



Modelación matemática del consumo de energía y biomasa durante el crecimiento postnatal en garzas (Aves: Ardeidae)

Dennis DENIS ÁVILA

Facultad de Biología, Universidad de La Habana

E-mail: dda@fbio.uh.cu

Resumen. El crecimiento postnatal es una de las etapas más sensibles en el ciclo de vida de las aves y en las garzas ha sido caracterizado matemáticamente, en términos de velocidad y dinámica, pero los estimados de sus requerimientos bioenergéticos son dispersos y variados. En el presente trabajo se presenta un modelo dinámico implementado en el programa STELLA que incorpora las curvas de crecimiento de Gompertz descritas para seis especies de garzas y estima los consumos en energía y biomasa a partir de ecuaciones alométricas de la tasa metabólica de campo, el metabolismo basal y los requerimientos diarios de energía. Las especies empleadas para calibrar el modelo fueron *Butorides virescens*, *Bubulcus ibis*, *Egretta thula*, *E. tricolor*, *E. rufescens* y *Nycticorax nycticorax* y se emplearon datos de crecimiento obtenidos en la ciénaga de Biramas, Cuba. Las tasas metabólicas obtenidas hacia el momento del abandono de los nidos fueron similares a los estimados para adultos en la literatura. Al finalizar su periodo de pichón y abandonar los nidos, en todas las especies de garzas se estima que un consumo total entre 1393,1 kcal y 4486,5 kcal, que equivale a biomazas aproximadas entre 0,7 kg - 5,8 kg de presas por cada pichón. Si se tiene en cuenta que estas especies forman colonias de miles de nidos, con nidadas entre dos y cinco pichones por nido, se hace evidente el impacto que sus poblaciones deben tener en los ciclos de energía de los humedales naturales.

Palabras clave: aves zancudas, bioenergética, modelo matemático, pichones, reproducción,

Abstract. *Mathematical model of energy and mass consumption by herons and egrets nestlings (Ardeidae) during postnatal growth.* Postnatal growth is one of the most sensitive stages in the live cycle of birds. In herons and egrets it has been mathematically described in terms of velocity and dynamics, but energy requirements esti-

mates are scarce and highly variable. In the current paper I present a dynamic model implemented in STELLA software incorporating Gompertz growth curves for six species of egrets and herons to estimate energy and biomass consumption through allometric equations of field metabolic rate, basal metabolic rate and daily energy expenditure. The following species were used to calibrate the model: *Butorides virescens*, *Bubulcus ibis*, *Egretta thula*, *E. tricolor*, *E. rufescens* and *Nycticorax nycticorax*, using growth data from Birama's swamp, Cuba. Metabolic rates calculated toward fledging age were similar to estimates for adults in literature. At the ending of the nestling period in the studied species a total consumption between 1393.1 and 4486.5 kcal, equivalent to an approximate biomass between 0.7 - 5.8 kg of preys by each individual. Knowing that this species form reproductive colonies of thousands of nests with clutch sizes between two and five nestlings each, the impact of their population in energy circuits of the wetland ecosystem became evident.

Keywords: bioenergetic, mathematic model, nestling, reproduction, wading birds

Recibido el 26 de febrero de 2015; aceptado el 27 de agosto de 2015. Editor asociado: Carlos A. Mancina

INTRODUCCIÓN

La organización biológica a todos los niveles requiere, para su sostén, de un flujo basal y constante de energía, que depende de las necesidades de cada organismo y de las variaciones en disponibilidad en el hábitat. Las necesidades energéticas de los organismos se pueden dividir conceptualmente entre el mantenimiento de los procesos fisiológicos básicos y los requerimientos relacionados con aspectos conductuales (King, 1974).

La cantidad de alimento que un animal debe incorporar por unidad de peso corporal para mantener el mínimo en sus requerimientos energéticos, depende directamente de una serie de factores bióticos y abióticos que incluyen variables relacionadas con el microhábitat, tamaño corporal, intensidad de procesos productivos: crecimiento, muda y gametogénesis, y la capacidad para la aclimatación fisiológica, así como las de naturaleza conductual como la competencia y la depredación (Emlen, 1966), la organización social y los sistemas de apareamiento (Orians, 1961).

El crecimiento postnatal es uno de los periodos más críticos en la historia de vida de un organismo. El compromiso entre la necesidad vital de una reproducción exitosa, la vulnerabilidad física de los organismos inmaduros, las implicaciones de un crecimiento adecuado para garantizar la eficacia biológica (*fitness*) adulto y el consumo de energía que se requiere durante este proceso tiene distintas salidas en los organismos vivos.

