



Comportamiento agresivo de hembras de *Jacana spinosa* en el Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica

Aggressive behavior of Jacana spinosa females in Palo Verde National Park, Costa Rica

Valentín Zárate¹

¹Instituto de Biología Subtropical (CONICET – Universidad Nacional de Misiones), Bertoni 85, Puerto Iguazú (CP 3370), Misiones, Argentina. Email: valentinzarateee@gmail.com

Recibido: 22 de junio, 2020. **Corregido:** 3 de agosto, 2020. **Aceptado:** 14 de agosto, 2020.

Resumen

Los comportamientos agresivos pueden ser útiles para defenderse de predadores o para mantener la organización jerárquica dentro de un grupo familiar. Las jacanas (*Jacana spinosa*) son aves con organización grupal poliándrica. Las hembras de jacana protegen a su grupo familiar mediante comportamientos agresivos. En este trabajo estudié los comportamientos de agresión indirecta (intimidatorios) y directa (hacia individuos conespecíficos) de 18 hembras de jacana en relación con la ubicación de su grupo familiar dentro de un humedal en el Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica. Además, evalúe la depredación de nidos en distintos hábitats dentro del humedal. Las hembras exhibieron más comportamientos de agresión indirecta cuando el grupo familiar estaba más cerca del borde del humedal, que fue el hábitat con mayor

depredación de nidos. Las agresiones directas hacia conespecíficos fueron más frecuentes en el interior del humedal. Las hembras aumentaron la frecuencia de sus comportamientos de agresión indirecta para alejar amenazas presentes en el borde del humedal. A su vez, las agresiones hacia conespecíficos (interacciones para mantener jerarquías) fueron facilitadas por una menor presencia de amenazas externas en el interior del humedal. Las hembras de jacanas podrían estar regulando su agresividad debido a factores externos a su grupo, como la presencia de depredadores de nido.

Palabras clave: persecución, intimidación, poliandria, Charadriiformes, depredación de nidos

Abstract

Aggressive behaviors can be useful as a defense against predators or in maintaining hierarchical organizations within a family group. The Northern Jacana (*Jacana spinosa*) is a polyandrous bird species, where females are dominant and protect their family group with aggressive behaviors. I studied the indirect (intimidation) and direct aggressive behaviors (directed towards specific individuals) of 18 female jacanas in relation to the location of their family group within a wetland in Palo Verde National Park, Costa Rica. I also evaluated nest predation in different habitats within the wetland. The Northern Jacanas exhibited a higher frequency of indirect aggressive behavior when the family group was closer to the edge of the wetland, which was the habitat with the highest nest predation. Direct aggressive behavior (towards conspecifics) was more frequent in the interior of the wetland. Females increased indirect aggression (intimidation) to ward off threats present at the edge of the wetland. Aggressive intra-group interactions, useful for maintaining hierarchies, were facilitated by a lower presence of external threats in the interior of the wetland. Female jacanas could be regulating their aggressiveness due to factors external to their group, such as the presence of nest predators.

Key words: persecution, intimidation, polyandrous, Charadriiformes, nest predation

Introducción

Las aves han sido un modelo de estudio de comportamientos agresivos (Howard 1920, Tinbergen 1957, Redondo *et al.* 2019). Muchas especies pueden exhibir conductas agresivas para defenderse, aparearse y forrajear (Archer 1988). Particularmente el grupo de los Charadriiformes ha sido mencionado como un grupo complejo con respecto a sus interacciones de comportamiento intra e interespecíficas (Larsen 1991, Zubakin *et al.* 2010). Varias especies pertenecientes a este orden realizan exhibiciones intimidatorias y distracciones para proteger sus nidos (Redondo 1989, Larsen 1991), así como agresiones de contacto o persecución para establecer jerarquías entre conespecíficos (Maclean 1972, Bonkewitz 1997). El tipo de agresividad y su intensidad puede variar según el tipo de hábitat o la presencia de posibles depredadores (Hamilton 1975, Gochfeld 1984, Sordahl 2004).

