familia Jacanidae sean poliándricos". Actualmente, se tiene conocimiento empírico de que en *Jacana spinosa*, *Jacana jacana*, *Actophilornis africanus* y *Metopidius indicus* existe poliandria clásica simultánea por defensa de recursos con inversión en los papeles sexuales, de tal forma que los machos se encargan de la incubación y los cuidados

cuidados parentales solos mientras las hembras son dominantes sobre ellos y cuidan el territorio contra hembras intrusas y depredadores (Osborne y Bourne, 1977; Jenni y Betts, 1978; Osborne, 1982; Betts y Jenni, 1991; Jenni, 1996; Emlen *et al.*, 1998).

Por otro lado, hay pocos datos disponibles en la literatura sobre proporción de sexos o incidencia de la poliandria, y no existe información sobre el número de juveniles independientes producidos exitosamente por machos o hembras, monógamas o poliándricas o de machos versus hembras en general (Oring, 1986; Jehl y Murray, 1986). Además, se desconoce casi todo con relación a la biología reproductiva de la especie como es la cronología reproductiva, esfuerzo y éxito reproductivo individual y por sexos y el número de reanidaciones por temporada.

Durante el presente trabajo se estudió la biología reproductiva de *Jacana spinosa* en una laguna estacional de Alvarado Veracruz, con el propósito de aportar información sobre el tiempo reproductivo de la especie, el tamaño de la población en el área, la proporción de sexos y el éxito de apareamiento. Así mismo, se pretendió conocer las tasas de natalidad y mortalidad de huevos y pollos y la probabilidad de sobrevivencia para medir el éxito reproductivo como la productividad de juveniles independientes (fecundidad) por machos y hembras monógamas y poliándricas. Los datos obtenidos sobre demografía de poblaciones se analizarán para poder entender las variables que limitan la expresión de la poliandria en esta especie y aportar información nueva que permita comprender el origen y evolución de la poliandria.

ANTECEDENTES.

Oring (1986) señaló que "...probablemente todos los miembros de la familia Jacanidae sean poliándricos". Actualmente, se tiene conocimiento empírico de que en *Jacana spinosa*, *Jacana jacana*, *Actophilornis africanus* y *Metopidius indicus* existe poliandria clásica simultánea por defensa de recursos con inversión en los papeles sexuales, de tal forma que los machos se encargan de la incubación y los cuidados



parentales (Betts y Jenni, 1991; Tarboton, 1992; Jenni, 1996; Emlen *et al.*, 1998; Butchart, 1999*a, b*).

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

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

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

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

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

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

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



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

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

Así mismo, Emlen *et al.* (1989) realizaron inducción experimental de infanticidio en una población marcada de *Jacana jacana* estudiada en una laguna tropical con vegetación flotante en Panamá, cuya incidencia en la expresión de la poliandria fue del 58% (16 de 28 hembras). Después de realizar cuidadosas observaciones de los territorios, removieron dos hembras poliándricas antes de la puesta del sol y observaron una expansión territorial por dos hembras vecinas que dominaron a los machos dueños de los territorios, atacando agresivamente y dando muerte a dos polladas, corriendo a una tercera y dañando seriamente a los polluelos de una cuarta. Finalmente concluyeron que esta conducta puede verse en el contexto de una estrategia de selección sexual, extendiendo su aplicación a especies con inversión en el papel sexual.

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

DIAGNOSIS DE *Jacana spinosa*

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

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

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

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

DIAGNOSIS DE *Jacana spinosa*

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

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

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

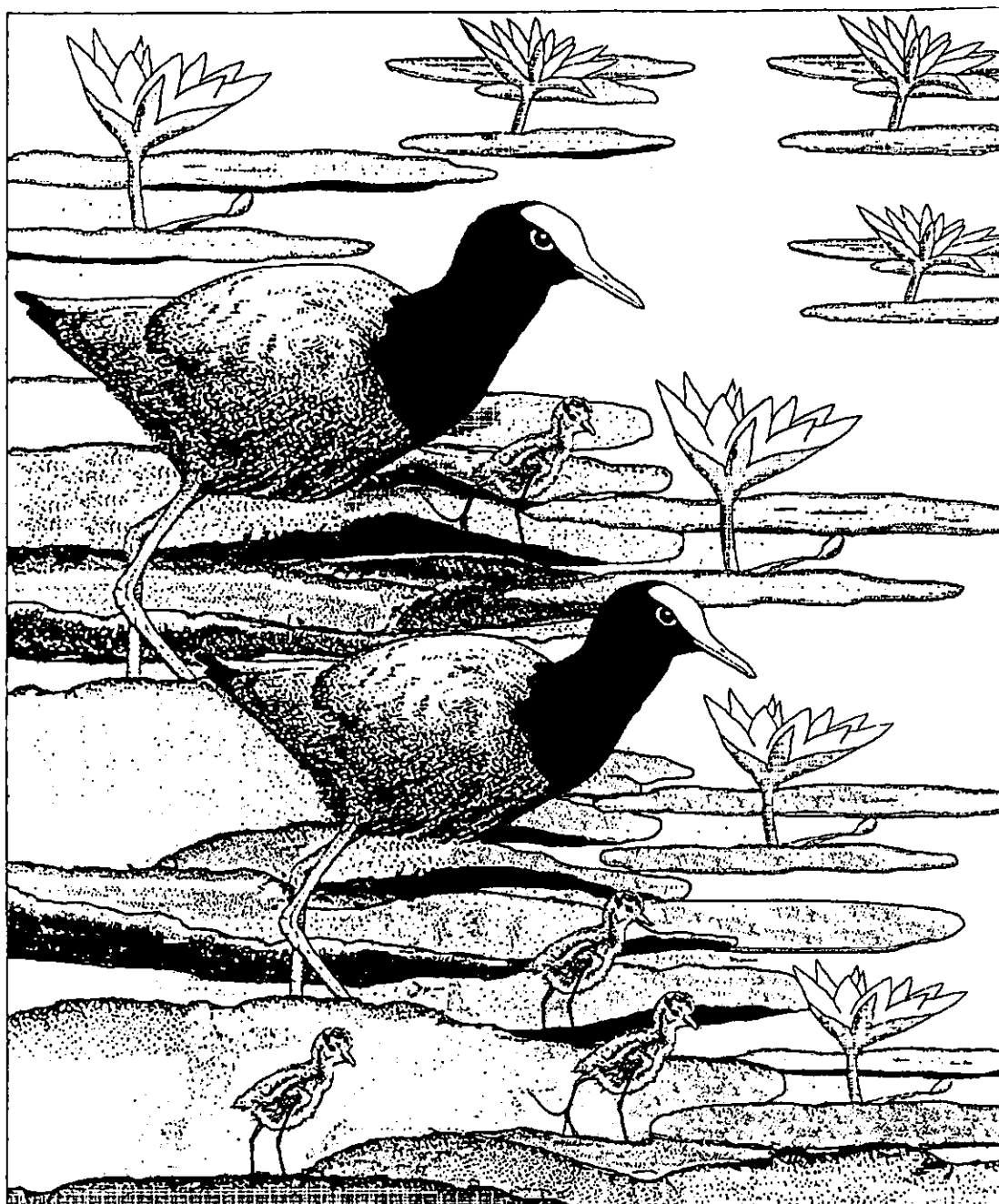


Figura 1. Pareja de adultos de *Jacana spinosa* con pollos de dos semanas de edad. (Modificado de Jenni, 1996)

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

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

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

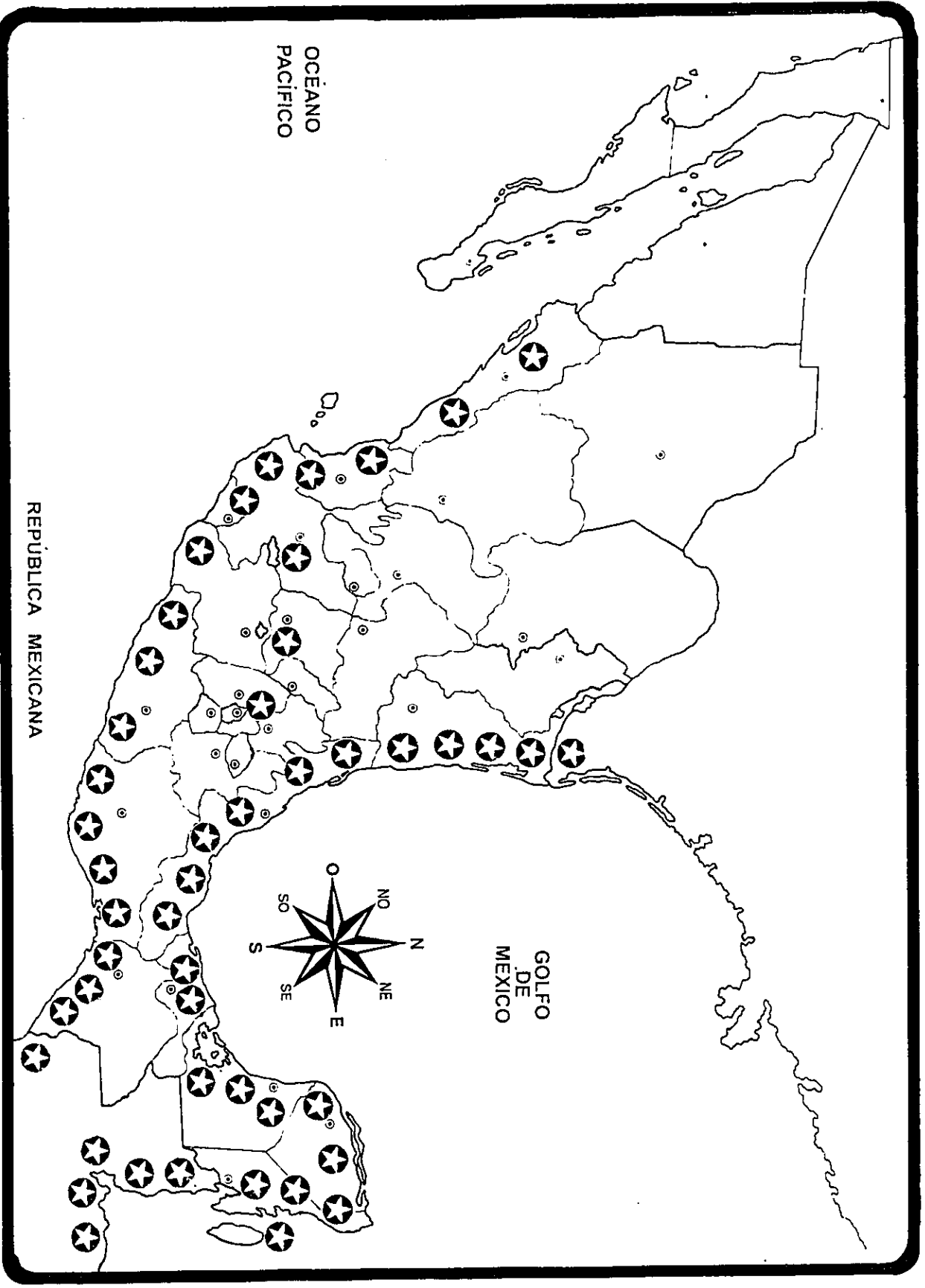


Figura 2. Mapa de distribución de Jacana spinosa en México y norte de Centroamérica.
(Adaptado de A. O. U., 1998)

OBJETIVO GENERAL

Describir el sistema de apareamiento de *Jacana spinosa* para comparar el éxito reproductivo de hembras monógamas y poliándricas en Alvarado Veracruz durante las temporadas reproductoras de 1991 a 1993.

OBJETIVOS PARTICULARES

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

OBJETIVO GENERAL

Describir el sistema de apareamiento de *Jacana spinosa* para comparar el éxito reproductivo de hembras monógamas y poliándricas en Alvarado Veracruz durante las temporadas reproductoras de 1991 a 1993.

OBJETIVOS PARTICULARES

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



HIPÓTESIS DE TRABAJO

El sistema de apareamiento de *Jacana spinosa* permite a las hembras aparearse con distintos machos y así tener varios nidos al mismo tiempo, por lo que la selección natural favorecerá aquel sistema reproductivo (poliandria versus monogamia) que logre producir más jóvenes volantones. El éxito reproductivo entonces, será mayor para aquellas hembras que se apareen poliándricamente y formen harenes grandes para maximizar el número de puestas mientras que en las hembras monógamas el éxito será menor.

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

Para abordar el trabajo de investigación, se plantearon las siguientes preguntas:

1. ¿Cuál es la variación del tiempo de las diferentes fases del ciclo reproductivo entre los años?
2. ¿Cuál es la variación del dimorfismo sexual en peso y medidas de machos y hembras?
3. ¿Qué tanto varía el tamaño de la población reproductora en el área de estudio entre los diferentes años?
4. ¿Cuál es el grado de variación entre los años en el éxito de apareamiento y la proporción sexual?
5. ¿Cuál es la variación en los diferentes años de estudio en la productividad de los nidos?
6. ¿Cuál es la variación en los diferentes años de estudio en la productividad de las puestas?
7. ¿Cuál es la variación en los diferentes años de estudio del éxito reproductivo entre machos y hembras?
8. ¿Cuáles son las variaciones en los diferentes años en la probabilidad de sobrevivencia?
9. ¿Cuál es el grado de variación entre los años en la expresión de la poliandria?
10. ¿Existe variación en el éxito reproductivo entre hembras monógamas y poliándricas?



HIPÓTESIS DE TRABAJO

El sistema de apareamiento de *Jacana spinosa* permite a las hembras aparearse con distintos machos y así tener varios nidos al mismo tiempo, por lo que la selección natural favorecerá aquel sistema reproductivo (poliandria versus monogamia) que logre producir más jóvenes volantones. El éxito reproductivo entonces, será mayor para aquellas hembras que se apareen poliándericamente y formen harenes grandes para maximizar el número de puestas mientras que en las hembras monógamas el éxito será menor.

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

Para abordar el trabajo de investigación, se plantearon las siguientes preguntas:

1. ¿Cuál es la variación del tiempo de las diferentes fases del ciclo reproductivo entre los años?
2. ¿Cuál es la variación del dimorfismo sexual en peso y medidas de machos y hembras?
3. ¿Qué tanto varía el tamaño de la población reproductora en el área de estudio entre los diferentes años?
4. ¿Cuál es el grado de variación entre los años en el éxito de apareamiento y la proporción sexual?
5. ¿Cuál es la variación en los diferentes años de estudio en la productividad de los nidos?
6. ¿Cuál es la variación en los diferentes años de estudio en la productividad de las puestas?
7. ¿Cuál es la variación en los diferentes años de estudio del éxito reproductivo entre machos y hembras?
8. ¿Cuáles son las variaciones en los diferentes años en la probabilidad de sobrevivencia?
9. ¿Cuál es el grado de variación entre los años en la expresión de la poliandria?
10. ¿Existe variación en el éxito reproductivo entre hembras monógamas y poliándericas?

DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

El presente trabajo se llevó a cabo en el sistema lagunar de Alvarado, Veracruz. Castañeda y Contreras (1994) en su recopilación sobre la bibliografía producida para los Ecosistemas costeros de México registraron 197 trabajos en total para la zona. El 32% de las investigaciones han sido sobre necton (63 trabajos), el 22% (44 estudios) con el bentos y el 2.5% (5 estudios) con aves.

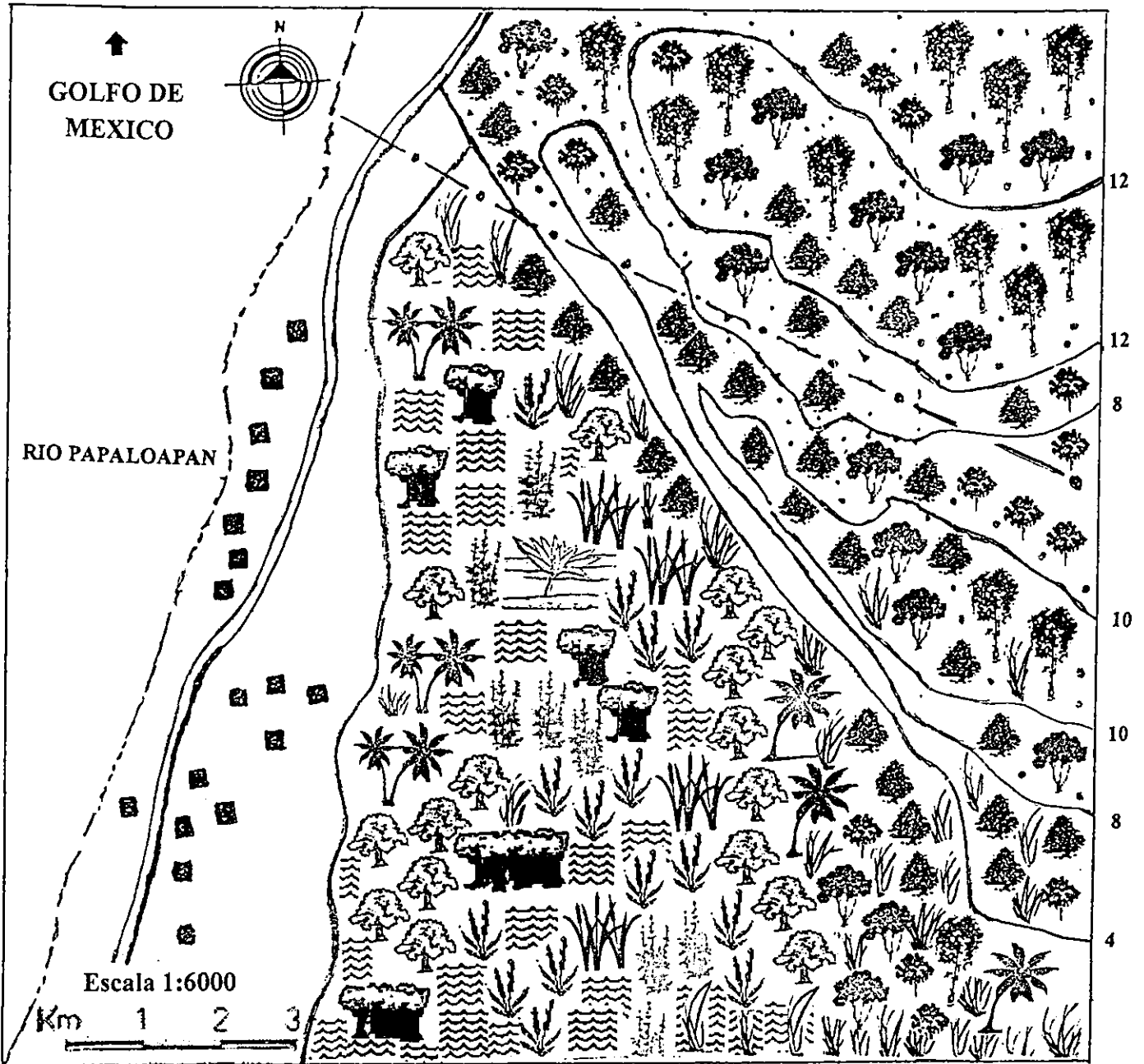
1. UBICACIÓN GEOGRÁFICA

El área de estudio se ubica en la Llanura Costera del Golfo de México en la desembocadura del Río Papaloapan (Figura 3) y por sus 46517 km² se considera la segunda cuenca hidrológica en importancia para México. Junto con el Río Coatzacoalcos ambos caudales aportan el 30% del escurrimiento fluvial total del país (Anta y Rosas 1992). Así mismo está reconocida como un humedal prioritario para la conservación, ya que es sitio de reproducción, refugio y crianza de un gran número de especies de fauna y flora terrestres y acuáticas (Scott y Carbonell, 1986; Morán *et al.*, 1996).















