



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

**Ingesta y competencia agresiva entre crías  
de la garza ganadera (*Bubulcus ibis*)**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

**B I Ó L O G O**

**P R E S E N T A:**

**ARTURO ORTIZ GUERRERO**

DIRECTOR DE TESIS: M. EN C. ALEJANDRO GONZÁLEZ VOYER



**2007**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

## Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno  
Apellido paterno: **Ortiz**  
Apellido materno: **Guerrero**  
Nombre: **Arturo**  
Teléfono: **56332566**  
Universidad: **Universidad Nacional Autónoma de México**  
Facultad o escuela: **Facultad de Ciencias**  
Carrera: **Biología**  
No. de cuenta: **09633297 - 1**
  
2. Datos del asesor  
Grado: **M. en C.**  
Apellido paterno: **González**  
Apellido materno: **Voyer**  
Nombre: **Alejandro**
  
3. Datos del sinodal 1  
Grado: **Dr.**  
Apellido paterno: **Drummond**  
Apellido materno: **Durey**  
Nombre: **Hugh Michael**
  
4. Datos del sinodal 2  
Grado: **M. en C.**  
Apellido paterno: **Chávez**  
Apellido materno: **Castañeda**  
Nombre: **Noemí**
  
5. Datos del sinodal 3  
Grado: **Dra.**  
Apellido paterno: **Torres**  
Apellido materno: **Avilés**  
Nombre: **Laura Roxana**
  
6. Datos del sinodal 4  
Grado: **Biol.**  
Apellido paterno: **Sánchez**  
Apellido materno: **González**  
Nombre: **Luis Antonio**
  
7. Datos del trabajo escrito  
Título: **Ingesta y competencia agresiva entre crías de la garza ganadera (*Bubulcus ibis*)**  
No. de páginas: **44 p.**  
Año: **2007**

A mis padres: *Georget* y *Jesús*, quienes me enseñaron a  
levantarme de cada tropiezo en el camino.

## **Agradecimientos**

Al *Dr. Hugh Drummond*, por abrirme las puertas del laboratorio de Conducta Animal, en el cual desarrollé mi proyecto de investigación, y por permitirme foguarme en el mundo de la investigación y la ciencia.

Al *M. en C. Alejandro González V.*, por todas sus enseñanzas tanto en el laboratorio como en campo, por dedicar valioso tiempo para la culminación de este trabajo, pero sobre todo, por sus palabras cuando las cosas en campo no salían de acuerdo a lo planeado.

A la *Dra. Patricia Escalante* y *M. en C. Noemí Chávez*, quienes me permitieron obtener datos de garzas ganaderas de la Colección Nacional de Aves, Inst. Biol. para realizar mis títeres con los que lleve a cabo los experimentos. Asimismo, quiero agradecerles el ayudarme a conseguir parte de la literatura y por toda la confianza que depositaron en mí.

A los sinodales: *Dra. Roxana Torres*, *Dr. Hugh Drummond*, *M. en C. Noemí Chávez*, *M. en C. Alejandro González* y *Biol. Luís Antonio Sánchez*, quienes dedicaron valioso de su tiempo para leer esta tesis y compartieron conmigo su opinión y comentarios.

Al *Biol. Jaime Zaldivar R.*, por todas sus enseñanzas, ideas y consejos que siempre fueron de gran utilidad tanto en el laboratorio como en el campo.

A mis compañeros: *Beatriz Peña*, *Fabrice Dentressangle* y *Ramadán Salazar*, quienes colaboraron con la obtención de datos en campo para este trabajo y además, hicieron que las estancias en campo fueran muy amenas y provechosas.

A todas las personas que laboran y/o se encuentran en el *Centro de Investigaciones Costeras “La Mancha”* por su calidez, ayuda y atención que brindan. *La Mancha* no sería lo mismo sin las personas que ahí se encuentran.

A los ***Biólogos Iván Liebig y Rodrigo Campos***, quienes aportaron comentarios muy valiosos al manuscrito de este trabajo.

A las ***Biólogas Adriana Valera y Carmina Madrid***, por su apoyo, confianza, amistad y cariño, ya que me enseñaron y compartieron conmigo grandes cosas durante la carrera. Con ellas aprendí a alcanzar los sueños y descubrí que no existen metas inalcanzables.

Por último pero no menos importante, a todos mis amigos y amigas, dentro y fuera de Ciencias, quienes me han apoyado y han compartido conmigo momentos de gran felicidad, triunfos, aventuras, borracheras, etc. Mi gratitud y esta tesis a:

*Iván Liebig, Martha Rodríguez, Diana López, Carmina Madrid, Rigoberto Romualdo, Miguel A. Velásquez, Rosa E. Tovar, Ivonne Uribe, Alfonso López, Lorena Alamilla, Dulce Ma. Moreno, Silvia Pérez, Gabriel S. Fonseca, Rodrigo Vega, Beatriz Peña, Emma Villaseñor, Fabrice Dentressangle, Ramón Salazar, Sergio Ancona, Rebeca Rangel, Rodrigo Campos, Rafael Cabrera, Areli Alvarado, H. Eduardo Vargas, Juan Pablo Argueta, Iván González, Iris González, Rene Ramírez, Emilio Morales, Julio Maciel, Sara Jiménez Rosalinda Paulino, Hamlet West.*

A todos, **GRACIAS!**

*“Para empezar un gran proyecto,  
hace falta valentía...”*

*Para terminar un gran proyecto,  
hace falta perseverancia.”*

(Frase: **PBG - México**)

<b>ÍNDICE</b>	<b>Página</b>
RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
COMPETENCIA ENTRE CRÍAS HERMANAS	3
Competencia por solicitud y rebatiña	3
Competencia agresiva	4
RELACIONES DE DOMINANCIA ENTRE LAS CRÍAS	4
CONTROL PRÓXIMO DEL AGONISMO EN AVES Y LA HIPÓTESIS DE CANTIDAD DE ALIMENTO	6
Estudios descriptivos	7
Estudios experimentales	8
Estudios con garzas	10
OBJETIVO GENERAL E HIPÓTESIS	13
LA GARZA GANADERA ( <i>Bubulcus ibis</i> )	14
MÉTODO	16
Sitio de estudio	16
Marcaje de nidos y crías	17
Observación de las crías	18
Registro de conducta	19
ANÁLISIS DE DATOS	20
Comparaciones entre los dos años de estudio	20
Relación entre ingesta y agresión	21
Comparaciones entre crías con ingesta alta e ingesta baja	22



RESULTADOS	24
Agresión e ingesta de las crías	24
Relación entre ingesta y agresión	25
Comparaciones entre crías con ingesta alta e ingesta baja	28
DISCUSIÓN	29
CONCLUSIONES	34
LITERATURA CITADA	35
ANEXOS	42

## **ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS**

Figura 1: Mapa del sitio de estudio	16
Tabla 1. Correlaciones entre unidades de ingesta /h y agresión /h de las crías A y B en nidadas de dos	26
Tabla 2. Correlaciones entre unidades de ingesta /h y agresión /h de las crías A y B en nidadas de tres	26
Figura 2. Correlación entre unidades de ingesta y agresión de las crías A, en nidadas de tres crías	27
Tabla 3. Comparaciones de la tasa de agresión entre crías de ingesta alta y crías de ingesta baja en nidadas de dos	28
Tabla 4. Comparaciones de la tasa de agresión entre crías de ingesta alta y crías de ingesta baja en nidadas de tres	28
Figura 3. Cantidad de alimento ingerido por la nidada y agresión de la cría A en función de su edad, en nidadas de dos y tres crías	42

## ***RESUMEN***

En una minoría de especies de aves, las crías compiten de manera agresiva por el alimento proporcionado por los padres. La Hipótesis de la Cantidad de Alimento sugiere que la tasa de agresión de las crías aumentará conforme disminuye la cantidad de alimento que ingieren. Aunque estudios experimentales realizados con cuatro especies diferentes de aves han apoyado ésta hipótesis, se ha sugerido que en los Ardeidos la cantidad de alimento ingerido no influye sobre la agresión de las crías. El objetivo de este trabajo fue esclarecer mediante un estudio descriptivo si existe relación entre la tasa de ingesta y la tasa de agresión de las crías de la garza ganadera, para lo cual se observaron 18 nidadas de dos y 18 nidadas de tres, registrando las alimentaciones y agresiones de la primera y segunda cría (con base en el orden de eclosión). Se realizaron correlaciones entre la agresión e ingesta de las crías, así como comparaciones entre la tasa de agresión de crías de mayor y menor ingesta que el promedio poblacional. No se encontró la relación inversa entre la ingesta y la agresión de las crías predicha por la hipótesis en los análisis de correlación. Por el contrario, la agresión de las crías tendía a aumentar al mismo tiempo que la ingesta, aunque dicha relación fue significativa en un solo caso. Tampoco se encontró una diferencia significativa entre la agresión de las crías de mayor y menor ingesta, obteniendo un solo resultado significativo que va en contra de la hipótesis. No obstante, la variación temporal de la agresión de la cría mayor e ingesta de la nidada sí parece apoyar la Hipótesis de Cantidad de Alimento.

## ***INTRODUCCIÓN***

En aves altricias la supervivencia de las crías depende principalmente de sus padres, ya que a edades muy tempranas no son capaces de termorregular, huir de los depredadores o alimentarse por si mismas. Esta dependencia disminuye conforme las crías alcanzan la edad del emplumado, debido a que sus mecanismos fisiológicos, motrices y sensoriales se han desarrollado completamente (Mock y Parker 1997). Los cambios anatómicos y fisiológicos necesarios para que las crías lleguen a la edad del emplumado están íntimamente relacionados con la cantidad de alimento que ingieren (Mock y Parker 1997; Grieco 2003); sin embargo, el alimento que los padres llevan al nido puede ser insuficiente para cubrir las necesidades de todas sus crías, por lo que en ocasiones no toda la nidada sobrevive.