Las jacanas (*Jacana spinosa*) son aves Charadriiformes acuáticas con sistemas reproductivos y de defensa de recursos poliándricos (Jenni 1974). En cada grupo familiar, los machos incuban y crían a la progenie, mientras que la hembra dominante, 70% más pesada que el macho, defiende al grupo familiar (Jenni y Collier 1972, Jenni y Betts 1978). Para defender al grupo, las hembras de jacana comúnmente realizan comportamientos agresivos de tipo indirectos (p.ej., intimidación, Jenni y Betts 1978). Se ha



reportado que en los bordes de los humedales las hembras pueden llegar a atacar a depredadores potenciales de nidos y juveniles de jacana, tales como el Calamoncillo Americano *Porphyrio martinicus* (Stephens 1984). Además de estos comportamientos de agresividad interespecífica, las hembras de jacana también agreden de manera directa (persecución y contacto físico) a sus conespecíficos, posiblemente para mantener su dominancia dentro del grupo (Stephens 1982).

Se ha propuesto que la eficiencia de las agresiones inter e intraespecíficas puede reducirse si estos comportamientos están dirigidos hacia individuos heterospecíficos y conespecíficos simultáneamente (Collias 1952). Si esto fuera cierto, en el momento que las hembras de jacanas agreden a conespecíficos éstas no serían eficientes para agredir a otras especies (p.ej., *P. martinicus*). Por lo tanto, se podría esperar que los comportamientos agresivos de las hembras de jacana se expresen diferencialmente según la presencia de amenazas externas al grupo familiar.

En este trabajo evalué los comportamientos agresivos de hembras de jacana dentro de distintos hábitats de un humedal en el Parque Nacional Palo Verde en Costa Rica. Además, cuantifiqué la depredación de nidos de jacana en este humedal. Considerando que los hábitats dentro del humedal pueden tener distintas amenazas para las jacanas (p.ej. depredación de nido) y a su vez éstas deben mantener la jerarquía poliándrica dentro de su grupo

familiar, me planteé la siguiente hipótesis: las hembras de jacana regulan sus comportamientos agresivos indirectos (o intimidatorios) y directos (comúnmente hacia conespecíficos) según el hábitat dentro del humedal en el que se encuentra el grupo familiar. Espero que: (1) los comportamientos indirectos sean más frecuentes en los bordes del humedal ya que aquí habrá más depredación de nidos, y (2) los comportamientos directos sean más frecuentes en el interior del humedal ya que aquí habrá menos depredación de nidos. El entender los comportamientos agresivos de las jacanas en relación con factores ambientales (p.ej., riesgos dentro de un hábitat) puede contribuir a comprender las causas de sus complejas conductas agresivas, así como otros aspectos de la ecología de esta especie, como por ejemplo, su selección y uso de hábitat.

Métodos

Sitio de estudio

El estudio se realizó durante el mes de febrero de 2020 en el Parque Nacional Palo Verde (en adelante PNPV; 10° 21' N, 85° 21' O). El PNPV cuenta con 1,242 ha de humedales estacionales y es considerado como uno de los sitios más importantes para la conservación de la biodiversidad dentro de la región del Pacífico de América Central (Vaughan *et al.* 1996). Este sistema de zonas inundables alberga numerosas especies de aves, incluyendo grupos de jacanas, individuos de Garceta Nívea (*Egretta thula*), Garcilla Verde (*Butorides virescens*), Piche

Común (*Dendrocygna autumnalis*) y en los bordes de los humedales grupos de *P. martinicus*. Para el estudio de comportamiento de las hembras de jacana, se delimitaron dos hábitats dentro del humedal: borde e interior. Se consideró como el hábitat “borde” a los primeros 15 m desde el límite del humedal (punto a partir del cual no se detectaron más individuos de la hierba *Typha domingensis*) hacia el interior del humedal; el hábitat “interior” fue el área comprendida entre los 20 m y los 60 m desde el borde del humedal. Entre el borde y el interior se delimitó una zona de transición (5 m de ancho) para diferenciar los dos hábitats dentro del humedal durante los estudios de comportamiento de las hembras de jacana (Figura 1).