El sitio de trabajo es una laguna estacional que comprende un área de aproximadamente 15ha, localizada 2km al noreste del Puerto de Alvarado, Veracruz. Se ubica entre los 18° 46' 24" y los 18° 46' 42" de latitud norte y los 95° 44' 23" y 95° 44' 44" de longitud oeste prácticamente al nivel del mar (Figura 4). Está localizado entre una zona pantanosa mayor sujeta a inundaciones la mayor parte del año que está protegida de los vientos provenientes del norte durante la temporada de invierno, por una serie de dunas consolidadas y móviles que forman una barrera que separa la playa de la zona pantanosa. Esta última ha quedado aislada de su conexión con el Río Papaloapan por un desnivel hecho para el paso de la carretera 180 en su tramo Alvarado-Cosamaloapan, así como un "bordo" para prevenir las inundaciones al poblado conocido localmente como Las Escolleras.



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



SIMBOLOGIA **Figura 4. Mapa de campo. (Modificado de INEGI, 1984)**

TULAR		MANGLARES		<i>Bursera sp.</i>		CURVAS DE NIVEL	
LIRIOS		APOMPOS		<i>Acacia sp.</i>		GASODUCTO	
NINFAS		PALMAS		<i>Enterolobium sp.</i>		CAMINO	
ESPARTAL		PASTOS		MATORRAL ESPINOSO		LAGUNA	



2. GEOMORFOLOGÍA

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

3. FISIOGRAFÍA

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

Los principales cultivos agrocomerciales son caña de azúcar, arroz, piña, cítricos, mango y papaya principalmente. Por otro lado, existe una intensa actividad ganadera con pastizales inducidos para forrajeo de ganado.

4. CLIMATOLOGÍA

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

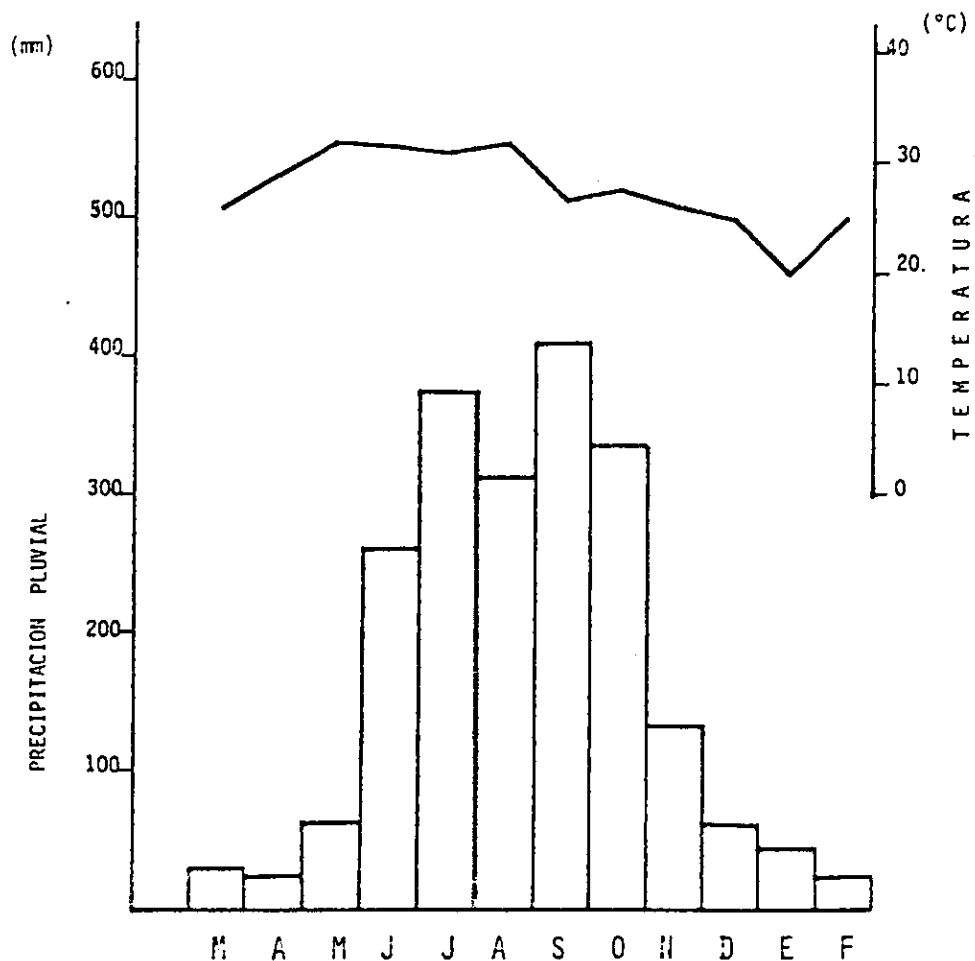


Figura 5. Climograma de la región de Alvarado Veracruz. (Tomado de INEGI, 1984)



5. HIDROLOGÍA

El Sistema Lagunar de Alvarado se encuentra en la Región Hidrológica de la Cuenca del río Papaloapan y sus afluentes principales son los ríos Tonto, Usila, Santo Domingo, Valle Nacional y Tesechoacán.

6. VEGETACIÓN

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

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

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

7. FAUNA.

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

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

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

① = Franco *et al.* (1996); ② y ③ = Altamirano-Alvarez *et al.* (1996); ④ = Desucre-Medrano *et al.* (1996); ⑤ = Altamirano-Alvarez *et al.* 1995. Ver texto.

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

Altamirano-Alvarez *et al.* (1996) mencionaron que de las 62 especies registradas que componen la herpetofauna, los habitantes del lugar emplean a 12: el 13% (8) son tortugas, el 3.3% (2) son iguanas, el 1.7% (1) es la boa y el 1.7% (1) es el cocodrilo. Sin embargo, señalaron que los quelonios son los más perseguidos y explotados sistemáticamente sin importar las vedas. Así mismo, señalaron que el 27.5% (17) son las especies que se encuentran en alguna categoría de amenaza.



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

Los mamíferos más sobresalientes son el manatí (*Trichechus manatus*), el cachalote (*Physeter catodon*), la nutria (*Lutra longicaudis*), el oso hormiguero (*Tamandua mexicana*), la onza (*Herpailurus jaguaroundi*) y el puercoespín (*Coendu mexicanus*), aunque también son comunes tlacuaches, mapaches, zorrillos, roedores y murciélagos, siendo estos dos últimos grupos los más abundantes. Así mismo, los lugareños consumen 5 especies y 15 son consideradas dañinas para las actividades humanas (Altamirano-Alvarez *et al.*, 1995).

8. AMENAZAS AL SISTEMA

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

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

Rueda *et al.* (1990) encontraron agroquímicos en sedimentos y ostiones en altas concentraciones.

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



MÉTODOS

ASPECTOS GENERALES

El trabajo de campo se llevó a cabo en un predio de 15ha, ubicado 1km al noreste del puerto de Alvarado Veracruz, haciendo estancias de 20 días de mayo a noviembre durante los años 1991 a 1993, con el propósito de describir el ciclo biológico de *Jacana spinosa* (Apéndice 1). En el área de estudio se eligió al azar un rectángulo de 500x300m que fue medido con una cinta de 100m. Posteriormente se dividió en una cuadrícula marcada cada 50m y, a partir de un plano topográfico 1:50000, fue elaborado un mapa a escala 1:6000. Sobre este mapa se señalaron los caminos, senderos, cuerpos de agua, tipos de vegetación y puntos de referencia importantes de cada sector. Además, fueron colocadas banderas de colores rotuladas con las coordenadas de los puntos de intersección de la cuadrícula, agregando estacas en los sitios donde no había suficientes marcas naturales. Se marcó con pintura de aceite cada 20m el cercado de alambre de púas que delimita el predio para conocer los límites de los territorios de los individuos con mayor precisión (Koskimies y Vaisanen, 1991; Ralph *et al.*, 1994).

Las observaciones se hicieron con ayuda de binoculares Tasco (8x50 y 10x50) y un telescopio Tasco (15-45x60). Para evitar perturbar a los organismos, en tierra fueron diseñados sitios de observación con aluminio y tela de camuflaje, pero más comúnmente se utilizaron anualmente en promedio 25 árboles de la localidad; esto con el propósito de implementar observatorios elevados entre dos a cinco metros del suelo (o la superficie del agua), protegidos también con tela de camuflaje. La información obtenida sobre tamaño de la población, cronología reproductiva, poliandria y éxito reproductivo fue recabada en mapas, libreta de notas y una grabadora portátil. Adicionalmente fueron grabados algunos aspectos de la conducta de la especie con ayuda de una cámara de vídeo.

1. CRONOLOGÍA DE EVENTOS REPRODUCTIVOS

Fue determinada con base en las observaciones de las fechas de puesta, eclosión y desarrollo de los pollos hasta el vuelo e independencia de los volantones en el campo y apoyados en los datos reportados por Stephens (1984c) y Emlen *et al.* (1989), con respecto a la duración de las distintas etapas del ciclo reproductivo. En el presente estudio fue considerado únicamente desde el período de puesta e incubación (28 días después de la puesta del último huevo), crianza hasta el vuelo (35 días después de que eclosionan los pollos) y dependencia de los volantones (56 días después de la eclosión). Esto hizo un total de 84 días de esfuerzo por macho para lograr una camada exitosa.

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

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



2. DIMORFISMO SEXUAL INVERSO

CAPTURA Y MARCAJE DE LOS INDIVIDUOS

Cada año fueron empleadas 6 sesiones de trampeo de cinco horas cada una desde mediados de abril hasta fines de mayo y una vez por semana. Se utilizaron seis redes de neblina de 12m de largo por 2.6m de altura y abertura de malla de 121mm para las hembras y 6 redes con las mismas dimensiones excepto que con abertura de malla de 60mm para los machos (Karr, 1981*a,b*; Keyes y Grue, 1982). Esto se debió a que las hembras “rebotaban” en la red de malla chica y los machos se escapaban en la red de malla grande haciendo imposible su captura.

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

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

A los organismos capturados se les determinó el sexo con base en su talla corporal y conducta reproductiva durante la cópula (Jenni y Collier, 1972; Jenni, 1974; Osborne y Bourne, 1977; Jenni y Betts, 1978). Para marcarlos se utilizaron anillos de plástico con diez colores básicos (Apéndice 2) para hacer combinaciones entre ellos y lograr un arreglo especial que permitiera diferenciar a cada ave

individualmente (White, 1983; Colwell y Oring, 1988*a,b*; Whitfield, 1990; Betts y Jenni, 1991; Ralph *et al.*, 1994; Emlen *et al.*, 1998). Con el propósito de confirmar la permanencia de la marca en el organismo, se les colocaron dos bandas en el tibiotarso izquierdo y una en el derecho y todos los individuos recapturados de años anteriores fueron marcados nuevamente siguiendo la secuencia de combinaciones establecida (White, 1983; Colwell y Oring, 1988*a,b*; Whitfield, 1990; Betts y Jenni, 1991; Ralph *et al.*, 1994; Emlen *et al.*, 1998).

Por otro lado, con ayuda de un calibrador milimétrico (0.1mm) fueron tomadas las siguientes medidas: culmen expuesto, tarso, cuerda alar, longitud total, envergadura, cola, espolón metacarpal (largo por ancho) y carúncula frontal (largo por ancho). El peso fue tomado con una balanza granataria (0.1gr). Se utilizó una prueba de ANOVA simple al azar para comparar el peso y las medidas entre los sexos usando un nivel de significancia de $P < 0.05$ (Zar, 1984). Esto se hizo con ayuda del Paquete de diseños experimentales de Olivares-Sáenz (1990).

3. ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO DE LA POBLACIÓN REPRODUCTIVA

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



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

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

Para comparar el número de individuos reproductores entre los años se utilizó una prueba X^2 según lo recomendado por Zar (1984), para evaluar la hipótesis nula H_0 : el tamaño de la población no es dependiente del tiempo, contra la hipótesis alternativa H_a : el tamaño de la población es dependiente del tiempo. Lo anterior fue realizado con ayuda de la hoja de cálculo Excel (Microsoft, 1997). Esto se hizo bajo la regla de decisión de rechazar H_0 si X^2 o $> X^2$ t con un nivel de significancia de $P < 0.05$ y dos grados de libertad.

4. ÉXITO DE APAREAMIENTO Y PROPORCIÓN DE SEXOS

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

Posteriormente fueron detectados individuos sin marca que llegaron al área de estudio y que adquirieron un territorio, la mayoría de los cuales eventualmente recibieron anillos de colores. En 1991 fueron marcados el 77.5% (24 de 31), en 1992 el 81.8% (27 de 33) y en 1993 el 75% (15 de 20). Para facilitar su reconocimiento durante el manejo de la información, las hembras fueron señaladas con letras mayúsculas y los machos con minúsculas.

Con esta información se obtuvo el número de parejas adquiridas por cada sexo y sus proporciones, como una expresión de poliginia en los machos y poliandria en las hembras (Oring *et al.*, 1983, 1991b). Se utilizó una prueba de ANOVA para comparar el éxito de apareamiento de las hembras entre los años usando un nivel de significancia de $P < 0.05$ (Zar, 1984). Esto se hizo con ayuda del Paquete de diseños experimentales de Olivares-Sáenz (1990).

5. ÉXITO REPRODUCTIVO

BÚSQUEDA Y MONITOREO DE NIDOS Y HUEVOS

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

Posteriormente, para evitar incrementar los riesgos de depredación, nidos y huevos fueron monitoreados visitándolos a intervalos de cuatro días para registrar su permanencia, depredación o eclosión. En cada ocasión fueron revisados con rapidez



desde una distancia de uno a dos metros, procurando usar rutas diferentes cada vez. Esto se hizo caminando en la misma dirección sin regresar por el mismo lugar e inspeccionando otros sitios para evitar “delatar” la presencia del nido ante depredadores alejándonos rápidamente (Bart y Robson, 1982; Martin y Roper, 1988; Major, 1989; Gotmark, 1992; Martin y Geupel, 1994; Ralph *et al.*, 1994).

6. PRODUCTIVIDAD DE NIDOS Y HUEVOS

Con los datos obtenidos del monitoreo, se obtuvo el número de nidos construidos totales y cuantos de éstos produjeron volantones independientes. Con el propósito de conocer probables diferencias estadísticas de estos valores entre los años, se aplicó una prueba χ^2 para evaluar la hipótesis nula H_0 : el número de nidos exitosos no es dependiente del tiempo, contra la hipótesis alternativa H_a : el número de nidos exitosos es dependiente del tiempo. Esto se hizo bajo la regla de decisión de rechazar H_0 si $\chi^2 o > \chi^2 t$ con un nivel de significancia de $P < 0.05$ y dos grados de libertad (Zar, 1984). El trabajo fue realizado con ayuda de la hoja de cálculo Excel (Microsoft, 1997).

Por otro lado, se obtuvo el número de huevos puestos totales y de éstos cuantos produjeron volantones independientes. Con el propósito de conocer probables diferencias estadísticas de estos valores entre los años, se aplicó una prueba χ^2 para evaluar la hipótesis nula H_0 : el número de huevos exitosos no es dependiente del tiempo, contra la hipótesis alternativa H_a : el número de huevos exitosos es dependiente del tiempo (Zar, 1984). Esto se hizo bajo la regla de decisión de rechazar H_0 si $\chi^2 o > \chi^2 t$ con un nivel de significancia de $P < 0.05$ y dos grados de libertad (Zar, 1984). El trabajo fue realizado con ayuda de la hoja de cálculo Excel (Microsoft, 1997).

7. PRODUCTIVIDAD DE HEMBRAS Y MACHOS

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

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

8. COMPARACIÓN DE LA PRODUCTIVIDAD ENTRE HEMBRAS MONÓGAMAS Y POLIÁNDRICAS

El éxito fue evaluado como número promedio de juveniles independientes producidos. Para conocer probables diferencias estadísticas en la productividad de las hembras monógamas y poliándricas durante los tres años fue utilizada una prueba de ANOVA simple al azar usando un nivel de significancia de $P < 0.05$ (Zar, 1984). Esto se hizo con ayuda del Paquete de diseños experimentales de Olivares-Sáenz (1990).



