

RELACIÓN ENTRE LA DIETA Y LA MORFOLOGÍA DEL SISTEMA DIGESTIVO EN EL COCO PRIETO (*PLEGADIS FALCINELLUS*)

DENNIS DENIS AVILA¹, MARTÍN ACOSTA CRUZ², Y LOURDES MUGICA VALDÉS³

Facultad de Biología, Universidad de La Habana, Calle 25 entre J e I, Vedado, Habana, Cuba;

¹e-mail: dda@fbio.uh.cu; ²e-mail: macosta@fbio.uh.cu; ³e-mail: lmugica@fbio.uh.cu

Resumen: El Coco Prieto (*Plegadis falcinellus*) se ha descrito siempre como una especie depredadora, sin embargo, recientemente se detectó un cambio estacional de su dieta en las arroceras del Sur del Jíbaro, Cuba, hacia una dieta basada en arroz durante la etapa no reproductiva. Para conocer en que medida este fenómeno es local o extendido en la especie se estudiaron las características de su sistema digestivo y se compararon con los de otras 12 especies de aves acuáticas depredadoras o granívoras. A 104 individuos colectados entre 1994 y 1996 se le tomaron la masa del estómago, el grosor de su capa muscular, la masa de contenido estomacal, el largo y masa del intestino y el largo de los ciegos, además de algunas medidas externas. La morfología del sistema digestivo se comparó entre especies, sexos y estaciones. Todas las características se diferencian marcadamente entre especies depredadoras y granívoras y, excepto en la longitud de los ciegos, el Coco Prieto muestra características intermedias o que lo asemejan más a las granívoras. El estómago muscular es similar al de las especies granívoras y se detectó un cambio estacional en la mayoría de las variables digestivas que se manifiesta de forma diferencial entre sexos, similar al registrado en algunas especies de patos. Todas las características indican que la especie está biológicamente adaptada a una dieta granívora y que sólo durante el periodo reproductivo utiliza varios recursos animales posiblemente para enfrentar las necesidades particulares de la reproducción.

Palabras clave: análisis comparativo, arroceras, cambios estacionales, Cuba, dieta, *Plegadis falcinellus*, sistema digestivo

Abstract: RELATIONSHIP BETWEEN DIET AND DIGESTIVE SYSTEM MORPHOLOGY OF THE GLOSSY IBIS (*PLEGADIS FALCINELLUS*). The Glossy Ibis (*Plegadis falcinellus*) has always been considered a carnivore; however, a seasonal change toward a granivorous diet based on rice during the non-breeding season has been described recently in the Sur del Jíbaro rice fields, Cuba. To elucidate whether this is a local response or intrinsic of the species, we studied the characteristics of the digestive system and compared them with 12 other species of carnivorous and granivorous waterbirds. We measured 104 individuals collected between 1994 and 1996 for the weight, wall thickness, and content of the stomach, the weight and length of the intestine, and the length of the caeca, plus a few external body measurements. All variables were compared between species, sexes, and season. Carnivorous and granivorous birds differed markedly in all characteristics; however, with the exception of caeca length, Glossy Ibis was either intermediate or more similar to granivorous birds. The muscular stomach was similar to that of granivorous birds and there were seasonal changes between the sexes in most digestive morphometrics, similar to that described in ducks. These results indicate that the species is biologically adapted to a granivorous diet that changes during the breeding season to include a variety of animal prey, possibly to cope with the demands of reproduction.

Key words: comparative analysis, Cuba, diet, digestive tract, *Plegadis falcinellus*, ricefields, seasonal changes

Résumé : RELATION ENTRE LE RÉGIME ALIMENTAIRE ET LA MORPHOLOGIE DU SYSTÈME DIGESTIF DE L'IBIS FALCINELLE (*PLEGADIS FALCINELLUS*). L'Ibis falcinelle (*Plegadis falcinellus*) a toujours été considéré comme un carnivore ; toutefois, un changement saisonnier vers un régime granivore incluant du riz en dehors de la période de reproduction a été décrit récemment dans le sud des rizières de Jíbaro à Cuba. Pour déterminer s'il s'agit d'une réponse locale ou intrinsèque de l'espèce, nous avons étudié les caractéristiques de son système digestif et nous les avons comparées à celles de 12 autres espèces d'oiseaux d'eau carnivores et granivores. Nous avons récolté des mesures sur 104 individus prélevés entre 1994 et 1996 : masse, épaisseur des parois et contenu stomacal, masse et longueur de l'intestin, longueur du caecum ainsi que quelques mesures de la morphologie externe. Toutes les variables ont été comparées entre espèces, sexes et saisons. Les oiseaux carnivores diffèrent notablement des granivores pour toutes les caractéristiques, toutefois, l'Ibis falcinelle présentait, à l'exception de la longueur du caecum, des caractéristiques intermédiaires et plus proches des oiseaux granivores. Le gésier était similaire à celui des granivores et des changements saisonniers différents selon le sexe ont été notés pour la plupart des mesures de la morphologie digestive tel que cela a déjà été décrit pour les canards. Ces résultats montrent que l'espèce est biologiquement adaptée à un régime alimentaire granivore qui change pendant la saison de nidification pour inclure des proies animales, probablement pour faire face aux exigences de la nidification.

Mots clés : analyse comparative, changement saisonniers, Cuba, *Plegadis falcinellus*, régime alimentaire, rizières

La relación que existe entre la dieta y la morfología del sistema digestivo en los animales ha recibido una estrecha atención. Entre las aves, las especies frugívoras, granívoras o insectívoro-depredadoras especializadas, es probable que muestren diferencias pronunciadas en la fisiología y morfología digestiva. Un ave adaptada a una dieta, probablemente tendrá características digestivas que limitan su eficiencia ante otro tipo de alimento. El estudio de tales adaptaciones provee un paso inicial válido para comprender la relación entre la dieta de un animal y su procesamiento estomacal y cómo esto, en cambio, afecta su ecología y conducta.

Prácticamente todos los órganos del sistema digestivo tienen alguna relación entre su grado de desarrollo y la composición de la dieta o la cantidad de alimento ingerido. El ajuste primario que ha sido descrito en mamíferos y aves es el aumento en el área y volumen de la región absorptiva del tracto digestivo (Savory y Gentle 1976, Gross *et al.* 1985, Ricklefs 1996). Sin embargo, se han encontrado modificaciones desde microscópicas o histológicas (Sitna 1965) hasta cambios en el tamaño y masa de los órganos digestivos (e.g., Stevenson 1933, Leznicka 1971, Moss 1974, 1983, Drobney 1980, 1984). Estas modificaciones se han demostrado para el esófago (Cymborowski 1968a, Drobney 1984, Prystalki 1987), el estómago (Anderson 1972, Moss 1974, Korshgen 1977, Piersma *et al.* 1993), el hígado (Ankney 1977, Drobney 1984), el intestino (Drobney 1984), los ciegos (Pendergast y Boag 1973) y el páncreas (Ankney 1977).