En las garzas, familia Ardeidae, existe una fuerte presión ecológica que estimula un rápido crecimiento de los pichones, ya que ello minimiza el tiempo de mayor vulnerabilidad por exposición a depredadores, maximiza el tamaño en los pichones al independizarse e influye en su probabilidad de supervivencia adulta (Starck y Ricklefs 1998). Además, al reducir el período de nidificación permite aprovechar más efectivamente los pulsos de producción de alimento, que en los humedales son inestables o impredecibles.

Las dinámicas de crecimiento corporal dentro de las aves zancudas han sido evaluadas en distintos trabajos (Kushlan 1977, Werschkul y Jackson 1979, Denis 2011), que han demostrado que cada especie tiene su propia dinámica de crecimiento, distinta entre partes corporales y con diferentes valores adaptativos. Estos estudios de crecimiento no han sido exhaustivos en todas las especies ni han tenido una cobertura geográfica amplia, aun cuando las tasas de crecimiento son muy variables y no pueden ser extrapoladas de una región a otra.

Las aves acuáticas, de forma general, son especies clave dentro de los circuitos de flujo de energía de los ecosistemas de humedales, heterogéneos y de alto nivel de complejidad. Al ser animales de gran tamaño y movilidad actúan como aceleradores del reciclaje de nutrientes a través del consumo de alimentos y la deposición fecal; y tienen un papel importante en la

movilización de estos entre y dentro de los ecosistemas (Frederick y Powell, 1994; Morales y Pacheco, 1986). Esto se hace particularmente notable en las especies coloniales como las aves zancudas ya que, en estas, en la etapa reproductiva una población que utiliza amplias áreas de forrajeo se concentra en áreas mucho más pequeñas para anidar, concentrando espacialmente la descarga de nutrientes. Esta misma concentración implica una sensibilidad marcada a las afectaciones locales que pudieran tener implicaciones poblacionales a mayor escala, además de que el impacto en los sistemas ecológicos es mucho más marcado. La guanotrofia o hiperfertilización por acumulación excesiva de nitrógeno de desecho en el suelo de las colonias es un reflejo de estas afectaciones (Baxter y Fairweather, 1994). La evaluación de las tasas de movilización de biomasa, nutrientes o energía durante el proceso reproductivo por las aves puede ser un aspecto importante para comprender su papel en los ecosistemas de manglares tropicales.

Teniendo en cuenta estos antecedentes, el objetivo de este trabajo es desarrollar un modelo matemático para estimar los requerimientos energéticos y de biomasa que requieren los pichones de seis especies de garzas (Ciconiiformes: Ardeidae) durante su crecimiento postnatal, en distintas condiciones. Las especies empleadas fueron el Aguaitacaimán (*Butorides virescens*), la Garza Ganadera (*Bubulcus ibis*), la Garza de Rizos (*Egretta thula*), la Garza de Vientre Blanco (*E. tricolor*), la Garza Rojiza (*E. rufescens*) y el Guanabá de la Florida (*Nycticorax nycticorax*).

MATERIALES Y MÉTODOS

El modelo fue implementado en el programa STELLA v.9.13 (el nombre es el acrónimo de *Systems Thinking Educational Learning Laboratory with Animation*) (Isee Systems, 2006). STELLA es un programa comercial, con una interfase iconográfica que se basa en los diagramas de Forrester o de flujo, para el estudio de sistemas dinámicos. La estructura física de los modelos se basa en cuatro elementos básicos: 1) depósitos (representados por cuadros) que son las variables de estado donde se acumulan los elementos que fluyen en el sistema y que pueden entrar y/o salir a distintas velocidades; 2) Flujos (representados por flechas gruesas con llaves reguladoras) que representan las variables de intercambio o funciones

que controlan el movimiento de los elementos entre los depósitos; 3) Convertidores (representados por círculos) que son las variables auxiliares empleadas en los cálculos de flujos y 4) Conectores (representados por flechas finas) que indican el flujo de información entre variables y/o flujos. Los modelos representados con este sistema constituyen una vía práctica para visualizar y comunicar la estructura y funcionamiento de sistemas complejos. Una descripción detallada del programa puede encontrarse en *Isee System* (2006).

Para la confección del modelo se partió de las ecuaciones alométricas que permiten la estimación de los gastos energéticos basándose en el metabolismo de los tejidos, que han sido extensamente desarrolladas en la literatura y que dependen, como variable principal, del peso corporal de los individuos. El diagrama de Forrester del proceso de crecimiento de la masa corporal, con sus parámetros reguladores, y de los cálculos energéticos derivados de esta, se representa en la Figura 1. Para la simulación del crecimiento corporal se empleó la ecuación de Gompertz de cuatro parámetros, que representa una curva sigmoidea con punto de inflexión alrededor del 36,6% del valor asintótico y que toma la siguiente fórmula:

$$y_i = m_0 + de^{-e^{-b \cdot ki}}$$

donde: m_0 = peso al nacer

d = peso adulto

b = constante (producto entre la tasa de crecimiento y la edad en el punto de inflexión de la curva)

