REVISTA CUBANA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
http://www.rccb.uh.cu

ARTÍCULO ORIGINAL

Diferencias morfométricas entre pichones hermanos en siete especies de garzas (Aves: Ardeidae) en la ciénaga de Birama, Cuba

Siblings morphometric differences in seven species of herons and egrets (Aves: Ardeidae) in the Birama´s swamp, Cuba

Dennis Denis Ávila

Facultad de Biología, Universidad de La Habana

Autor para correspondencia: *dda@fbio.uh.cu*

RESUMEN

La puesta y eclosión asincrónica es uno de los fenómenos centrales de la estrategia reproductiva en las aves de la familia Ardeidae y numerosas hipótesis han sido formuladas para explicar este fenómeno. En el presente trabajo se evalúa la magnitud de las diferencias morfométricas entre pichones hermanos al eclosionar y el comportamiento de estas diferencias durante el crecimiento, para siete especies de garzas: *Nycticorax nycticorax, Bubulcus ibis, Ardea alba, Butorides virescens, Egretta tricolor, Egretta rufescens* y *Egretta thula*, a partir de los datos de crecimiento obtenidos en la ciénaga de Birama, Cuba. A partir de 582 nidos monitoreados diariamente se tomó la longitud del pico, del tarso y el peso corporal de pichones hermanos de edad conocida. Con estos datos se calculó la diferencia proporcional diaria entre hermanos para cada variable y se analizó el comportamiento de estas diferencias durante el tiempo de desarrollo. Las diferencias entre pichones hermanos al nacer no fueron significativas en magnitud, apareciendo en los tarsos de la Garza Ganadera la mayor diferencia porcentual entre el primer y el tercer pichón al nacer. Las especies con mayor grado de diferenciación intranidada fueron *N. nycticorax* y *E. rufescens*, y las especies con hermanos más similares fueron *Ardea alba* y el grupo de las garzas medianas. La variación de estas asimetrías con el crecimiento fue variable entre especies y en cuatro especies no se relacionó con la edad. *Ardea alba* presentó en todas sus variables una tendencia definida a disminuir la jerarquía entre pichones de un 6% a un 2% durante los primeros 14 días. En *N. nycticorax* las diferencias relativas entre pichones se incrementaron notablemente con el crecimiento (variando las diferencias en pico de 13 % a 68 % a los 14 días). Estos hechos refuerzan la idea de que la jerarquía de tallas intranidada depende más de la asincronía de eclosión y de los patrones de crecimiento que de los patrones de variación de la talla de los huevos.

Recibido: 2015-06-08

Aceptado: 2015-09-15

Palabras clave: Aves coloniales, asincronía de puesta y eclosión, reducción de nidada, crecimiento

ABSTRACT

The asynchronous laying and hatching is one of the main aspects of the reproductive strategy of Ardeidae family and many hypotheses have been formulated to explain this phenomenon. In this paper I evaluate the morphometric differences between siblings at hatch and during growth, with data obtained in the Birama swamp, Cuba, for Nycticorax nycticorax*,* Bubulcus ibis*,* Ardea alba*,* Butorides virescens*,* Egretta tricolor*,* Egretta rufescens *and* Egretta thula*. From 582 daily monitored nests I measured bill length, tarsus and body weight of siblings of known age. With these data, daily proportional difference between siblings was calculated for each variable and the trend of these differences during growth was analyzed. The differences between siblings at hatch were not significant in magnitude, been the highest percentual difference between first and third nestling detected in* B. ibis*. The species with greater intra-nest differentiation were* N. nycticorax *and* E. rufescens*, and species with more similar siblings was* Ardea alba *and the group of medium-sized herons and egrets. The trends of siblings asymmetries during the growth was different between species, and in four cases it was not associated with age.* Ardea alba *showed a definite decrease in hierarchy among siblings in all its variables, ranging from 6% to 2% during the first 14 days. In* N. nycticorax *relative differences between siblings increased significantly during growth (differences in peak range from 13 % at hatch to 68 % at 14 days of age). These results support that intra-nest hierarchy of sizes in nestlings depends more on hatching asynchrony and growth patterns, than on eggs size variation.*

Keywords: *Colonial wading birds, laying and hatching asynchrony, brood reduction, growth*

INTRODUCCIÓN

La puesta y eclosión asincrónica es uno de los fenómenos centrales de la estrategia reproductiva en las aves de la familia Ardeidae y se ha señalado como uno de los principales mecanismos que refuerza la reducción facultativa de nidada (Amundsen y Stokland, 1988). Esta asincronía se refiere a un patrón de dos o más días intermedios entre las puestas de huevos consecutivos con el inicio del comienzo de la incubación desde el primer huevo, lo cual produce también una eclosión secuencial que se traduce en marcadas diferencias intranidada en el grado de desarrollo de los pichones (Parson, 1970; O´Connor, 1978; Mock, 1984; Mock y Parker, 1986). Este fenómeno aparece en muchas especies de aves: en la mayoría de las rapaces nocturnas (Mikkola, 1983), en las rapaces diurnas (Stinson, 1979; Edward y Collopy, 1983), en aves marinas (Nisbet y Cohen, 1975; Parson, 1975; William y Cooper, 1983), y en muchas paseriformes (Clark y Wilson, 1981; Slagsvold, 1982).