La relación de estas variaciones con la dieta se expresa en diferencias interespecíficas (Moss 1974, Kehoe y Ankney 1985, Barnes y Thomas 1987) o bien en respuesta a cambios estacionales cuantitativos o cualitativos (Korshgen 1977, Drobney y Frederickson 1979, Drobney 1984). La variación estacional en el desarrollo de las estructuras digestivas en respuesta a cambios dietarios tiene su base evolutiva en la selección a lo largo del tiempo de aquellos individuos o especies que, al no poder comer en determinados periodos o cambiar forzosamente su dieta hacia otras más o menos digeribles, podían reducir o aumentar los órganos relacionados con la alimentación y así minimizar el gasto metabólico relacionado con la manutención de un volumen de tejido funcionalmente inútil.

El Coco Prieto (*Plegadis falcinellus*) es una zancuda descrita históricamente como depredadora, con una conducta de sondeo táctil para localizar sus presas fundamentales, que son primariamente invertebrados acuáticos como coleópteros, larvas de odo-

matos, ortópteros, lombrices, sanguijuelas, gambas y pequeños moluscos (Baynard 1912, Hancock *et al.* 1992, Frederick y Bildstein 1992, Master 1992). Sin embargo, recientemente se ha descrito un elevado consumo de arroz en la etapa no reproductiva en las arroceras de Sur del Jíbaro, Sancti Spiritus, Cuba (Acosta *et al.* 1996). Con anterioridad a este reporte, solo Rahmani y Shobrak (1992) habían documentado un caso de consumo ocasional de sorgo. En términos ecológicos este cambio en la alimentación es drástico y no ha sido registrado para ninguna otra especie del orden, aunque si es común entre los patos (Anseriformes). Esto podría estar relacionado con los grandes cambios demográficos que ha experimentado la especie en los últimos siglos (Audubon 1839, Bent 1926, Ridgely y Gwynne 1993), particularmente en Cuba donde sus poblaciones asociadas a zonas arroceras se incrementaron de forma muy marcada y se llegaron a detectar en algunos conteos poblacionales las mayores cifras de todo el continente (Acosta 1998).

En el presente trabajo se analiza la relación entre la dieta y la macromorfología de algunas estructuras digestivas en el Coco Prieto en la arrocera Sur del Jíbaro, Cuba. Para ello se comparan las dimensiones de sus estructuras digestivas con otras 13 especies de ciconiiformes y patos, que tipifican los hábitos depredadores y granívoros. Mediante el análisis de las características del estómago, intestino y ciegos, se discute la posición de esta especie, para comprobar si el cambio dietario descrito es una aclimatación local o una característica adaptativa, que no había sido descrita. Se enfatiza en los posibles cambios morfológicos en el sistema digestivo que pueden asociarse a un reflejo del cambio estacional en la dieta, tal como sucede en algunas especies de patos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Entre 1994 y 1996 fueron colectados en las arroceras de Sur del Jíbaro, provincia de Sancti Spiritus, Cuba, 104 ejemplares de Coco Prieto (Tabla 1). La época reproductiva del Coco Prieto en Cuba se consideró entre los meses de mayo y julio (Balat y González 1982, Denis *et al.* 1999). Además, se utilizaron con fines comparativos 207 ejemplares de 8 especies de garzas y cocos y 53 individuos de 4 especies de patos (Tabla 2), colectados en esta localidad como parte de investigaciones acerca de la ecología trófica de la comunidad de aves acuáticas (Mugica 2000, Mugica *et al.* 2005).

Los ejemplares se colectaron en los campos de cultivo de arroz, en el horario del mediodía para

Tabla 1. Composición por sexos y estaciones de la muestra colectada de Coco Prieto (*P. falcinellus*) en las arroceras de Sur del Jíbaro, Cuba, entre 1994 y 1996.

Sexo	Etapa No Reproductiva	Etapa Reproductiva	Total
Hembras	18	30	48
Machos	44	12	56
Total	62	42	104

garantizar que sus estómagos estuviesen llenos de alimentos y así poder describir su dieta. Cada ejemplar fue pesado, a continuación se le extrajo el sistema digestivo y se sexó por observación gonadal. El estómago con su contenido fue pesado y se preservó en una solución de alcohol al 95%, con un 1% de formol, para su traslado al laboratorio. El intestino se extendió, cuidadosamente, rompiendo los mesenterios y se pesó y midió su longitud total, cuidando no ejercer sobre él ninguna presión de estiramiento. También se midieron los dos ciegos gástricos, tomando el valor medio por ejemplar.

En el laboratorio los estómagos se abrieron, se extrajo el contenido estomacal y se midió el grosor de la capa muscular por su porción más ancha. La masa muscular se determinó restando la masa del contenido estomacal a la del estómago lleno. Las masas se determinaron utilizando una balanza de campo (Pesola, 1 g) y las mediciones con cinta métrica y calibrador Vernier de 1 cm y 0,5 mm de

precisión, respectivamente. Se calculó la masa del estómago como porcentaje de la masa corporal (E_r) para eliminar el efecto de este último.

Los datos de las especies incluidas se agruparon en tres categorías: Depredadoras (donde se incluyeron las siete especies de garzas y el Coco Blanco), Granívoras (patos) y Desconocida (Coco Prieto). Las dimensiones de los órganos digestivos se compararon entre las etapas del ciclo de vida.

Se realizó la prueba de Kolmogorov Smirnov para comprobar la normalidad y la prueba de Levene para la homogeneidad de varianzas. En los casos en que no se cumplían las premisas las comparaciones pareadas se realizaron por la prueba *U* de Mann Whitney. En el análisis comparativo entre especies las diferencias entre las categorías se realizaron por pruebas de Kruskal-Wallis.

Las comparaciones entre las variables digestivas en el Coco Prieto se realizaron por ANOVAs de clasificación doble, tomando como efectos el sexo y la estación, y usando como covariante la masa corporal. Todas las comparaciones fueron de doble cola y se utilizó un nivel de significación de 0,05.

RESULTADOS

DESCRIPCIÓN GENERAL DEL CONSUMO

Las características detalladas de la composición de la dieta del Coco Prieto, y las demás especies colectadas en las arroceras de Sur del Jíbaro han sido descritas por Acosta *et al.* (1990, 1996), Denis (1996), Acosta (1998), Mugica (2000) y Mugica *et al.* (2005).

Tabla 2. Composición de la muestra de aves acuáticas depredadoras y granívoras colectadas en las arroceras de Sur del Jíbaro, entre 1994 y 1996, empleadas en el presente trabajo con fines comparativos.