k = constante de crecimiento

Como estimadores del consumo de energía y biomasa se calcularon tres de los indicadores más frecuentes derivados en la literatura ornitológica: la tasa metabólica de campo (por sus siglas en inglés: FMR, de *Field metabolic rate*) (Nagy, 1987), la tasa de metabolismo basal (BMR – siglas de *Basal Metabolic Rate*) y el gasto energético diario en pichones (DEE, siglas de *Daily Energy Expenditure*) (Kendeigh *et al.* 1977), expresados todos en kcal/día, según las siguientes ecuaciones alométricas, en las cuales M es la masa corporal en gramos:

$$FMR = 1,146 \cdot M^{0,749}$$

$$BMR = 0,087 \cdot M^{0,737}$$

$$DEE = 1,230 \cdot M^{0,775}$$

Para estimar el consumo en términos de biomasa se empleó un estimado general del contenido calórico de las presas. La dieta de estas especies es muy variada y está localmente determinada por las disponibilidades (Mugica *et al.*, 2005, Jiménez y Denis, 2009). Una estimación aproximada del consumo se calculó asumiendo el uso exclusivo de los dos grupos de organismos más frecuentes en sus dietas, que son los peces y los insectos. El contenido calórico de los peces fue asumido en 1,3 kcal/g de peso húmedo y de los insectos en 5,5 kcal/g, según lo descrito por Kushlan (1977) y Siegfried (1969), respectivamente. Se tuvo en

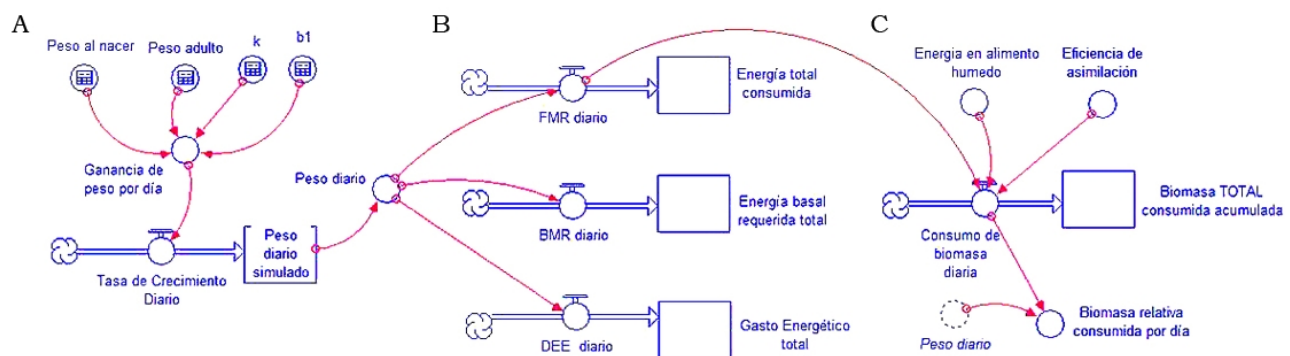


Figura 1. Diagrama de flujos (o diagrama de Forrester) del modelo en STELLA para estimar el consumo de energía y biomasa durante el crecimiento corporal de un ave. A) Simulación del crecimiento corporal, B) Cálculos bioenergéticos y C) Estimación de biomasa consumida.

Figure 1. Flux or Forrester diagram of the STELLA model to estimate energy and biomass consumption during postnatal growth of a birds. A) Simulation of body growth module, B) Bioenergetic estimation module and C) Biomass consumption estimation module.

Tabla 1: Valores empleados para calibrar el modelo de consumo de energía y biomasa durante el crecimiento postnatal en seis especies de garzas (Aves: Ardeidae) (según Denis, 2011); se presentan los valores medios con el error estándar.

Table 1: Values used to calibrate the model of energy and mass consumption during postnatal growth in six species of herons and egrets (Ardeidae) (following Denis, 2011); means and standard errors are shown.

Especie	Siglas	Peso adulto (g)	Peso al nacer (g)	Tiempo de independencia (días)	b	k
<i>Butorides virescens</i>	GRHE	182,4±33,9	14,8±0,62	35	1,63 ± 0,13	0,200 ± 0,016
<i>Bubulcus ibis</i>	CAEG	334,1±34,3	20,8±0,57	45	1,53 ± 0,13	0,144 ± 0,013
<i>Egretta thula</i>	SNEG	363,2±39,6	17,4±0,34	49	1,51 ± 0,14	0,128 ± 0,013
<i>E. tricolor</i>	LOHE	410,5±56,7	18,3±0,30	59	1,52 ± 0,07	0,125 ± 0,007
<i>E. rufescens</i>	REEG	613,5±161,4	30,3±2,02	49	1,80 ± 10,08	0,170 ± 0,008
<i>Nycticorax nycticorax</i>	BCNH	846,0±100,5	38,0±6,39	49	1,60 ± 0,18	0,101 ± 0,024

cuenta en esta estimación una eficiencia de asimilación de 0,7 para todas las especies (Cairns, 1991).