Numerosas hipótesis han sido formuladas para explicar este fenómeno (resumidas en Magrath, 1990). Entre las más reconocidas están la hipótesis de reducción de nidada (Lack, 1947, 1954; O'Connor, 1978); la hipótesis del seguro (Stinson, 1979); la hipótesis de des-sincronización de los máximos de consumo (Hussell, 1972; Bryant, 1978), la disminución de las interacciones agresivas (Hahn, 1981), la hipótesis de la calidad de la descendencia (Slagsvold, 1986; Amundsen y Slagsvold, 1990); la hipótesis del conflicto sexual (Slagsvold y Lifjelds, 1989); y otras más, no siempre excluyentes. Esta diversidad de hipótesis, todas con fundamentaciones teóricas y empíricas adecuadas, hace suponer la posibilidad de que este fenómeno constituya un proceso no fijado o dirigido por una selección natural directa, sino que responda a numerosas funciones no específicas (Denis, 2001).

Las garzas han sido descritas como especies reduccionistas facultativas de la nidada (Ehrlich et al., 1988; Gill, 1998). Esta estrategia implica la eliminación selectiva del pichón más pequeño ante condiciones ambientales limitantes y se apoya en las disparidades competitivas de los pichones hermanos, producidas por un patrón decreciente de la talla de los huevos (Custer y Frederick, 1990, Denis, 2015) y reforzadas por la asincronía de eclosión. Las diferencias en dimensiones entre pichones hermanos, en condiciones adversas, se acrecientan con la edad y las diferencias en habilidades competitivas, por esta causa, pueden llevar a la muerte por inanición del pichón más pequeño. La competencia entre hermanos por el alimento limitante provisto por los parentales también genera o refuerza las diferencias entre los pichones de acuerdo a su condición física, que se relaciona con su posición dentro de la nidada. En algunas especies se manifiesta el fraticidio, o eliminación activa de los pichones menores por los mayores (Braun y Hunt 1983).

Tabla 1. Especies de garzas (Aves: Ardeidae) incluidas en el estudio y tamaños de muestra por cada tamaño de puesta (TP).

Table 1. Herons and egrets species (Aves: Ardeidae) included in the study and simple size by clutch size (TP).

Nombre común	Nombre científico	Siglas	No. de nidos		N total
			TP= 2	TP= 3	
Guanabá de La Florida	*Nycticorax nycticorax*	GF	17	16	33
Garza Ganadera	*Bubulcus ibis*	GG	23	15	38
Garzón	*Ardea alba*	GZ	24	31	55
Aguaitacaimán	*Butorides virescens*	AG	17	6	23
Garza de Vientre Blanco	*Egretta tricolor*	GVB	25	9	34
Garza Rojiza	*Egretta rufescens*	GRJ	18	23	41
Garza de Rizos	*Egretta thula*	GR	41	26	67

Existen varios estudios que describen la dinámica general de crecimiento corporal y evalúan los parámetros de las curvas de crecimiento en estas garzas (ej.: Werschkul y Jackson 1979, Telfair, 1987, Denis 2011). La mayoría de estos estudios, de forma general, ignoran las diferencias entre pichones hermanos o muestren un único pichón por nido para hacer el seguimiento y así evitar la seudorréplica. Es de suponer que la jerarquía intranidada entre pichones tenga un componente genético y otro ambiental y su magnitud es altamente variable entre especies y en tiempo y espacio. Denis (2011) hace una descripción de los patrones de crecimiento de ocho especies de esta familia en seis colonias de la ciénaga de Birama, Cuba, sin embargo, no tiene en cuenta el posible efecto de las diferencias intranidada que puede constituir una fuente de variabilidad adicional.

Por las razones antes planteadas en el presente trabajo se evalúa la magnitud de las diferencias morfométricas entre pichones hermanos al eclosionar y el comportamiento de estas diferencias durante el crecimiento, para siete especies de garzas: *Nycticorax nycticorax, Bubulcus ibis, Ardea alba, Butorides virescens, Egretta tricolor, Egretta rufescens* y *Egretta thula*, a partir de los datos de crecimiento obtenidos en la ciénaga de Birama, Cuba, durante nueve etapas reproductivas.