9. PROBABILIDAD DE SOBREVIVENCIA

El principal problema para estimar la sobrevivencia fue que no todos los nidos se encontraron desde el inicio de la reproducción, por lo que se utilizó el método de Mayfield para estimar las tasas de sobrevivencia y mortalidad en las distintas fases del ciclo reproductivo (Mayfield, 1961, 1975; Hensler y Nichols, 1981; Hensler, 1985; Clobert y Lebreton, 1995; Rivera-Rodríguez y Rodríguez-Estrella, 1998).

El método consiste en combinar el número de nidos, huevos, pollos y volantones encontrados en la muestra con el intervalo de tiempo cubierto por las observaciones, lo cual se conoce como exposición y la unidad de tiempo más apropiada para medirla es el número de días que un nido se encuentra bajo observación. A esto se le llamó día nido y equivale a la exposición de diez nidos por un día cada uno o cinco nidos por dos días cada uno. Así, la exposición total de un grupo de nidos es la suma de todos los días cubiertos por las observaciones de cada nido (Mayfield, 1961, 1975; Hensler y Nichols, 1981; Hensler, 1985).

Se consideró además que los nidos vistos una sola vez no se cuentan por que no tuvieron un intervalo de tiempo. Si son vistos dos días consecutivos equivale a un día nido. Un nido con existencia cinco días representa una exposición de cinco días aunque se visite varias veces o solo al final del intervalo. Un nido perdido durante un intervalo de varios días se supone arbitrariamente que se perdió a la mitad de dicho intervalo (Mayfield, 1961, 1975; Hensler y Nichols, 1981; Hensler, 1985).

Los datos obtenidos fueron agrupados en período de puesta e incubación, eclosión y crianza de los pollos hasta el vuelo y producción de juveniles independientes. Esto con el propósito de evaluar las probabilidades de sobrevivencia de los nidos semanalmente para cada una de estas fases del ciclo reproductivo por separado. Posteriormente estas probabilidades fueron combinadas para obtener un estimador global y en promedio y analizar sus varianzas (Mayfield,

1961, 1975; Hensler y Nichols, 1981; Hensler, 1985; Rivera-Rodríguez y Rodríguez-Estrella, 1998). Los datos fueron analizados usando el programa SURVIV (White, 1983).

10. REEMPLAZAMIENTO DE PUESTAS Y POLIANDRIA

La observación de los organismos marcados individualmente permitió conocer el número de parejas obtenidas por las hembras y la cantidad de nidos que tuvo con cada macho. Durante el monitoreo fueron registrados los reemplazamientos de puesta después de una pérdida y los tiempos de reposición de los huevos. También fueron detectadas las segundas puestas después de un primer intento exitoso en la misma temporada y la substitución de hembras o machos por otros individuos de la población como una forma de obtener parejas adicionales (Betts y Jenni, 1991; Oring *et al.*, 1991*a,b*).

Se utilizó una prueba χ^2 para evaluar la hipótesis nula H_0 : el reemplazamiento de puestas no es dependiente del tiempo, contra la hipótesis alternativa H_a : el reemplazamiento de puestas es dependiente del tiempo (Zar, 1984). Así mismo, se usó una prueba χ^2 para evaluar la hipótesis nula H_0 : el número de parejas obtenidas no es dependiente del tiempo, contra la hipótesis alternativa H_a : el número de parejas obtenidas es dependiente del tiempo (Zar, 1984). Para ambos casos esto se hizo bajo la regla de decisión de rechazar H_0 si $\chi^2 > \chi^2_t$ con un nivel de significancia de $P < 0.05$ y dos grados de libertad (Zar, 1984). El trabajo fue realizado con ayuda de la hoja de cálculo Excel (Microsoft, 1997).



RESULTADOS

1. CRONOLOGÍA DE EVENTOS REPRODUCTIVOS

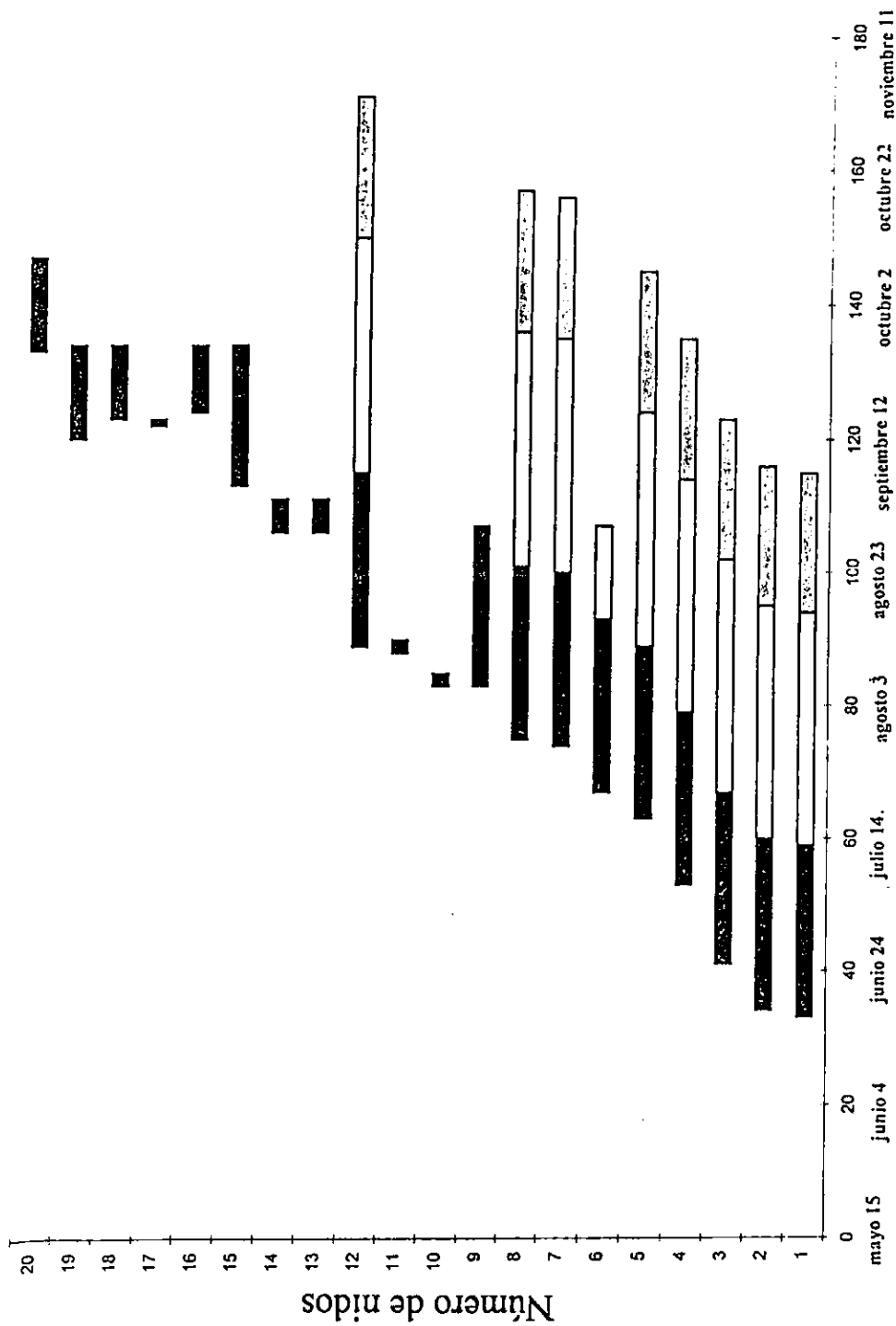
La puesta se presentó en promedio en cuatro de los siete meses de actividad reproductiva registrada en la zona ($DE = 1$; rango = 3-5). En el Cuadro 2 se observa que la fecha más temprana de puesta ocurrió el 24 de mayo de 1992 y la más tardía el 25 de septiembre de 1991 $\{\bar{X} = 22$ de julio (día 204); $DE = 32.1\}$. Durante 1992 se presentó la fecha más temprana de eclosión el 19 de junio y la más tardía el 5 de octubre $\{\bar{X} = 11$ de agosto (día 224); $DE = 34\}$.

Los primeros juveniles empezaron a volar el 24 de julio de 1992 y los últimos el 9 de noviembre del mismo año $\{\bar{X} = 11$ de septiembre (día 259); $DE = 34\}$. Los primeros juveniles independientes aparecieron el 14 de agosto de 1992 y los últimos el 30 de noviembre del mismo año $\{\bar{X} = 6$ de octubre (día 280); $DE = 34\}$ (Figuras 6, 7 y 8). Al comparar el tiempo de duración de cada fase del ciclo reproductivo, los resultados de la prueba de χ^2 nos llevan a rechazar H_0 con una probabilidad de error de $P < 0.05$, por lo que las variables no son independientes y si hay diferencias significativas entre los años.

Cuadro 2. Cronología de eventos reproductivos de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz. (Temporadas 1991-1993)

Intervalo	Año	Puesta e incubación	Eclosión de los pollos	Crianza hasta el vuelo	Juvenil independiente
	1991	jun 17-sep 25 (100 días) **	jul 13-sep 17 (56 días)	ago 17-oct 12 (56 días)	sep 7-nov 2 (56 días)
	1992	may 24-sep 9 (108 días) **	jun 19-oct 5 (108 días)	jul 24-nov 9 (108 días)	ago 14-nov 30 (108 días)
	1993	jun 5-ago 30 (86 días) **	jul 1-ago 12 (42 días)	ago 5-sep 16 (42 días)	ago 26-oct 7 (42 días)

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



Número de días transcurridos

Figura 6. Cronología de eventos reproductivos de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz en 1991. Las barras horizontales indican el tiempo de duración de las fases de puesta e incubación (■ 28 días) crianza hasta el vuelo (□ 35 días) y juvenil independiente producido (▨ 56 días). Cuando la barra se corta, es que ocurrió depredación de ese nido. En el eje de las ordenadas se anota el número total de nidos.



Reproducción de *Jacana spinosa*

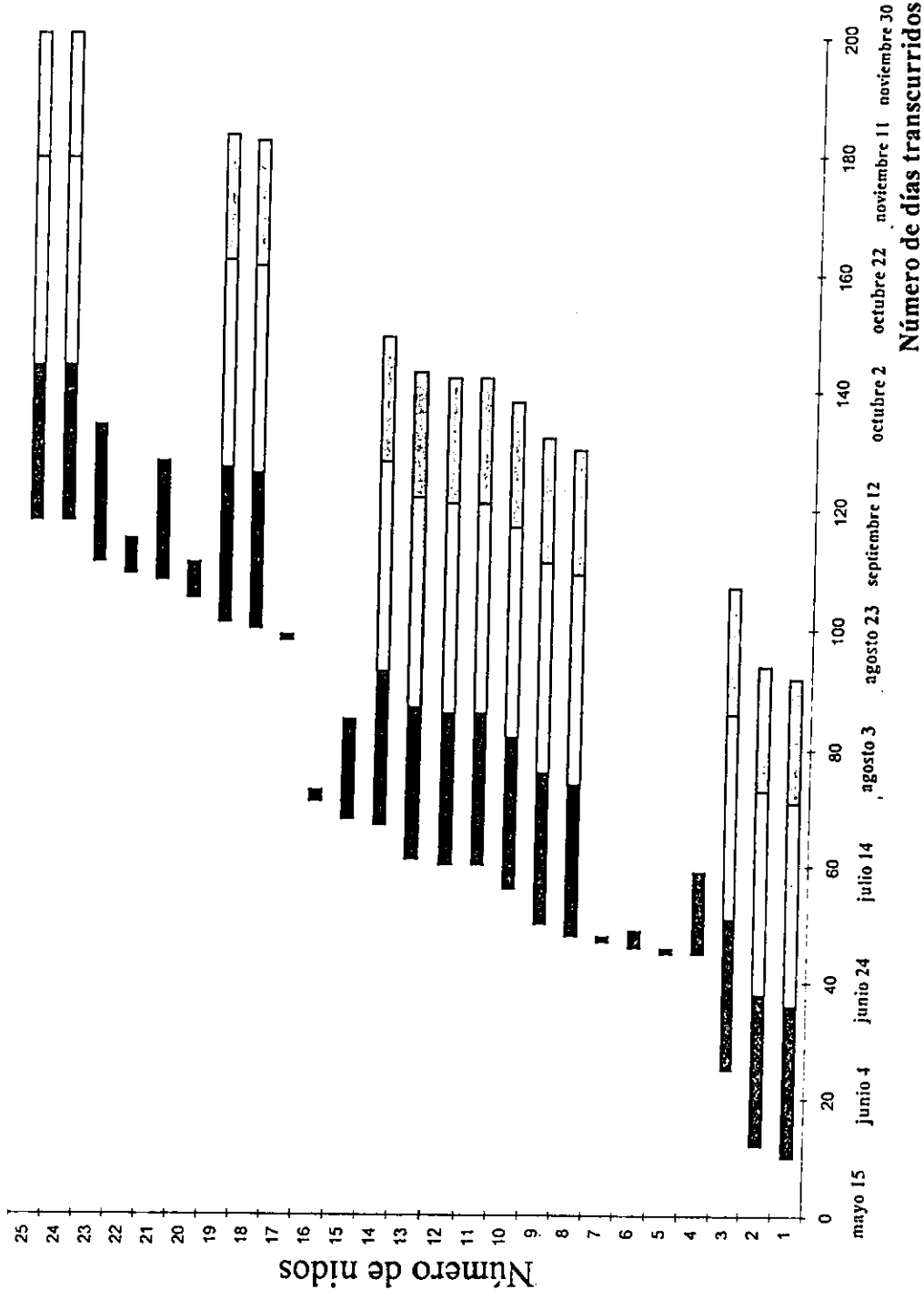


Figura 7. Cronología de eventos reproductivos de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz en 1992. Las barras horizontales indican el tiempo de duración de las fases de puesta e incubación (■ 28 días) crianza hasta el vuelo (□ 35 días) y juvenil independiente producido (▨ 56 días). Cuando la barra se corta, es que ocurrió depredación de ese nido. En el eje de las ordenadas se anota el número total de nidos.

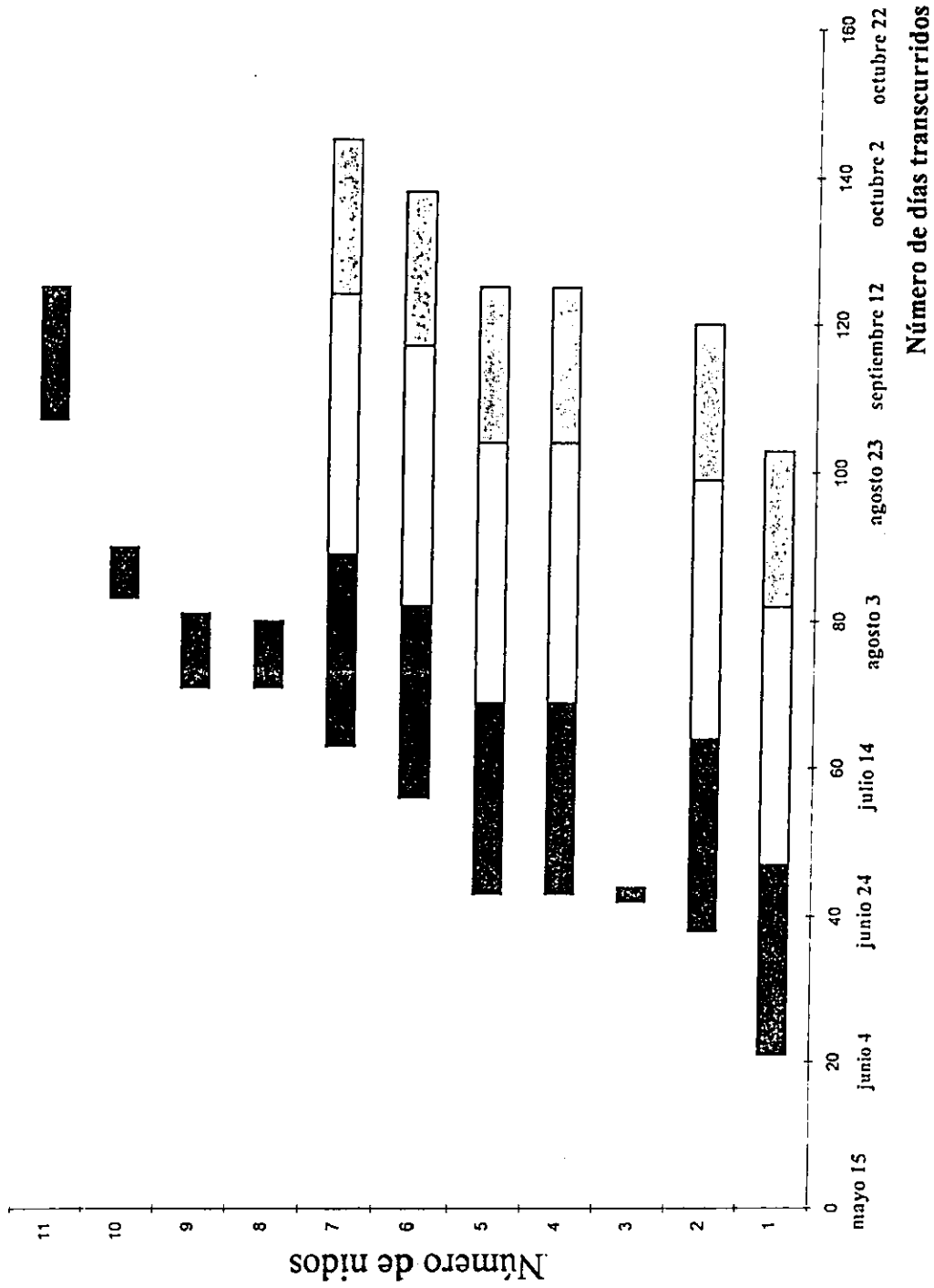


Figura 8. Cronología de eventos reproductivos de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz en 1993. Las barras horizontales indican el tiempo de duración de las fases de puesta e incubación (■ 28 días) crianza hasta el vuelo (□ 35 días) y juvenil independiente producido (□ 56 días). Cuando la barra se corta, es que ocurrió depredación de ese nido. En el eje de las ordenadas se anota el número total de nidos.