La escasez de alimento, aunque no provoque la muerte de las crías, puede perjudicar su crecimiento, metabolismo, inmunocompetencia e incluso hasta su atractivo sexual en la edad adulta (Lindström 1999; Dewey y Kennedy 2001). Por lo tanto, cuando el alimento es escaso las crías compiten entre sí para incrementar la proporción que reciben, aún si se compromete la supervivencia de los hermanos y por consiguiente la posible ganancia en adecuación inclusiva de las crías sobrevivientes (Hamilton 1964 en Krebs y Davies 1981; O'Connor 1978; Huntingford y Turner 1987; Mock *et al.* 1990).

## **Competencia entre crías hermanas**

### Competencia por solicitud y rebatiña

En la mayoría de las especies de aves alimentadas por los padres, las crías compiten por el alimento mediante solicitud y rebatiña. Este tipo de competencia implica que las crías incrementen su solicitud respecto a la de sus hermanos o lleguen primero hasta donde se encuentra el padre que se dispone a alimentarlas (Henderson 1974; Smith y Montgomerie 1991; Iacovides y Evans 1998; Slagsvold y Rohwer 2000; Roulin 2001). La solicitud de las crías consiste en realizar vocalizaciones rítmicas, movimientos de la cabeza, abrir y cerrar el pico exponiendo su coloración interna (amarillo – anaranjada) que estimula a los padres a regurgitar el alimento, y particularmente en garzas, esta conducta consiste en sujetar y jalar con las mandíbulas el pico del padre para provocar la regurgitación (Tinbergen 1972; Fujioka 1985; Harper 1986; Mock y Parker 1997).

La competencia por solicitud se ha considerado exitosa, ya que los padres proporcionan mayor cantidad de alimento a las crías que solicitan más (Henderson 1974; Harper 1986; Mondloch 1995). No obstante, si los recursos son escasos, las crías que solicitan de manera menos eficiente en comparación con sus hermanos pueden morir por inanición al no recibir el alimento suficiente por parte de los padres (Drummond 1987; Ricklefs 2002).

## Competencia agresiva

En una minoría de especies de aves, las crías compiten por el alimento no sólo por solicitud y rebatiña, sino también agresivamente. Las crías picotean y muerden a sus hermanos intimidándolos, evitando su acceso a los padres durante las alimentaciones y estableciendo relaciones de dominancia (Mock y Parker 1997; Drummond 2002). Las especies que compiten agresivamente presentan la característica de que sus huevos eclosionan de manera asincrónica, como consecuencia de iniciar la incubación con la puesta del primer huevo (Mock *et al.* 1990).

La asincronía en la eclosión de los huevos puede minimizar el costo para los padres bajo condiciones de escasez de alimento debido a que se favorece la muerte de las crías marginales por la competencia que surge entre los miembros que conforman la nidada (Lack 1947 en Mock y Parker 1986, 1997), y es que dicha asincronía resulta en diferencias de tamaño y edad entre las crías y por lo tanto, en ventajas motrices y sensoriales para las crías mayores (Drummond *et al.* 1986; Osorno y Drummond 1995; Shields 2000).

## **Relaciones de dominancia entre las crías**

Diferentes relaciones de dominancia han sido descritas en aves. Por ejemplo, la relación de dominancia – subordinación consiste en que la cría mayor ataque a la menor y ésta última responda adoptando posturas estereotipadas de sumisión, las

cuales provocan que los ataques del hermano se detengan (Drummond *et al.* 1986; Drummond 2006). Una vez establecida la dominancia, la agresión disminuye y la relación de dominancia – subordinación se mantiene en gran medida a través de amenazas y/o despliegues, como es el caso del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*; Drummond 2006). Otro caso es la relación agresión – agresión que se presenta en especies en las cuales la cría menor responde agresivamente a los ataques de su hermano. Durante el tiempo en que las crías permanecen en el nido, la cría menor puede evitar los ataques de su hermano agachándose o huyendo, pero sin presentar despliegues de sumisión, tal es el caso del bobo café (*Sula leucogaster*; Drummond 2006). Por último, en la relación agresión – resistencia la cría mayor ataca a su hermano y éste último ocasionalmente le responde de manera agresiva, lo cual resulta en un intercambio de picotazos (denominado como peleas péndulo; Mock y Parker 1997) que finalizan generalmente cuando una de las crías se agacha o huye del contrincante, como se ha observado en algunas especies de garzas, particularmente en la garza ganadera (*Bubulcus ibis*; Mock y Parker 1997; Drummond 2006; González – Voyer y Drummond en prensa; obs. per.).

Las relaciones de dominancia se establecen generalmente al principio del periodo de nidada, como resultado de que la agresión por parte de la cría mayor comienza en cuanto eclosiona el siguiente individuo en la nidada (Garhgett 1978; Mock *et al.* 1990). Por ejemplo, en la gaviota tridáctila (*Rissa tridactyla*), la dominancia de la cría mayor se hizo evidente a la edad de un día de la cría menor

(Braun y Hunt 1983). Hasta ahora no se ha observado que los padres interfieran directamente en las peleas de sus crías (Fujioka 1985; Drummond *et al.* 1986; Forbes 1991; Cook *et al.* 2000).

En las relaciones de dominancia, las crías mayores (regularmente las dominantes) obtienen más alimento y por lo tanto aumentan sus probabilidades de supervivencia, a diferencia de los hermanos menores, quienes obtienen una cantidad menor de alimento (Archer 1988; Bryant y Tatner 1990; Mock y Parker 1997; Drummond 2001a). Las crías menores regularmente mueren por inanición, a causa de ser agresivamente excluidas del alimento, al ser expulsadas del nido o por las heridas provocadas por los hermanos (Mock y Parker 1986; Mock *et al.* 1990; Drummond 1993; Margalida *et al.* 2004). En un estudio realizado con el bobo de patas azules, la reducción agresiva de la nidada ocurrió cuando la cría menor tenía en promedio 18 días de edad (rango de 3 – 69 días; Drummond *et al.* 1986).

## **Control próximo del agonismo en aves y la Hipótesis de Cantidad de Alimento**

Se ha propuesto que los factores próximos que influyen en el comportamiento agresivo de las crías incluyen el tamaño de la nidada, la diferencia de edad entre las crías, los niveles hormonales, la experiencia agonística y la cantidad de alimento ingerido (Fujioka 1985; Forbes 1991; Mock y Lamey 1991; Drummond y Osorno 1992; Ramos – Fernández *et al.* 2000; Drummond 2001a, 2002; Vallarino 2002). Este último factor fue propuesto por Mock *et al.* (1987) como la Hipótesis de Cantidad de Alimento, tras haber notado en diferentes estudios una aparente relación entre la ingesta de alimento de las crías y su tasa de agresión. Dicha hipótesis sugiere que la tasa de agresión de las crías aumentará conforme disminuye la cantidad de alimento que ingieren.

### Estudios descriptivos

El primer estudio que encontró una relación entre la cantidad de alimento ingerido y la agresión de las crías fue realizado con el págalo polar del sur (*Catharacta maccormicki*). Este estudio mostró que a medida que disminuye el peso corporal de las crías, aumenta su agresión (Procter 1975). Posteriormente, un estudio realizado con nidadas de dos crías del bobo de patas azules reportó que la muerte de la cría menor fue resultado de un aumento en la agresión de su hermano, y tal parece que éste aumento se debió a que el peso corporal de la cría mayor disminuyó entre 20 –



25% con respecto al peso promedio de otras crías mayores de la misma edad y del mismo tamaño de nidada (Drummond *et al.* 1986). Asimismo, estudios con águilas pescadoras (*Pandion haliaetus*) encontraron que las interacciones agonísticas entre las crías se presentan con mayor frecuencia durante las alimentaciones y al parecer, existe una relación inversa entre su frecuencia de agresión y su estado nutricional (Poole 1979; Forbes 1991).

### Estudios experimentales

La Hipótesis de Cantidad de Alimento ha sido demostrada experimentalmente con cuatro especies de aves. En nidadas de dos crías del bobo de patas azules, se impidió la ingesta de alimento de ambas crías durante tres días consecutivos colocándoles una cinta alrededor del cuello; dicho experimento se llevó a cabo con nidadas “jóvenes” (entre 8 – 42 días de edad de la cría mayor) y con nidadas “de edad avanzada” (entre 43 – 72 días de edad de la cría mayor). En nidadas jóvenes se observó que cuando el peso corporal de las crías mayores se redujo 18.6% respecto a su peso basal (peso antes de la privación de alimento), su frecuencia de agresión aumentó casi 200%; mientras que en las nidadas de edad avanzada, cuando el peso corporal de las crías mayores se redujo 26.4% respecto a su peso basal, su frecuencia de agresión aumentó casi 300%. Cuando se retiraron las cintas y las crías empezaron a alimentarse, su agresión disminuyó conforme su peso corporal aumentaba. La agresión de la cría menor durante el tratamiento de privación alimenticia también

incremento aunque de manera no significativa, debido probablemente a que la agresión del hermano mayor suprimió o inhibió la agresión de la cría menor (Drummond y García – Chavelas 1989).

De manera similar, un estudio realizado con la gaviota tridáctila impidió la ingesta de alimento de las crías al cerrarles el pico durante periodos de 10 y 20 horas. La tasa de agresión por parte de las crías mayores fue más alta en el periodo de ayuno de 20 hrs que en el periodo de 10 hrs y además, el 93% de las crías mayores que estuvieron privadas de alimento durante 20 hrs se comportaron agresivamente, a diferencia de las crías mayores privadas de alimento durante 10 hrs, en las cuales sólo el 40% se volvieron agresivas. Las crías que estuvieron en ayuno durante 20 hrs mostraron un decremento del  $24.17 \pm 1.90\%$  ( $\bar{\chi} \pm e.e.$ ) en su peso corporal (Irons 1992).