MATERIALES Y MÉTODOS

El trabajo fue realizado en el Refugio de Fauna "Delta del Cauto" (20°28´ N, 77°10´ W), en la ciénaga de Birama, provincia Granma, Cuba. Este humedal es el segundo mayor humedal costero de Cuba y el Caribe con un área de 57 048 ha (20,75º N, 77,16º O) y se ubica en la desembocadura del río más caudaloso del país. Por sus valores naturales fue declarado sitio Ramsar en 2004, en particular por las enormes poblaciones de aves acuáticas que mantiene. Se tomaron los datos en seis colonias de garzas que se han formado de forma intermitente entre los años 1998 y 2006, en los alrededores de la laguna Las Playas (descritas en Denis, *et al*. 2003).

Se marcaron y revisaron diariamente 582 nidos de estas especies, con dos o tres huevos cada uno, lo que permitió detectar las eclosiones, y conocer la edad exacta de los pichones. Se tomó como edad 1 el mismo día de eclosión. No se incluyeron nidos que se encontrasen con todos los pichones eclosionados y sin tener referencia alguna a su edad real. Los pichones de edad exacta conocida fueron medidos en días alternos durante un periodo posterior de entre 14 y 18 días (Tabla 1). Las variables morfométricas tomadas fueron la longitud del pico, desde la base superior de la ranfoteca hasta la punta, y la longitud del tarso, ambas con un pie de rey de 0,01 mm de precisión. El tarso se midió desde la articulación doblada del tibiotarso hasta las articulaciones de los dedos doblados hacia atrás. En algunos casos se midió el peso corporal, con una balanza de campo (Pesola, 1 g de precisión), pero esta variable tiene una variabilidad muy alta para un estudio a tan pequeña escala temporal para detectar estos efectos ya que depende directamente de la cantidad de alimento que ha ingerido el pichón. Con estos datos se calculó la diferencia proporcional diaria entre hermanos para cada variable y se analizó el comportamiento de estas diferencias durante el tiempo de desarrollo.

Los valores medios se reportan con la desviación estándar y los intervalos de confianza al 95 %. Las diferencias en dimensiones al nacer entre especies y a los siete y 14 días se compararon estadísticamente con pruebas de Montecarlo, con 10000 aleatorizaciones.

El procesamiento estadístico se realizó con el programa PopTool v3.2 (*add-ins* del MS Excel). El nivel de significación en estas pruebas de hipótesis fue de 0,05.

RESULTADOS

En 123 ocasiones pudo medirse directamente el intervalo de tiempo entre puestas o eclosiones en las especies estudiadas. Con la excepción de *B. virescens*, las especies tuvieron puestas o eclosiones asincrónicas en la mayoría de los casos. En *Egretta thula* y *E. rufescens* la sucesión de estos eventos en días consecutivos fue lo más frecuente, y en las restantes sucedió con dos días de diferencia (Fig. 1). Se exceptuó *A. alba* ya que la ubicación de sus nidos, por su altura y las características de las ramas de apoyo, no permitió observaciones regulares diarias de nidos con huevos para esta estimación.

Las diferencias entre pichones hermanos al nacer no fueron significativas (Fig. 2). La mayor diferencia porcentual encontrada entre el primer y el tercer pichón al nacer, correspondió a pichones de Garza Ganadera en el tarso y fue sólo de menos del 7 %. Las diferencias en talla entre los pichones hermanos se atribuyen, en parte, a dos factores principales: las diferencias en la talla de los huevos y la asincronía de eclosión. Al no encontrarse diferencias en los valores al nacer se descarta el efecto de la talla del huevo, pero la asincronía de eclosión hace que los hermanos que coexisten en un mismo nido se diferencien entre 1.4 y 1.8 días de edad.

Al analizar el comportamiento de las asimetrías entre los pichones hermanos intranidada, se encontró que, independientemente de no haber diferencias según el orden de puesta entre pichones de una misma edad al nacer en ninguna variable medida, la asincronía en la eclosión permite que coexistan en un mismo nido hermanos de diferentes edades.

Al evaluar las diferencias intranidada, sin tener en cuenta las edades, se muestran distintos grados de jerarquía entre especies (Fig. 2). Las especies con mayor grado de diferenciación intranidada fueron *Nycticorax nycticorax* y *Egretta rufescens*, y las especies con hermanos más similares fueron *Ardea alba* y el grupo de las garzas medianas.