Finalmente, el modelo quedó conformado por cuatro variables de entrada, seis variables intermedias y tuvo como salida la energía total y la biomasa estimada consumida hasta el momento de la independencia (Anexo 1). La integración de las ecuaciones diferenciales se realizó según el método de Euler. Para no quedar en un modelo rígido de efectos fijos e incorporar la variabilidad natural en los resultados estimados, se incorporaron funciones aleatorias en las variables de entrada principales (peso al nacer y peso adulto), que generan en cada simulación un valor aleatorio de estas, extraído de una distribución normal centrada en el valor promedio obtenido en el campo y con una desviación estándar igual a la observada en la realidad. De este modo, estimación de los valores finales y su variabilidad se realizó promediando los resultados de 100 simulaciones en cada especie.

La calibración del modelo se realizó con los datos de las siguientes especies de Ardeidae: *B. virescens* (GRHE), *B. ibis* (CAEG), *E. thula* (SNEG), *E. tricolor* (LOHE), *E. rufescens* (REEG) y *N. nycticorax* (BCNH). Los parámetros de su crecimiento (Tabla 1) fueron descritos por Denis (2011), a partir de datos de colonias de la laguna Las Playas, en el Refugio de Fauna "Delta del Cautó", en la ciénaga de Birama, provincia de Granma. Esta área es un sistema de manglares de origen deltaico de aguas salobres, a 12 km del mar, formado por bosques de mangle rojo (*Rizophora mangle*) y mangle prieto (*Avicennia germinans*). Con el modelo, una vez calibrado, se realizó un análisis de sensibilidad con los valores de la constante de crecimiento.

RESULTADOS

La simulación del crecimiento dio como resultado las curvas de crecimiento del peso por edad predichas para

las especies que, con los valores de tasas de crecimiento utilizados para la calibración, mostraron los máximos incrementos entre los días 4 y 7 luego de la eclosión (Fig. 2). En todos los casos las diferencias entre los valores predichos y los observados en la realidad fueron menores del 10%. La tasa metabólica basal, que

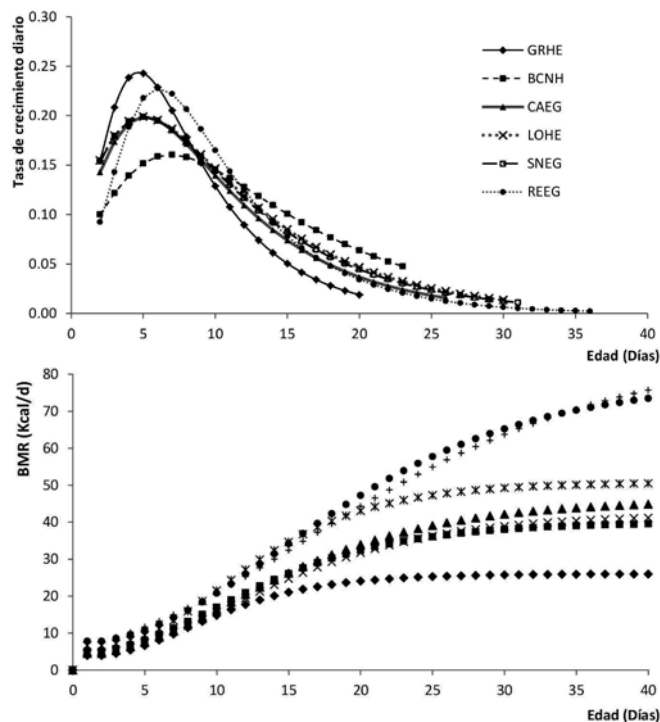


Figura 2. Comportamiento de las tasas instantáneas de crecimiento del peso (g) y de la tasa metabólica basal durante el crecimiento en seis especies de garzas (Aves: Ardeidae) obtenidas de forma teórica a partir de las ecuaciones de crecimiento y datos de campo (siglas de las especies en la Tabla 1).

Figure 2. Trends in instantaneous weight growth rate (g) and basal metabolic rate during growth in six species of herons and egrets (Ardeidae) theoretically derived from growth equations and field data (Species name's abbreviation in Table 1).

depende directamente del peso, también tuvo un comportamiento sigmoideo.