2. DIMORFISMO SEXUAL INVERSO

Durante los tres años fueron capturados 66 individuos en total. En el Cuadro 3 se presentan los valores máximo, mínimo y promedio de las medidas registradas para 20 hembras adultas en actividad reproductiva. Igualmente, se observan la desviación estándar y la varianza de los valores obtenidos.

Cuadro 3. Medidas de 20 hembras adultas de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz. (Temporadas 1991-1993)

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

Wt = peso; CA = cuerda alar; T = tarso; Cu = culmen; L = largo; A = ancho; Mín = mínimo; Max = máximo; \bar{x} = media; S² = varianza; DE = desviación estándar. Medidas en milímetros y peso en gramos.

En el Cuadro 4 se presentan los valores máximo, mínimo y promedio de las medidas registradas para 46 machos adultos en actividad reproductiva. Además, se observan la desviación estándar y la varianza de los valores obtenidos.

Cuadro 4. Medidas de 46 machos adultos de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz. (Temporadas 1991-1993)

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

Wt = peso; CA = cuerda alar; T = tarso; Cu = culmen; L = largo; A = ancho; Mín = mínimo; Max = máximo; \bar{x} = media; S² = varianza; DE = desviación estándar. Medidas en milímetros y peso en gramos.

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

fueron en el peso ($F=298.6$, $P < 0.001$), cuerda alar ($F = 33.3$, $P < 0.001$), espolón ($F = 69.1$, $P < 0.001$) y carúncula ($F = 41.5$, $P < 0.001$). (Cuadro 5; Apéndice 3).

Cuadro 5. Comparación de los valores de las medias de las medidas de 20 hembras y 46 machos adultos de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz. (Temporadas 1991-1993)

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

Wt = peso; CA = cuerda alar; T = tarso; Cu = culmen; L = largo; A = ancho. Medidas en milímetros y peso en gramos. ANOVA * = $P < 0.05$; ** = $P < 0.001$

3. ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO DE LA POBLACIÓN REPRODUCTIVA

Durante los tres años fueron registradas en promedio diez hembras reproductivas (rango 7-12; DE = 2.61) que se aparearon con 18 machos (rango 13-21; DE = 4.36) (Cuadro 6). Durante 1992 fueron recapturados y vueltos a marcar dos hembras y cuatro machos y en 1993 cuatro hembras y tres machos. Al comparar el número de individuos reproductores, los resultados de la prueba de X^2 lleva a no rechazar H_0 con una probabilidad de error de $P > 0.05$, por lo que las variables son independientes del tiempo y no hay diferencias entre los años y el tamaño de la población.

Cuadro 6. Número de individuos reproductores de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz. (1991-1993)

Año	Hembras	Machos
1991	11	20
1992	12(a)	21(b)
1993	7(c)	13(d)
Total	30	54
Media	10	18

(a) = se incluyen dos hembras del año anterior; (b) = se incluyen cuatro machos del año anterior; (c) = cuatro recapturas; (d) = tres recapturas.



4. ÉXITO DE APAREAMIENTO Y PROPORCIÓN DE SEXOS

En el Cuadro 7 se observa que el valor más bajo en el número promedio de parejas anual para las hembras correspondió a 1992 con 1.7, mientras que en 1991 y 1993 fue de 1.8. Para los machos el valor más bajo se presentó en 1993 con 0.53; el más alto fue de 0.57 en 1992, seguido de 0.55 en 1991. La prueba de ANOVA no detectó diferencias estadísticas significativas en el número de machos por hembra entre los años ($F = 3.4$; $P > 0.05$; Apéndice 4).

El valor más bajo de la proporción de sexos para las hembras se presentó en 1992 con 2.7, mientras que en 1991 y 1993 fue el mismo con 2.8 machos por hembra (Cuadro 7).

Cuadro 7. Éxito de apareamiento (número promedio de parejas) y proporción de sexos (poliandria), de *Jacana spinosa* en Alvarado - Veracruz. (Temporadas 1991-1993)

Año	No. promedio de parejas		Proporción de sexos
	♂♂ x ♀♀	♀♀ x ♂♂	♂♂ x ♀♀
1991	1.8:1	0.55:1	2.8:1
1992	1.7:1	0.57:1	2.7:1
1993	1.8:1	0.53:1	2.8:1
1991-1993	1.7:1	0.55:1	2.7:1

5.- PRODUCTIVIDAD DE NIDOS

En el cuadro 8 se observa que durante los tres años se registraron 56 nidos en total ($\bar{X} = 18.6$; rango 11-25), de los cuales fueron depredados el 48.3% (27 de 56). El 51.7% (29 de 56) eclosionó al menos un pollo y el 50% (28 de 56 nidos) produjeron al menos un juvenil independiente. Al comparar el número de nidos exitosos, los resultados de la prueba de X^2 lleva a no rechazar H_0 con una probabilidad de error de $P > 0.05$, por lo que las variables son independientes y no hay diferencias en la productividad entre los años.

6.- PRODUCTIVIDAD DE HUEVOS

En total se registraron 221 huevos durante los tres años ($\bar{X} = 73.6$; rango 44-98), de los cuales fueron depredados el 53.8% (119 de 221). En el 46.2% (102 de 221) eclosionaron pollos y en el 35.3% (78 de 221 huevos) se produjeron juveniles independientes (Cuadro 8). Al comparar el número de huevos exitosos, los resultados de la prueba de X^2 lleva a no rechazar H_0 con una probabilidad de error de $P > 0.05$, por lo que las variables son independientes y no hay diferencias en la productividad entre los años.

Cuadro 8. Productividad total y promedio de nidos, huevos y juveniles independientes, de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz. (1991-1993)

Año	No. de nidos totales			Huevos totales		No. de Polluelos volantes totales	Promedio del número de:				
	Registros	Con huevos eclosionados	Con volantes	Puestos	Eclosionados		Huevos puestos por nido	Eclosionados por nido	Volantes por nido	Eclosionados por huevo	Volantes por huevo
1991	20	9	8	79	30	22	3.95	1.5	1.1	0.38	0.27
1992	25	14	14	98	51	37	3.92	2.04	1.48	0.52	0.37
1993	11	6	6	44	21	19	4	1.9	1.7	0.47	0.43
Total	56	29	28	221	102	78	11.87	5.44	4.2	1.37	1.07
91-93	18.6	9.6	9.3	73.6	34	26	3.95	1.8	1.46	0.45	0.35

7. PRODUCTIVIDAD DE HEMBRAS Y MACHOS

En el Cuadro 9 se puede observar que globalmente las hembras pusieron 7.7 huevos (rango 6.5 a 8.6; DE = 0.94) y los machos recibieron 3.9 (rango 3.3 a 4.6; DE=0.64). Las hembras produjeron 3.3 pollos (rango 2.7 a 4.2; DE = 0.81) y los machos 1.8 (rango 1.5 a 2.4; DE = 0.5). Por otro lado, fueron producidos 2.6 juveniles independientes por las hembras (rango 2 a 3; DE = 0.54) y por los machos 1.4 (rango 1.1 a 1.7; DE = 0.33). La prueba de ANOVA detectó que las hembras produjeron significativamente más juveniles independientes que los machos ($F=18.5$; $P < 0.05$) (Cuadro 9; Apéndice 5).



Cuadro 9. Valores de las medias de la productividad entre los sexos de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz. (Temporadas 1991-1993)

Año	Promedios por sexo de:					
	Huevos		Pollos		Juveniles independientes	
	Puestos	Incubados	Hembras eclosionados	Machos	Hembras	Machos
1991	7.18	3.95	2.72	1.5	2.00 **	1.1
1992	8.16	4.66	4.25	2.42	3.08 **	1.76
1993	6.28	3.38	3.00	1.61	2.71	1.46
91-93	7.2	3.99	3.32	1.84	2.59	1.42

ANOVA ** P < 0.05

8. COMPARACION DE LA PRODUCTIVIDAD ENTRE HEMBRAS MONOGAMAS Y POLIANDRICAS

En el Cuadro 10 se observa que en total las hembras poliándricas produjeron el 70.3% (57 de 81) juveniles independientes ($\bar{X} = 19$; rango 14-27; DE = 7), mientras que las hembras monógamas produjeron el 29.7% (24 de 81) durante los tres años de estudio ($\bar{X} = 8$; rango 3-13; DE = 5). La prueba de Anova simple al azar detectó que las hembras poliándricas produjeron significativamente más juveniles independientes que las hembras monógamas ($F = 18.5$; $P < 0.05$; Apéndice 6).

Cuadro 10. Productividad de hembras monógamas y poliándricas de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz. (Temporadas 1991-1993)

Año	Número de juveniles independientes producidos por:	
	Hembras monógamas	Hembras poliándricas
1991	8	14
1992	13	27
1993	3	16
Total	24	57
\bar{X}	8	19

9. PROBABILIDAD DE SOBREVIVENCIA

Utilizando el método de sobrevivencia de Mayfield (Mayfield, 1961, 1975), la probabilidad total estimada de éxito de anidación para 1991 fue de 0.78 (DE = 0.27; 95% IC = 0.51-1.05; n = 20 intentos reproductivos). En 1992 fue de 0.83 (DE=0.23; IC = 0.60-1.06; n = 25 intentos reproductivos); y en 1993 fue de 0.82 (DE = 0.23; IC= 0.59-1.05; n = 13 intentos reproductivos) (Cuadro 11). Estos valores indican que durante 1992 y 1993 hubo mayor sobrevivencia y que en general la sobrevivencia es alta para los juveniles de *Jacana spinosa*.

Cuadro 11. Éxito de anidación usando el método de Mayfield ($\bar{X} \pm DE$) de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz. (Temporadas 1991-1993)

Estimador de Mayfield	Año	Puesta e incu-- bación	Crianza hasta el vuelo	Juvenil inde pendiente	Global
Total de nidos observados	1991	20 (9) a	9 (8)	8 (8)	
	1992	25 (14)	14 (14)	14 (14)	
	1993	11 (6)	6 (6)	6 (6)	
Exposición total observada semanalmente	1991	27.3	101.3	57.7	
	1992	32.5	86.6	50.4	
	1993	18.3	113.6	66.5	
Probabilidad de sobrevivencia estimada semanalmente	1991	0.73±0.35	0.89±0.27	0.9	
	1992	0.84±0.29	0.98±0.04	1.00	
	1993	0.72±0.41	0.85±0.32	1.00	
Probabilidad de éxito para todo el período	1991	0.47±	0.87±	1.00	0.78±0.27
	1992	0.56±	0.94±	1.00	0.83±0.23
	1993	0.55±	0.90±	1.00	0.82±0.23

a = número de nidos exitosos en paréntesis; x = media; DE = desviación estándar

10. REEMPLAZAMIENTO DE PUESTAS Y POLIANDRIA.

Durante los tres años fueron registrados 17 reemplazos de puestas para 14 machos en total. El 53 % (nueve) fueron por depredación y el 47 % (ocho) por un segundo intento reproductivo después de uno exitoso en la misma temporada (Cuadro 12). De las hembras que pusieron reemplazamientos (n = 11) el 72.7% (ocho) pusieron



una puesta y el 27.3% (tres) pusieron dos. Al comparar el número de puestas reemplazadas, los resultados de la prueba de X^2 lleva a no rechazar H_0 con una probabilidad de error de $P > 0.05$, por lo que las variables son independientes y no hay diferencias en el reemplazo de puestas entre los años.

Cuadro 12. Reemplazamiento de puestas por hembras de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz (1991-1993)

Año	Pérdidas por depredación (1)	Reposiciones por segunda puesta (1)	Número de hembras totales
1991	3	3	4
1992	6	4	6
1993	0	1	1
Total	9	8	11
\bar{X}	3	2.6	3.6

(1) = número de nidos reemplazados por año

Del total de hembras, el 40% (12 de 30) fueron monógamas y el 60% (18 de 30) poliándricas. De estas últimas, el 43.3% (13 de 30) fueron biándricas, el 10% (tres de 30) tuvieron tres parejas y el 6.6% (dos de 30) tuvieron cuatro parejas (Cuadro 13). Al comparar el número de hembras monógamas y poliándricas, los resultados de la prueba de X^2 lleva a no rechazar H_0 con una probabilidad de error de $P > 0.05$, por lo que las variables son independientes y no hay diferencias entre los años.

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

Cuadro 13. Poliandria de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz (1991-1993)

Año	Número de parejas por hembra			
	1	2	3	4
1991	5	4	0	2
1992	5	5	2	0
1993	2	4	1	0
Total	12	13	3	2
\bar{X}	4	4.3	1	0.6

1 = hembras monógamas; 2 = biándricas; 3 = triándricas; 4 = tetrándricas.

De las 11 hembras registradas durante 1991, nueve fueron monitoreadas y dos solo pudieron ser observadas copulando con un macho cada una (monógamas) pero no fue posible comprobar la presencia de nido ni tampoco de pollos. Por otro lado, cada una de las hembras (B), (D), (E), (F) y (G) tuvieron un macho adicional que no estuvo accesible por las condiciones de inundación del predio pero que si fue posible ver copulando con su hembra respectiva aunque nunca se comprobó la presencia de nido activo desde los observatorios elevados (Figura 9). Durante éste año la hembra (I) repuso dos puestas al macho (*m*) por depredación y los tres intentos reproductivos fracasaron. Del mismo modo, la hembra (F) repuso una puesta al macho (*i*) y también fracasó.

La hembra (F) tuvo cinco machos al inicio del muestreo, pero terminó perdiendo dos por desplazamiento de las hembras (E) y (G) por infanticidio como en el caso, del macho (*j*) que se encontraba cuidando dos pollos de 16 días de eclosionados. Durante los últimos cinco días los pollos permanecieron confinados al sector sureste del territorio del macho que lo cuidaba, mientras éste copulaba y cortejaba con una hembra sin marca hasta que ésta le puso una nueva puesta entre el 13 y el 16 de septiembre. Nunca se registró ningún tipo de agresión por parte de la hembra intrusa hacia los pollos pero finalmente desaparecieron (Figura 9).



Reproducción de *Jacana spinosa*

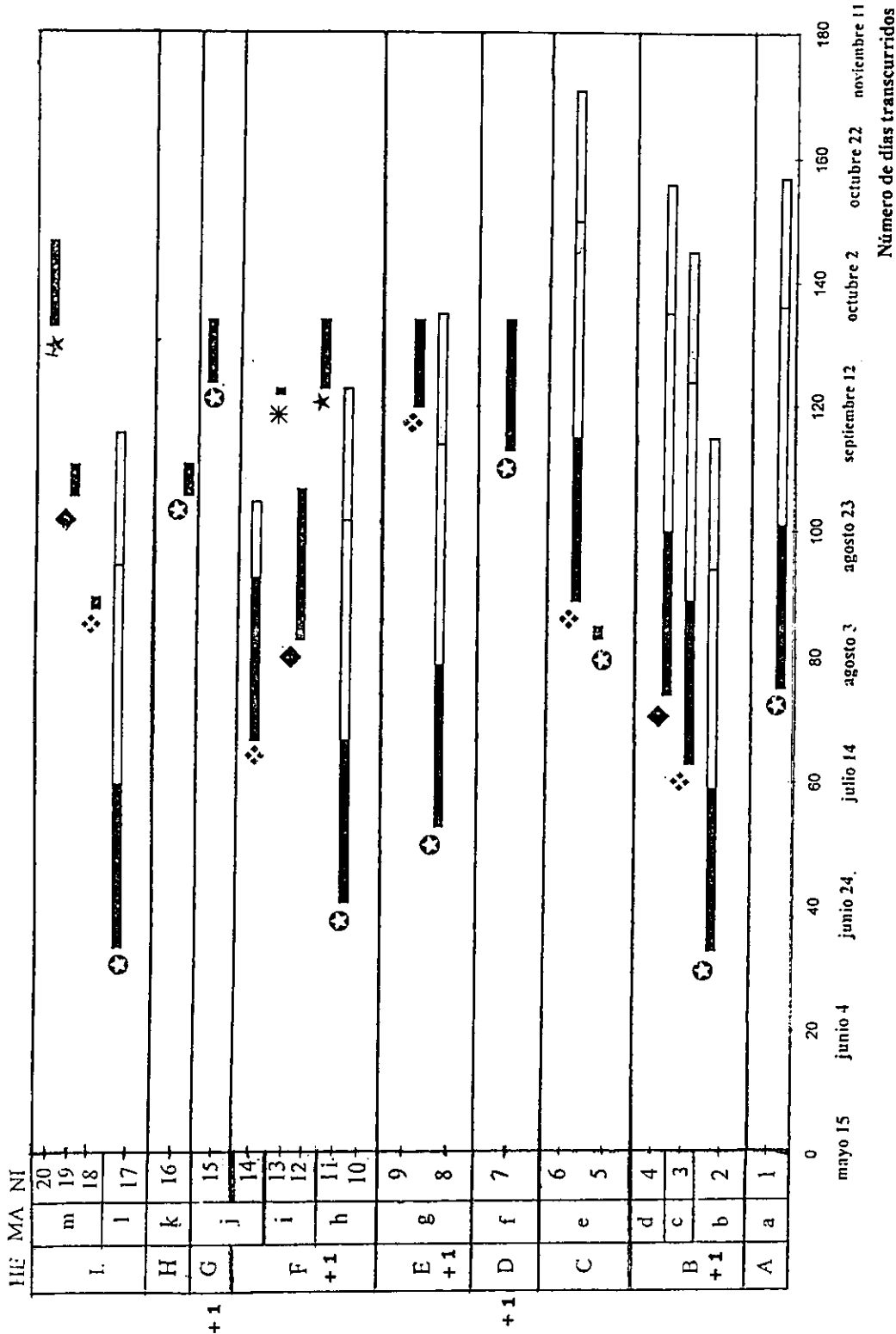


Figura 9. Poliandria de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz en 1991. En las columnas de la izquierda se anotan las hembras (HE) con letras mayúsculas, los machos (MA) con minúsculas y los nidos (NI) con números. — (+1) = macho adicional. Las barras horizontales indican el tiempo de duración de las fases de puesta e incubación (■ 28 días) crianza hasta el vuelo (□ 35 días) y juvenil independiente producido (□ 56 días). ⊙ = 1ª puesta; ⊙ = 2ª puesta; ⊙ = 3ª puesta; ⊙ = 4ª puesta; * = 5ª puesta. Cuando la barra se corta, es que ocurrió depredación de nido. Ver el texto.