Sin embargo, como ha sido citado, las asimetrías entre los pichones pueden aumentar o disminuir con la edad en dependencia de las condiciones ambientales y de las estrategias particulares de las especies. En relación con la variación en el peso corporal de las diferencias intranidada a lo largo del periodo de pichón se encuentran tres grandes grupos (Fig. 3). Un primer grupo donde las diferencias porcentuales entre pichones no estuvo relacionado con la edad, formado por el Aguaitacaimán, la Garza Rojiza, la Garza

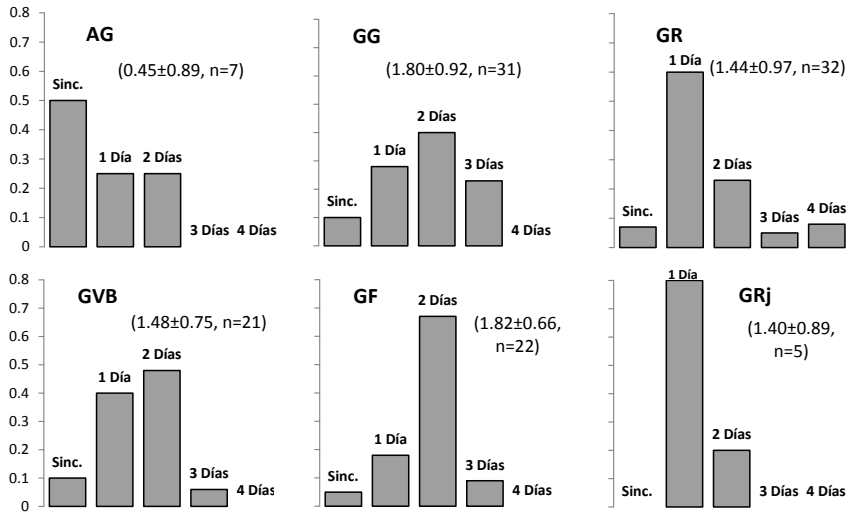

Figura 1. Frecuencia relativa y promedio de los intervalos de puesta/eclosión observados entre los huevos de las garzas en las colonias de Las Playas entre 1999 - 2000.

Figure 1. Relative frequency and mean laying / hatching interval between eggs of egrets and herons in colonies of Birama swamp between 1999 and 2006.

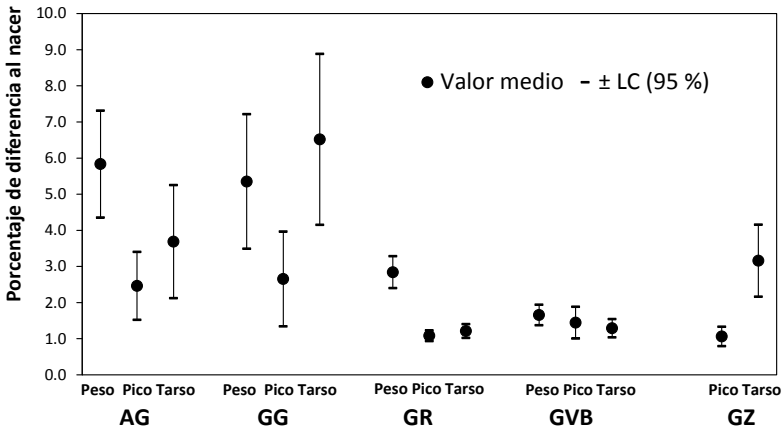

Figura 2. Porcentaje de diferencias al nacer entre pichones hermanos en cinco especies de garzas (Ardeidae). Las barras representan el error estándar. Siglas: AG: *Butorides virescens*; GG: *Bubulcus ibis*; GR: *Egretta thula;* GVB: *Egretta tricolor* y GZ: *Ardea alba.*

Figure 2. Percentage difference at hatch between siblings in five herons and egrets species (Ardeidae). Bars represent standard error. Abbreviation: AG: Butorides virescens*; GG:* Bubulcus ibis*; GR:* Egretta thula*; GVB:* Egretta tricolor *y GZ:* Ardea alba.

de Vientre Blanco y la Garza de Rizos (no representados por la ausencia de relación entre las variables); un grupo donde las diferencias tendieron a atenuarse al crecer los pichones, formado por la Garza Ganadera y el Garzón, y un último grupo formado solamente por el Guanabá de la Florida, donde las diferencias se incrementaron.

El Garzón presentó en todas sus variables una tendencia definida a disminuir la jerarquía, cambiando la diferencia entre un 6% y un 4% en pico y tarso durante los