A los siete días de edad, ya los pichones tenían entre el 7,7% (*N. nycticorax*) y 27,4% (*B. virescens*) del peso adulto y las tasas metabólicas de campo variaban entre 17,3 y 20,9 kcal/día, con los menores valores para el *B. virescens* y *E. tricolor* (Tabla 2). Las diferencias entre especies no sobrepasaron las 4,1 kcal diarias (media= 2,0 kcal) en sus tasas metabólicas aun cuando las diferencias en peso promediaban 7,5 g (máximo= 19,7 g). En el momento de la independencia, las diferencias en peso se aproximaban a las que existen entre los adultos, lo que implica diferencias entre 9,21 y 270,6 kcal diarias para garantizar

las actividades físicas.

Las tasas de metabolismo basal a los siete días se mantuvieron entre 7,7 kcal y 9,86 kcal, un 55 % menores que las tasas metabólicas de campo. En el momento de la independencia, la diferencia proporcional fue similar pero, en magnitud llegó a 98 kcal en *N. nycticorax*, que es la especie de mayor biomasa. Las variaciones en las tasas de crecimiento influyen de manera similar sobre las especies (Fig. 3) excepto en *N. nycticorax*, en la cual la amplia variabilidad de este parámetro produce una marcada variación en los consumos totales hasta la edad de la independencia del nido.

Al finalizar su periodo de pichón y abandonar los

Tabla 2. Resultados de las estimaciones de energía consumida y su expresión en biomasa en el séptimo día de edad y en la fecha reportada en la literatura como de independencia de los pichones en seis especies de garzas (Aves: Ardeidae). (siglas de las especies en la Tabla 1); se presentan los valores medios con el error estándar.

Table 2. Table 2: Results of energy consumption estimates and its expression as biomass in the 7th day of age and in the date reported in literature as nestling independence, in six species of herons and egrets (Aves: Ardeidae). (species name's abbreviation in Table 1); means and standard errors are shown.

Día 7	GRHE	CAEG	SNEG	LOHE	REEG	BCNH
Peso (g)	50,08±0,91	56,98±0,76	51,49±0,49	54,78±0,47	70,61±2,64	70,48±8,88
BMR (kcal/día)	7,77±0,99	8,49±0,12	7,91±0,07	8,27±0,07	9,52±0,37	9,86±1,24
DEE (kcal/día)	20,53±2,76	22,51±0,34	20,92±0,20	21,91±0,18	25,40±1,05	26,37±3,48
FMR (kcal/día)	17,27±2,26	19,03±0,28	17,73±0,16	18,54±0,15	21,39±0,85	22,17±2,83
Consumo diario	19,12±2,49	20,92±0,30	19,48±0,18	20,37±0,16	23,50±0,93	24,36±3,10
Día de independencia	36 días	45 días	49 días	59 días	49 días	49 días
Peso (g)	186,02±31,44	328,55±1,30	354,91±0,61	404,65±0,83	478,67±6,90	852,61±19,2
BMR	25,01±3,16	38,21±0,11	40,44±0,05	44,58±0,06	50,33±0,53	76,76±1,24
DEE	70,15±9,29	109,49±0,32	116,24±0,15	128,77±0,18	146,29±1,61	228,02±3,88
FMR	57,08±7,32	87,80±0,25	93,03±0,12	102,70±0,14	116,18±1,24	178,42±2,93
Consumo diario	62,73±8,04	96,49±0,27	102,23±0,13	112,86±0,16	127,67±1,36	196,07±3,23

Tabla 3. Resultados de la estimación de la energía consumida total y su expresión en biomasa desde la eclosión hasta el momento de la independencia en seis especies de garzas (Aves: Ardeidae); se presentan los valores medios con el error estándar.

Table 3. Results of the estimation of total consumed energy and its expression in biomass from hatching until independence day in six species of herons and egrets (Aves: Ardeidae); means and standard errors are shown.

Especie	Energía total consumida (kcal/día)*	Biomasa total acumulada (g)	Energía basal total	Gasto energético total (kcal/día)**
<i>Butorides virescens</i>	1462,47±191,2	1607,10±210,11	642,22±82,71	1784,12±241,36
<i>Bubulcus ibis</i>	2783,35±6,21	3058,62±6,83	1214,65±2,69	3445,55±7,83
<i>Egretta thula</i>	3197,05±4,12	3513,24±4,52	1394,07±1,78	3965,27±5,19
<i>E. tricolor</i>	4488,49±4,23	4932,41±4,65	1953,19±1,82	5593,45±5,37
<i>E. rufescens</i>	4087,08±26,05	4491,29±28,63	1775,35±11,19	5112,46±33,40
<i>Nycticorax nycticorax</i>	5351,55 ± 73,86	5880,82 ± 81,16	2313,11 ± 31,64	6767,97 ± 95,29

* Estimada a partir de la FMR

** Estimado directamente por la ecuación del DEE

nidos, los individuos de las especies de garzas, se estima que deban haber consumido entre 0,7 - 5,8 kg de presas. Los consumos totales de biomasa y energía estimados para ese momento del ciclo de vida en ese se muestran en la Tabla 3. Los gastos energéticos totales, que se estimaron directamente por la ecuación alométrica de Kendeigh *et al.* (1977) tienden a ser superiores a los estimados por la tasa metabólica de campo.