El tercer estudio, el cual fue realizado con águilas pescadoras, consistió en trasladar a las crías a un nido artificial en donde se mantuvieron bajo un periodo de ayuno de 3.5 horas. Posteriormente, cada nidada se sometió a uno de dos tratamientos: alimentación artificial de las crías hasta su saciedad y alimentación simulada. Una vez regresadas las crías a sus nidos naturales, se observó que la tasa de agresión de las crías que no recibieron alimento fue 78% mayor que de las crías que sí fueron alimentadas (Machmer e Ydenberg 1998).

Por último, un estudio realizado con el arao aliblanco (*Cephus grylle*), que anida en cavidades de riscos y cañadas, impidió la alimentación de las crías negando

el acceso de los padres durante seis horas, colocando un modelo de depredador cerca de la entrada del nido. La tasa de agresión de la cría mayor aumentó 100% respecto a su agresión basal (tasa de agresión observada tres horas antes del experimento), y siguió aumentando hasta un 600% durante las tres horas siguientes, aún después de haberse reestablecido el acceso parental y con ello la alimentación de las crías. La agresión por parte de la cría menor sólo ocurrió en tres de las 15 nidadas observadas, y en ningún caso se observó que la cría mayor respondiera con sumisión. La agresión de las crías no disminuyó a niveles basales sino hasta un día después del experimento (Cook *et al.* 2000). Este último estudio, al impedir el acceso de los padres al nido, probó contundentemente que el aumento en la agresión de las crías fue debido a su falta de alimento y no a su manipulación o al posible efecto de frustración de tener el alimento en el pico y no poder tragarlo, como podría argumentarse en los estudios previos, apoyando así la Hipótesis de Cantidad de Alimento (Drummond 2001b).

### Estudios con garzas

A pesar de los resultados obtenidos en los estudios previamente mencionados, ciertos autores argumentan que la cantidad de alimento no influye sobre la conducta agresiva en las garzas, debido a que estudios descriptivos y experimentales realizados con la gran garza blanca (*Casmerodius albus*), la garza ganadera y la gran garza azul (*Ardea herodias*) parecen mostrar que el alimento que ingieren las crías no esta

relacionado con su agresión (Mock *et al.* 1987; Mock y Parker 1997). En primer lugar, los estudios descriptivos con nidadas silvestres de la gran garza blanca y la garza ganadera no encontraron una relación negativa entre la tasa de agresión y la cantidad de alimento ingerido por las crías (Ploger y Mock 1986; Mock *et al.* 1987). Es más, estudios con crías de la gran garza azul y la garza ganadera encontraron una relación positiva (aunque no significativa) entre su ingesta de alimento y su tasa de agresión (Mock *et al.* 1987; Mock y Lamey 1991).

En un estudio experimental realizado en condiciones naturales con la gran garza blanca, se duplicó la cantidad de alimento que normalmente ingieren las crías colocándoles trozos de pescado en el piso del nido pero éstas no disminuyeron su tasa de agresión, contrario a lo que predice la Hipótesis de Cantidad de Alimento (Mock *et al.* 1987). Otro estudio realizado con esta misma especie pero en cautiverio, sometió a cada nidada a uno de dos tratamientos alimenticios: alta cantidad de alimento y baja cantidad de alimento. Los resultados no mostraron una diferencia significativa en la tasa de agresión de las crías entre dichos tratamientos; de hecho las crías de las nidadas que recibieron más alimento pelearon más que aquellas que recibieron poco alimento (Mock *et al.* 1987).

Sin embargo, estos estudios han sido criticados por analizar de manera conjunta el promedio de agresión y el promedio de alimento ingerido de todos los miembros que conformaban la nidada, por no tomar en cuenta las diferencias en edad de las crías ni tampoco el tamaño de nidada (Drummond 2001b). Además, a las crías en

cautiverio que fueron alimentadas artificialmente se les proporcionó la misma cantidad de alimento durante los 12 días que duró el experimento, sin tomar en cuenta los probables cambios en el consumo de alimento de las crías a través de la edad. Al parecer, las crías de dicho experimento recibieron menos alimento del que normalmente consumirían en condiciones naturales (Drummond 2001b).

Por otra parte, estudios realizados con la garza ganadera apoyan la Hipótesis de Cantidad del Alimento. Fujioka (1985) encontró que las crías disminuyen su frecuencia de agresión diaria cuando obtienen más alimento por cada uno de los eventos de solicitud que realizan al día. Posteriormente, Creighton y Schnell (1996) encontraron que en nidadas de tres crías, en las cuales las menores murieron a causa de la agresión de sus hermanos, hubo un incremento en la tasa de agresión y un decremento en la cantidad de alimento que ingirieron las crías a medida que se aproximó el día en que ocurrió la reducción de la nidada. Las comparaciones entre nidadas reducidas y no reducidas se realizaron con crías del mismo orden de eclosión y de la misma edad.

Creighton y Schnell (1996) realizaron un segundo análisis de sus datos siguiendo el protocolo de Ploger y Mock (1986) y Mock *et al.* (1987); es decir, comparando la cantidad de alimento ingerido por toda la nidada (la suma del alimento ingerido de todas las crías) y su tasa de agresión (la agresión conjunta de las crías). Al realizar los análisis de esta manera, no encontraron la relación negativa que habían reportado al analizar la conducta de los individuos. Los autores argumentaron que al comparar

conjuntamente la agresión y consumo de alimento de las crías en la nidada, no se está considerando la diferencia en la cantidad de alimento que cada cría consume en relación a su edad. Por lo tanto, los resultados del segundo análisis obtenidos por Creighton y Schnell (1996) ponen en duda si los otros estudios realizados con garzas realmente contradicen la Hipótesis de Cantidad de Alimento.

## **Objetivo general e Hipótesis**

Hasta ahora, se desconoce si las crías de garzas modifican o no su agresión con base a la cantidad de alimento que ingieren. Por lo tanto, mediante un estudio descriptivo con la garza ganadera, quise esclarecer si existe relación entre la cantidad de alimento que ingieren las crías y su tasa de agresión, poniendo a prueba la Hipótesis de Cantidad de Alimento (Mock *et al.* 1987). La predicción de dicha hipótesis para este estudio es que la agresión de la primera y segunda cría (con base al orden de eclosión) aumentará conforme disminuye la cantidad de alimento que ingieren.

Para poner a prueba la hipótesis, se colectaron datos de agresión e ingesta de las crías en nidadas de dos y tres. Los datos se obtuvieron observando diariamente a las crías en condiciones naturales durante dos temporadas de campo. Posteriormente, se llevaron a cabo dos tipos de análisis: en el primero se buscaron correlaciones entre la tasa de agresión y la tasa de ingesta de crías del mismo orden de eclosión, del mismo tamaño de nidada y de edades similares. En el segundo análisis se compararon las tasas de agresión de las crías más alimentadas que el promedio poblacional con aquellas menos alimentadas que dicho promedio, comparando crías del mismo tamaño de nidada, del mismo orden de eclosión y con base al promedio de ese mismo orden.

## **La garza ganadera (*Bubulcus ibis*)**

La garza ganadera se encuentra en los cinco continentes, anidando regularmente con otras especies en altas densidades (Kushlan y Hancock 2005). En México, el periodo de crianza ocurre durante los meses de abril a julio (Jiménez 1981). El tamaño modal de puesta es de 3.5 huevos (del Hoyo *et al.* 1992) y las hembras inician la incubación desde que ponen el primer huevo, alternándose con el padre hasta la eclosión de toda la nidada (Blaker 1969; Vázquez 1971; Mock y Parker 1986, 1997); dicha incubación es de 24 días en promedio (Vaca 1977).

La eclosión de los huevos está separada por un intervalo de dos días en promedio (Ploger y Mock 1986; Mock y Lamey 1991) y ambos padres alimentan a sus crías hasta aproximadamente los 50 días de edad (Sodi y Khera 1984; Mock y Parker 1997). El alimento que consumen las garzas ganaderas está compuesto en su mayoría por invertebrados (principalmente ortópteros) y en una menor proporción de pequeños vertebrados como roedores, ranas, lagartijas, serpientes y excepcionalmente aves (Siegfried 1971; Vázquez 1971; Cunningham 1965 en Vaca 1977; Jiménez 1981; Sodhi y Khera 1984; Kushlan y Hancock 2005).

En una población en Texas, E.U.A., los padres alimentaron a sus crías en promedio 5.2 bolos por cada una de las tres alimentaciones diarias (Ploger y Mock 1986). Las alimentaciones se realizan inicialmente de manera indirecta (depositando el alimento sobre el piso del nido de donde las crías picotean pequeños fragmentos) pero las crías, entre los cinco y diez días de edad, adquieren la capacidad de



alimentarse de manera directa (el alimento pasa del pico del padre al pico de la cría; Sodhi y Khera 1984; Fujioka 1985; Ploger y Mock 1986).

La agresión entre las crías inicia durante sus primeros días de vida, incrementándose hasta que se establece la dominancia, la cual generalmente sigue el orden de eclosión (Blaker 1969; Ploger y Mock 1986). En una población en Veracruz, México, se observó que la agresión en nidadas de dos crías, aumentó hasta un máximo entre los 9 y 12 días de edad de la cría mayor, y posteriormente disminuyó y se mantuvo en niveles bajos por lo menos hasta sus 20 días de edad. Las crías mayores atacaron a las menores 5.75 veces más frecuentemente que viceversa y obtuvieron 13.8% más alimento (González – Voyer y Drummond en prensa).