Especie	Sigla	Categoría	<i>n</i>
Garzón (<i>Ardea alba</i>)	GREG	depredadora	20
Garza de Vientre Blanco (<i>Egretta tricolor</i>)	LOHE	depredadora	4
Garza de Rizos (<i>Egretta thula</i>)	SNEG	depredadora	49
Garza Azul (<i>Egretta caerulea</i>)	LBHE	depredadora	23
Garza Ganadera (<i>Bubulcus ibis</i>)	CAEG	depredadora	53
Aguaitacaimán (<i>Butorides virescens</i>)	GRHE	depredadora	14
Guanabá de la Florida (<i>Nycticorax nycticorax</i>)	BCNH	depredadora	23
Coco Blanco (<i>Eudocimus albus</i>)	WHIB	depredadora	21
Yaguasín (<i>Dendrocygna bicolor</i>)	FWDU	granívora	35
Pato Pescuecilargo (<i>Anas acuta</i>)	ACUT	granívora	5
Pato de Bahamas (<i>Anas bahamensis</i>)	BAPI	granívora	7
Pato de la Florida (<i>Anas discors</i>)	BWTE	granívora	6

Tabla 3. Comparación del consumo de alimentos entre sexos y estaciones en el Coco Prieto (*P. falcinellus*) en Sur del Jíbaro, Cuba. NR = etapa no reproductiva; R = etapa reproductiva; U = resultado de la prueba U de Mann Whitney. Contenido relativo: porcentaje que representa el alimento del peso corporal.

Etapa	Sexo (n)	Contenido Estomacal (g)	Contenido Relativo (%)	% de Arroz
NR	Machos (42)	15,7±1,86	2,3±0,29	79,7±4,3
	Hembras (14)	11,1±1,45	2,0±0,26	72,2±8,6
	U	209, P = 0,11	278, P = 0,77	218, P = 0,15
R	Machos (18)	26,2±7,26	3,8±1,1	12,5±5,3
	Hembras (31)	10,6±2,24	2,9±0,4	0,88±0,42
	U	204, P = 0,12	206, P = 0,22	185, P = 0,05
U	Machos	357, P = 0,73	332, P = 0,68	44, P = 0,00
	Hembras	137, P = 0,05	141, P = 0,06	24, P = 0,00

El consumo de arroz varió entre menos del 1% y el 79,7% del contenido del estómago (Tabla 3), con diferencias significativas entre estaciones para ambos sexos. Dentro de cada estación solo existieron diferencias sexuales en la etapa reproductiva, en la cual persistía un consumo significativo de arroz solo en el caso de los machos. No se detectaron diferencias en el volumen consumido entre sexos en cada

estación, solo en las hembras fue ligeramente inferior en la etapa reproductiva.

CARACTERÍSTICAS COMPARADAS DEL SISTEMA DIGESTIVO

Las medidas de las estructuras relacionadas con la digestión (Tabla 4) se relacionan directamente con el tamaño del ave y sus características biológicas.

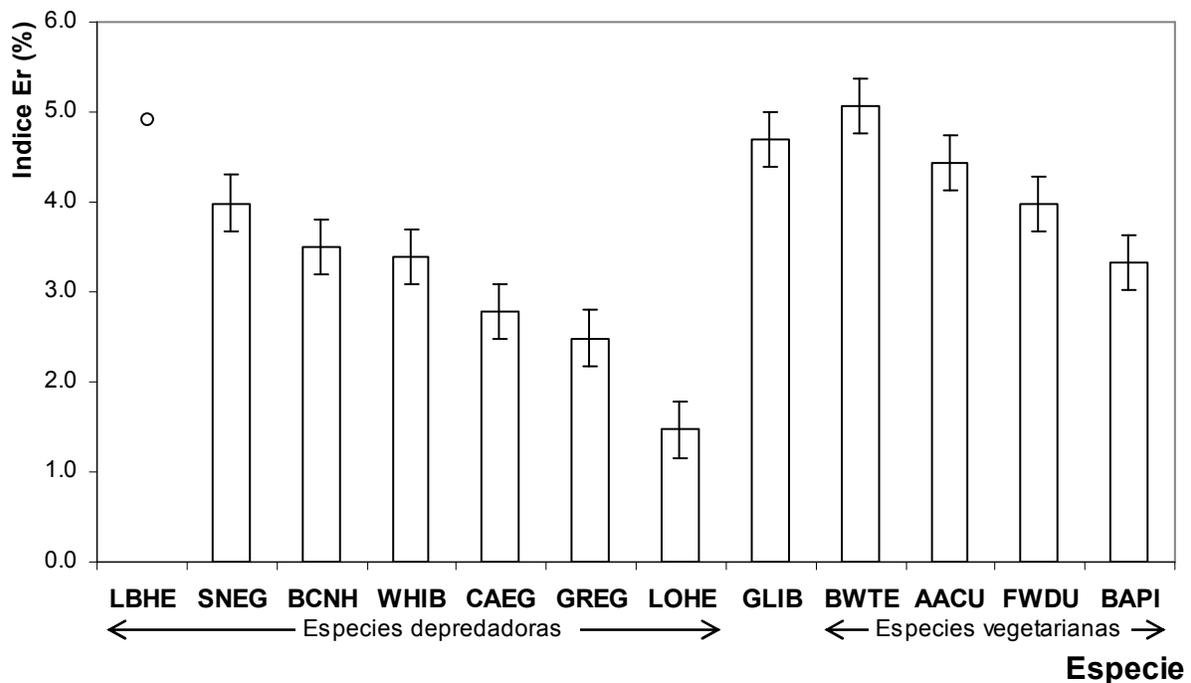


Fig. 1. Relación entre la masa del estómago y la masa corporal (índice E_r) las aves acuáticas estudiadas en Sur del Jíbaro, Cuba, entre 1994 y 1996.

Tabla 4. Variables del sistema digestivo medidas en 13 especies de aves acuáticas colectadas en Sur del Jíbaro, Cuba. Los valores se expresan como la media (\bar{x}) \pm error estándar (ES) (tamaño de muestra, n). Las masas se expresan en g y las dimensiones lineales en mm (grosor PM: grosor de la pared muscular del estómago). Las siglas de los nombres de las especies aparecen en la Tabla 2.