DISCUSIÓN

De acuerdo a la dinámica del crecimiento descrita por Siegfried (1973) para la *B. ibis* en Sudáfrica, la máxima tasa de crecimiento y de energía se alcanzaba en el día 11, que es la edad de la endotermia, con cerca del 40% de la talla adulta y un consumo aproximado del 50% de los requerimientos adultos. En la dinámica modelada para esta especie, a esta edad se alcanza el 43 % de la talla y se consume un 43% de lo estimado con el peso asintótico, sin embargo, por la diferencia en el tipo de curva de crecimiento emplea-

do este no es el momento de máximo crecimiento, que es adelantado hacia los días 5 - 6 de edad.

Los valores de FMR en el momento de la independencia son muy similares a los valores adultos registrados en la literatura por Mugica (2000) en las arceras del Sur del Jíbaro. La mayor diferencia con los valores registrados por esta autora se presentó en la *E. tricolor* y fue de solo 3,16 kcal, explicable por la diferencia en el peso adulto determinado (419,8 g) y el peso estimado del pichón al momento de la independencia (403,07 g).

En los adultos de *E. thula*, el consumo de energía diario en los humedales de la Florida fue estimado por Kent (1986) en 112,9 Kcal/día a partir de los gramos de presas consumidas. Sin embargo, en el caso de los individuos adultos el consumo de energía diario va a relacionarse también con las conductas de forrajeo que exhiban, ya que ciertas especies como la *E. thula* y *E. rufescens* tienden a desplegar conductas energéticamente más costosas (Master, 1991), lo cual varía regionalmente y con la disponibilidad del ali-

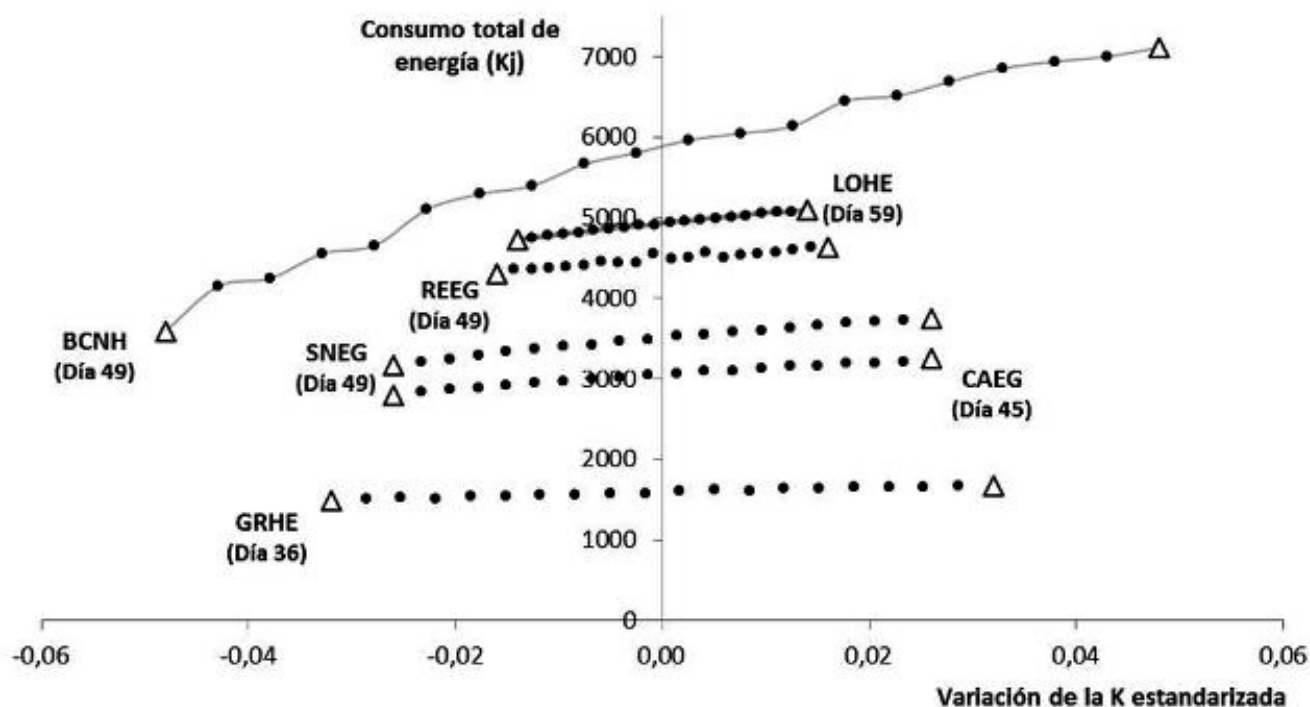


Figura 3. Efecto de la variación en las tasas de crecimiento del peso (K), estandarizadas a media 0, sobre el consumo energético total hasta la edad de la independencia del nido (edad entre paréntesis), en seis especies de garzas (Aves: Ardeidae). (Siglas de las especies en la Tabla 1).