De las 12 hembras registradas durante 1992, nueve fueron monitoreadas y tres solo pudieron ser observadas copulando con un macho cada una (monógamas) pero no fue posible comprobar la presencia de nido ni tampoco de pollos. Por otro lado, cada una de las hembras (B), (C) e (I) tuvo un macho adicional que no estuvo accesible por las condiciones de inundación del predio pero que si fue posible ver copulando con su hembra respectiva aunque nunca se comprobó la presencia de nido activo desde los observatorios elevados (Figura 10). Este año, las hembras (B) y (C) repusieron en un lapso de 30 días dos puestas a una de sus parejas (machos *c* y *e* respectivamente) debido a depredaciones y todos los intentos reproductivos fracasaron. Así mismo, las hembras (A) y (B) repusieron una puesta a una de sus parejas (machos *a* y *d* respectivamente) después de un primer fracaso y en ambos casos el segundo intento fue exitoso.

De las 7 hembras registradas durante 1993, cinco fueron monitoreadas y dos solo pudieron ser observadas copulando con un macho cada una (monógamas) pero no fue posible comprobar la presencia de nido ni tampoco de pollos. Por otro lado, la hembra (E) tuvo un macho adicional que no estuvo accesible por las condiciones de inundación del predio pero que si fue posible ver copulando con dicha hembra aunque nunca se comprobó la presencia de nido activo desde los observatorios elevados (Figura 11). Se registró únicamente una reposición de puesta éste año, que correspondió al macho (*a*) cuyo primer nido fue exitoso al inicio de la temporada y realizó un segundo intento con la hembra (A). Sin embargo, el nido se perdió a los siete días.



Reproducción de *Jacana spinosa*

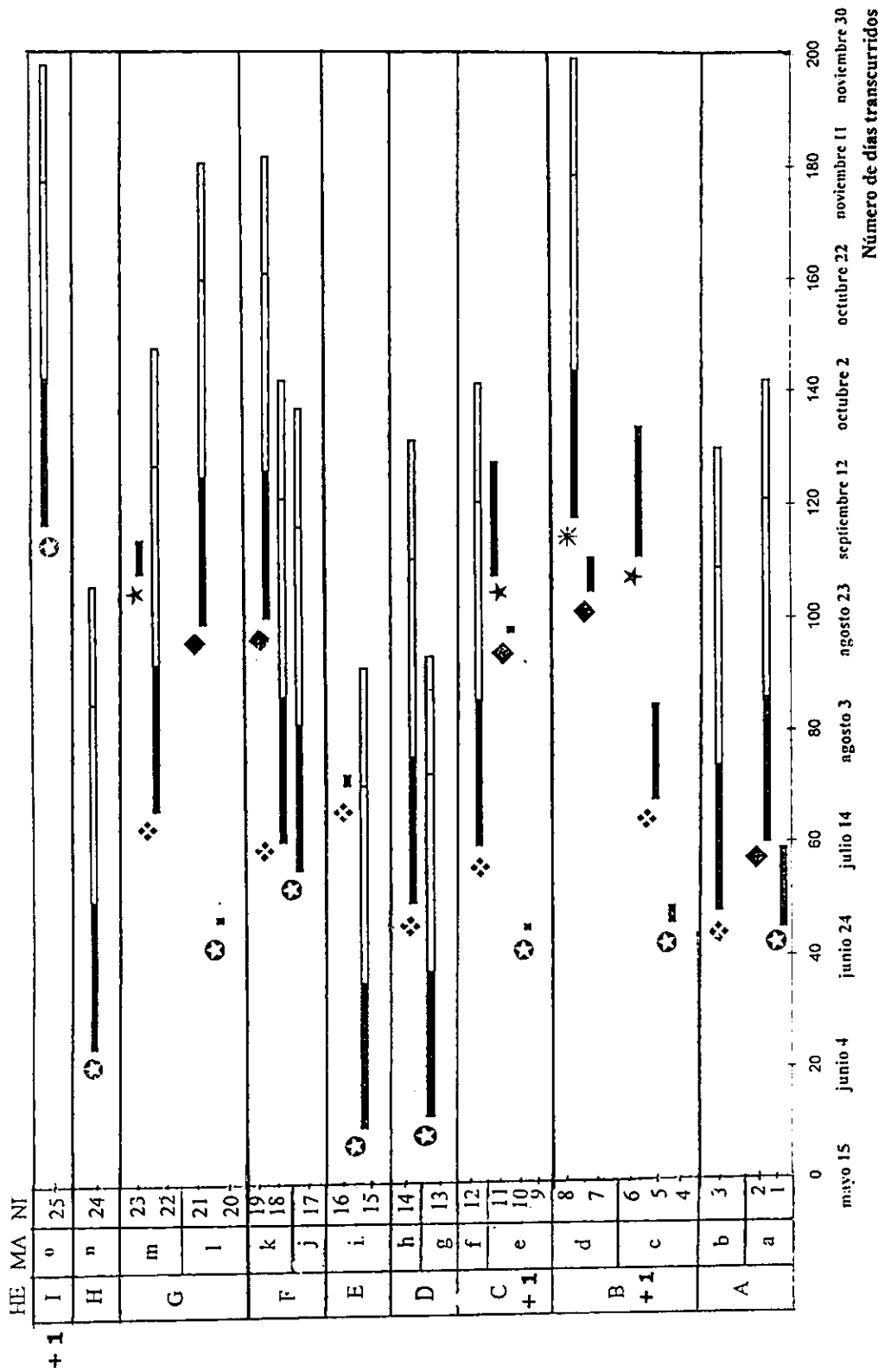


Figura 10. Poliandria de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz en 1992. En las columnas de la izquierda se anotaron las hembras (HE) con letras mayúsculas, los machos (MA) con minúsculas y los nidos (NI) con números. — (+1) = macho adicional. Las barras horizontales indican el tiempo de duración de las fases de puesta e incubación (■ 28 días) crianza hasta el vuelo (□ 35 días) y juvenil independiente producido (□ 56 días). ⊙ = 1ª puesta; — ⊙ = 2ª puesta; ◆ = 3ª puesta; ★ = 4ª puesta; * = 5ª puesta. Cuando la barra se corta es que ocurrió depredación de nido. Ver el texto.

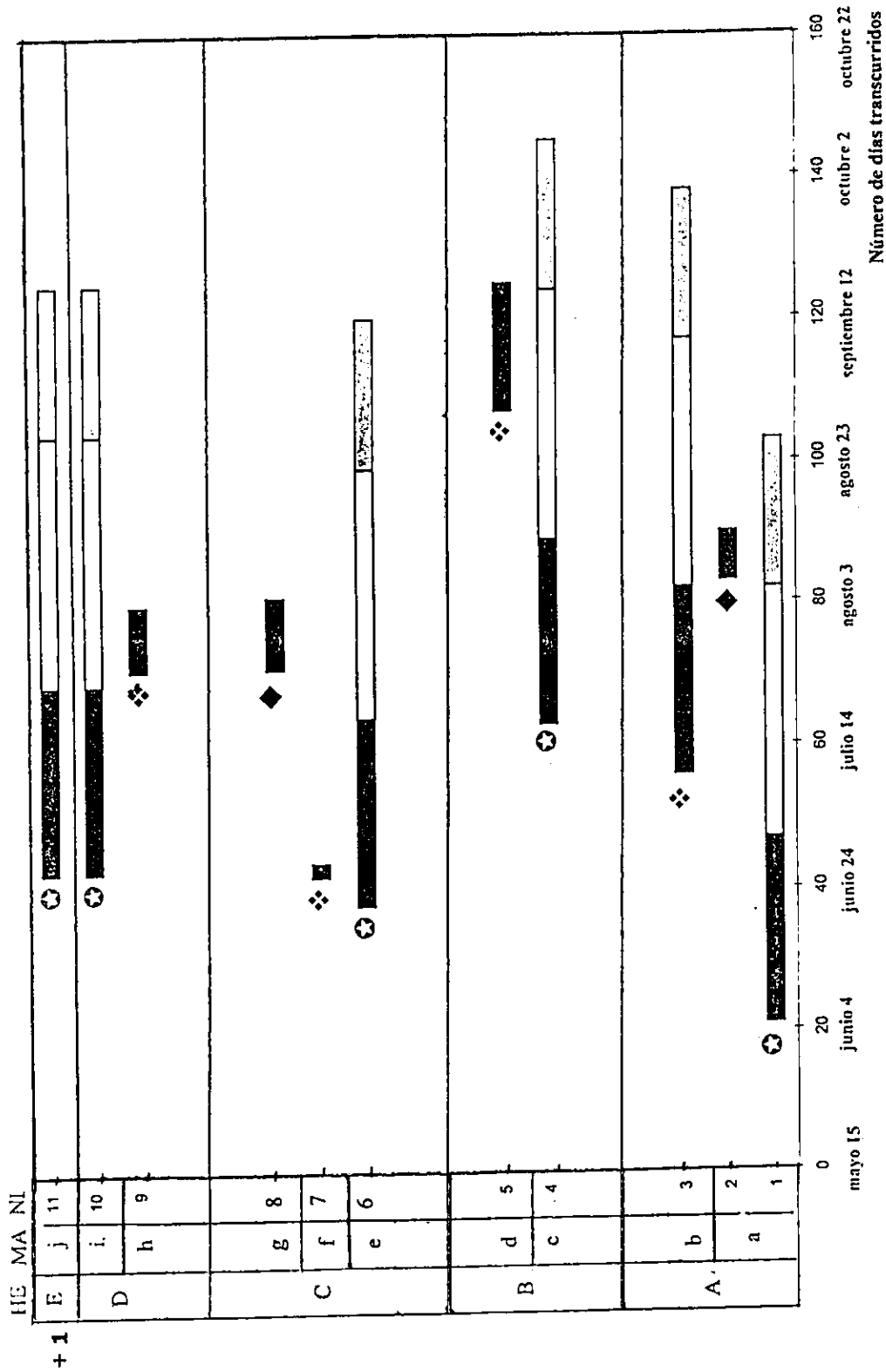


Figura 11. Poliandria de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz en 1993. En las columnas de la izquierda se anotaron las hembras (HE) con letras mayúsculas, los machos (MA) con minúsculas y los nidos (NI) con números. — (+ 1) = macho adicional. Las barras horizontales indican el tiempo de duración de las fases de puesta e incubación (■ 28 días) crianza hasta el vuelo (□ 35 días) y juvenil independiente producido (□ 56 días). ⊕ = 1ª puesta; — ◆ = 2ª puesta; ◆ = 3ª puesta; ★ = 4ª puesta; * = 5ª puesta. Cuando la barra se corta, es que ocurrió depredación de nido. Ver el texto.



DISCUSION

1. CRONOLOGIA DE EVENTOS REPRODUCTIVOS

Los resultados de la prueba X^2 indican que el tiempo de duración de las fases del ciclo reproductivo fue diferente entre los años, lo cual pudo deberse a factores climáticos como una mayor intensidad de la precipitación pluvial durante 1992, que pudo haber provocado que la reproducción fuera iniciada más temprano y terminara más tarde que en los otros años. Esto mismo ocurrió en Sudáfrica para *Actophilornis africanus* (Tarboton, 1995), en donde las jacanas iniciaron la reproducción más temprano y tuvieron un ciclo reproductivo más largo durante los años lluviosos que en los secos, debido a que las inundaciones provocadas por la mayor cantidad de lluvias modificaron el hábitat de anidación.

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

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

Sin embargo, es viable que la reproducción ocurra todo el año en lagunas de mayor tamaño que no llegan a secarse por completo y que ofrecen a los organismos las condiciones apropiadas, lo cual ha sido sugerido que ocurre también en otras latitudes. En Turrialba, Costa Rica, Jenni y Collier (1972) y Jenni (1974, 1994) mencionaron que la especie aparentemente se reproduce todo el año, ya que encontraron nidos a fines de enero, marzo, junio, julio, agosto y octubre. Sin embargo, señalaron también que se presentaron períodos refractarios cortos en noviembre y diciembre o abril y mayo debido a las dos temporadas de estiaje del lugar.

2. DIMORFISMO SEXUAL INVERSO

En Alvarado, Veracruz se encontró dimorfismo sexual inverso en la talla y masa corporal de las hembras de *Jacana spinosa*, cuyas principales diferencias significativas fueron en el peso, cuerda alar, espolón y carúncula. Estos resultados permiten confirmar que *Jacana spinosa* se comportó de manera similar en nuestro país al igual que en otras latitudes. En Turrialba, Costa Rica, Jenni y Collier (1972) registraron un peso promedio de 86.9gr para 16 machos, mientras 12 hembras pesaron en promedio 145.4gr (Jenni, 1974; Jenni y Betts, 1978; Betts y Jenni, 1991; Jenni, 1994). Sin embargo, estos autores no presentaron una tabla con las medidas que permitan hacer comparaciones más precisas, pero los machos de Alvarado pesaron casi 6gr más y las hembras fueron 17.8gr más pesadas que las de Centroamérica. Lo mismo ocurrió en Sudamérica, ya que Osborne y Bourne (1977)



mencionaron que en *Jacana jacana* las hembras fueron mayores significativamente que los machos en siete de nueve medidas registradas, especialmente en peso, longitud del ala y del espolón.

En Alvarado, el dimorfismo sexual inverso también se observó en la conducta. Los machos construyeron el nido, incubaron a los huevos y cuidaron a los pollos casi sin ninguna ayuda de las hembras. Ellas fueron las que llevaron la iniciativa durante los cortejos y las encargadas de la defensa del territorio contra otras hembras vecinas y otras especies de aves, especialmente aquellas que son depredadores potenciales de huevos y pollos. Esto también ha sido registrado en Centroamérica, donde los machos se encargaron de la construcción del nido, incubación y cuidados parentales mientras las hembras fueron más agresivas que ellos y capaces de dominarlos en cualquier situación. (Jenni y Betts, 1978; Betts y Jenni, 1991; Jenni, 1994).

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

3. ESTIMACION DEL TAMAÑO DE LA POBLACION REPRODUCTIVA

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

Por otro lado, los resultados de la prueba χ^2 indican que el tamaño de la población reproductiva no varió entre los años. Sin embargo, durante 1991 y 1992 el número de individuos reproductores se mantuvo casi igual, pero disminuyó en 1993, debido posiblemente a la intensidad de la precipitación pluvial y a que el predio no fue talado desde agosto de 1992, lo cual pudo provocar el crecimiento de la vegetación acuática y al parecer disminuyó el hábitat de anidación disponible. Además, en 1992 y 1993 se observó un incremento de su principal depredador, *Porphyrola martinica*. Es probable que ambos factores fueran las causas de la reducción en el número de organismos reproductores, ya que algunos individuos de *Jacana spinosa* abandonaron el área y se movieron a otros sitios durante el último año de estudio.

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



4. EXITO DE APAREAMIENTO Y PROPORCION DE SEXOS

Los resultados de la prueba de ANOVA no detectaron diferencias en el número promedio de machos por hembra debido probablemente a que el tamaño de la población se mantuvo constante entre los años, lo cual puede sugerir que probablemente se trata de una población estable y no existen variaciones en el número de individuos como fue mencionado por Jenni y Collier (1972) y Jenni y Betts (1978) para *Jacana spinosa*, así como Osborne (1982) para *Jacana jacana*.

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

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

5. PRODUCTIVIDAD DE NIDOS

Los resultados de la prueba X^2 no detectaron diferencias estadísticas en el número de nidos exitosos, aunque en 1993 se presentaron los números más bajos. Esto pudo deberse probablemente a las características del hábitat durante los dos primeros años que permitieron que los nidos estuvieran más protegidos o a que hubo menor cantidad de depredadores. Sin embargo, durante el último año el hábitat de anidación se redujo por un incremento en el crecimiento de la vegetación secundaria, como también lo señaló Tarboton (1992) para Sudáfrica donde existen períodos de intensas lluvias e inundaciones y años de sequía extrema y la productividad en *Actophilornis africanus* es variable.

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

6. PRODUCTIVIDAD DE HUEVOS

Los resultados no detectaron diferencias estadísticas en el número de huevos exitosos entre los años. Sin embargo, como se mencionó anteriormente, durante 1993 se presentaron los números más bajos posiblemente por que el hábitat de anidación se redujo por el crecimiento de la vegetación secundaria que pudo hacer más vulnerables a los huevos, ya que se apreció un aumento en el número de parejas



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

En Alvarado, el número de huevos exitosos de *Jacana spinosa* que produjeron juveniles independientes durante los tres años fue del 35.3%. Al parecer, estos resultados son más altos que los registrados para *Jacana jacana* en América del sur. Sin embargo, Osborne (1982) no aportó datos precisos sobre el número total de huevos puestos y pollos eclosionados que permitan hacer comparaciones más precisas en ambas localidades. Por otro lado, Tarboton (1992) señaló que la productividad de huevos individuales de *Actophilornis africanus* en Sudáfrica también fue baja con un 19% de eclosión en años de sequía y un 24% en años de lluvias.

7. PRODUCTIVIDAD DE HEMBRAS Y MACHOS

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

Por otro lado, no existen datos acerca del número de jóvenes producidos por machos y hembras para hacer comparaciones con *Jacana spinosa* en Centroamérica ni tampoco con *Jacana Jacana* en Sudamérica Sin embargo, Tarboton (1992)

mencionó que las hembras de *Actophilornis africanus* en Sudáfrica criaron un máximo de 4.29 jóvenes y los machos 1.46 en años de lluvias intensas. Esta condición de productividad entre los sexos también se presenta en otras especies de limícolas poliándricas. Oring *et al.* (1991a,b; 1983) señalaron que las hembras de *Actitis macularia* produjeron más juveniles independientes que los machos debido a las distintas estrategias reproductivas de cada sexo.