Depredación de nidos

En los hábitats dentro del humedal coloqué nidos con huevos artificiales de plastilina, similares a los de las jacanas. Coloqué simultáneamente en el borde y en el interior 15 huevos distribuidos en cinco nidos (tres huevos por nido), los cuales fueron revisados tres días después (Figura 2). Consideré como “huevos depredados” aquellos que presentaron al menos un orificio o hendidura después de los tres días; no se perdió ningún huevo completo después de los tres días.

Comportamiento de hembras de jacana

Estudí el comportamiento de 18 hembras adultas de jacana pertenecientes a grupos

familiares distintos: nueve hembras por hábitat (borde e interior). Los grupos familiares estaban conformados por una única hembra adulta. Para disminuir el efecto de los individuos en el comportamiento de la hembra, para ambos hábitats se seleccionaron grupos con un número similar de machos y juveniles (borde: 2.11 ± 0.33 machos y 2 ± 0.5 juveniles; interior: 2.11 ± 0.33 machos y 2.11 ± 0.33 juveniles). Solo se consideraron grupos de jacanas discretos, los cuales estuvieron alejados por al menos 30 m de individuos de otros grupos de jacanas durante el estudio del comportamiento de la hembra. No se consideraron los grupos que cambiaron de hábitat dentro del humedal durante el periodo de estudio de comportamiento.

Estudí el comportamiento de las hembras mediante el método de *individuo focal* (Altmann 1974). Observé continuamente cada hembra en dos ciclos de 15 min, con 5 min de descanso. Hice observaciones entre las 600 - 1200 y 1300 - 1700 durante cuatro días. Durante estos muestreos registré la frecuencia de los siguientes comportamientos:

Aleteo: la hembra focal erguida agita sus alas por al menos 4 s sin interrupciones. La hembra no se desplaza ni separa ambas patas del sustrato. Este comportamiento puede incluir vocalizaciones por parte de la hembra focal.

Cabeceo: la hembra focal con las alas plegadas en contacto con su cuerpo mueve su cabeza verticalmente al menos cinco veces.



La hembra no se desplaza ni separa las patas del sustrato.

Vuelo corto: la hembra focal realiza un vuelo corto (de menos de 10 m) cerca del sustrato (a menos de 1 m de altura), sin dirigirse a la posición de otro individuo (sea conespecífico o no). Este comportamiento puede incluir vocalizaciones por parte de la hembra focal.

Persecución de conespecífico: la hembra focal realiza un vuelo corto hacia la posición donde se encuentra un conespecífico de su grupo, el cual se retira de su posición en el momento en que llega la hembra. Este comportamiento puede incluir vocalizaciones por parte de la hembra focal, así como contacto físico entre los individuos interactuantes.

Los comportamientos de aleteo, cabeceo y vuelo corto, al no ser aparentemente dirigidos hacia un individuo específico, se consideraron conjuntamente como comportamientos de agresión indirecta. El comportamiento de persecución de conespecífico fue considerado como agresión directa. No se registraron persecuciones de heteroespecíficos.

Análisis estadístico

Para el estudio preliminar de depredación de nidos se realizó un análisis de la varianza (ANOVA). Previamente se descartó el efecto de cada nido sobre la depredación mediante el uso del coeficiente de correlación intra-clase (ICC) siguiendo a Nakagawa *et al.* (2017). La frecuencia de los comportamientos en relación

con el hábitat dentro del humedal fue analizada mediante modelos lineales generalizados (Zuur *et al.* 2009). El efecto del número de machos y juveniles de cada grupo sobre la frecuencia de los comportamientos fue descartado mediante el uso del ICC. Los análisis fueron realizados con R 3.6 (R Core Team 2019).

Resultados

En el estudio de depredación de nidos de jacanas observé una diferencia en la depredación de nidos en relación con el hábitat dentro del humedal. El borde del humedal presentó mayor depredación (11 huevos de 15) que el interior (1 de 15; $F_{6,1}=22.2$, $P=0.02$).

La frecuencia de los comportamientos agresión indirecta de las hembras (aletteo, cabeceo y vuelo corto) fue mayor en el borde del humedal ($Z=-2.22$, $P=0.02$, Figura 3). De manera contraria, el comportamiento de agresión directa (persecución de conespecíficos) fue mayor en el interior del humedal ($Z=2.32$, $P=0.04$, Figura 4).