Figure 3. Effects of growth constant variation (K) (standardized to mean equal 0) on energetic total consumption at independence age (days in parenthesis) in six egrets and herons species (Aves: Ardeidae). (Species name's abbreviation in Table 1).

mento. Master *et al.* (1993) evaluaron el consumo en bandos de forrajeo de esta especie en New Jersey en 277,4 Kcal/d, mientras que Takita *et al.* (1984) estimaron que los adultos llegan a consumir el 21% de su masa corporal diariamente.

Para *B. ibis*, que por sus características y la extensión de su distribución global ha sido una de las especies de garzas más estudiadas, Shanholtzer (1972) (citado por Telfair, 1987), en Georgia, estimó una media de 4949 kcal de energía necesaria para el crecimiento de un pichón exitoso hasta los 50 días de edad, cuando alcanzaban un peso de 344,6 g. Con los parámetros de simulación del crecimiento empleados en el modelo actual, a esa edad los pichones alcanzaron un peso medio de 327,8 g y requirieron un total de 3442,9 kcal.

En Sudáfrica, Siegfried (1973) calculó que se requería de 1676 g de alimento basado en insectos para la cría de un pichón de *B. ibis* hasta los 21 días de edad. En las condiciones especificadas en el modelo presentado a esa edad solo se estima un consumo mínimo de 79.4 g, alcanzándose tal consumo hasta 10 días más tarde (con 309 g de peso). Estas tasas de consumo por los pichones imponen un fuerte reto a los adultos que deben intensificar su forrajeo para garantizar el mantenimiento propio y de su cría. Un cálculo realizado en Texas por Telfair (1983), basándose en los estimados de Siegfried (1973), dio que un adulto promedio (383 g de peso corporal) debe consumir diariamente para sí y para mantener tres pichones un total de 638 presas diarias con un peso total de 216 g (56,4% del peso del adulto).

La similitud observada en las tendencias de cambio del consumo energético total durante la etapa de pichón en todas las especies, refleja una de las asunciones básicas de las ecuaciones metabólicas alométricas desarrolladas en las aves y que es que el consumo depende directamente del peso corporal instantáneo pero no de las velocidades del crecimiento que se esté produciendo en cada día (Ricklefs, 1974). Las diferencias detectadas entre los gastos energéticos totales estimados directamente por la ecuación alométrica de Kendeigh *et al.* (1977) y los estimados por la tasa metabólica de campo (FMR), se derivan al haberse derivado la ecuación original de datos tomados en individuos en vida libre e incluir, por tanto, un rango mayor de actividades físicas. De igual manera, basándose en una muestra de 18 especies de aves de un amplio rango de pesos, King (1974) es-

timó que el FMR excedía a la tasa de metabolismo basal (BMR) en un factor de 3,5 como promedio.

Los valores obtenidos reflejan el impacto de la reproducción de este grupo de aves en los ciclos de energía de los ecosistemas, ya que un único pichón exitoso es capaz de haber consumido como mínimo 1,4 kg de presas para alcanzar su independencia (5271,5 kcal), y una única colonia reproductiva multiespecífica pueden llegar a estar formada por más de 14 000 nidos con tamaños de puesta entre 1 y 5 huevos y éxitos reproductivos superiores al 90 % en los mejores casos (Denis, 2001).

El modelo desarrollado permite tener una idea simplificada del proceso de flujo de energía durante el crecimiento de los pichones pero no es posible evaluar la precisión de sus estimados, que solo pueden ser calculados por métodos experimentales directos. Por esta razón su valor predictivo es limitado, y su principal utilidad es su poder explicativo y potencial uso práctico, al poder servir de base para la simulación y evaluación de efectos externos sobre el proceso de crecimiento y para la evaluación proximada del consumo trófico, que puede formar parte de modelos más complejos a niveles poblacionales o ecosistémicos.