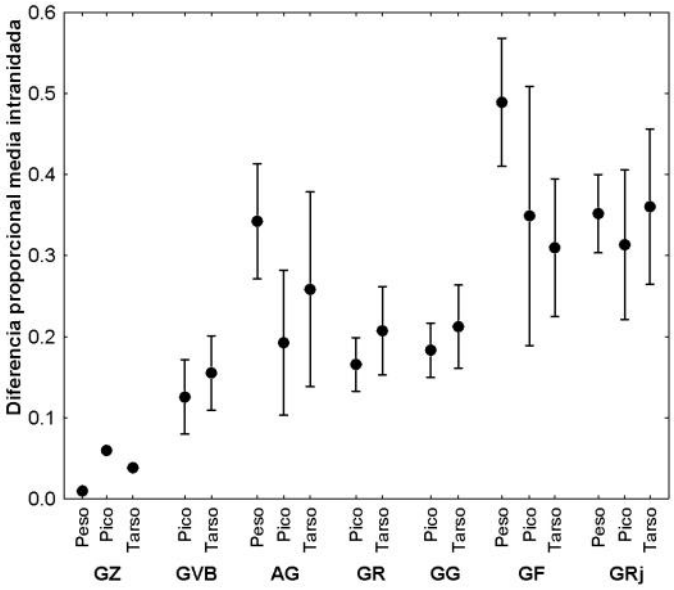

Figura 3. Porcentaje de diferencias intranidada entre pichones hermanos en siete especies de garzas (Ardeidae). Las barras representan el error estándar. Siglas: GZ: *Ardea alba*; GVB: *Egretta tricolor*; AG: *Butorides virescens*; GR: *Egretta thula;* GG: *Bubulcus ibis*; GRj: *Egretta rufescens* y GF: *Nycticorax nycticorax*.

Figure 3. Mean percentage differences between siblings in five herons and egrets species (Ardeidae). Bars indicate standard error. Abbreviation: GZ: Ardea alba*; GVB:* Egretta tricolor*; AG:* Butorides virescens*; GR:* Egretta thula*; GG:* Bubulcus ibis*; GRj:* Egretta rufescens *y GF:* Nycticorax nycticorax.