## ***MÉTODO***

### Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en un islote de manglar (*Rhizophora mangle*) localizado en una laguna salobre en La Mancha, Veracruz (19° 34 – 36' N - 96° 23 – 24' O, Fig. 1); mayores detalles y descripción del área de estudio en Vázquez (1971). Seis especies de garzas anidan en este islote formando una colonia mixta de alta densidad, en la cual la garza ganadera es la especie de mayor abundancia. Se observaron sólo 36 nidadas de esta especie (18 nidadas de dos crías y 18 nidadas de tres crías) durante junio - julio de 2003 y mayo - julio de 2004.

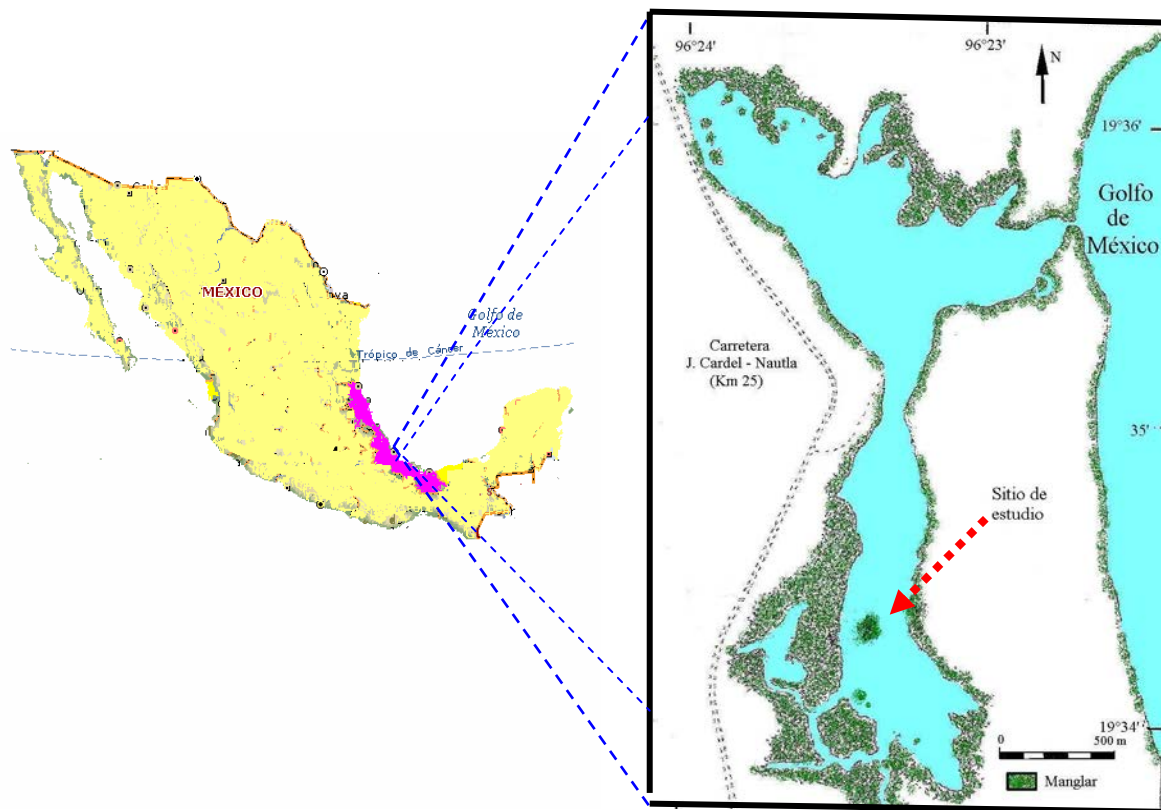


Figura 1. Ubicación del sitio de estudio

## Marcaje de nidos y crías

Al principio de cada temporada de anidación, entre la puesta y la eclosión de los huevos, los nidos más accesibles se marcaron con tarjetas numeradas registrando el número de huevos que contenían (29 nidos marcados en 2003 y 67 nidos en 2004). El tamaño de puesta promedio en 2003 fue de 2.71 y en 2004 de 2.74 huevos (rango de 1 – 5). Cada dos días se realizó un censo para obtener la fecha de eclosión de las crías y así conocer su edad. El tamaño de la nidada promedio (número de crías eclosionadas por nido) durante el 2003 fue de 2.0 (rango de 1 – 3, n = 28) y en 2004 de 2.2 crías (rango de 1 – 5, n = 65). Los nidos destruidos por factores ambientales y aquellos en los que no se pudo determinar con exactitud el tamaño de nidada, debido a que las crías se encontraban fuera del nido al momento de realizar los censos, no fueron tomados en cuenta para el análisis (n = 1 y 2 en 2003 y 2004, respectivamente).

Se marcó de diferente color a cada una de las crías en la cabeza y en el dorso con pintura acrílica no tóxica, con base a su orden de eclosión: rojo para la primera cría (A), negro para la segunda cría (B) y verde para la tercera cría (C); ésta última sólo fue marcada en la segunda temporada de campo, ya que la constante diferencia en tamaño de la cría C respecto a las otras crías del nido permitió su identificación durante la primera temporada. El marcar a las crías no modifica su conducta (Ploger y Mock 1986).

## Observación de las crías

Se observaron sólo las nidadas de dos y de tres crías, eligiendo las que se podían ver fácilmente y con preferencia en aquellas que contenían a las crías de edades más tempranas. Las observaciones se realizaron diariamente durante dos periodos de tres horas cada uno (0730 – 1030 y 1600 – 1900 hrs). Un estudio de esta población de garzas mostró que los niveles de actividad de las crías varían muy poco entre la mañana, el medio día y la tarde (González - Voyer, datos no publicados), por lo que se considera que dichos periodos de observación son una muestra representativa de la actividad diaria de las crías e incluyen además, las horas en que regularmente son alimentadas (Vázquez 1971). Las observaciones se realizaron con binoculares desde tres torres flotantes colocadas aproximadamente a 20 m de la colonia.

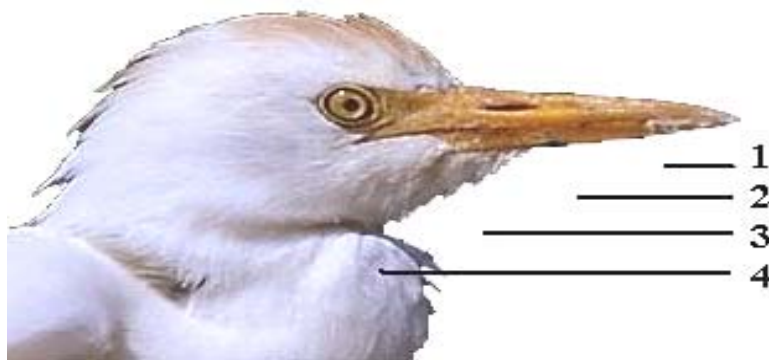
La edad promedio (respecto de A) en que iniciaron las observaciones en nidadas de dos fue de 5.0 días (rango de 2 – 10 d), mientras que en nidadas de tres fue de 6.6 días (rango de 4 – 11 d). Las observaciones finalizaron cuando las crías (A) alcanzaron los 20 días de edad o cuando se presentó reducción en la nidada. Particularmente, las nidadas de tres solo se pudieron observar hasta los 17 días de edad de A. Las nidadas de dos crías se observaron en promedio durante 11.7 días, mientras que las nidadas de tres durante 6.3 días. Cada observador (cuatro por temporada de campo) registró conducta en un máximo de tres nidadas simultáneamente. Los observadores se entrenaron registrando de manera simultánea e independiente las conductas de las crías de un mismo nido al principio de cada

temporada de campo; se calibraron las estimaciones y medidas conductuales durante estas observaciones simultáneas. Los observadores finalizaban su entrenamiento e iniciaban la colecta de datos cuando la diferencia entre dos observaciones independientes era mínima.

### Registro de conducta

Se registraron todas las alimentaciones y agresiones de las crías de cada nidada observada. Para cada pelea se registró tanto la cría que inició la pelea como el número de agresiones que emitía cada cría. La suma de los picotazos (contacto violento del pico de una cría en cualquier parte del cuerpo de su hermano) y las mordidas (presión ejercida por las mandíbulas de una cría en cualquier parte del cuerpo de su hermano) fue definida como agresión. Una pelea iniciaba con la primera agresión y terminaba cuando las crías ya no se agredían durante 10 s.

Para cada alimentación se estimó el tamaño de cada bolo, asignándole un número del uno al cuatro basado en su tamaño con relación a la longitud del pico del padre:



Nota: Si el tamaño del bolo excedía la longitud del pico del padre, se consideró como tamaño 4.

Asimismo, se registró la proporción (en décimas partes) de cada bolo ingerido por cría. Una alimentación iniciaba con el primer bolo regurgitado y finalizaba 10 min después de que se regurgitó el último bolo. Para estimar la cantidad diaria de alimento ingerido por cada cría, se contabilizaron sus unidades de ingesta, las cuales se obtuvieron al realizar la suma de la proporción ingerida de cada bolo multiplicado por su tamaño; esto se realizó para todos los bolos entregados en el día.

## ***Análisis de datos***

### Comparación entre los dos años de estudio

Para saber si la cantidad de alimento ingerido por las crías A y B fue similar entre 2003 y 2004, se comparó con una prueba t – Student o U Mann Whitney (en caso de que los datos no presentaran normalidad) la tasa promedio de ingesta por hora de cada cría entre estos dos años. Las nidadas de dos y de tres crías se analizaron por separado.