Especie	Masa Corporal	Masa del Estómago	Grosor PM	Longitud del Intestino	Masa del Intestino	Longitud del Ciego
GREG	972 \pm 26,5 (20)	24,2 \pm 4,33 (6)	5,2 \pm 0,59 (6)	191 \pm 12,7 (18)	26,8 \pm 1,41 (20)	7 \pm 0,61 (16)
LOHE	393 \pm 29,5 (4)	5,8 \pm 2,60 (3)	4,9 \pm 1,82 (3)	169 \pm 10,3 (4)	11,9 \pm 0,77 (4)	6 \pm 0,50 (2)
SNEG	380 \pm 6,1 (49)	15,2 \pm 1,63 (14)	4,0 \pm 0,52 (15)	150 \pm 3,2 (31)	13,3 \pm 0,3 (47)	6 \pm 0,20 (32)
GLIB	609 \pm 9,9 (100)	28,6 \pm 1,62 (67)	13,5 \pm 1,21 (90)	107 \pm 1,4 (100)	31,5 \pm 0,87 (100)	6 \pm 0,38 (29)
LBHE	396 \pm 7,8 (23)	19,2 (1)	0,5 (1)	154 \pm 4,9 (13)	15,1 \pm 0,59 (23)	5 \pm 0,23 (20)
CAEG	344 \pm 5,4 (53)	9,6 \pm 1,17 (8)	0,4 \pm 0,05 (8)	89 \pm 9,0 (20)	13,3 \pm 0,84 (52)	4 \pm 0,21 (42)
GRHE	199 \pm 5,8 (14)			126 \pm 6,5 (12)	8,0 \pm 0,61 (14)	4 \pm 0,29 (13)
WHIB	774 \pm 22,3 (21)	26,3 \pm 1,92 (8)	1,4 \pm 0,07 (8)	110 \pm 2,8 (21)	43,7 \pm 2,52 (21)	8 \pm 0,36 (6)
BWTE	397 \pm 28,9 (6)	20,1 \pm 1,70 (6)	19,4 \pm 0,51 (5)	150 \pm 7,3 (6)	19,2 \pm 2,34 (6)	75 (1)
FWDU	740 \pm 13,5 (35)	29,4 \pm 1,90 (28)	22,7 \pm 0,38 (28)	102 \pm 4,2 (35)	28,0 \pm 1,15 (35)	71 \pm 4,06 (35)
AACU	704 \pm 80,2 (5)	31,2 \pm 7,90 (5)	16,0 \pm 2,00 (2)	181 \pm 25,2 (5)	33,2 \pm 2,78 (5)	122 \pm 5,46 (5)
BCNH	823 \pm 16,6 (23)	28,8 \pm 5,34 (8)	3,9 \pm 2,87 (7)	163 \pm 3,7 (22)	23,0 \pm 1,15 (22)	11 \pm 0,82 (21)
BAPI	545 \pm 22,1 (7)	18,1 \pm 1,21 (6)	19,0 \pm 1,07 (6)	97 \pm 3,0 (7)	22,6 \pm 1,48 (7)	93 \pm 3,30 (7)

La masa muscular del estómago establece una diferencia evidente entre los grupos de especies depredadoras y granívoras, pero la relación está afectada por las diferencias en talla. Al eliminar este efecto con el índice E_r , sin embargo, se acentúa aún más la separación entre los grupos (Fig. 1).

El Coco Prieto, a pesar de estar considerado históricamente como depredador, presenta los mayores valores en la proporción de la masa del estómago y la masa corporal, superado solo por el Pato de la Florida y superior a todas las demás ciconiformes, excepto al único ejemplar de Garza Azul colectado. En esta especie el estómago representa 5,4 % de su masa corporal, mientras que en las demás zancudas representa como promedio 3,2% (2,4-4,1%) y en los patos 4,5% (3,8-5,1%) (Kruskal-Wallis: $H_{(2, n=160)} = 17,51, P = 0,0002$). En las aves granívoras el estómago es más pesado en relación con la masa corporal, ya que en ellas la maceración de las semillas requiere mayores volúmenes musculares.

Cuando se analizan de forma conjunta los datos de otras variables del sistema digestivo en las especies depredadoras y granívoras, se obtienen evidentes patrones diferenciales (Fig. 2).

En algunas características el Coco Prieto tiende a una ubicación intermedia entre los dos grupos, mientras que en otras se asemeja más a una especie depredadora (ej., longitud de los ciegos) o a las especies granívoras (e.g., longitud del intestino). El

análisis comparativo de la longitud de los ciegos no mostró diferencias con el grupo de las garzas, aunque algunas garzas solo tienen un ciego funcional poco desarrollado y el segundo es un rudimento en la pared del intestino (Corti 1923). El Coco Prieto, sin embargo, presenta los dos ciegos con igual desarrollo.

Por otra parte el grosor de la capa muscular de su estómago es intermedio entre las especies de ambos grupos (Fig. 3). El hecho de tener mayor masa teniendo una capa muscular más delgada que la de los patos obedece al mayor desarrollo del proventrículo, que es mayor y más sacciforme.

Finalmente, cuando se analizan las características del intestino se corrobora este cuadro general. La longitud del intestino es un carácter altamente variable, ya que depende del grado de distensibilidad del órgano y del tiempo que lleve muerto el animal, sin embargo, al igual que con la masa intestinal, aunque hay solapamiento de los grupos, el Coco Prieto se ubica en una posición más afín a las especies granívoras que a las especies depredadoras (Fig. 4).

PATRONES INTRAESPECÍFICOS EN LA MORFOMETRÍA DEL SISTEMA DIGESTIVO EN EL COCO PRIETO

El hecho de que en esta especie exista un marcado dimorfismo sexual (Tabla 3), con los machos mayores, más pesados y de picos más largos, complica el análisis de las estructuras digestivas. Por esta

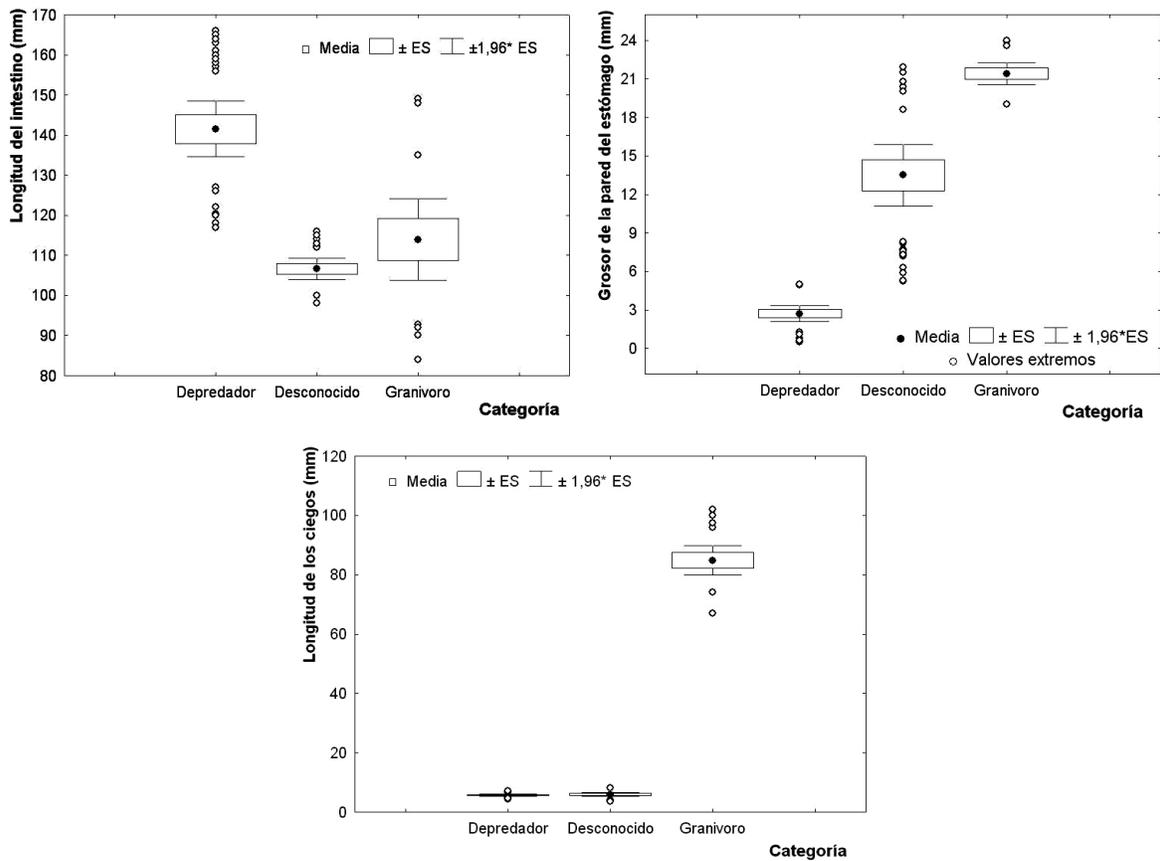


Fig. 2. Comparación de algunas características del sistema digestivo entre los tres grupos de aves estudiadas: depredadoras (zancudas), granívoras (patos) y el Coco Prieto (categoría desconocida).