Discusión

En este estudio observé que los comportamientos de agresión indirecta de las hembras de jacana fueron más frecuentes cerca del borde del humedal, hábitat que a su vez presentó una mayor depredación de nidos. Los comportamientos directos fueron más frecuentes en el interior del humedal, hábitat con menor depredación de nidos. El patrón observado en relación a la depredación de los

nidos posiblemente puede explicarse por la presencia de individuos de *P. martinicus* en el borde del humedal. *Porphyrio martinicus* ya ha sido mencionada por Stephens (1984) como depredador de nidos e inclusive juveniles de jacana para esta misma área de estudio.

La frecuencia de comportamientos agresivos indirectos de las hembras de jacana (aleteo, cabeceo y vuelo corto) fue mayor en el borde de humedal. En varias especies de Charadriiformes, los comportamientos agresivos indirectos suelen ser dirigidos hacia otras especies, principalmente para ahuyentar depredadores potenciales (Simmons 1955, Stephens 1984). Vivir en grupos puede ser tanto una estrategia ventajosa (mayor detectabilidad de predadores) como desventajosa (competencia por comida y espacio; Wrangham 1980, Van Schaik *et al.* 1983). Las hembras de jacana podrían estar expresando sus comportamientos agresivos, directos e indirectos, en relación con las amenazas asociadas al hábitat dentro del humedal en el que se encuentra el grupo familiar. Si el grupo se encuentra en un hábitat con más amenazas externas, como depredadores de nidos (borde del humedal), posiblemente las agresiones intragrupalas no sean beneficiosas. Esto podría reducir la detectabilidad de predadores por parte del grupo e impedir a la hembra realizar comportamientos de agresión indirecta como la intimidación, el cual es un mecanismo antipredatorio muy frecuente y eficaz en Charadriiformes (Simmons 1955, Redondo 1989, Brunton 1990, Costa 1994, Humphreys y Ruxton 2020). En contraste, en

un lugar con menos amenazas (interior del humedal), la detectabilidad del grupo familiar y exhibiciones intimidatorias de la hembra posiblemente sean menos necesarias. Esto podría facilitar las interacciones intragrupalas que son importantes para mantener la organización jerárquica (Archer 1988), como por ejemplo, las persecuciones de conespecíficos por parte de la hembra dominante.

Este trabajo demuestra que las hembras de jacana, similar a otras especies de Charadriiformes, utilizan los comportamientos agresivos para establecer interacciones intra e interespecíficas. Las hembras de jacanas expresan sus comportamientos agresivos indirectos (intimidación) o directos (comúnmente hacia conespecíficos) según existan o no posibles amenazas externas a su grupo familiar. Las hembras de jacanas pueden servir como un buen modelo de estudio de comportamientos agresivos, tanto a un nivel inter como intraespecífico.

Agradecimientos

Este trabajo fue parte del curso de Ecología Tropical y Conservación de la Organización para Estudios Tropicales (OET). Además de la OET, agradezco a Fernando Soley y Sofía Rodríguez por revisar y ayudar a realizar este trabajo. Agradezco a Pablo Muñoz y a Agustina Juncosa por revisar y mejorar este manuscrito. Agradezco a los revisores de este manuscrito por sus valiosas sugerencias y al equipo editorial de Zeledonia.