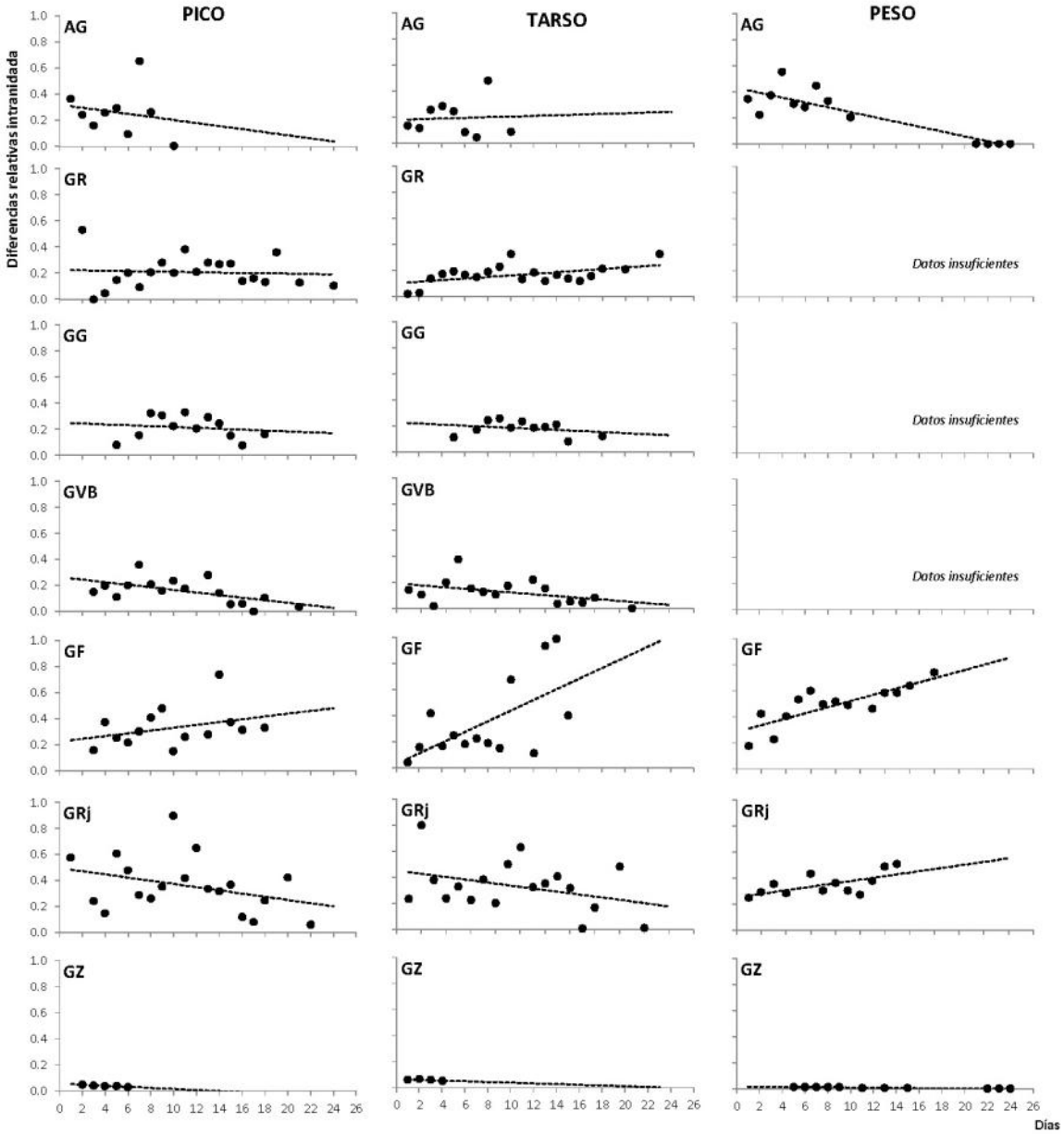

Figura 4. Tendencias en las asimetrías intranidada durante la estancia en el nido en el largo del tarso, del pico y en el peso de los pichones de siete especies de garzas. Siglas: GZ: *Ardea alba*; GVB: *Egretta tricolor*; AG: *Butorides virescens*; GR: *Egretta thula;* GG: *Bubulcus ibis*; GRj: *Egretta rufescens* y GF: *Nycticorax nycticorax*.

Figure 4. Trends in asymmetries between siblings during nestling period in the length of bill, tarsus and in weight in seven herons and egrets species (Ardeidae). Abbreviation: AG: Butorides virescens*; GG:* Bubulcus ibis*; GR:* Egretta thula*; GVB:* Egretta tricolor *y GZ:* Ardea alba

tres primeros días a un 2% de diferencia luego de los 14 días en ambas variables. Por otra parte, el Guanabá de la Florida tuvo un comportamiento exactamente opuesto, incrementando notablemente las diferencias relativas entre pichones. Entre los tres primeros días la diferencia en peso entre hermanos era de un 17% y en pico de un 13%, incrementándose hasta un 65% y 68% respectivamente luego de los 14 días.

En la Garza Ganadera las diferencias intranidada en el peso corporal fueron altamente variables sin ninguna

tendencia significativa en relación con la edad, aunque las diferencias porcentuales entre los primeros y últimos días van de un 11% a un 22%. Sin embargo, las diferencias relativas en el largo del pico sí muestran relación con la edad, declinando ligeramente.

DISCUSIÓN

Para la Garza Ganadera este intervalo entre eclosiones sucesivas coincide con lo reportado por Mock *et al.,*(1990), Blaker (1969) y Jenni (1969), quienes encontraron un intervalo promedio de 2.04 $\pm$ 0.55 días (n=49). Maxwell y Kale (1977) por su parte mencionan un intervalo de puesta / eclosión de 2.2 ± 0.13 días (n =21).

Custer y Peterson (1991) encontraron que lo más común en la Garza de Rizos es que entre los huevos de orden 1 y 2, el intervalo fuera de un día y entre los huevos 2 y 3, de 2 días. Frederick (1997) plantea que, para la Garza de Vientre Blanco, el intervalo entre eclosiones sucesivas de huevos se incrementa con el orden de puesta desde 0.5 días entre el primero y el segundo huevo, lo que se traduce en iguales frecuencias de eclosiones sincrónicas y con un día de diferencia, hasta 1.8 días entre el tercero y el cuarto huevo. Maxwel y Kale (1977) encontraron en la Florida que nacen 2.8 pichones por nido y que estos demoran 3.1 días como promedio (rango 1-5, n=76) para completar la eclosión, independientemente del número de huevos de la nidada.

Es conocido que los huevos mayores dan pichones mayores (Halbersleben y Musseht, 1922) y esta relación ha sido descrita para gaviotas (Parson, 1970), *Parus* sp. (Schifferly, 1973), grajos (Howe, 1976), patos (Batt y Prince, 1979), golondrinas (O'Connor, 1979), gansos (Ankney, 1980; Thomas y Brown, 1988), *Skua* (Williams, 1980), *Lagopus* (Moss *et al.*, 1981) y *Quiscalus* spp. (Bancroft, 1984)

En general, la talla del huevo se relaciona también con otros parámetros de crecimiento y supervivencia. Esta relación puede reflejar el mayor contenido proteolipídico o energético de los huevos mayores y se ha sugerido que esté asociado a la reducción de nidada. Esta relación, sin embargo, no tiene aparentemente un comportamiento lineal sino de tipo exponencial, tal como había sugerido Ricklefs *et al.* (1978).

La asimetría se manifiesta por la asincronía de eclosión que hace que en cada nido se hallen pichones de edades diferentes. Jover *et al.* (1993) encontraron una diferencia del 63 % entre el primer y el último pichón en la Garza Imperial (*A. purpurea*).

Las diferencias en talla entre los pichones hermanos se atribuyen, en parte, a diferencias en la talla de los huevos y a la asincronía de eclosión. Al no encontrarse diferencias en los valores al nacer se descarta el efecto de la talla del huevo, que de cualquier modo, según Jover *et al.* (1993), sólo influye en un 5% en la variación en talla de los pichones. La mayor influencia en esta variación, según el propio autor, es aportada por la eclosión asincrónica.

Estos hechos refuerzan la idea de que los patrones de variación de la talla de los huevos tienen poca repercusión en la jerarquía de tallas intranidada, que se debe fundamentalmente a la asincronía de eclosión.