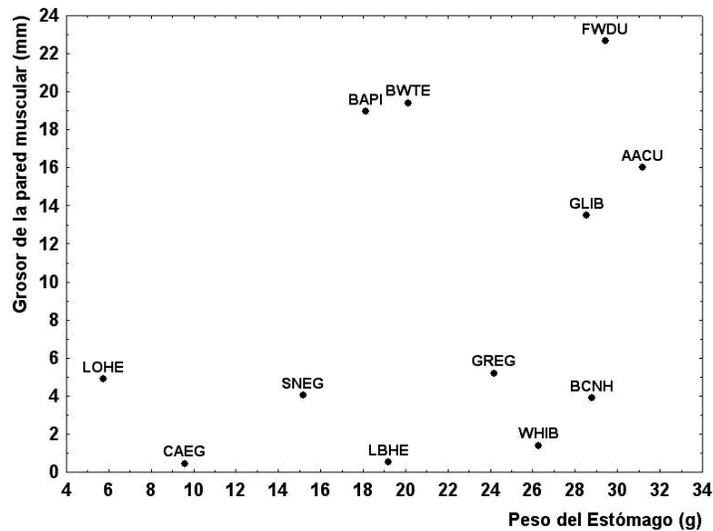


Fig. 3. Grosor promedio de la pared muscular del estómago en las aves acuáticas colectadas en Sur del Jíbaro, Cuba, entre 1994 y 1996.

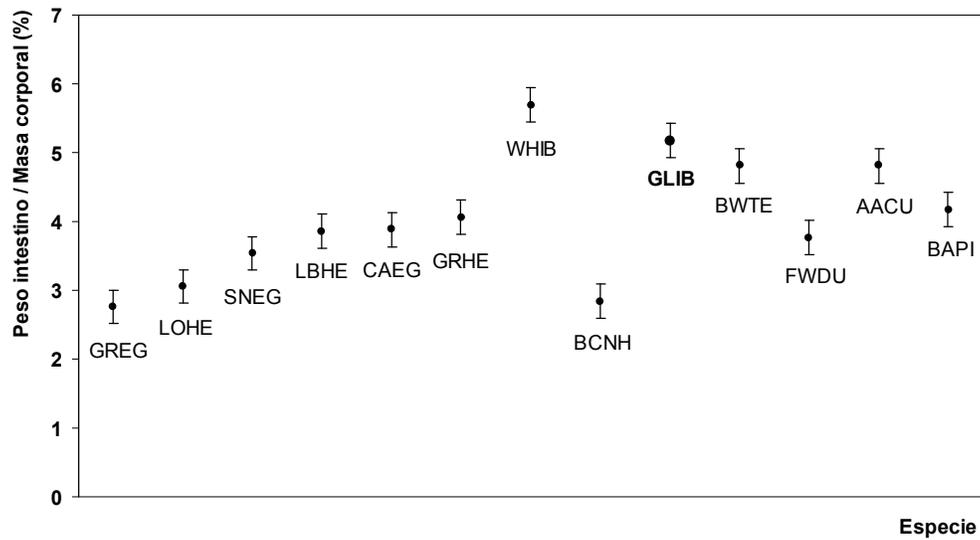


Fig. 4. Masa del intestino relativizada a la masa corporal en las especies de aves acuáticas colectadas en Sur del Jíbaro, Cuba, entre 1994 y 1996.

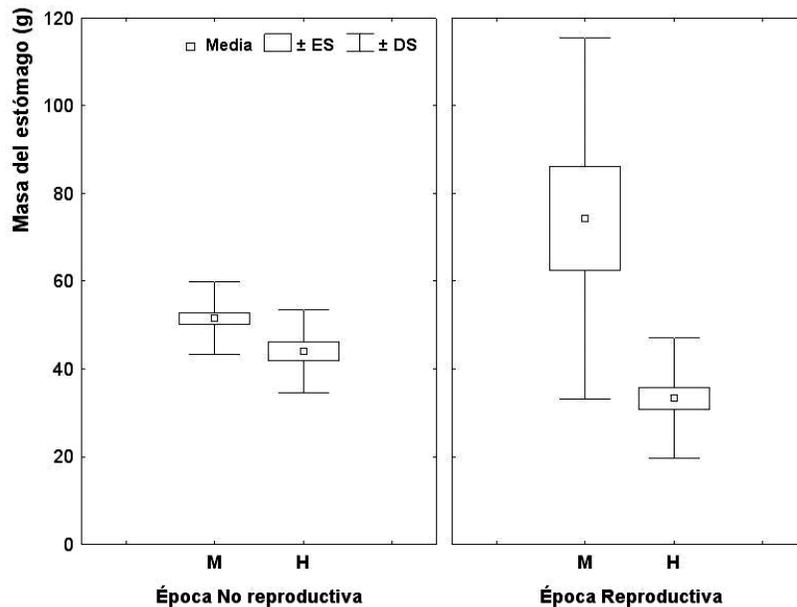


Fig. 5. Variaciones estacionales en la masa del estómago en el Coco Prieto (*P. falcinellus*) en la arrozera Sur del Jíbaro, Cuba, entre 1994 y 1995.

razón, para eliminar estos efectos, en los análisis de varianzas se incluye como covariante la masa corporal y además se calcula el índice E_r .

Al realizar un análisis de clasificación doble para la masa estomacal tomando como efectos la época del año y el sexo, y a la masa corporal como covari-

ante, solo se encontró significación en la interacción sexo-época (Tabla 4). Esto se debe a que en los machos no existe variación estacional en la masa estomacal, pero sí en las hembras, en las que la masa del estómago se reduce en un 37,6% (Fig. 5).