Para llevar acabo dichas pruebas se designó un periodo que abarcó las edades de las crías en que la mayoría de las nidadas se observaron. En nidadas de dos, el periodo comprendió de 3 – 15 días de edad de la cría A y de 2 – 12 días de la cría B; en nidadas de tres, comprendió de 6 – 10 días de la cría A y de 4 – 7 días de la cría B. No se encontró diferencia significativa entre la ingesta de las crías en ambos años y por lo tanto los datos se tomaron como una sola muestra. *Nidadas de dos: cría A*, ingesta

promedio /h 2003 =  $1.46 \pm 0.16$  vs. 2004 =  $1.40 \pm 0.12$  ( $t = 0.42$ ,  $p = 0.68$ ,  $n = 26$ );

**cría B**, 2003 =  $1.08 \pm 0.12$  vs. 2004 =  $0.89 \pm 0.07$  ( $t = 1.24$ ,  $p = 0.23$ ,  $n = 24$ ).

*Nidadas de tres*: **cría A**, 2003 =  $1.78 \pm 0.36$  vs. 2004 =  $1.32 \pm 0.10$  ( $t = 1.38$ ,  $p = 0.23$ ,

$n = 10$ ); **cría B**, 2003 =  $1.18 \pm 0.22$  vs. 2004 =  $1.29 \pm 0.12$  ( $t = -0.38$ ,  $p = 0.72$ ,  $n = 8$ ).

En todas las pruebas se indica ( $\bar{\chi} \pm e.e.$ ), y las muestras ( $n$ ) en cada prueba son de igual tamaño entre los dos años comparados.

### Relación entre ingesta y agresión

Para analizar la relación entre la ingesta de las crías y su agresión, el periodo en que las crías se observaron fue dividido en intervalos de edad de tres días cada uno: tres para nidadas de dos (4 – 6, 8 – 10 y 13 – 15 días para A; 3 – 5, 7 – 9 y 14 – 16 días para B) y dos para nidadas de tres (6 – 8 y 11 – 13 días para A; 4 – 6 y 8 – 10 días para B). A las nidadas de tres se le asignaron dos intervalos debido a que antes de los 6 días y posterior a los 13 días de edad respecto a la cría A, sólo se observaron tres nidadas.

Posteriormente, se calculó la tasa de unidades de ingesta por hora y la tasa de agresión también por hora para cada una de las crías en cada intervalo de edad. Se realizaron pruebas de correlación entre dichas variables considerando crías del mismo orden de eclosión, en cada uno de los intervalos. Los datos que no presentaron normalidad fueron transformados con arcoseno hiperbólico (Sokal y Rohlf 1995), y

aquellos datos que siendo transformados no alcanzaron normalidad se analizaron con pruebas de correlación de Spearman ( $r_s$ ).

Se llevó a cabo otro análisis, en el cual se eliminaron las peleas péndulo que consistieron en intercambios de más de cuatro agresiones entre las crías. Esto está basado en el supuesto que las peleas péndulo se encuentran más relacionadas con el establecimiento de la dominancia que con la competencia inmediata por el alimento (Drummond 2006). Aunque el que una cría responda a la agresión que recibe no excluye la posibilidad de que se deba a un déficit en su estado alimenticio; es decir, que si las crías están hambrientas son propensas a agredirse, no importando quien comience la pelea. Por tal motivo, sólo se consideraron dentro del análisis las peleas péndulo de hasta cuatro agresiones, bajo el supuesto de que éstas serían resultado de un déficit alimenticio y no por establecer la dominancia. Posteriormente, se realizaron análisis de correlación entre la tasa de alimento ingerido y la tasa de agresión para cada una de las crías en cada intervalo de edad.

### Comparación entre crías con ingesta alta e ingesta baja

Para este análisis, el periodo en que las crías se observaron fue dividido en dos intervalos de edad: 4 – 11 y 12 – 19 días para nidadas de dos y 4 – 11 y 12 – 17 días para nidadas de tres. Se compararon con pruebas t – Student o U Mann Whitney las tasas promedio de agresión entre crías “con ingesta alta” y crías “con ingesta baja” ( $I \uparrow$  e  $I \downarrow$ , respectivamente) del mismo orden de eclosión y del mismo intervalo de edad.



En cada día abarcado por un intervalo de edad, se comparó la ingesta de cada cría con la ingesta promedio de crías de la misma edad y mismo orden de eclosión para obtener las crías  $I \downarrow$ , cuya ingesta estuvo por debajo del promedio de cantidad de alimento ingerido por crías de su mismo orden de eclosión e intervalo de edad, y las crías  $I \uparrow$  cuya ingesta se encontró por arriba de dicho promedio. Si una misma cría fue clasificada como  $I \uparrow$  e  $I \downarrow$  en diferentes días dentro de un intervalo de edad, su asignación a una de las categorías se realizó con base en los datos de ingesta que tuvieran mayor número de repeticiones. El análisis de la cría B en el intervalo de 12 – 17 días no se llevó a cabo debido a que el tamaño de muestra era pequeño (una cría  $I \downarrow$  y dos crías  $I \uparrow$ ).

## **RESULTADOS**

La supervivencia promedio, hasta la edad de 20 días (respecto de A), en las nidadas de dos crías marcadas en la colonia fue de  $1.7 \pm 0.07$  crías ( $\bar{\chi} \pm e.e.$ ;  $n = 49$ ), mientras que en las nidadas de tres fue de  $1.9 \pm 0.13$  crías ( $n = 30$ ), pero solo hasta la edad de 17 días. La supervivencia promedio en las nidadas de dos en las cuales las crías fueron marcadas y observadas diariamente fue de  $1.6 \pm 0.08$  crías ( $n = 18$ ), mientras que en las nidadas de tres fue de  $2.2 \pm 0.07$  crías ( $n = 18$ ). En nidadas de dos, la supervivencia de las crías A y B fue de 83.3%. En nidadas de tres, solo el 83.3% de las crías A, 94.4% de las crías B y 55.5% de las crías C sobrevivieron. Las causas de muerte de las crías durante este trabajo fue principalmente la depredación por garzas nocturnas (*Nycticorax nycticorax*), y únicamente en tres ocasiones se registró que la muerte de las crías C fue resultado de la agresión de sus hermanos, particularmente de la cría B.

### La agresión e ingesta de las crías

Las crías A, tanto en nidadas de dos como de tres, incrementaron su agresión a través de su edad alcanzando sus niveles más altos entre 6 y 10 días, posteriormente redujeron su agresión de manera gradual. Las crías B por su parte, también incrementaron su agresión a través de su edad pero en el caso de nidadas de dos, los niveles más altos de agresión se encontraron entre sus 3 y 7 días de edad, mientras

que en nidadas de tres crías entre los 8 y 11 días. Posterior a estas edades, la agresión de las crías B en ambos tamaños de nidada, se acercó a cero. De manera similar, González – Voyer y Drummond (en prensa) reportaron para esta misma población en el año 2003, que en nidadas de dos, las crías A y B presentan un pico de agresión entre los 9 y 12 días de edad de A. Por otro lado y acorde con González – Voyer y Drummond (en prensa), la edad de la cría mayor a la cual su nivel de agresión es máximo coincide con la edad a la cual la ingesta de la nidada también se encuentra en su nivel máximo (ver Anexo I).

### Relación entre ingesta y agresión

No se encontró la relación negativa predicha por la Hipótesis de Cantidad de Alimento entre la tasa de ingesta de las crías y su tasa de agresión. Ninguna de las correlaciones fue significativa, independientemente de la pendiente (Tablas 1 y 2).

Cabe mencionar que se realizó otro análisis de correlación entre la tasa de ingesta de las crías y su tasa de agresión, considerando únicamente las agresiones observadas durante los periodos de alimentación, pero los resultados fueron similares a los obtenidos previamente (datos no reportados).

Tabla 1. Correlaciones entre la tasa de unidades de ingesta /h y la tasa de agresión /h de las crías A y B en cada intervalo de edad en nidadas de dos ( $r$  = coeficiente de correlación de Pearson;  $r_s$  = coeficiente de correlación de Spearman).

Cría	Edad (d)	n (crías)	Correlación entre ingesta y agresión	p
A	4 – 6	10	$r = 0.39$	0.26
A	8 – 10	13	$r = - 0.15$	0.60
A	13 – 15	13	$r_s = 0.46$	0.10
B	3 – 5	12	$r = 0.25$	0.42
B	7 – 9	14	$r_s = 0.05$	0.83
B	14 – 16	9	$r_s = - 0.04$	0.87

Tabla 2. Correlaciones entre la tasa de unidades de ingesta /h y la tasa de agresión /h de las crías A y B en cada intervalo de edad en nidadas de tres. ( $r$ = coeficiente de correlación de Pearson;  $r_s$  = coeficiente de correlación de Spearman).

Cría	Edad (d)	n (crías)	Correlación entre ingesta y agresión	p
A	6 – 8	9	$r = 0.47$	0.19
A	11 – 13	8	$r = - 0.22$	0.59
B	4 – 6	9	$r = 0.43$	0.24
B	8 – 10	8	$r = 0.14$	0.73

Cuando se eliminaron las peleas péndulo de más de cuatro agresiones entre las crías, tampoco se encontró la relación inversa predicha por la hipótesis entre la tasa de agresión y la tasa de ingesta de las crías. La única correlación significativa de diez análisis realizados, presentó una tendencia que va en contra de la hipótesis: crías A en nidadas de tres dentro del intervalo de edad de 6 – 8 días (Fig. 2).