REFERENCIAS

- Baxter, G. S. y P. G. Fairweather. 1994. Phosphorus and nitrogen in wetlands with and without egret colonies. *Australian Journal of Ecology* 19: 409-416.
- Cairns, D. K., G. Chapdewne y W. A. Montevechi. 1991. Prey exploitation by seabirds in the Gulf of St. Lawrence. D. 277-291. En: J.C. Theniault (ed.), *The Gulf of St. Lawrence: small ocean or big estuary? Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* 113
- Denis, D. 2011. Patrones de crecimiento postnatal en ocho especies de garzas (Aves: Ardeidae). *Revista de Biología Tropical* 59 (2): 771-787
- Denis, D.; L. Mugica y M. Acosta. 2000. Morfometría y alimentación del Aguaitacaimán (*Butorides virescens*) en las arroceras del Sur del Jíbaro. *Biología* 14(2): 133-140.
- Emlen, J. M. 1966. The role of time and energy in food preference. *The American Naturalist* 100: 611 - 617
- Frederick, P. C. y G. V. N. Powell. 1994. Nutrient transport by wading birds in the Everglades. Pp.: 571-584 En: *Everglades: the ecosystem and its restora-*

- tion (S. Davis, y J. C. Ogden, Eds.). St. Lucie Press, Del Ray Beach, FL.
- Isee Systems. 2006: Technical document for the iThink and STELLA software. <http://www.iseesystems.com>
- Jiménez, A. y D. Denis. 2009. Nestling diet of five species of herons and egrets in Birama's swamp, Cuba. *The Journal of Caribbean Ornithology* 22: 26-31
- Kendeigh, S. C.; V. R. Dol'nik y V. M. Govrilov. 1977. Avian energetics. En: Pinowski, J. y S. C. Kendeigh, (Eds.). *Granivorous birds in ecosystems*. Cambridge, MA, Cambridge University Press.
- Kent, D. M. 1986. Foraging efficiency of three egrets. *Colonial Waterbirds* 9: 81-85.
- King, J. R. 1974. Seasonal allocation of time and energy resources in birds. Pp. 4-85, en: *Avian energetic* (Ed. Paynter, R. A. Jr.). Cambridge, MA: Nuttall Ornithological Club; Publ. no. 15.
- Kushlan, J. A. 1977. Differential growth of body parts in the White Ibis. *The Auk* 94: 164-167.
- Madenjiang, C. P. y S. W. Gabrey. 1995. Waterbird predation on fishes in Western Lake Erie: a bioenergetic model application. *The Condor* 97: 141 - 153.
- Master, T. L. 1991. Use of tongue-flicking behavior by the Snowy Egret. *Journal of Field Ornithology* 62: 399-402.
- Master, T. L., M. Frankel y M. Russell. 1993. Benefits of foraging in mixed-species wader aggregations in a southern New Jersey saltmarsh. *Colonial Waterbirds* 16: 149-157.
- Morales, G. y J. Pacheco. 1986. Effects of diking of a Venezuelan savanna on avian habitat, on species diversity, energy flow, and mineral flow through wading birds. *Colonial Waterbirds* 9:236-242.
- Mugica, L. 2000. Estructura espacio temporal y relaciones energéticas en la comunidad de aves de la arrocera Sur del Jíbaro, Sancti Spiritus, Cuba. Tesis en opción al grado de Doctor en Ciencias Biológicas. Habana, Cuba. 124 pp.
- Mugica, L., M. Acosta, D. Denis y A. Jiménez. 2005. Variación anual en la dieta de seis especies del gremio Zancudas (Aves: Ciconiiformes) en dos arroceras cubanas. *Biología* 19(1-2): 40- 49.
- Nagy K. A. 1987. Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecological Monography* 57:111-28
- Orians, G. H. 1961. The ecology of Blackbird (*Agelaius*) social systems. *Ecological Monography* 31 (3): 285-312
- Ricklefs, R. E. 1974. Energetic of reproduction in birds. En: *Avian Energetic. Publication of the Nuttall Ornithological Society* 15: 152-292.
- Shanholtzer, G. F. 1972. Range expansion dynamics of the Cattle Egret. Tesis de doctorado, Universidad de Georgia, Athens, Georgia.
- Siegfried, W. R. 1969. Energy metabolism of the cattle egret. *Zoology in Africa* 4: 265-273
- Siegfried, W. R. 1973. Food requirements and growth of Cattle Egret in South Africa. *Living Bird* 11: 193-206.
- Starck, J. M. y R. E. Ricklefs. 1998. Patterns of development: The Altricial-Precocial spectrum. Pp. 3-26, en: *Avian growth and development*. Oxford University Press, New York.
- Takita, T., D. P. Middaugh y J. M. Dean. 1984. Predation of a spawning atherinid fish *Menidia menidia* by avian and aquatic predators. *Japanese Journal of Ecology* 34: 431-438.
- Telfair, R. C. II. 1983. The Cattle Egret: A Texas focus and world view. Texas Agricultural Experiment Station, College Klenberg, Studies in Natural Resources, 144 pp.
- Werschkul, D. F. y J. A. Jackson. 1979. Sibling competition and avian growth rates. *Ibis* 121: 97-102.