Al estandarizar la masa del estómago en función

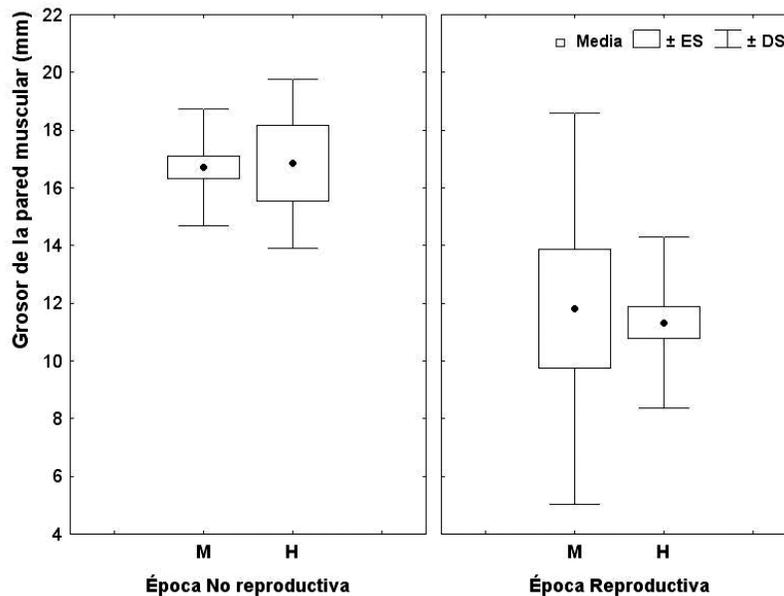


Fig. 6. Cambios en el grosor de la capa muscular del estómago en ambos sexos del Coco Prieto (*P. falcinellus*) entre las etapas reproductiva y no reproductiva, en Sur del Jíbaro, Cuba, entre 1994 y 1996.

Tabla 5. Comparación de las medidas morfométricas del sistema digestivo entre sexos en el Coco Prieto (*P. falcinellus*) en Sur del Jíbaro, Cuba (masas expresadas en g y longitudes en mm).

Variable	Machos ($n = 56$)		Hembras ($n = 48$)		U	P
	Media	E. S.	Media	E. S.		
Masa corporal	680,7	8,3	534,1	10,8	172,5	0,00
Masa del estómago	56,4	2,9	37,4	1,9	489,0	0,00
Grosor PM	15,3	0,7	12,1	0,6	310,0	0,00
Masa del cont. estomacal	20,5	2,8	11,2	1,7	489,0	0,00
Long. del intestino	106,9	1,6	107,1	2,2	1301,5	0,78
Masa del intestino	36,2	0,9	26,2	1,0	440,5	0,00
Ciego medio	7,0	0,6	5,0	0,3	39,3	0,01

de la masa corporal (E_r) el ANOVA da los mismos resultados generales. Solo es significativa la interacción entre los factores, debido a que la relación masa estomacal / masa corporal no cambia entre estaciones en los machos pero sí en las hembras (Fig. 5). En la época reproductiva las diferencias en esta proporción entre sexos se hacen mayores (6,1% en machos y 4,4% en las hembras, $t = 2,47$, $P = 0,018$) en relación con la época no reproductiva donde las diferencias no son significativas ($t = 1,84$, $P = 0,07$).

Comparando el mismo sexo entre estaciones, se observa que en los machos, la masa relativa del estómago no se diferencia ($E_r = 5,4\%$, $t = 1,59$, $P =$

0,11). En las hembras durante la etapa no reproductiva representa el 6,1% de la masa corporal, significativamente mayor que el 4,4% en la etapa reproductiva ($t = 2,89$, $P = 0,006$). El grosor de la pared muscular del estómago es similar entre sexos en cada etapa, pero durante la reproducción ambos sexos muestran una marcada disminución (Fig. 6), no atribuible a la disminución de la masa corporal dada la ausencia de correlación entre estas variables.

La variabilidad en el grosor de la pared muscular del estómago en los machos fue muy superior en la etapa reproductiva (Levene $P < 0,05$).

La longitud del intestino no mostró diferencia

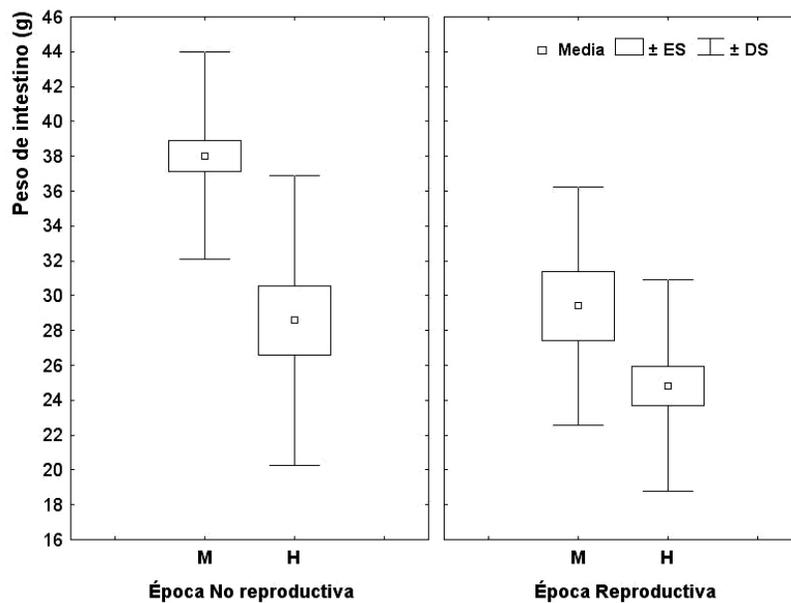


Fig. 7. Diferencias de la masa del intestino del Coco Prieto (*P. falcinellus*) entre sexos y etapas en Sur del Jíbaro, Cuba, entre 1994 y 1996.

significativas en ningún caso debido a la gran variabilidad que ofrece esta medida, que depende significativamente del periodo que lleva de muerto el animal, ya que los cambios en elasticidad / rigidez afectan la certeza de las medidas. Por ello su masa fue la variable considerada con mayor peso en el análisis.

La masa del intestino mostró una variación significativa entre estaciones, pero no entre los sexos (Tabla 5, Fig. 7) aunque si existe interacción entre los efectos. En la etapa de cría, en ambos sexos, la masa intestinal fue significativamente menor que en la otra etapa.

Al analizar los ciegos intestinales (Tabla 6, Fig. 8) solo se encontró un efecto significativo del sexo, no relacionado a las diferencias en tamaño, por lo que esta estructura no refleja cambios estacionales.

DISCUSIÓN

En 1996, Acosta y colaboradores publicaron por primera vez el reporte de un consumo intenso y continuado de granos de arroz por el Coco Prieto en las arrozceras de Sur del Jíbaro donde, además, sus poblaciones se habían incrementado hasta densidades que podían superar los 200 ind / ha, al mismo nivel que especies comunes como la Garza Ganadera y la Garza de Rizos. En el continente americano, sin embargo, la especie ha sido consid-

erada poco abundante pero con una tendencia definida al incremento y en todas las colonias de reproducción de la costa atlántica, incluida La Florida, a finales de la década de 1980, se estimó la existencia de 6 602 parejas (Spendelow y Patton 1988).

En Cuba se consideraba como una especie poco abundante (Garrido y García 1989), sin embargo, en un solo día de conteo en Sur del Jíbaro podían verse más de 10 000 individuos en los años 90 (Acosta *et al.* 2002). De forma paralela a este aumento poblacional, estos autores registraron un consumo estacional de arroz, que alcanzaba 15% de su masa corporal, conjuntamente con un gran número de gastrolitos (hasta 20% de la masa del contenido estomacal).