Referencias

- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49(3–4): 227–266.
- Archer, J. 1988. *The Behavioural Biology of Aggression*. Cambridge: Cambridge University Press, USA.
- Bonkewitz, A. N. 1997. *Behaviour and Social Organization of the African Jacana Actophilornis Africanus* Tesis Doctoral, Universidad de Natal, KwaZulu-Natal, Sudáfrica.
- Brunton, D. H. 1990. The effects of nesting stage, sex, and type of predator on parental defense by killdeer (*Charadrius vociferous*): testing models of avian parental defense. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26(3): 181–190.
- Collias, N. E. 1952. The development of social behavior in birds. *The Auk* 69: 127–159.
- Costa, L. C. M. 1994. Manobras de distração de *Vanellus chilensis* (Wagler, 1827) (Charadriiformes, Charadriidae) em Curitiba, Paraná, Brasil. *Estudos de Biologia* 3(36): 33–42.
- Gochfeld, M. 1984. Antipredator behavior: aggressive and distraction displays of shorebirds. En J. Burger y B. L. Olla, eds. *Shorebird Breeding Biology and Populations*. Plenum Press, New York. USA. pp. 289–377.
- Hamilton, R. B. 1975. Comparative behavior of the American Avocet and the Black-necked Stilt (Recurvirostridae). *Ornithological Monographs* 17: 98.
- Howard, H. E. 1920. *Territory in bird life*. London: John Murray, UK.
- Humphreys, R. K. y G. D. Ruxton. 2020. Avian distraction displays: a review. *Ibis*. <https://doi.org/10.1111/ibi.12814>
- Jenni, D. A. y B. J. Betts. 1978. Sex differences in nest construction, incubation, and parental behaviour in the polyandrous American jacana (*Jacana spinosa*). *Animal Behaviour* 26: 207–218.
- Jenni, D. A. y G. Collier. 1972. Polyandry in the American jacana (*Jacana spinosa*). *The Auk* 89: 743–765.
- Jenni, D. A. 1974. Evolution of polyandry in birds. *American Zoology* 14: 129–144.
- Larsen, T. 1991. Anti-predator behaviour and mating systems in waders: aggressive nest defence selects for monogamy. *Animal Behaviour* 41(6): 1057–1062.
- Maclean, G. L. 1972. Problems of display postures in the Charadrii (Aves: Charadriiformes). *Zoologica Africana* 7(1): 57–74.
- Nakagawa, S., P. C. Johnson y H. Schielzeth. 2017. The coefficient of determination R^2 and intra-class correlation coefficient from generalized linear mixed-effects models revisited and expanded. *Journal of the Royal Society Interface* 14(134): 20170213.

- Simmons, K. E. I. 1955. The nature of the predator-reactions of waders towards humans; with special reference to the role of the aggressive-, escape-, and brooding-drives. *Behaviour* 8: 130–173.
- Sordahl, T. A. 2004. Field evidence of predator discrimination abilities in American Avocets and Black-necked Stilts. *Journal of Field Ornithology* 75(4): 376–385.
- Stephens, M. L. 1982. Mate takeover and possible infanticide by a female northern jacana (*Jacana spinosa*). *Animal Behaviour* 30:1253–1254
- Stephens, M. L. 1984. Interspecific aggressive behavior of the polyandrous northern jacana (*Jacana spinosa*). *The Auk* 101(3): 508–518.
- R Core Team. 2019. R: *A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Redondo, T. 1989. Avian nest defense: theoretical models and evidence. *Behaviour* 111: 161–195.
- Redondo, T., J. M. Romero, R. Díaz-Delgado y J. Nagy. 2019. Broodmate aggression and life history variation in accipitridae birds of prey. *Ecology and Evolution* 9(16): 9185–9206.
- Tinbergen, N. 1957. The functions of territory. *Bird Study* 4(1): 14–27.
- Van Schaik, C. P., M. A. Van Noordwijk, R. J. de Boer y I. den Tonkelaar. 1983. The effect of group size on time budgets and social behaviour in wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 13(3): 173–181.
- Vaughan, C., M. B. C. McCoy, J. Fallas, H. Chávez, G. Barboza, G. Wong, J. Rau, M. Carranza y M. Carbonell. 1996. *Plan de Manejo y Desarrollo del Parque Nacional Palo Verde y Reserva Biológica Lomas Barbudal*. Heredia, Costa Rica: Universidad Nacional. 206 pp.
- Wrangham, R. W. 1980. An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour* 75(3–4): 262–300.
- Zubakin, V. A., I. A. Volodin, A. V. Klenova, E. V. Zubakina, E. V. Volodina y E. N. Lapshina. 2010. Behavior of crested auklets (*Aethia cristatella*, Charadriiformes, Alcidae) in the breeding season: visual and acoustic displays. *Biology Bulletin* 37(8): 823–835.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. J. Walker, A. A. Saveliev, y G. M. Smith. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York, USA.