8. COMPARACIÓN DE LA PRODUCTIVIDAD ENTRE HEMBRAS MONOGAMAS Y POLIANDRICAS

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

9. PROBABILIDAD DE SOBREVIVENCIA

La probabilidad de éxito para todo el período estimada globalmente fue mayor durante 1992, seguida de 1993 y por último 1991. Así mismo, la probabilidad de sobrevivencia estimada semanalmente fue menor durante la fase de incubación y se incrementó durante la etapa de crianza hasta el vuelo y dependencia de los volantones hasta juveniles. Estos datos señalan que la mortalidad es mayor durante el período de incubación que durante la crianza debido a la vulnerabilidad del nido y los huevos por lo expuesto a los depredadores.

Al igual que con la productividad, no existen datos para hacer comparaciones con *Jacana spinosa* en Centroamérica ni con *Jacana Jacana* en Sudamérica. Sin embargo, Tarboton (1992) mencionó que para *Actophilornis africanus* en Sudáfrica, la probabilidad de sobrevivencia de nidos y huevos estuvo entre el 19% y el 24% en



años de sequía y lluvias y se incrementó en promedio hasta el 81% en la fase de juveniles independientes.

Probablemente, la causa de éste incremento en la sobrevivencia se deba a que los padres, una vez que los pollos eclosionan, se vuelven más agresivos contra potenciales depredadores que ingresan a su territorio, y a la conducta evasiva de los pollos y juveniles como correr rápidamente para protegerse, permanecer inmóviles (“congelarse”), bucear bajo el agua o esconderse bajo las alas del padre, como respuesta a un tipo de llamado especial que emiten los padres (Tarboton, 1992; observación personal).

Es importante señalar que las causas de mortalidad por actividades humanas en Alvarado son el pastoreo del ganado, la pesca artesanal de camarón, peces y tortugas, así como la colecta directa de los huevos encontrados accidentalmente durante los recorridos por los cuerpos de agua donde se reproducen las jacanas.

Sin embargo, durante el presente estudio no fue posible registrar las pérdidas por causas naturales aunque los depredadores potenciales conocidos de huevos y polluelos estuvieron presentes. Entre las aves se observaron a los rálidos *Porphyryla martinica* y *Aramides cajanea*; varias garzas como *Butorides striatus*, *Bubulcus ibis*, *Egretta caerulea* y *Egretta thula*; rapaces diversas como *Buteo magnirostris* y *Buteogallus urubitinga*; entre las más importantes. Entre los reptiles se encuentran varias especies de serpientes.

Las causas de depredación encontradas en Alvarado también han sido reportadas en otras latitudes. Stephens (1984a) registró que *Jacana spinosa* en Centroamérica defiende a su progenie contra intrusos que intentan invadir su territorio y señaló que 15 especies de aves fueron atacadas por los padres y que la mayoría de las agresiones estuvieron dirigidas contra *Porphyryla martinica*. Osborne (1982) mencionó que las causas de pérdida de nidos de *Jacana jacana* en Sudamérica se debieron a la depredación de serpientes, iguanas y aves en el 7.7% de

los casos y las actividades humanas, como el pastoreo de ganado y la inundación de campos de cultivo, acumularon el 34.6% de los casos. Por su parte Tarboton (1992), nunca observó directamente las causas de pérdida de los nidos de *Actophilornis africanus* en Sudáfrica, pero mencionó que los depredadores potenciales estuvieron presentes durante los ocho años de su estudio y registró a 11 especies de aves, así como al lagarto monitor *Varanus niloticus* y la serpiente *Python sebae*.

10. REEMPLAZAMIENTO DE PUESTAS Y POLIANDRIA

Los resultados obtenidos indican que no hubo variación en el número de puestas reemplazadas entre los años debido probablemente a que el número de hembras se mantuvo constante. Sin embargo, durante 1993 solo hubo un reemplazamiento por segunda puesta después de una exitosa.

Los 17 reemplazamientos en total observados en Alvarado correspondieron a hembras que respondieron igualmente a pérdidas debidas a causas naturales por depredación o por actividades humanas como la pesca y la ganadería. Sin embargo, las hembras respondieron también con sus parejas después de la eclosión de los huevos. En éste último caso como un segundo intento reproductivo después de uno exitoso en la misma temporada y con la misma pareja. Estos datos contradicen lo señalado por Erckmann (1983) quien aseguró que las pérdidas por perturbaciones humanas "...con frecuencia no resultan en una reanidación."

Solo existen cuatro registros en la literatura de reemplazamientos de puesta por las jacanas. Betts y Jenni (1991) en Centroamérica señalaron que una hembra de *Jacana spinosa* repuso una puesta para un macho. Una hembra de *Jacana jacana* en Sudamérica repuso tres nidadas al mismo macho, mientras que otra puso 6 nidadas para dos machos, de las cuales cuatro fueron reemplazos con uno de ellos (Osborne y Bourne, 1977; Osborne, 1982). Tarboton (1995) registró tres hembras de *Actophilornis africanus* en Sudáfrica que repusieron 12 nidos a seis diferentes



machos en la misma temporada: una puso seis reemplazos a tres machos, la segunda cuatro con dos machos y la tercera dos con solo un macho.

Por otro lado, los resultados de la prueba χ^2 indican que en Alvarado no hubo variación en el número de hembras monógamas y poliándricas entre los años debido posiblemente a que el número de individuos se mantuvo más o menos constante. Sin embargo, las hembras monógamas fueron superadas en número por las poliándricas y hubo cambios constantes en el número de parejas de éstas últimas.

Lo anterior también ha sido descubierto en otras latitudes. Jenni y Collier (1972) encontraron para *Jacana spinosa* en Centroamérica que una hembra tetrándrica copuló inclusive con un quinto macho, aunque no puso ningún huevo en éste nido. Jenni y Betts (1978) registraron de abril a diciembre en otra localidad de Centroamérica a dos hembras de *Jacana spinosa* triándricas mientras que de enero a mediados de abril observaron una hembra monógama, una biándrica y una triándrica y señalaron que las tres hembras fueron substituídas por otras. Osborne (1982) reportó para *Jacana jacana* en Sudamérica nueve hembras monógamas y únicamente dos biándricas y señaló que todos los apareamientos exitosos y la poliandria se manifestaron en el hábitat de lagunas y diques de drenaje de los campos de arroz circunvecinos pero no en los potreros. Tarboton (1995) mencionó para *Actophilornis africanus* en Sudáfrica que en un año de sequía solo una hembra fue poliándrica mientras que durante un año lluvioso siete hembras tuvieron múltiples parejas.

Los estudios realizados con otras especies de aves muestran variaciones. Hildén y Vuolanto (1972) mencionaron que solo cinco de 87 hembras de *Phalaropus lobatus* fueron poliándricas. Schamel y Tracy (1977) señalaron que cuatro de 11 hembras de *Phalaropus fulicarius* fueron biándricas. Colwell y Oring (1988b) encontraron que en *Phalaropus tricolor* cuatro hembras fueron biándricas. Whitfield (1990) estudió a *Phalaropus lobatus* y todas las hembras observadas

fueron monógamas. En contraste, *Actitis macularia* mostró niveles más altos de poliandria. Oring *et al.* (1983; 1991a,b) reportaron que el 24 % de las hembras de un año, el 48 % de hembras de dos años y el 83 % de 3 años fueron poliándricas.

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

La hipótesis del reemplazamiento de puestas afirma que a medida que se incrementa la frecuencia de fracasos por depredación la habilidad de las hembras para poner puestas de reemplazo adquiere gran importancia. Pero solo hasta que se ve liberada de la actividad de incubación y el macho “acepta” la responsabilidad de esta tarea la hembra podrá forrajear más tiempo y reponer puestas rápidamente. De esta manera, las hembras pueden incrementar su éxito reproductivo no solo por el reemplazo de puestas sino inclusive compitiendo con otras hembras para poner huevos con otros machos disponibles y así la poliandria podría evolucionar (Jenni, 1974; Emlen y Oring, 1977).

Para evaluar ésta hipótesis, Erckmann (1983) planteó tres predicciones. En la primera señaló que las especies poliándricas podrían tener tasas de pérdidas de puestas de reemplazo relativamente altas. Usando datos bibliográficos, analizó el promedio del éxito de anidación global y lo comparó con el fracaso de las puestas de reemplazo entre especies monógamas y poliándricas que se reproducen en el ártico y no encontró diferencias significativas. Sin embargo, mencionó la escasez de datos para hacer comparaciones con las jacanas tropicales. En Alvarado, Veracruz el 50% de los nidos (28 de 56) fueron depredados y el fracaso de las puestas de reemplazo fue del 47% (8 de 17). En Centroamérica, Jenni (1974) estimó un éxito de anidación de menos del 50% para *Jacana spinosa* aunque no presentó información detallada.



En Sudamérica, Osborne (1982) registró una pérdida del 84.6% (44 de 52 nidos) para *Jacana jacana* y el fracaso de las puestas de reemplazo fue del 87.5% (7 de 8 nidos). Tarboton (1992) mencionó que en *Actophilornis africanus*, el fracaso en la anidación fue del 73.7% durante cuatro años de estudios.

En su segunda predicción Erckmann (1983) señaló que la reanidación podría ser relativamente frecuente en las especies poliándricas. Encontró que en algunas de las especies monógamas del ártico es regular y en otras no y en aquellas de zonas templadas es muy común. En los faláropos poliándricos la frecuencia es muy baja mientras que en *Actitis macularia* entre el 40% y el 50% de las puestas perdidas son reemplazadas y uno de cuatro machos reanida al menos una vez por temporada y algunos hasta tres veces con la misma hembra (Oring y Knudson, 1972; Maxson y Oring, 1980). En Alvarado, el 36.6% de las hembras (11 de 30) repusieron 17 puestas para 14 machos en total durante los tres años, mientras que en Centroamérica una hembra de *Jacana spinosa* reanidó con el mismo macho. En Sudamérica, el 16.6% (dos de 12) de las hembras de *Jacana jacana* repusieron cinco puestas para dos machos (Osborne, 1982). En Sudáfrica, durante la temporada reproductiva de 1987/88 el 42.8% (tres de siete) de las hembras de *Actophilornis africanus* repusieron 12 puestas para seis machos (Tarboton, 1995).

En su tercer predicción, Erckmann (1983) planteó que las hembras liberadas de la incubación podrían ser capaces de reemplazar puestas perdidas con menor retraso que las hembras que comparten la incubación. Para analizar esto, hizo una comparación del intervalo entre nidos perdidos y el inicio de la puesta de reemplazamiento en hembras poliándricas que estuvieran o no incubando al momento de la pérdida. Encontró que en las hembras de *Actitis macularia*, que se reproduce en zonas templadas, liberarse de la incubación no aumentó la habilidad de reanidar más rápidamente. Betts y Jenni (1991) en Centroamérica señalaron que una hembra de *Jacana spinosa* inició la segunda puesta 15 días después de que se perdió

la primera. Una hembra de *Jacana jacana* en Sudamérica repuso tres nidadas al mismo macho en 45 días, mientras que otra puso 6 nidadas para dos machos en 60 días, de las cuales cuatro fueron reemplazos con uno de ellos (Osborne y Bourne, 1977; Osborne, 1982). En el último caso, la segunda puesta fue iniciada solo dos días después de desaparecida la primera. En Alvarado, el promedio de reposiciones para *Jacana spinosa* fue de 10 días con un intervalo de cuatro a 23 días.

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

Por último, es necesario señalar que los resultados aquí presentados no pueden ser concluyentes debido a que no fueron evaluadas otras variables que pudieran estar influyendo en el sistema de apareamiento de *Jacana spinosa* en Alvarado, Veracruz y en las especies de la familia Jacanidae de otras localidades. Primero, se ha argumentado que las primeras camadas de la temporada probablemente son las más valiosas en términos de la probabilidad de producir jóvenes que sobreviven a la madurez (Lack, 1956, citado por Ligon, 1993). A pesar de que esto está comprobado en algunas especies de limícolas poliándricas que son migradores de larga distancia como *Actitis macularia* (Oring, 1983, 1991a,b), no ha sido reportado en ninguna de las especies de la familia Jacanidae. Sin embargo, en Alvarado se observó durante 1991 y 1993 que al inicio de la temporada fueron producidos un mayor número de juveniles independientes (ver Figuras 5 y 7). Ésto se explica por que los machos pueden verse favorecidos para invertir en el cuidado parental de la primer progenie de la temporada reproductora.

En segundo lugar, la certidumbre en la paternidad puede ser considerablemente mayor para el primer macho que se aparea con una hembra que para los machos subsiguientes. Valle (1994) sugirió que la inversión de los papeles



sexuales y la poliandria podría ser favorecida si los machos ganan un beneficio extra inseminando a la hembra antes de que ella los abandone, engendrando así al menos parte de la camada siguiente que ella ponga para otro macho. La frecuencia con la que las hembras de las jacanas copulan en un período corto de tiempo permite suponer que los machos tienen pocas garantías en la paternidad de las puestas que están incubando (Betts y Jenni, 1991; Tarboton, 1992, 1995; observación personal), y que la competencia de esperma puede ser un factor importante para los individuos (Birkhead y Moller 1992).

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

Por todo lo expuesto anteriormente, es necesario realizar estudios en *Jacana spinosa* sobre paternidad con DNA para conocer las estrategias de protección de la paternidad en ésta especie, por el alto riesgo a que están sometidos los machos por

los conflictos sexuales entre ambos sexos y poder hacer conclusiones más acertadas sobre la evolución de la poliandria en las aves.



CONCLUSIONES

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

LITERATURA CITADA

- *-Albert, A. L. y A. Figueroa. 1988. Estudio preliminar sobre indicadores biológicos de la contaminación química en aguas superficiales del Estado de Veracruz. Memorias IX Congreso Nacional de Zoología. Vol. 1. pp 39-44.
- *-Altamirano-Alvarez, T. A., L. J. Franco, A. E. DeSucre-Medrano, B. P. Ramírez, L. R. Chávez, M. Soriano-Sarabia y S. C. M. Bedia. 1995. Usos actuales y potenciales de los Vertebrados en Alvarado, Veracruz. *Rev Mus Zool* (7):14-31.
- *-Altamirano-Alvarez, T. A., M. Soriano-Sarabia, A. E. DeSucre-Medrano y B. P. Ramírez. 1996. Riqueza específica de la herpetofauna de Alvarado, Veracruz. *Rev. Mus. Zool., No. Esp. (2):* 69-81.
- *-Anta, F. S. y H. M. Rosas 1992. Los espacios rurales de la región de Tuxtepec, Oaxaca: una propuesta de regionalización. pp 65-104 En: F. S. Anta (Coordinador). *Ecología y manejo integral de recursos naturales en la región de la Chinantla*. Fundación Friedrich Elbert México.
- *-A.O.U. (American Ornithologists Union). 1998. Check-list of north american birds. 6a ed. American Ornithologists Union. Allen Press. Lawrence Kansas.
- *-Barrera-Bassols, N. 1992. El impacto ecológico y socioeconómico de la ganadería bovina en Veracruz. pp 31-50 En: E. Boege y H. Rodríguez (editores). *Desarrollo y medio ambiente en Veracruz*. Instituto de Ecología, Fundación Friedrich Ebert, CIESAS. Golfo, Universidad Veracruzana. México.
- *-Bart, J. and D. S. Robson. 1982. Estimating survivorship when the subjects are visited periodically. *Ecology*, 63 (4): 1078-1090.
- *-Begon, M., J. L. Harper and C. R. Townsend. 1986. *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell, Oxford.
- *-Betts, B. J. and D. A. Jenni. 1991. Time budgets and the adaptiveness of polyandry in Northern Jacanas. *Wilson Bull.*, 103 (4): 578-597.



- *-Butchart, S. H. M. 1999a. Yelling for sex: Harem males compete for female access in Bronze-Winged jacanas. *Anim. Behav.* 57:637-646.
- *-Butchart, S. H. M. 1999b. Sexual conflicts and copulations patterns in polyandrous Bronze-Winged jacanas (*Metopidius indicus*). *Behav.* 136:443-468.
- *-Castañeda, O. L. y E. Contreras. (Compiladores). 1994. Bibliografía comentada sobre Ecosistemas Costeros de México. Vol. III: Golfo de México I. De Tamaulipas a Veracruz. CONABIO/UAM/CDELM. México. pp 392-509.
- *-Clobert, J. and J-D. Lebreton. 1995. Estimation of demographic parameters in bird populations. pp 75-104 In: C. M. Perrins, J-D. Lebreton and G. J. M. Hiron (editors). *Bird population studies*. Oxford University Press.
- *-Clutton-Brock, H. 1991. *The evolution of parental care*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- *-Colwell, M. A. and L. W. Oring. 1988a. Sex ratios and intrasexual competition for mates in a sex role reversed shorebird, Wilson's Phalarope (*Phalaropus tricolor*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 22: 165-173.
- *-Colwell, M. A. and L. W. Oring. 1988b. Breeding biology of Wilson's Phalarope in southcentral Saskatchewan. *Wilson Bull.*, 100 (4): 567-582.
- *-Dale, J., R. Montgomerie, D. Michaud and P. Boag. 1999. Frequency and timing of extra pair fertilization in polyandrous Red Phalarope. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 46:50-56.
- *-Delehanty, D. J., R. C. Fleischer, M. A. Colwell and L. W. Oring. 1998. Sex-role reversal and the absence of extra-pair fertilization in Wilson's Phalaropes. *Anim. Behav.* 55:995-1002.
- *-DeSucre-Medrano, A. E., B. P. Ramírez y G. D. E. Varona. 1996. Visión general de la avifauna del Sistema Lagunar de Alvarado, Veracruz. *Rev. Mus. Zool.*, Núm. Esp. (2):82-100.