El uso de recursos vegetales por esta especie solo se conocía de Rahmani y Shobrack (1992) quienes hicieron un reporte puntual de una bandada de Cocos que durante varios días se alimentaron de semillas de sorgo en Arabia Saudita. Sin embargo, a pesar de la carencia de registros históricos de alimentación granívora en esta especie, considerada sondeadora profunda y forrajeadora táctil según su conducta de forrajeo, Acosta *et al.* (1996) señalan que es una adaptación antigua por las características de su estómago, pero advierten que se requieren de más estudios para establecer la naturaleza trófica de la especie.

Tabla 6. Resultados de los análisis de varianzas y covarianzas (ANCOVA) para algunas variables del sistema digestivo del Coco Prieto (*P. falcinellus*), colectados en las arroceras Sur del Jibaro, Cuba, tomando como efectos la época del año y el sexo, y como covariante a la masa corporal.

Fuente de Variación	gl	CM	F	P
Masa del estómago (g)				
Masa corporal	1	585,1	5,39	0,02
Etapas	1	67,84	0,62	0,43
Sexo	1	221,52	2,04	0,16
Interacción	1	1166,44	10,74	0,002
Error	90	100,2		
Grosor de la pared muscular del estómago (mm)				
Etapas	1	298,53	23,67	0,000
Sexo	1	0,36	0,03	0,867
Interacción	1	1,02	0,08	0,777
Error	67	12,61		
Masa del intestino (g)				
Masa corporal	1	386,90	9,86	0,002
Sexo	1	439,20	11,20	0,001
Etapas	1	97,99	2,50	0,12
Interacción	1	202,51	5,16	0,03
Error	99	39,23		
Longitud media de los ciegos (mm)				
Sexo	1	3,23	1,37	0,25
Etapas	1	17,58	7,46	0,01
Interacción	1	8,82	3,74	0,07
Error	23	2,36		

Estos autores citan otras dos fuentes donde se habían observado un cambio dietario similares: Aguilera en los llanos de Venezuela, pero en este caso con rizomas de una planta acuática y citan cierta información de J. V. Huner (com. pers.), en febrero de 1995, sobre algunos individuos de la especie que fueron observados en Louisiana con arroz en sus estómagos. Las mayores diferencias en la morfología del sistema digestivo entre las especies depredadoras y granívoras se expresan en el estómago y el intestino. El alimento de origen vegetal, y particularmente las semillas, no son fácilmente digeribles por lo que las aves adaptadas a este tipo de alimentación tienen un estómago musculoso con fibras radiales y simetría bilateral, que le dan al órgano una estructura compacta y rígida de forma

discoidal. Las aves depredadoras tienen un estómago sacciforme con finas paredes distensibles, y no poseen mecanismos de maceración de los alimentos por lo que representan cámaras de digestión enzimática. Igualmente, el intestino es más largo en las especies vegetarianas, ya que la digestión de las fibras es más lenta y requiere mayor procesamiento, que el alimento de origen animal (Marshall 1960). Anatómicamente los estómagos de los cocos prietos son más similares al patrón vegetariano bilateral en su porción distal, diferenciándose por un proventrículo más amplio y extenso (Fig. 9).

Por las razones mencionadas el análisis de las variaciones en la morfología intestinal puede ayudar a dilucidar más exactamente el papel del cambio dietario en las transformaciones morfológicas de los órganos del sistema digestivo detectadas en *P. falcinellus*.

Cymborowski (1968) y Leznicka (1971) señalan que la relación entre las características del alimento y el desarrollo de la capa muscular del tracto digestivo es algo confirmado por los resultados obtenidos en el estómago muscular. Citan también que es uno de los lugares donde los cambios en la estructura del canal alimentario se manifiestan más a causa de las variaciones en la dieta, llegando a ser de muy rápida manifestación. Por esta razón es lógico suponer que las características particulares del Coco Prieto están asociadas a su dieta local. Moss (1974) sugiere que una especie debe tener el menor estómago posible para una dieta dada, a fin de reducir el costo metabólico de su manutención. La inclusión de granos de arroz, alimento vegetal de mayor contenido de fibras, en la dieta de esta especie debe haber influido en este órgano, de acuerdo a la correlación entre estos parámetros hallada por Moss (1972) y Miller (1975) en especies congéneres. Variaciones estacionales en el estómago como reflejo de cambios estacionales en la dieta han sido descritos en *Cannachites canadensis* (Pendergast y Boag 1973), *Panurus biarnicus* (Spitzer 1972), en *Turdus migratorius* y *Sturnus vulgaris* (Levey y Karasov 1989) y en patos del género *Anas* (Drobney 1984, Paulus 1982, DuBowy 1985, Whyte y Bolen 1985 y Heitmeier 1988), entre muchas otras especies de aves de zonas templadas.

Ahora bien, el estómago es una estructura compleja para el análisis de los efectos de la dieta y de la etapa reproductiva, ya que se ha descrito a este órgano como una reserva de proteínas para sobrellevar el esfuerzo reproductivo (Korshgen 1977). Además, la muestra de hembras colectadas en la etapa reproductiva es menor en talla, y esta dis-

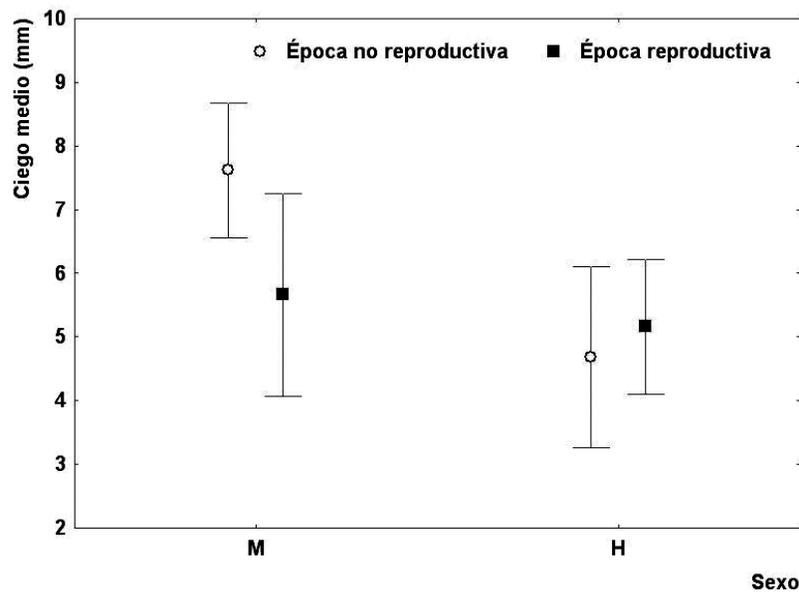


Fig 8. Diferencias en la longitud de los ciegos del Coco Prieto (*P. falcinellus*) entre sexos y etapas en Sur del Jíbaro, Cuba, entre 1994 y 1996.

minución no es explicable únicamente por el esfuerzo reproductivo ya que afecta a estructuras “fijas” como el largo del pico, que no varía como la masa, u otras estructuras cuando el gasto energético es muy alto.