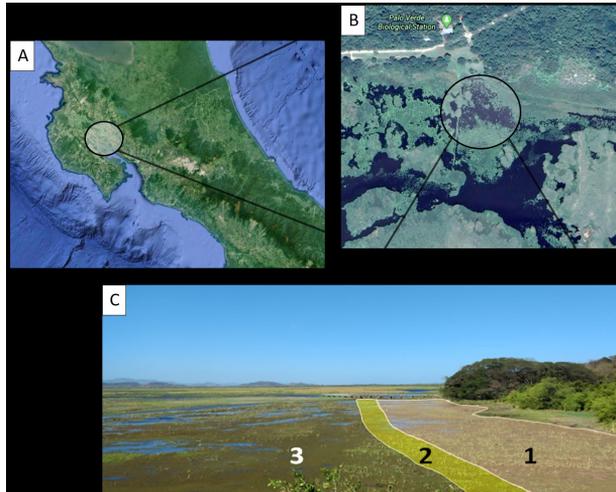


Figura 1. A: ubicación del Parque Nacional Palo Verde en Costa Rica (Google Earth); B: detalle del área de estudio en el humedal del Parque Nacional Palo Verde (Google Earth); C: zonas delimitadas dentro del humedal: el borde se indica con el número 1, la zona de transición con 2, y el interior del humedal con 3.



Figura 2. Nido artificial para el estudio de la depredación de nidos de Jacana spinosa con vegetación acuática seca y huevos de plastilina.

Comportamiento agresivo de hembras de *Jacana spinosa* en el Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica

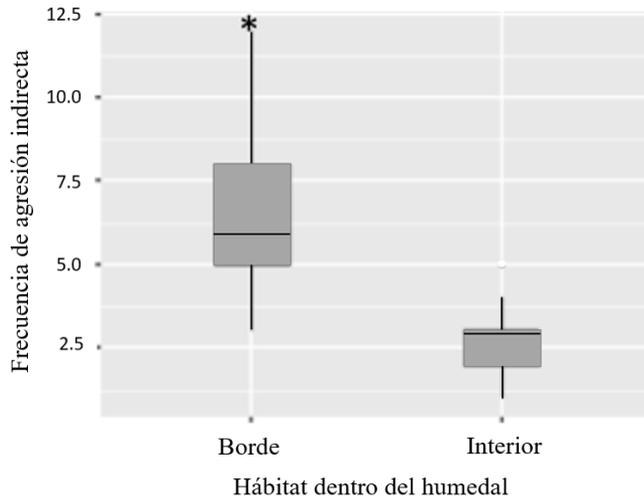


Figura 3. Frecuencia de comportamientos de agresión indirecta (aleteo, cabeceo y vuelo corto) de hembras de *Jacana spinosa* (N=18) respecto al hábitat dentro de un humedal ubicado en el Parque Nacional Palo Verde (*P=0.02).

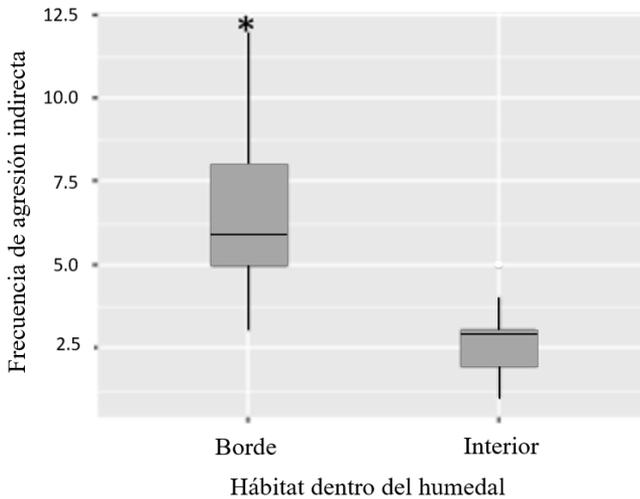


Figura 4. Frecuencia de comportamientos de agresión directa (persecución de conespecífico) de hembras de *Jacana spinosa* (N=18) respecto al hábitat dentro de un humedal ubicado en el Parque Nacional Palo Verde (*P=0.04).