En la Garza de Rizos, Custer y Peterson (1991) tampoco encontraron diferencias en la velocidad de crecimiento de los pichones de diferente orden, probablemente por la gran desviación estándar de las medidas de los últimos pichones. En cambio, sí encuentran diferencias entre el tercer pichón y los otros dos de la nidada en el Guanabá de la Florida y el Garzón. Sin embargo, estos autores utilizan la tasa de crecimiento absoluta dada por la ganancia diaria en peso o longitud, sin tener en cuenta la diferencia en la talla final en todos los parámetros corporales medidos. En la Garza Azul (*E. caerulea*), el pichón menor crece significativamente más lento que sus hermanos mayores, pero si por alguna causa los hermanos mayores mueren, el último pichón aumenta considerablemente su velocidad de crecimiento (Werschkul, 1979).

En la Garza de Vientre Blanco, como se describe en la literatura, se observó la disminución progresiva de su peso corporal aproximadamente a partir de los 3 días de edad hasta su muerte. Esto, más que indicar que la reducción de la nidada en esta especie sea más acentuada como parte de su estrategia reproductiva, puede estar relacionado con menores disponibilidades tróficas para esta especie cuya dieta es altamente especializada en peces pequeños. También se ha planteado que los pichones de esta especie tienen una mayor susceptibilidad a la inanición que los de las garzas blancas (Maxwel y Kale, 1977) posiblemente, porque sus adultos tienen mayor dificultad para encontrar suficiente alimento para los pichones que los de las garzas blancas, por la ausencia del reforzamiento local del forrajeo.

LITERATURA CITADA

Amundsen, T. y J. N. Stokland (1988) Adaptative significance of asynchronous hatching in the Shag: A test of the brood reduction hypothesis. J. Animal Ecology 57: 329-344.

Amundsen, T. y T. Slagsvold (1990) Hatching asynchrony: facilitating adaptive adaptive or maladaptive brood reduction?. International Ornithological Congress, 20th, Christchurch, New Zealand, 1990. Acta, v.3, p.1707-1719.

Ankney, C. D. (1980) Egg weight, survival and growth of Lesser Snow Goose goslings. J. Wildl. Manage. 44: 174-182

Bancroft, G. T. (1984) Patterns of variation in size of Boat tailed Grackle *Quiscalus major* eggs, Ibis 126: 496-509.

Batt, B. J. y H. H. Prince (1979) Laying dates, clutch size and egg weights of captive Mallards. Condor 81: 35-41

Blaker, D. (1969) Behavior of the cattle egret, *Ardeola ibis*. Ostrich. 40(3):75-129.

Braun, B. M. y G. L. Hunt (1983) Brood reduction in Blacklegged Kitiwakes. Auk 100: 469-476

Bryant, D. M. (1978) Breeding biology of house martins (*Delichon urbica*) in relation to aerial insects abundance. Ibis 117: 180-216.

Clark, A. B. y D. S. Wilson (1981) Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction, and nest failure. Quart. Rev. Biol. 56: 253-277.

Custer, T. W. y D. W. Peterson (1991) Growth rates of great Egrets, Snowy egrets and Black crowned night heron chicks. Colonial Waterbirds 14(1) 46-50

Custer, T. W. y P. C. Frederick (1990) Egg size and laying order of Snowy Egret, Great Egret and Black Crowned Night Herons. Condor 92: 772-775.

Denis, D. (2001) Ecología reproductiva de siete especies de garzas (Aves: Ardeidae) en la ciénaga de Birama, Cuba. tesis de doctorado. Facultad de Biología. Universidad de La Habana.

Denis, D. (2011). Patrones de crecimiento postnatal en ocho especies de garzas (Aves: Ardeidae). Revista de Biología Tropical 59 (2) 771-787

Denis, D. (2015) Patrones de variación en el tamaño de los huevos en garzas (Aves: Ardeidae) anidantes en la ciénaga de Birama, Cuba. Revista Biología Tropical. 63(1): 235-248

Denis, D., A. Rodríguez, P. Rodríguez y A. Jiménez (2003) Reproducción de la Garza Ganadera (*Bubulcus ibis*) en la Ciénaga de Biramas, Cuba. Journal of Caribbean Ornithology 16 (1): 45-54.

Edwards, T. C. y M. W. Collopy (1983) Obligate and facultative brood reduction in eagles: an examination of factors that influence fraticide. Auk 100: 630-635

Ehrlich, P. R.; D. S. Dobkin y D. Wheye (1988) The Birder's handbook. Simon & Schuster, New York, 785 pp.

Frederick, P. C. (1997) Tricolored Heron. The Birds of North America. No. 306, 28 pp.

Gill, F.B. (1998) Ornithology. Ed. W. H. Freeman y Company New York. 785 pp.