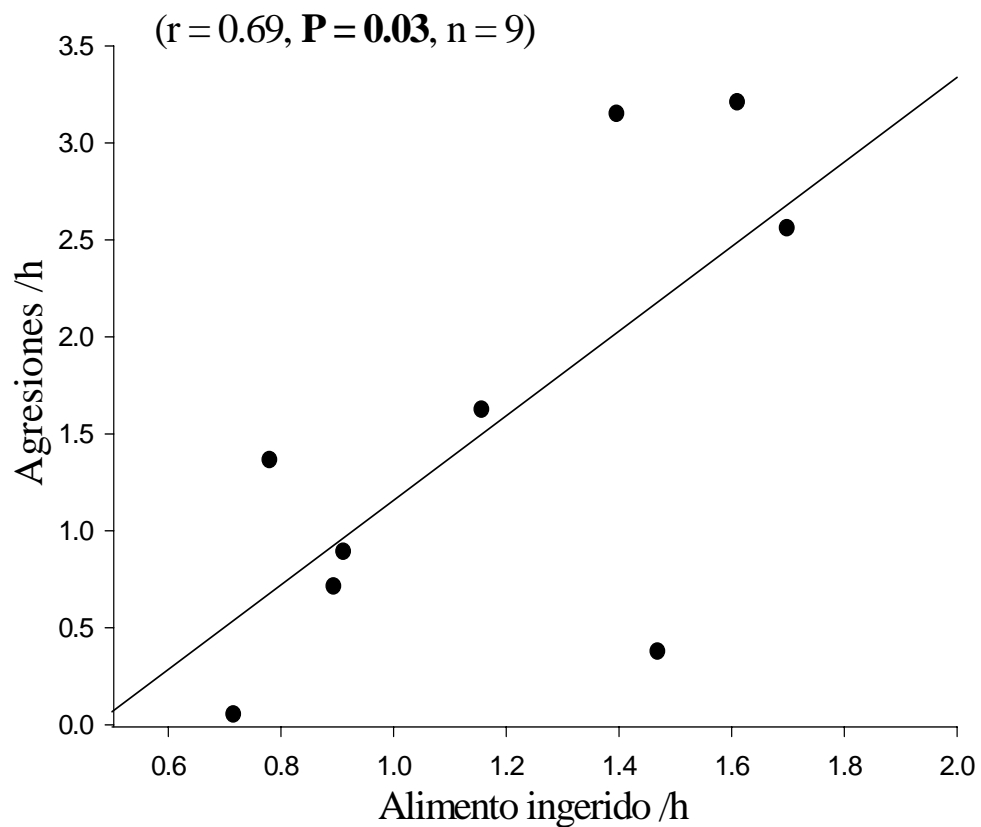


Figura 2. Correlación entre unidades de ingesta y agresión de las crías A de 6 – 8 días de edad eliminando las peleas péndulo, en nidadas de tres crías.

## Comparación entre crías de ingesta alta e ingesta baja

De las siete comparaciones realizadas entre la tasa de agresión de crías  $I \uparrow$  e  $I \downarrow$ , solo en las crías A de nidadas de tres (4 – 11 días) se encontró una diferencia significativa, siendo las crías  $I \uparrow$  más agresivas que las crías  $I \downarrow$ , lo que contradice la Hipótesis de Cantidad de Alimento (tablas 3 y 4).

Tabla 3. Comparaciones de la tasa de agresión entre crías de ingesta alta y crías de ingesta baja en los intervalos de edad asignados para cada cría en nidadas de dos. Se muestra la mediana (primer y tercer cuartil).

Cría	Edad (d)	n (crías)		Agresión /h		U	p
		$I \downarrow$	$I \uparrow$	$I \downarrow$	$I \uparrow$		
A	4 – 11	9	8	1.0 (0.34;1.68)	0.41 (0.34; 1.0)	63.5	0.44
A	12 – 19	9	6	0.0 (0.0; 0.88)	0.35 (0.0; 1.0)	51.5	0.72
B	4 – 11	8	8	0.19 (0.3; 0.46)	0.21 (0.11; 0.35)	64.5	0.72
B	12 – 18	6	6	0.0 (0.0; 0.0)	0.0 (0.0; 0.0)	36.0	0.69

Tabla 4. Comparaciones de la tasa de agresión entre crías de ingesta alta y crías de ingesta baja en los intervalos de edad asignados para cada cría en nidadas de tres. Se muestra la mediana (primer y tercer cuartil) para A y el promedio ( $\pm$  e. e.) para B.

Cría	Edad (d)	n (crías)		Agresión /h		U	p
		$I \downarrow$	$I \uparrow$	$I \downarrow$	$I \uparrow$		
A	4 – 11	10	7	0.34 (0.0; 1.25)	4.29 (0.50; 9.86)	84	<b>0.04</b>
A	12 – 17	5	4	0.0 (0.0; 0.10)	0.31 (0.14; 0.91)	26.5	0.11

Cría	Edad (d)	n (crías)		Agresión /h		t	p
		$I \downarrow$	$I \uparrow$	$I \downarrow$	$I \uparrow$		
B	4 – 11	9	7	$1.85 \pm 0.59$	$1.14 \pm 0.83$	-0.10	0.92

## ***DISCUSIÓN***

Los resultados de este trabajo no apoyaron la Hipótesis de la Cantidad de Alimento, ya que en los tres tipos de análisis que se realizaron, las crías A y B en nidadas de dos y tres no aumentaron su agresión aún cuando disminuyó su ingesta. Al contrario, se encontró que las crías A de nidadas de tres (entre cuatro y once días de edad) aumentaron su agresión cuando aumentó la cantidad de alimento que ingirieron.

En los análisis de correlación entre la tasa de ingesta y la tasa de agresión de las crías no se encontró una relación inversa como propone la hipótesis, sino por el contrario, la mayoría de los resultados mostraron tendencias positivas aunque no fueron significativas. Asimismo, cuando se repitieron los análisis de correlación eliminando las peleas péndulo de más de cuatro agresiones entre las crías, los resultados mostraron de manera general las mismas tendencias que en los análisis realizados sin eliminar dichas peleas. Las crías A de 6 – 8 días de edad fueron las únicas en presentar una relación significativa entre ingesta y agresión pero ésta fue positiva, lo cual es contrario a lo que predice la hipótesis. De la misma manera, al comparar la tasa de agresión entre crías con ingesta baja e ingesta alta, sólo las crías A de nidadas de tres en el intervalo de edad de 4 – 11 días mostraron una diferencia significativa, siendo las crías de ingesta alta más agresivas que las crías de ingesta baja. La similitud en las tendencias de los datos que arrojan los análisis posiblemente se deba en parte a que dichos análisis se basaron en los mismos datos y por lo tanto, no son estadísticamente independientes.

Los resultados de este trabajo son consistentes con los del estudio de Ploger y Mock (1986), en el cual se reportó para una población de garzas ganaderas en Texas, E. U. A., que la agresión diaria por nidada no está relacionada linealmente con el volumen de alimento que los adultos llevan diario a la nidada. Asimismo, son consistentes con los del estudio de Mock y Lamey (1991), en el cual se encontró que existe una relación positiva (no significativa) entre el alimento provisto a la nidada y la tasa de agresión que ésta presenta, en una población de la misma especie en Oklahoma, E. U. A. No obstante, es posible que en los estudios de Texas y Oklahoma, la varianza no controlada debido a las diferencias en tamaño de nidada y edad de las crías, ocultara cualquier relación existente entre la ingesta y agresión de las crías, pues la agresión de cada cría puede variar según el número de competidores que haya en la nidada o cambiar de acuerdo a la edad que presente (Drummond 2001a y b).

Aunque en este trabajo se tomó en cuenta tanto el tamaño de la nidada como la edad de las crías, es posible que el establecimiento temprano de la dominancia, que podría explicar parcialmente la frecuencia e intensidad de la agresión (Pinson y Drummond 1993; González – Voyer y Drummond en prensa), no me permitiera encontrar la relación inversa entre la agresión de las crías y su agresión. A pesar de que se excluyeron las peleas péndulo de los datos intentando controlar el efecto del establecimiento de la dominancia, los resultados presentaron las mismas tendencias con o sin las peleas péndulo y la mayoría de los resultados no fueron significativos. Es probable que no se pueda separar el efecto de la dominancia del de la competencia por



el alimento o tal vez la relación entre ingesta y agresión no exista, debido a que la selección natural pudo favorecer el establecimiento de la dominancia bajo ciertas circunstancias ecológicas y sociales, como son la escasez de alimento y la permanencia de las crías dentro del nido hasta la edad del emplumado.

Por otro lado, parece ser que la agresión de la cría A e ingesta de la nidada (tanto en nidadas de dos y tres) incrementaron simultáneamente conforme aumentó la edad de la cría A, alcanzando sus niveles más altos entre 6 y 10 días de edad (ver Anexo II). Estos patrones son consistentes con los obtenidos por González – Voyer y Drummond (en prensa), quienes reportaron para esta misma población en el 2003, que las crías A presentaron un pico de agresión que coincidió con el pico de ingesta de la nidada ( $10.6 \pm 1.3$  días de edad de A), y que dicha agresión posteriormente disminuyó manteniéndose en niveles bajos.

La aparente coincidencia en la edad a la cual se presentan los picos de agresión e ingesta de las crías apoya la Hipótesis de la Cantidad de Alimento, puesto que las crías podrían estar aumentando su agresión como resultado de no recibir el suficiente alimento por parte de los padres para satisfacer sus necesidades alimenticias. Este argumento es apoyado por el hecho de que los requerimientos nutricionales de una cría incrementan con la edad hasta alcanzar un máximo, alrededor de la mitad del periodo de crecimiento, y posteriormente se estabilizan o disminuyen (Weathers 1996). Además, Fujioka (1984 en Fujioka 1985) menciona que el periodo de crecimiento rápido de las crías de la garza ganadera termina aproximadamente a los

20 días de edad. Por lo tanto, posiblemente los requerimientos alimenticios de las crías son más elevados durante el periodo de crecimiento rápido y es probable que durante este periodo sea más difícil para los padres cubrir los requerimientos alimenticios de toda la nidada, lo que exagera la competencia por el alimento. Por lo tanto, el que las crías compitan más cuando la entrega de alimento a la nidada se encuentra en sus niveles más altos puede interpretarse como un apoyo a la Hipótesis de la Cantidad de Alimento porque es en este momento cuando las crías enfrentan mayor competencia por dicho alimento.