- *-Drent, R. H. and S. Daan. 1980. The prudent parent: Energetic adjustments in avian breeding. *Ardea*, 68:225-252.
- *-Emlen, S. T. and L. W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- *-Emlen, S. T., P. H. Wrege y M. S. Webster. 1998. Cuckoldry as a cost of polyandry in the sex-role reversed Wattled Jacana, *Jacana jacana*. *Proc. Roy. Soc. London*. B265:2359-2364.
- *-Emlen, S. T., P. H. Wrege y M. S. Webster. 1992. Polyandry, promiscuity and paternity in the role-reversed Wattled Jacanas. Abstracts of the fourth International Behavioural Ecology Congress. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- *-Emlen, S. T., N. J. Demong and D. J. Emlen. 1989. Experimental induction of infanticide in female Wattled Jacanas. *Auk*, 106 (1):1-7.
- *-Erckmann, W. J. 1983. The evolution of polyandry in shorebirds: An evaluation of hypotheses. pp 113-168 In: S. K. Wesser (editor). *Social behavior of female vertebrates*. Academic Press. New York.
- *-Faaborg, J. and C.B. Patterson. 1981. The characteristics and occurrence of cooperative polyandry. *Ibis*, 123: 477-484.
- *-Franco, L. J., L. R. Chávez, R. E. Peláez y S. C. M. Bedia. 1996. Riqueza ictiofaunística del Sistema Lagunar de Alvarado, Veracruz. *Rev. Mus. Zool.*, No. Esp. (2): 17-32.
- *-Fry, C. H. 1978. Jacanas. pp 93-95 In: P. Hutchinson, and C. J. O. Harrison, (editors). *Bird Families of the World*. Harry N. Abrams, Inc. Publishers. New York.
- *-García, E. 1981. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. 3a edición. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México.



- *-Gómez-Pompa, A. 1977. Ecología de la vegetación del estado de Veracruz. C.E.C.S.A. México.
- *-Gotmark, K. F. 1992. The effects of investigator disturbance on nesting birds. pp 63-104 In: D. M. Power, (editor) Current Ornithology. Vol. 9. Plenum Press. New York.
- *-Graul, W. D. 1974. Adaptive aspects of the Mountain Plover social system. Living Bird 12:69-74.
- *-Graul, W.D., S.R. Derrickson and D.W. Mock. 1977. The evolution of avian polyandry. Am. Nat. 111: 812-816.
- *-Hensler, G. L. 1985. Estimation and comparison of daily nest survival probabilities using the Mayfield method. In: B. J. T. Morgan and P. M. North (editors). Statistics in ornithology. Lecture Notes in Statistics No. 29. Springer Verlag. Berlin
- *-Hensler, G. L., and J. D. Nichols. 1981. The Mayfield method of estimating nesting success: a model, estimators and simulation results. Wilson Bull. 93:42-53.
- *-Hilden, O. and S. Vuolanto. 1972. Breeding biology of the Red-Necked Phalarope *Phalaropus lobatus* in Finland. Ornis Fennica, 49: 57-85.
- *-Howell, S. N. G. and S. Webb. 1995. A guide to the birds of Mexico and Northern Central America. Oxford Univ. Press.
- *-INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 1984. X censo general de población y vivienda, 1980. Estado de Veracruz. Vol. 1. Tomo 30. México.
- *-Jehl, J. R., Jr., and B. G. Murray ,Jr. 1986. The evolution of normal and reverse sexual size dimorphism in shorebirds and other birds. pp 1-76. In: R.F. Johnston, (editor) Current Ornithology, Vol. 3. Plenum Press. New York.

- *-Jenni, D. A. 1996. Family Jacanidae (Jacanas). Pp 276-291 En: (J. del Hoyo, A. Elliot y J. Sargatal, editores). Handbook of the birds of the world. Ediciones Lynx. Barcelona, España.
- *-Jenni, D.A. 1974. Evolution of polyandry in birds. Am. Zool. 14: 129-144.
- *-Jenni, D. A. and B. J. Betts. 1978. Sex differences in nest construction, incubation and parental behaviour in the polyandrous American Jacana (*Jacana spinosa*). Anim. Behav., 26:207-218.
- *-Jenni, D. A. and G. Collier. 1972. Polyandry in the American Jacana (*Jacana spinosa*). Auk, 89:743-765.
- *-Jenni, D. A., R. D. Gambs and B. J. Betts. 1975. Acoustic behaviour of the Northern Jacana. Living Bird, 13:193-210.
- *-Karr, J. 1981a. Surveying birds with mist nets. pp 62-67. In: C. Ralph, and J. Scott (editors). Estimating numbers of terrestrial birds. Studies in Avian Biology Vol. 6. Ed. Cooper Ornithological Society.
- *-Karr, 1981b. Rationale and techniques for sampling avian habitats. . pp 26-28. In: D. E. Capen (editor). The Use of multivariate statistics in studies of Wildlife habitat. USDA Forest Service. General Technical Report RM. 87
- *-Keyes, B. E. and C. E. Grue. 1982. Capturing birds with mist nets: a review. North American Bird Bander, 7 (1): 2-5.
- *-Koskimies, P. and R. Vaisanen. 1991. Monitoring bird populations. Helsinki: Zoological Museum. Finnish Museum of Natural History. Universiti of Helsinki.
- *-Lank, D. B., L. W. Oring and S. J. Maxson. 1985. Mate and nutrient limitation of egg-laying in a polyandrous shorebird. Ecology, 66(5):1513-1524.
- *-Lenington, S. 1984. The evolution of polyandry in shorebirds. pp 149-167. In: J. Burger and L. Olla (editors). Behavior of marine animals, Vol. 5, Shorebirds: breeding behavior and populations. Plenum Press, New York.



- *-Ligon, J. D. 1993. The role of phylogenetic history in the evolution of contemporary avian mating and parental care systems. Pp 1-46. In: D. M. Power (editor). *Current Ornithology*. Vol 10. Plenum Press. New York.
- *-López-Paniagua, J. y L. G. Urbán. 1992. Ordenamiento Ecogeográfico de una zona cálido-húmeda: la región de Tuxtepec, Oaxaca. pp 17-64. En: F. S. Anta (Coordinador). *Ecología y manejo integral de recursos naturales en la región de la Chinantla*. Fundación Friedrich Elbert. México.
- *-Lot, H. A. 1991. *Vegetación y flora vascular acuática del estado de Veracruz*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- *-Major, R. E. 1989. The effect of human observers on the intensity of nest predation. *Ibis*, 132 (4): 608-612.
- *-Martin, T. E. and G. R. Geupel. 1994. Nest-monitoring plots: methods for locating nests and monitoring success. *Jour. Field Ornithol.* 64 (4): 507-519.
- *-Martin, T. E. and J. J. Roper. 1988. Nest predation and nest site selection of a western population of the Hermit Thrush. *Condor*. 90: 51-57.
- *-Maxson, S. J. and L. W. Oring. 1980. Breeding season time and energy budgets of the polyandrous Spotted Sandpiper. *Behaviour*, 74: 200-263.
- *-Mayfield, H.F. 1975. Suggestions for calculating nesting success. *Wilson Bull.*, 87:456-466.
- *-Mayfield, H. F. 1961. Nesting success calculated from exposure. *Wilson Bull.* 73:255-261.
- *-Maynard-Smith, J. 1977. Parental investment: A prospective analysis. *Animal Behaviour*, 25: 1-9.
- *-Microsoft. 1997. Paquete de hoja de cálculos. Microsoft Windows Inc. Seattle. Washington

- *-Miller, A. H. 1931. Observations on the incubation and the care of the young in the Jacana. *Auk*, XXXIII: 32-33.
- *-Miranda, F. y E. Hernández-Xolocotzi. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. de México*. 28:29-179.
- *-Morán, S. A., L. J. Franco, L. R. Chávez y T. A. Altamirano-Alvarez. 1996. Aspectos generales del comportamiento hidrológico del sistema lagunar de Alvarado Veracruz, México. *Rev. Mus. Zool. Núm. Esp (2)*: 1-16.
- *-Olivares-Sáenz, E. 1990. Paquete de diseños experimentales. Versión 2.0. Facultad de Agronomía de la Universidad Autónoma de Nuevo León. México.
- *-Ordóñez, M. J. y O. F. García. 1992. Zonificación Ecoproductiva de Veracruz. pp 31-50. En: E. Boege y H. Rodríguez (editores). *Desarrollo y medio ambiente en Veracruz*. Instituto de Ecología, Fundación Friedrich Ebert, CIESAS. Golfo, Universidad Veracruzana. México.
- *-Oring, L. W. 1986. Avian polyandry. pp 309-351 In: R.F. Johnston (editor). 1986. *Current Ornithology*. Vol. 6. Plenum Press. New York.
- *-Oring, L. W. 1982. Avian Mating Systems. Pp 1-92. In: D. S. Farner and J. R. King (editors). *Avian Biology*. Vol. VI. Academic Press. New York.
- *-Oring, L. W. and S. J. Maxson. 1978. Instances of simultaneous polyandry by a Spotted Sandpiper, *Actitis macularia*. *Ibis*, 120: 349-353.
- *-Oring, L. W. and M. L. Knudson. 1972. Monogamy and polyandry in the Spotted Sandpiper. *Living Bird*, 11: 59-73.
- *-Oring, L. W., R. C. Fleischer, J. M. Reed and K. E. Marsden. 1992. Cuckoldry through stored sperm in the sequentially polyandrous Spotted Sandpiper. *Nature*, 359: 631-633.
- *-Oring, L. W., M. A. Colwell, and J. M. Reed. 1991a. Lifetime reproductive success in the Spotted Sandpiper (*Actitis macularia*): sex differences and variance components. *Behav Ecol Sociobiol* 28:425-432.



- *-Oring, L. W., J. M. Reed, D. M. Lank, and S. J. Maxson. 1991b. Factors regulating annual mating success and reproductive success in Spotted Sandpipers (*Actitis macularia*). *Behav Ecol Sociobiol* 28:433-442.
- *-Oring, L. W., D. B. Lank and S. J. Maxson. 1983. population studies of the polyandrous Spotted Sandpiper. *Auk*, 100: 272-285.
- *-Osborne, D. R. 1982. Replacement nesting and polyandry in the Wattled Jacana. *Wilson Bull.*, 94: 206-208.
- *-Osborne, D. R. and G. R. Bourne. 1977. Breeding behavior and food habits of the Wattled Jacana. *Condor*, 79: 98-105.
- *-Owens, I. P. F., A. Dixon, T. Burke and D. B. A. Thompson. 1995. Strategic paternity assurance in the sex-role reversed Eurasian Dotterel (*Charadrius morinellus*): Behavioral and genetic evidence. *Behav. Ecol.* 6:14-21.
- *-Perrins, C. M. and T. R. Birkhead. 1983. *Avian Ecology*. Blackie and Sons Ltd. London.
- *-Peterson, R. T. y E. L. Chalif. 1983. *Guía de aves de México*. Houghton Mifflin Company. Boston.
- *-Pitelka, F. A., R. T. Holmes and S. F. MacLean, Jr. 1974. Ecology and evolution of social organization in arctic sandpipers. *Am. Zool.* 14: 185-204.
- *-Ralph, C. J., G. R. Geupel, P. Pyle, T. E. Martin, E. Thomas, D. F. DeSante and B. Milá. 1994. *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. General Technical Report, Albany CA: Pacific Southwestern Station, Forest Service, US Department of Agriculture.
- *-Ramírez, B.P. 1987. *Estudio ornitofaunístico de Alvarado, Veracruz, México*. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala. UNAM.

- *-Ramírez, B. P., A. E. DeSucre-Medrano y T. A. Altamirano-Alvarez. 1988. Avifauna de Alvarado, Veracruz. Memorias II Simposium Internac. de Vida Silvestre, pp 231-244.
- *-Reynolds, J. D. and F. Cooke. 1988. The influence of mating systems on philopatry: a test with polyandrous Red-Necked Phalaropes. *Animal Behaviour*, 36: 1788-1795.
- *-Ridgway, R. 1919. The birds of North and Middle America. U.S. Natl. Mus., Bull. part VIII, 16(50): 1-852.
- *-Rivera-Rodríguez, L. B. 1993. Ecología reproductiva del caracara *Polyborus plancus audubonii* en la región del Cabo, B. C. S. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala. U. N. A. M. México.
- *-Rivera-Rodríguez, L. B. and R. Rodríguez-Estrella. 1998. Breeding biology of the Crested Caracara in the Cape region of Baja California, Mexico. *J. Field Ornithol.*, 69(2):160-168.
- *-Rivera, S. E., V. J. A. García, J. J. Romero y A. Vázquez-Botello. 1990. Análisis de la contaminación bacteriana en las lagunas Carmen-Machona y Mecoacán Tabasco; Alvarado y Mandinga en Veracruz. Memorias VI Curso Simposio Internacional sobre biología de la contaminación. U. N. A. M. México. P 16.
- *-Rueda, Q. L., G. G. Díaz y A. Vázquez-Botello. 1990. Evaluación de plaguicidas organoclorados en las lagunas de Carmen-Machona, Tabasco y Alvarado, Veracruz, durante lluvias. (Junio de 1989). VI Curso Simposio Internacional sobre biología de la contaminación. UNAM. México. p 14.
- *-Rzedowski, J. 1981. Vegetación de México. Limusa. México. 432 p.
- *-Schamel, D. and D. M. Tracy. 1991. Breeding site fidelity and natal philopatry in the sex role-reversed Red and Red-Necked Phalaropes. *Journal of Field Ornithology*, 62 (83): 390-398.



- *-Schamel, D. and D. M. Tracy. 1977. Polyandry, replacement clutches, and site tenacity in the Red Phalarope (*Phalaropus fulicarius*) at Barrow Alaska. *Bird Band.*, 48:314-324.
- *-Scott, A. D. y M. Carbonell. 1986. Inventario de humedales de la Región Neotropical. IWRB-IUCN. Cambridge. pp 374-403.
- *-SPP (Secretaría de Programación y Presupuesto). 1980. Carta de humedad del suelo. Escala 1:50000. Villahermosa. México.
- *-SPP (Secretaría de Programación y Presupuesto). 1981. Carta Edafológica. Escala 1:50000. Villahermosa. México.
- *-Stephens, M. L. 1982. Mate takeover and possible infanticide by a female Northern Jacana (*Jacana spinosa*). *Anim. Behav.*, 30:1253- 1254.
- *-Stephens, M. L. 1984a. Interspecific aggressive behaviour of the polyandrous Northern Jacana (*Jacana spinosa*). *Auk*, 101:508- 518.
- *-Stephens, M. L. 1984b. Intraspecific distraction displays of the polyandrous Northern Jacana (*Jacana spinosa*). *Ibis*, 126:70-72.
- *-Stephens, M.L. 1984c. Maternal care and polyandry in the Northern Jacana, *Jacana spinosa*. Ph. D. thesis. University of Chicago.
- *-Tarboton, W. R. 1995. Polyandry in the African Jacana: The roles of male dominance and rate of clutch loss. *Ostrich*, 66:49-60.
- *-Tarboton, W. R. 1992. Aspects of the breeding biology of the African Jacana. *Ostrich*, 63:141-157.
- *-Valle, C. A. 1994. Parental Role-reversed Polyandry and Paternity. *Auk*, 111:476-478.
- *-Van Tyne, J. y A. J. Berger. 1976. *Fundamentals of Ornithology*. 2nd ed. John Wiley and Sons. New York.
- *-Vázquez-Yáñez, C. 1971. La vegetación de la Laguna de Mandinga, Veracruz. *An. Inst. Biól. U. N. A. M. Ser. Botánica*, (1): 49-94.

- *-Welty, J. C. 1982. The life of birds. 3nd. ed. W.B. Saunders Co. Philadelphia.
- *-Whitfield, D. P. 1990. Mate choice and sperm competition as constraints on polyandry in the Red-necked Phalarope *Phalaropus lobatus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 27: 247-254.
- *-White, G. C. 1983. Numerical estimation of survival rates from band recovery and biotelemetry. *Journal of Wildlife Management*, 47: 716-728.
- *-Wrege, P. H. y S. T. Emlen. 1998. Promiscuity by female Wattled Jacanas: A mechanism to manipulate males, not to obtain "good genes". *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr.*, Durban.
- *-Zar, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.