Hahn, D. C. (1981) Asynchronous hatching in the Laughing Gull: cutting losses and reducing rivalry. Animal Behaviour 29: 421-427.

Halbersleben, D. L. y F. E. Musseht (1922) The relation of egg weight to hick to chick weight at hatching. Poultry Sci. 1:143-144

Howe, R. F. (1976) Egg size, hatching asynchrony, sex and brood reduction in the Common Grackle. Ecology 57: 1195-1207.

Hussell, D. J. T. (1972) Factors afecting clutch size in artic passerines. Ecol. Monogr. 42: 317-364.

Jenni, D. A. (1969) A study of the ecology of four species of herons during the breeding season at lake Alice, Alachua County, Florida. Ecol. Monogr. 39: 245-270.

Jover, L.; X. Ruiz y M. González-Martín (1993) Significance of intraclutch egg size variation in the Purple Heron. Ornis Scandinavica 24(2): 127-134

Lack, D. (1947) The significance of clutch-size in birds. Ibis 89: 302 -352.

Lack, D. (1954) The natural regulation of animals numbers. Claredon. Oxford

Magrath, R. D. (1990) Hatching asynchrony in altricial birds. Biol. Rev. 65: 587-622.

Maxwell II, G.R. y H. W. Kale II (1977) Breedin biology of five species of herons in coastal Florida. Auk 94(2):689-700.

Mikkola, H. (1983) Owls of Europe. Poyser, Calton.

Mock, D. W. (1984) Infanticide, siblicide and avian nestling mortality. En: Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspectives. G. Hausfater & S. B. Hrdy eds. pp 3-30. Aldine, New York.

Mock, D. W. y G. A. Parker (1986) Advantages and disadvantages of egrets and heron brood reduction. Evolution 40: 459-470

Mock, D.W., H. Drummond, y C.H. Stinson (1990) Avian siblicide. Amer. Sci.78: 438-449.

Moss, R.; A. Watson; P. Rothery y W. W. Glennie (1981) Clutch size, egg size, hatch weight and laying date in relation to early mortality in Red Grouse *Lagopus lagopus scoticus* chicks. Ibis 123: 450-462.

Nisbet, I. C. T. y M. E. Cohen (1975) Asynchronous hatching in Common and Roseate Tern, *Sterna hirundo* and *S. dougallii*. Ibis 117: 374-379

O'Connor, R. J. (1978) Brood reduction in birds: selection for fraticide, infanticide and suicide?. Anim. Behav. 26: 79-96.

O'Connor, R. J. (1979) Egg weights and brood reduction in the European Swift (*Apus apus*). Condor 81: 133-145

Parson, J. (1970) Relationship between egg size and posthatching chick mortality in the Herring Gull (*Larus argentatus*). Ibis 117: 517-520.

Parson, J. (1975) Asynchronous hatching and chick mortality in the Herring Gull. Ibis 114: 536-541.

Ricklefs, R. E., D. C. Hahn y W. A. Montevecchi (1978) The relationship between egg size and chick size in the Laughing Gull and Japanese Quail. Auk 95: 135-144.

Schifferly, L. (1973) The effect of egg weight on the subsequent growth of nestling Great Tits *Parus major*. Ibis 115: 549-558

Slagsvold, T. (1982) Clutch size, nest site, and hatching asynchrony in birds: experiments with the Fieldfare (*Turdus pilaris*). Ecology 63: 1389-1399.

Slagsvold, T. (1986) Asynchronous versus synchronous hatching in birds: experiments with the Pied Flycatcher. J. Animal Ecol. 55: 1115 – 1134.

Slagsvold, T. y J. T. Lifjelds (1989) Hatching asynchrony in birds: the hipothesis of sexual conflict over parental investment. American Naturalist 134: 239-253.

Stinson, C. H. (1979) On the selective advantage of fratricide in raptors. Evolution 33: 1219-1225.

Telfair, R. C. (1987) The Cattle Egret: A Texas focus and world view. Texas Agricultural Experiment Station, College Klenberg. Studies in Natural Resources, 144 pp.

Thomas, V. G. y H. C. P. Brown (1988) Relationship among egg size, energy reserves, growth rate and fasting resistance of Canada Goose goslings from souther Ontario. Canadian J. Zool. 66: 957-964.

Werschkul, D. F. (1979) Nestling mortality and the adaptative significance of early locomotion in the Little Blue Heron. Auk 96: 116-130.

Werschkul, D. F. y J. A. Jackson (1979) Sibling competition and avian growth rates. Ibis 121: 97- 102.

Williams, A. J (1980) Penguin proprotionate egg weigth. Notornis 27: 125-128.

William, A. J. y J. Cooper (1983) The crowned cormorant: breeding biology, diet and offspring reduction strategy. Ostrich 54: 213-219.

●●●

Editor para correspondencia: Dra. Martha Pérez