Por otro lado, es posible que un incremento notable en la tasa de agresión de las crías dominantes ocurra cuando la provisión parental escasea al grado de poner en riesgo su desarrollo y supervivencia. Creighton y Schnell (1996) encontraron que la agresión de las crías mayores aumentó al grado de provocar la muerte de la cría menor conforme disminuyó la cantidad de alimento que ingirieron. Asimismo, los resultados que presentaron Mock *et al.* (1987, Fig. 1 y 2) muestran que las nidadas que se redujeron a causa de la agresión entre las crías consumieron aproximadamente 20% menos alimento y pelearon en promedio 61% más que las nidadas que no se redujeron; aunque las diferencias no fueron significativas, estos resultados le confieren cierto apoyo a la Hipótesis de Cantidad de Alimento (Drummond 2001b).

En la población de garzas ganaderas de La Mancha, sólo se registraron tres casos en los cuales la cría menor (C) murió a causa de la agresión de sus hermanos; por lo tanto, es posible que en esta población la alimentación parental en la mayoría de las

nidadas observadas, no fue lo suficientemente escasa para resultar en un incremento notable en la agresión de las crías dominantes que culminara en una reducción de la nidada, como lo observaron Creighton y Schnell (1996) en las ocho nidadas que sufrieron reducción en la población de Oklahoma, E. U. A. Similarmente, Jakubas (2004) encontró que las crías del garzón cenizo (*Ardea cinerea*) en la colonia de anidación Mosty, Polonia, no presentan comportamientos agresivos a diferencia de las crías de otras colonias. Aparentemente, la falta de interacciones agonísticas entre las crías de Mosty fue debida a que el alimento (peces) proporcionado por los padres es fácil de capturar, de alta calidad y además, se encuentra mayormente disponible en comparación al alimento que llevan los padres en las otras colonias.

A pesar de que los resultados de este trabajo no apoyaron la Hipótesis de la Cantidad de Alimento, es necesario que se realicen estudios experimentales en garzas que reduzcan la ingesta de las crías considerando su edad, rango de eclosión y el tamaño de la nidada de manera independiente (ver Anexo II), y así determinar si las garzas realmente ajustan sus niveles de agresión a la cantidad de alimento que ingieren.

## ***CONCLUSIONES***

No se encontró una relación negativa entre la agresión y la ingesta de las crías. A pesar de que estos resultados no apoyan la Hipótesis de la Cantidad de Alimento, los patrones de variación temporal de la agresión de la cría mayor e ingesta de la nidada parecen apoyar, aunque débilmente, dicha hipótesis. Por lo tanto, es necesario realizar un experimento en el que se manipule la cantidad de alimento ingerido por las crías para determinar si las crías de garzas modifican o no su agresión con base en la cantidad de alimento que ingieren.

## ***LITERATURA CITADA***

**Archer, J.** 1988. The behavioural biology of aggression. Cambridge University Press. Great Britain.

**Blaker, D.** 1969. Behaviour of the Cattle Egret (*Ardeola ibis*). *Ostrich* 40: 75 – 129.

**Braun, B. y G. Hunt.** 1983. Brood reduction in Black – Legged Kittiwakes. *Auk* 100: 469 – 476.

**Bryant, D. M. y P. Tatner.** 1990. Hatching asynchrony, sibling competition and siblicide in nestlings birds: studies of Swiftlets and Bee – Eaters. *Animal Behaviour* 39: 657 – 671.

**Cook, M., P. Monaghan y M. Burns.** 2000. Effects of short-term hunger and competitive asymmetry on facultative aggression in nestlings Black Guillemonts (*Cephus grille*). *Behavioral Ecology* 11 (3): 282 – 287.

**Creighton, C. y G. Schnell.** 1996. Proximate control of siblicide in Cattle Egrets: a test of the Food Amount Hypothesis. *Behavioral Ecology Sociobiology* 38: 371 – 377.

**del Hoyo, J., A Elliott y J. Sargatal.** 1992. Handbook of the birds of the world. Vol. I. Lynx Editions. Barcelona.

**Dewey, S. & P. Kennedy.** 2001. Effects of supplemental food on parental-care strategies and juvenile survival of Northern Goshawks. *Auk* 118 (2): 352 – 365.

**Drummond, H.** 1987. A review of parent – offspring conflict and brood reduction in the pelecaniformes. *Colonial Waterbirds* 10 (1): 1 – 28.

- Drummond, H. 1993.** Have avian parents lost control of offspring aggression?  
*Etología* 3: 187 – 198.
- Drummond, H. 2001a.** The control and function of agonism in avian broodmates.  
En: P. J. B. Slater, J. S. Rosenblatt, C. T. Snowdon y T. J. Roper (eds.)  
*Advances in the study of Behaviour* vol. 30. Academic Press. New York: 261 – 301.
- Drummond, H. 2001b.** A revaluation of the role of food in broodmate aggression.  
*Animal Behaviour* 61: 517 – 526.
- Drummond, H. 2002.** Begging vs. aggression in avian broodmate competition. En:  
Wright J. y Leonard M. L. (eds.). *The evolution of begging: competition, cooperation & communication*. Kluwer, Dordrecht: 337 – 360.
- Drummond, H. 2006.** Dominance in vertebrates broods and litters. *Quarterly Review of Biology* 81: 3 - 32.
- Drummond, H. y C. García-Chavelas. 1989.** Food shortage influences sibling aggression in the Blue – Footed Booby. *Animal Behaviour* 37: 806 – 819.
- Drummond, H. y J. L. Osorno. 1992.** Training siblings to be submissive losers: dominance between booby nestlings. *Animal Behaviour* 44: 881 – 893.
- Drummond, H., E. González y J. L. Osorno. 1986.** Parent – offspring cooperation in the Blue – Footed Booby (*Sula nebouxii*): Social roles in infanticidal brood reduction. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 19: 365 – 372.
- Forbes, S. 1991.** Hunger and food allocation among nestlings of facultatively siblicidal Ospreys. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 29: 189 – 195.

- Fujioka, M.** 1985. Sibling competition and siblicide in asynchronously-hatching broods of the Cattle Egret (*Bubulcus ibis*). *Animal Behaviour* 33: 1228 – 1242.
- Garhgett, V.** 1978. Sibling aggression in the Black Eagle in the Matopos, Rhodesia. *Ostrich* 49(2):57 – 63.
- González – Voyer A. y H. Drummond.** *En prensa*. Is broodmate aggression really associated with direct feeding? *Behaviour*.
- Grieco, F.** 2003. Greater food availability reduces tarsus asymmetry in nestlings Blue Tits. *Condor* 105: 599 – 603.
- Harper, A.** 1986. The evolution of begging: sibling competition and parent-offspring conflict. *American Naturalist* 128 (1): 99 – 114.
- Henderson, B. A.** 1974. Role of the chick's begging behavior in the regulation of parental feeding behavior of *Larus glaucescens*. *Condor* 77: 488 – 492.
- Huntingford, F. y A. Turner.** 1987. *Animal conflict*. Chapman & Hall. New York.
- Iacovides, S. y R. Evans.** 1998. Begging as graded signals of need for food in young Ring – Billed Gulls. *Animal Behaviour* 56: 79 – 85.
- Irons, D. B.** 1992. Aspects of foraging behavior and reproductive biology of the Black – Legged Kittiwake. Ph. D. thesis, University California, Irvine. California.
- Jakubas, D.** 2004. Sibling aggression and breeding success in the Grey Heron. *Waterbirds* 27 (3): 297 – 303.

- Jiménez, F. E. J.** 1981. Contribución al conocimiento de la biología de la Garza Chapulinera (*Bubulcus ibis*) en Yuriria, Guanajuato – México. Tesis de Licenciatura, UNAM. México.
- Krebs, J. R. y N. B. Davies.** 1981. An introduction to behavioural ecology. 2da. ed. Blackwell Scientific Publications. London.
- Kushlan J. A. y J. A. Hancock.** 2005. Herons. Oxford University Press.
- Lindström, J.** 1999. Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution* 14 (9): 343 – 347.
- Machmer, M. y R. Ydenberg.** 1998. The relative roles of hunger and size asymmetry in sibling aggression between nestlings Ospreys (*Pandion haliaetus*). *Canadian Journal Zoologist* 76: 181 – 186.
- Margalida, A., J. Bertrán, J. Boudet y R. Heredia.** 2004. Hatching asynchrony, sibling aggression and cannibalism in the Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*). *Ibis* 146: 386 – 393.
- Mock, D. W. y T. Lamey.** 1991. The role of brood size in regulating egret sibling aggression. *American Naturalist* 138 (4): 1015 – 1026.
- Mock, D. W. y G. A. Parker.** 1986. Advantages and disadvantages of egret and heron brood reduction. *Evolution* 40 (3): 459 – 470.
- Mock, D. W. y G. A. Parker.** 1997. The evolution of sibling rivalry. Oxford University Press. Inc. New York.