APENDICE 1. Períodos de estancia durante las temporadas reproductivas 1991-1993 de *Jacana spinosa* en Alvarado Veracruz

Mes / Año	1991	1992	1993
Mayo	12—31	12—31	12-31
Junio	3-7; 10-14; 17-21; 24-28	5-11; 16-22; 25-30	5-11; 16-22; 25-30
Julio	1-7; 11-17; 21-26	1-7; 13-19; 25-30	1-7; 13-19; 25-30
Agosto	1-7; 13-20; 24-30	4-10; 15-20; 26-31	4-10; 15-20; 26-31
Septiembre	5-12; 17-23; 26-30	5-12; 17-23; 26-30	5-12; 17-23; 26-30
Octubre	5-11; 16-21; 25-31	6-11; 17-21; 25-31	6-11; 17-21; 25-31
Noviembre	5-10; 15-20; 24-30	4-10; 16-20; 25-30	4-10; 16-20; 25-30

Apéndice 2. Combinaciones de colores * de las bandas colocadas en el tibiatarso de los individuos reproductores de *Jacana spinosa* en Alvarado, Veracruz. (Temporadas 1991-1993)

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

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



Apéndice 3. Análisis de ANOVA para la comparación de las medidas de hembras y machos de *Jacana spinosa*

Cuadro 5. Análisis morfométrico de hembras y machos (peso)

HEMBRAS	MACHOS	Análisis de varianza de dos factores con una sola muestra por grupo				
		RESUMEN	Cuenta	Suma	Promedio	Varianza
180	100	Fila 1	2	280	140	3200
170	100	Fila 2	2	270	135	2450
149	100	Fila 3	2	249	124.5	1200.5
127.5	97	Fila 4	2	224.5	112.25	465.125
155	80	Fila 5	2	235	117.5	2812.5
160	80	Fila 6	2	240	120	3200
185	80	Fila 7	2	265	132.5	5512.5
157	87.5	Fila 8	2	244.5	122.25	2415.125
170	115	Fila 9	2	285	142.5	1512.5
145	90	Fila 10	2	235	117.5	1512.5
170	90	Fila 11	2	260	130	3200
180	90	Fila 12	2	270	135	4050
190	100	Fila 13	2	270	135	4050
150	95	Fila 14	2	290	145	4050
170	96	Fila 15	2	245	122.5	1512.5
170	87.8	Fila 16	2	266	133	2738
157	97	Fila 17	2	257.8	128.9	3378.42
157	87.9	Fila 18	2	254	127	1800
		Fila 19	2	244.9	122.45	2387.405
		Columna 1	19	3122.5	164.342105	245.612573
		Columna 2	19	1763.2	92.8	75.03

ANÁLISIS DE VARIANZA

Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	F	Probabilidad	Valor crítico para F
Filas	2948.08316	18	163.782398	1.04412989	0.4640083	2.21719887
Columnas	48623.5918	1	48623.5918	309.980476	8.5921E-13	4.41386305
Error	2823.48316	18	156.860175			
Total	54395.1582	37				

ESTA TESIS NO DEBE SALIR DE LA BIBLIOTECA

Apéndice 3. Análisis de ANOVA para la comparación de las medidas de hembras y machos de *Jacana spinosa*

Cuadro 5. Análisis morfométrico de hembras y machos (cuerda alar)

HEMBRAS	MACHOS	Análisis de varianza de dos factores con una sola muestra por grupo						
		RESUMEN	Cuenta	Suma	Promedio	Varianza		
142	124							
150	129	Fila 1	2	266	133	162		
144	118	Fila 2	2	279	139.5	220.5		
150	112	Fila 3	2	262	131	338		
139	130	Fila 4	2	262	131	722		
130	138	Fila 5	2	269	134.5	40.5		
135.3	130	Fila 6	2	268	134	32		
132	130	Fila 7	2	265.3	132.65	14.045		
130	136	Fila 8	2	262	131	2		
130	121	Fila 9	2	266	133	18		
135	118	Fila 10	2	251	125.5	40.5		
137	118	Fila 11	2	253	126.5	144.5		
134	118	Fila 12	2	255	127.5	180.5		
137	122	Fila 13	2	252	126	128		
140	120	Fila 14	2	259	129.5	112.5		
136	122	Fila 15	2	260	130	200		
137	115	Fila 16	2	258	129	98		
134	115	Fila 17	2	252	126	242		
140	124	Fila 18	2	249	124.5	180.5		
		Fila 19	2	264	132	128		
		Columna 1	19	2612.3	137.489474	34.8521053		
		Columna 2	19	2340	123.157895	52.3625731		
ANÁLISIS DE VARIANZA								
		Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	F	Probabilidad	Valor crítico para F
		Filas	517.563684	18	28.753538	0.49184018	0.92916609	2.21719887
		Columnas	1951.24447	1	1951.24447	33.3767775	1.7841E-05	4.41386305
		Error	1052.30053	18	58.4611404			
		Total	3521.10868	37				



Apéndice 3. Análisis de ANOVA para la comparación de las medidas de hembras y machos de *Jacana spinosa*

Cuadro 5. Análisis morfométrico de hembras y machos (largo espolón)

HEMBRAS	MACHOS	Análisis de varianza de dos factores con una sola muestra por grupo				
		RESUMEN	Cuenta	Suma	Promedio	Varianza
15	11	Fila 1	2	26	13	8
15	11	Fila 2	2	26	13	8
11	9	Fila 3	2	20	10	2
13	11	Fila 4	2	24	12	2
17	10	Fila 5	2	27	13.5	24.5
16	9.3	Fila 6	2	25.3	12.65	22.445
18	10	Fila 7	2	28	14	32
15	8	Fila 8	2	23	11.5	24.5
15	12	Fila 9	2	27	13.5	4.5
15	9	Fila 10	2	24	12	18
15	8	Fila 11	2	23	11.5	24.5
18	10	Fila 12	2	28	14	32
14	10	Fila 13	2	24	12	8
18	9	Fila 14	2	27	13.5	40.5
16	8	Fila 15	2	24	12	32
22	6	Fila 16	2	28	14	128
15	10	Fila 17	2	25	12.5	12.5
9	4	Fila 18	2	13	6.5	12.5
13	9	Fila 19	2	22	11	8
		Columna 1	19	290	15.2631579	7.87134503
		Columna 2	19	174.3	9.17368421	3.47315789

ANÁLISIS DE VARIANZA

Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	F	Probabilidad	Valor crítico para F
Filas	112.532105	18	6.25178363	1.22759242	0.33409959	2.21719887
Columnas	352.276053	1	352.276053	69.1724857	1.4029E-07	4.41386305
Error	91.6689474	18	5.0927193			
Total	556.477105	37				

Apéndice 3. Análisis de ANOVA para la comparación de las medidas de hembras y machos de *Jacana spinosa*

Cuadro 5: Análisis morfométrico de hembras y machos (ancho espolón)

HEMBRAS	MACHOS	Análisis de varianza de dos factores con una sola muestra por grupo						
		RESUMEN	Cuenta	Suma	Promedio	Varianza		
10	7.5							
10	7.5	Fila 1	2	17.5	8.75	3.125		
11	7.5	Fila 2	2	17.5	8.75	3.125		
8	7.5	Fila 3	2	18.5	9.25	6.125		
15.3	8	Fila 4	2	15.5	7.75	0.125		
9	4.4	Fila 5	2	23.3	11.65	26.645		
10	7	Fila 6	2	13.4	6.7	10.58		
10	5	Fila 7	2	17	8.5	4.5		
10	7.5	Fila 8	2	15	7.5	12.5		
10	12	Fila 9	2	17.5	8.75	3.125		
10	10	Fila 10	2	22	11	2		
10	11	Fila 11	2	20	10	0		
10	8	Fila 12	2	21	10.5	0.5		
10	7	Fila 13	2	18	9	2		
10	8	Fila 14	2	17	8.5	4.5		
16	4	Fila 15	2	18	9	2		
10	6	Fila 16	2	20	10	72		
7	4	Fila 17	2	16	8	8		
10	7	Fila 18	2	11	5.5	4.5		
		Fila 19	2	17	8.5	4.5		
		Columna 1	19	196.3	10.3315789	4.27783626		
		Columna 2	19	138.9	7.31052632	4.5654386		
ANÁLISIS DE VARIANZA								
		Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	F	Probabilidad	Valor crítico para F
		Filas	76.0331579	18	4.22406433	0.9144559	0.57419138	2.21719887
		Columnas	86.7042105	1	86.7042105	18.7703526	0.00040116	4.41386305
		Error	83.1457895	18	4.61921053			
		Total	245.883158	37				



Apéndice 3. Análisis de ANOVA para la comparación de las medidas de hembras y machos de *Jacana spinosa*

Cuadro 5. Análisis morfométrico de hembras y machos (largo carúncula)

HEMBRAS	MACHOS	Análisis de varianza de dos factores con una sola muestra por grupo						
		RESUMEN	Cuenta	Suma	Promedio	Varianza		
14	12	Fila 1	2	26	13	2		
19	11	Fila 2	2	30	15	32		
23.5	11	Fila 3	2	34.5	17.25	78.125		
16	15	Fila 4	2	31	15.5	0.5		
15.3	12	Fila 5	2	27.3	13.65	5.445		
18.3	15.2	Fila 6	2	33.5	16.75	4.805		
23	15	Fila 7	2	38	19	32		
23	17	Fila 8	2	40	20	18		
23	18	Fila 9	2	41	20.5	12.5		
23	19	Fila 10	2	42	21	8		
23	20	Fila 11	2	43	21.5	4.5		
21	19	Fila 12	2	40	20	2		
23	20	Fila 13	2	43	21.5	4.5		
20	10	Fila 14	2	30	15	50		
18	13	Fila 15	2	31	15.5	12.5		
19	10	Fila 16	2	29	14.5	40.5		
19	19	Fila 17	2	38	19	0		
23	11	Fila 18	2	34	17	72		
18	12	Fila 19	2	30	15	18		
		Columna 1	19	382.1	20.1105263	9.11099415		
		Columna 2	19	279.2	14.6947368	13.237193		
ANÁLISIS DE VARIANZA								
		Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	F	Probabilidad	Valor crítico para F
		Filas	283.534737	18	15.7519298	2.38801021	0.03641625	2.21719887
		Columnas	278.642368	1	278.642368	42.2424953	4.1194E-06	4.41386305
		Error	118.732632	18	6.59625731			
		Total	680.909737	37				

Apéndice 3. Análisis de ANOVA para la comparación de las medidas de hembras y machos de *Jacana spinosa*

Cuadro 5. Análisis morfométrico de hembras y machos (ancho carúncula)

HEMBRAS	MACHOS	Análisis de varianza de dos factores con una sola muestra por grupo						
		RESUMEN	Cuenta	Suma	Promedio	Varianza		
16	16.1	Fila 1	2	32.1	16.05	0.005		
23	16	Fila 2	2	39	19.5	24.5		
24	15	Fila 3	2	39	19.5	40.5		
20	22	Fila 4	2	42	21	2		
19	18	Fila 5	2	37	18.5	0.5		
18.9	17.2	Fila 6	2	36.1	18.05	1.445		
20	20	Fila 7	2	40	20	0		
20	11	Fila 8	2	31	15.5	40.5		
20	19	Fila 9	2	39	19.5	0.5		
20	13	Fila 10	2	39	19.5	0.5		
20	17	Fila 11	2	33	16.5	24.5		
22	15	Fila 12	2	37	18.5	4.5		
20	17	Fila 13	2	37	18.5	24.5		
20	30	Fila 14	2	37	18.5	4.5		
20	20	Fila 15	2	50	25	50		
19	18	Fila 16	2	40	20	0		
24	20	Fila 17	2	37	18.5	0.5		
20	18	Fila 18	2	44	22	8		
22	17	Fila 19	2	38	19	2		
		Fila 19	2	39	19.5	12.5		
		Columna 1	19	387.9	20.4157895	3.60695906		
		Columna 2	19	339.3	17.8578947	15.3259064		
ANÁLISIS DE VARIANZA								
		Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	F	Probabilidad	Valor crítico para F
		Filas	161.998421	18	8.99991228	0.90606611	0.58173244	2.21719887
		Columnas	62.1568421	1	62.1568421	6.25763967	0.0222373	4.41386305
		Error	178.793158	18	9.93295322			
		Total	402.948421	37				



Apéndice 3. Análisis de ANOVA para la comparación de las medidas de hembras y machos de *Jacana spinosa*

Cuadro 5. Análisis morfométrico de hembras y machos (pico)

HEMBRAS	MACHOS	Análisis de varianza de dos factores con una sola muestra por grupo						
		RESUMEN	Cuenta	Suma	Promedio	Varianza		
24	26	Fila 1	2	50	25	2		
30	24	Fila 2	2	54	27	18		
30.2	29	Fila 3	2	59.2	29.6	0.72		
34	28	Fila 4	2	62	31	18		
28	30	Fila 5	2	58	29	2		
31	24.6	Fila 6	2	55.6	27.8	20.48		
33	30	Fila 7	2	63	31.5	4.5		
30	23	Fila 8	2	53	26.5	24.5		
32	25.5	Fila 9	2	57.5	28.75	21.125		
32	29	Fila 10	2	61	30.5	4.5		
34	31	Fila 11	2	65	32.5	4.5		
19.6	30	Fila 12	2	49.6	24.8	54.08		
19	31	Fila 13	2	50	25	72		
19	30	Fila 14	2	49	24.5	60.5		
17	29	Fila 15	2	46	23	72		
19	31	Fila 16	2	50	25	72		
20	30	Fila 17	2	50	25	50		
33	26	Fila 18	2	59	29.5	24.5		
33	31	Fila 19	2	64	32	2		
		Columna 1	19	517.8	27.2526316	39.1548538		
		Columna 2	19	538.1	28.3210526	6.88064327		
ANÁLISIS DE VARIANZA								
		Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	F	Probabilidad	Valor crítico para F
		Filas	312.078421	18	17.3376901	0.60414686	0.85287764	2.21719887
		Columnas	10.8444737	1	10.8444737	0.3778851	0.54643031	4.41386305
		Error	516.560526	18	28.697807			
		Total	839.483421	37				

Apéndice 3. Análisis de ANOVA para la comparación de las medidas de hembras y machos de *Jacana spinosa*

Cuadro 5. Análisis morfométrico de hembras y machos (tarso)

HEMBRAS		MACHOS		Análisis de varianza de dos factores con una sola muestra por grupo				
		RESUMEN	Cuenta	Suma	Promedio	Varianza		
55	51	Fila 1	2	106	53	8		
63	53	Fila 2	2	116	58	50		
36.1	49	Fila 3	2	85.1	42.55	83.205		
65	50	Fila 4	2	115	57.5	112.5		
85	40	Fila 5	2	125	62.5	1012.5		
52.5	47.2	Fila 6	2	99.7	49.85	14.045		
42.5	65	Fila 7	2	107.5	53.75	253.125		
45	50	Fila 8	2	95	47.5	12.5		
48	42	Fila 9	2	90	45	18		
50	42	Fila 10	2	92	46	32		
42	45	Fila 11	2	87	43.5	4.5		
47.3	49	Fila 12	2	96.3	48.15	1.445		
51	45	Fila 13	2	96	48	18		
51	40	Fila 14	2	91	45.5	60.5		
52	47	Fila 15	2	99	49.5	12.5		
42	43	Fila 16	2	85	42.5	0.5		
47	36	Fila 17	2	83	41.5	60.5		
44	41	Fila 18	2	85	42.5	4.5		
45	36	Fila 19	2	81	40.5	40.5		
Columna 1			19	963.4	50.7052632	118.36386		
Columna 2			19	871.2	45.8526316	45.9459649		
ANÁLISIS DE VARIANZA								
Origen de las variaciones		Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	F	Probabilidad	Valor crítico para F	
Filas		1382.46316	18	76.8035088	0.87769103	0.60751124	2.21719887	
Columnas		223.706316	1	223.706316	2.55645908	0.12724965	4.41386305	
Error		1575.11368	18	87.5063158				
Total		3181.28316	37					



Apéndice 4. Análisis de ANOVA para éxito de apareamiento de *Jacana spinosa* en Alvarado, Veracruz. (Temporadas 1991-1993).

Cuadro 7. Número de parejas por hembra

Análisis de varianza de dos factores con una sola muestra por grupo

ÉXITO DE APAREAMIENTO

RESUMEN	Cuenta	Suma	Promedio	Varianza	Número de parejas por hembra			
					HEMBRAS	AÑOS		
					1991	1992	1993	
Fila 1	3	5	1.66666667	0.33333333				
Fila 2	3	9	3	1				
Fila 3	3	7	2.33333333	1.33333333	A	1	2	2
Fila 4	3	6	2	0	B	4	3	2
Fila 5	3	5	1.66666667	0.33333333	C	1	3	3
Fila 6	3	7	2.33333333	2.33333333	D	2	2	2
Fila 7	3	5	1.66666667	0.33333333	E	2	1	2
Fila 8	3	2	0.66666667	0.33333333	F	4	2	1
Fila 9	3	4	1.33333333	1.33333333	G	2	2	1
Fila 10	3	2	0.66666667	0.33333333	H	1	1	0
Fila 11	3	2	0.66666667	0.33333333	I	2	2	0
Fila 12	3	1	0.33333333	0.33333333	J	1	1	0
Columna 1	12	21	1.75	1.47727273	K	1	1	0
Columna 2	12	21	1.75	0.56818182	L	0	1	0
Columna 3	12	13	1.08333333	1.17424242				

ANÁLISIS DE VARIANZA

Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	F	Probabilidad	Valor crítico para F
Filas	22.3055556	11	2.02777778	3.40254237	0.00698906	2.25851693
Columnas	3.5555556	2	1.77777778	2.98305085	0.0714	3.44336115
Error	13.1111111	22	0.5959596			
Total	38.9722222	35				

Apéndice 5. Análisis de ANOVA para la comparación de la productividad entre hembras y machos de *Jacana spinosa* en Alvarado, Veracruz (1991-1993)

Cuadro 9. Productividad entre hembras y machos
Promedios por sexo de juveniles independientes producidos

Análisis de varianza de dos factores con una sola muestra por grupo

RESUMEN	Cuenta	Suma	Promedio	Varianza
Fila 1	2	3.1	1.55	0.405
Fila 2	2	4.84	2.42	0.8712
Fila 3	2	4.17	2.085	0.78125
Columna 1	3	7.79	2.59666667	0.30123333
Columna 2	3	4.32	1.44	0.1092

ANÁLISIS DE VARIANZA

Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	F	Probabilidad	Valor crítico para F
Filas	0.77023333	2	0.38511667	15.2119816	0.06168277	19.0000264
Columnas	2.00681667	1	2.00681667	79.2685978	0.01238153	18.5127647
Error	0.05063333	2	0.02531667			
Total	2.82768333	5				



Apéndice 6. Análisis de ANOVA para la comparación de la productividad entre hembras monógamas y poliándricas de *Jacana spinosa* en Alvarado, Veracruz (1991-1993)

Cuadro 13. Número de juveniles independientes producidos por hembras monógamas y poliándricas.

Análisis de varianza de dos factores con una sola muestra por grupo

RESUMEN	Cuenta	Suma	Promedio	Varianza
Fila 1	2	22	11	18
Fila 2	2	40	20	98
Fila 3	2	19	9.5	84.5
Columna 1	3	24	8	25
Columna 2	3	57	19	49

ANÁLISIS DE VARIANZA

Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	F	Probabilidad	Valor crítico para F
Filas	129	2	64.5	6.78947368	0.12837838	19.0000264
Columnas	181.5	1	181.5	19.1052632	0.04856061	18.5127647
Error	19	2	9.5			
Total	329.5	5				