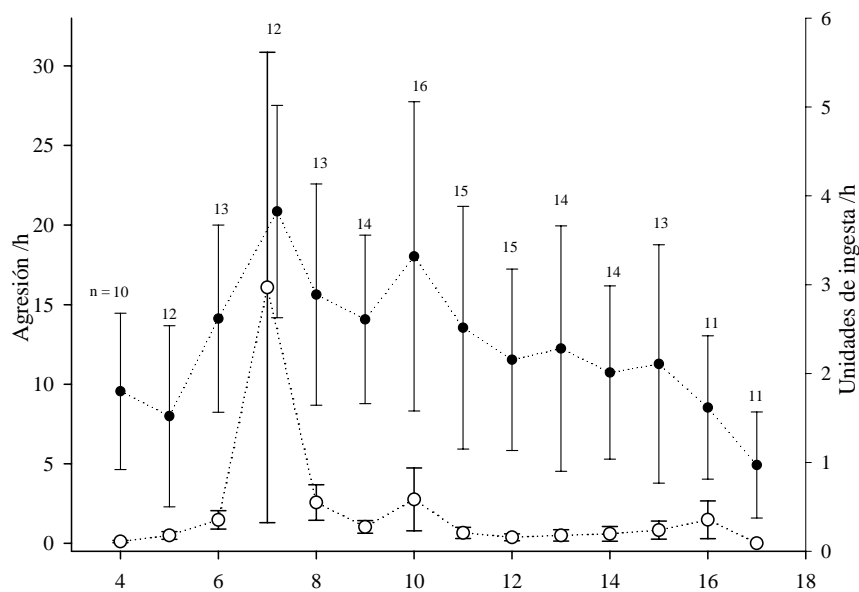
- Mock, D W., H. Drummond y C. H. Stinson.** 1990. Avian siblicide. *American Scientist* 78: 438 – 449.
- Mock, D. W., T. Lamey y B. Ploger.** 1987. Proximate and ultimate roles of food amount in regulating egret sibling aggression. *Ecology* 68 (6): 1760 – 1772.
- Mondloch, C. J.** 1995. Chick hunger and begging affect parental allocation of feedings in pigeons. *Animal Behaviour* 49: 601 – 613.
- O'Connor, R.** 1978. Brood reduction in birds: selection for fratricide, infanticide and suicide? *Animal Behaviour* 26: 79 – 96.
- Osorno, J. L. y H. Drummond.** 1995. The function of hatching asynchrony in the Blue – Footed Booby. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 37: 256 – 273.
- Pinson, D. & H. Drummond.** 1993. Brown pelican siblicide and Prey Size Hypothesis. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 32: 111 – 118.
- Ploger, B. y D. Mock.** 1986. Role of sibling aggression in food distribution to nestlings Cattle Egrets (*Bubulcus ibis*). *Auk* 103: 768 – 776.
- Poole, A.** 1979. Sibling aggression among nestlings Ospreys in Florida bay. *Auk* 96: 415 – 416.
- Procter, D.** 1975. The problem of chicks loss in the South Polar Skua (*Catharacta maccormicki*). *Ibis* 117: 452 – 459.
- Ramos – Fernández, G., A. Nuñez de la Mora, J. C. Wingfield y H. Drummond.** 2000. Endocrine correlates of dominance in chicks of the Blue – Footed Booby (*Sula nebouxii*): testing the Challenge Hypothesis. *Ethology, Ecology & Evolution* 12: 27 – 34.

- Ricklefs, R.** 2002. Sibling competition and the evolution of broods size and development rate in birds. En: Wright J. y Leonard M. L. (eds.). *The evolution of begging: competition, cooperation & communication*. Kluwer, Dordrecht 283 – 301.
- Roulin, A.** 2001. Food supply differentially affects sibling negotiation and competition in the Barn Owl (*Tyto alba*). *Behavioral Ecology & Sociobiology* 49: 514 – 519.
- Siegfried, W. R.** 1971. The food of the Cattle Egret. *Journal of Applied Ecology* 8 (2): 447-468.
- Shields, M.** 2000. Establishment and persistence of mass hierarchies in broods of the Brown Pelican. *Wilson Bulletin* 112 (2): 187 – 194.
- Slagsvold, T. y S. Rohwer.** 2000. Behavioral domination of food delivery by Tree Swallows Nestlings. *Wilson Bulletin* 112 (2): 278 – 281.
- Smith, H. G. y R. Montgomerie.** 1991. Nestlings American Robins compete with siblings by begging. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 29: 307 – 312.
- Sodhi, N. y S. Khera.** 1984. Food, food requirement during growth, and feeding behaviour of nestlings *Bubulcus ibis coromandus*. *Pavo* 22 (1 – 2): 21 – 29.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf.** 1995. Biometry: The principles and practice of statistics in biological research. 3ra. ed. W. H. Freeman & Company. New York.
- Tinbergen, N.** 1972. The Animal in its World. Allen & Unwin. London.

- Vaca, E.** 1977. Contribución al conocimiento de la biología de la Garza Chapulinera (*Bubulcus ibis*) en México. Tesis de Licenciatura, UNAM. México.
- Vallarino, A.** 2002. Efectos de la corticosterona en las relaciones agonísticas del Bobo de Patas Azules (*Sula nebouxii*). Tesis de Licenciatura, UNAM. México.
- Vázquez, M.** 1971. Algunos aspectos ecológicos y la alimentación de la Garza Chapulinera *Bubulcus ibis ibis* (Linneo) en la región de la Mancha, Actopan Veracruz. Tesis de Licenciatura, UNAM. México.
- Weathers, W. W.** 1996. Energetic of postnatal growth. En: Carey C. (Ed.) *Avian energetic and nutritional ecology*. Chapman and Hall.

ANEXO I

a)



b)

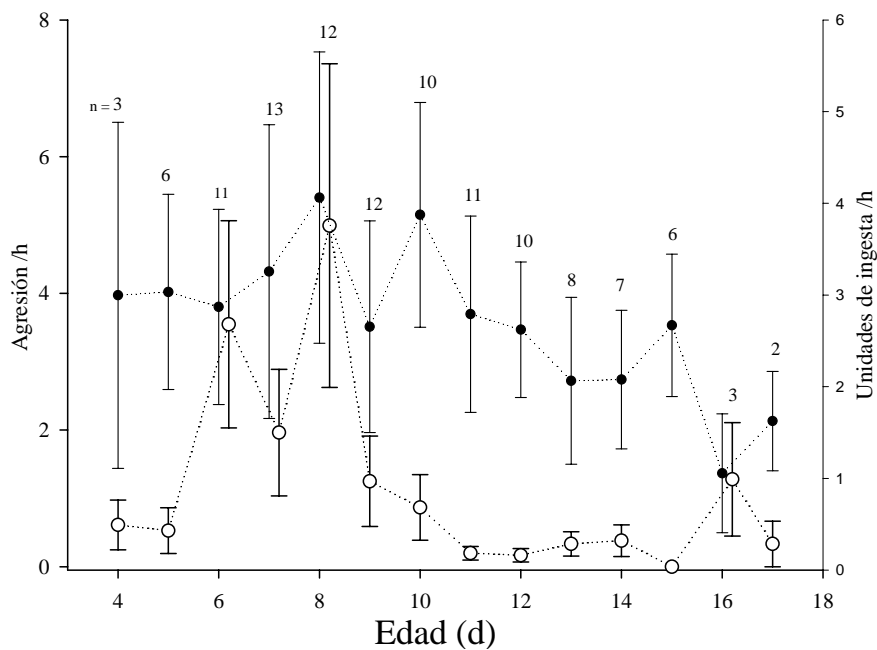


Fig. 3 Cantidad de alimento ingerido por la nidada (●) y agresión de la cría A (○) en función de su edad en nidadas de dos (a) y tres crías (b). Se indica la media, el error estándar y el tamaño de muestra.

## *ANEXO II*

Durante la temporada de campo en 2004 se intentó llevar a cabo un experimento con nidadas de dos crías de la garza ganadera para poner a prueba la Hipótesis de Cantidad de Alimento, pero éste no fue exitoso debido a problemas logísticos. Dicho experimento pretendía generar en las crías un periodo de ayuno y posteriormente comparar sus tasas de agresión con las de crías control que no hubieran estado en ayuno; las crías de ambos tratamientos serían del mismo orden de eclosión y edad.

El periodo de ayuno se intentó generar colocando una cinta micropore alrededor del cuello de las crías que impidiera la ingesta de alimento, tal como fue realizado para el bobo de patas azules (Drummond y García – Chavelas 1989), pero debido al pequeño y frágil cuello de las crías y a que las garzas ganaderas se alimentan principalmente de insectos, los cuales en su mayoría son pequeños, la cinta no pudo impedir que fueran tragados. Posteriormente se intento cerrar el pico de las crías con la misma cinta micropore, pero ésta no pegó eficazmente debido a la cubierta queratinosa del pico; entonces se diseñaron pequeños bozales que no necesitaran pegamento y pudieran cerrarles el pico a las crías, pero éstos eran quitados por los padres o por las mismas crías.

Al no encontrar un método óptimo y satisfactorio, se intentó sobrealimentar a las crías con bolos hechos de grillos (*Acheta domesticus*) triturados y disueltos en grenetina. La alimentación de las crías con los bolos artificiales se llevaría a cabo por

medio de un títere que simulaba la apariencia de un adulto de garza ganadera. Sin embargo, el que una persona se acercase y entrara a la colonia generaba fuertes vocalizaciones de las garzas adultas, sobre todo de la garza dedos amarillos (*Egretta thula*), que provocaban que todas las crías permanecieran inmóviles haciendo caso omiso al alimento proporcionado por el títere. Aunque el alimento se dejó sobre el piso del nido con el propósito de salir lo más rápido posible de la colonia y disminuir el disturbio, éste era tirado fuera del nido o en algunos casos consumido por los padres sin ser proporcionado de manera inmediata a las crías.

A mi parecer, el método experimental adecuado para probar la Hipótesis de Cantidad de Alimento, consiste en extraer a las crías de sus nidos para colocarlas en un nido artificial, propiciándoles un periodo de ayuno tan amplio como sea posible. Los nidos originales serían ocupados provisionalmente por crías de otras nidadas para que los padres no abandonen el nido. Al parecer, los padres no reconocen a sus crías a edades tempranas e incluso pueden alimentar a crías vecinas si éstas se encuentran dentro del nido al momento de su llegada (obs. per.). Generado el periodo de ayuno, las crías de las nidadas designadas como experimentales serían alimentadas con bolos artificiales (ver arriba). Es muy posible que sin la influencia del disturbio de la colonia, las crías ingieran dicho alimento. Posteriormente, se regresarían todas las crías a sus nidos de origen para su observación. El que ciertas crías se encuentren alimentadas y otras no, permitiría hacer las comparaciones correspondientes para probar si la Hipótesis de Cantidad de Alimento se cumple en Ardeidos.