La ausencia de diferencias en el tamaño de los ciegos del Coco Prieto entre estaciones era esperable si se reconoce que, en este grupo de aves, son estructuras casi vestigiales o con funciones no directamente ligadas a la digestión de las fibras, como parece ocurrir en los patos y otras especies típicamente vegetarianas. Los ciegos cólicos o intestinales, cuando funcionales, son estructuras digestivas muy sensibles a cambios en la dieta, sin embargo, la incertidumbre ante su función exacta puede complejizar los análisis (Mattock 1971, Miller 1976, Drobney 1984, McLelland 1989). De cualquier forma Sitna (1965) halló cambios histológicos en los ciegos de *Fulica atra* debido a la comida de que se alimentaba y Leopold (1953) sugiere que, en gallináceas, pueden usarse como indicador de hábitos alimentarios incluso más que el intestino. Los ciegos aparecen en general más desarrollados en herbívoros y en algunos omnívoros, que en carnívoros, pero no necesariamente más que en granívoros.

Todos estos datos parecen sugerir que el sistema digestivo del Coco Prieto está adaptado a una dieta intermedia entre estos tipos, sin embargo, su dieta más que omnívora es estacional pasando de granívoro casi estricto (97% de la masa consumida

es arroz) a depredadora, con solo un 5-7% de granos y el resto de invertebrados acuáticos.

Este cambio coincide con la estación de reproducción, al igual que sucede en varias especies de patos. Sin embargo, a diferencia de aquellos el alimento más energético que es el arroz, no es utilizado frente al gasto reproductivo, sino en la estación opuesta.

Las semillas y los invertebrados que forman la

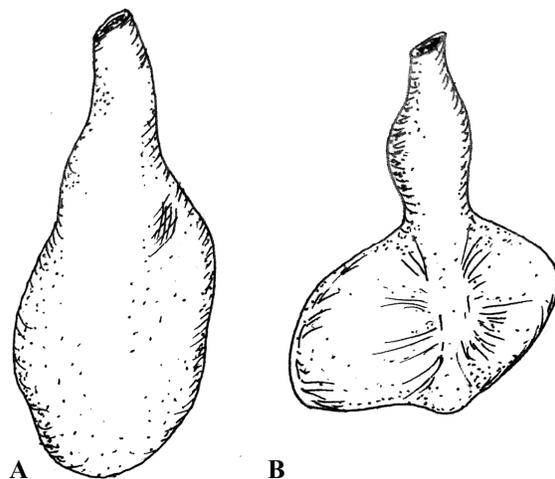


Fig. 9. Estómago típico de una zancuda depredadora (A: *Eudocimus albus*) y del Coco Prieto (B: *P. falcinellus*).

dieta de estas aves acuáticas tienen diferencias marcadas en cuanto a su valor nutricional. Las semillas generalmente tienen altos niveles de carbohidratos y grasas, que les dan elevados contenidos energéticos y relativamente bajos niveles de proteínas. Presentan además mayor cantidad de fibras y sales minerales. Es posible que las primeras etapas del crecimiento de los pichones impliquen necesidades nutricionales particulares y presenten limitaciones, dadas por el grado de maduración de las funciones digestivas, para digerir cualquier tipo de alimento.

La composición de la dieta puede hacer variar también la micromorfología e histología de órganos digestivos como el intestino y los ciegos (Moss 1972, Kehoe y Ankney 1985). Por ejemplo, Cymborowski (1968b) encontró cambios en el grosor de la capa glandular del esófago y del estómago, y cambios en el número de glándulas de la pared estomacal en gaviotas comunes (*Sterna hirundo*) ante dietas manipuladas.

Los cambios en volúmenes de consumo también se reflejan en el sistema digestivo. Se ha descrito en *Chen caerulescens* un aumento en el tamaño del páncreas, hígado, molleja e intestino posterior a la eclosión de los huevos, que se ha explicado como un reflejo de la hiperfagia (Ankney 1977). Durante la incubación esta especie disminuye fuertemente su consumo de alimento lo cual trae una disminución de su masa estomacal causada por atrofia por desuso o por catabolismo activo de las proteínas. También Dykstra y Karasov (1992) encontraron un incremento de 21% en la longitud del intestino en *Troglodytes aedon* con altos niveles de consumo de alimento.

Las características y patrones de variación de las estructuras del sistema digestivo en la población de Coco Prieto de las arroceras Sur del Jíbaro apoyan la reclasificación de esta especie como estacionalmente vegetariana. La extensión de este comportamiento a todo el rango de distribución de la especie aún necesita de investigaciones adicionales aunque es poco probable que los mecanismos biológicos subyacentes en estos cambios tengan una expresión solo local.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a Xavier Ruiz, de la Universidad de Barcelona, por el financiamiento para los viajes de campo y la revisión del manuscrito original.

LITERATURA CITADA

ACOSTA, M., L. MUGICA, C. MANCINA, Y X. RUIZ. 1996. Resource partitioning between Glossy and

White Ibises in a rice field system in southcentral Cuba. *Colonial Waterbirds* 19:65-72.

ACOSTA, M., L. MUGICA, Y P. MARTÍNEZ. 1990. Segregación del subnicho trófico en seis especies de ciconiformes cubanos. *Ciencias Biológicas* 23: 68-81.

ACOSTA, M., L. MUGICA, Y D. DENIS. 2002. Dinámica de los gremios de aves que habitan la arrocera Sur del Jíbaro, Sancti Spiritus, Cuba. *Pitirre* 15:25-30.

ACOSTA, M. 1998. Segregación del nicho en la comunidad de aves acuáticas del agroecosistema arrocero en Cuba. Tesis en opción al grado de Dr. en Ciencias Biológicas. Universidad de La Habana, Cuba.

ANDERSON, W. L. 1972. Dynamics of condition parameters and organ measurement in the Pheasant. *Illinois Natural History Survey Bulletin* 30: 453-498

ANKNEY, C. D. 1977. Feeding and digestive organ size in breeding Lesser Snow Geese. *Auk* 94:275-282.

AUDUBON, J. J. 1839. *Birds of America*. Vol. 2. Roe Lockwood & Sons, New York.

BALAT, F., Y H. GONZÁLEZ. 1982. Concrete data on the breeding of Cuban birds. *Acta Scientiarum Naturalium Academiae Scientiarum Bohemicae Brno* 16(8):1-46.

BARNES, G. G., Y V. G. THOMAS. 1987. Digestive organ morphology, diet and guild structure of North American Anatidae. *Canadian Journal of Zoology* 65:1812-1817.

BAYNARD, O. E. 1912. Food of herons and ibises. *Wilson Bulletin* 81:167-169.

BENT, J. 1926. Life histories of North American marsh birds. *United States National Museum Bulletin* 135:1-392.

CORTI, A. 1923. Contributo alla migliore conoscenza dei diverticoli chiechi dell' intestino posteriore degli uccelli. *Ricordo della Morfologia* 3:211-295.

CYMBOROWSKI, A. 1968a. Variation in the digestive system of five different terns in relation with diet. *Acta Polonica* 5:32-45.

CYMBOROWSKI, B. 1968b. Influences of diet on the histological structure of the gullet and glandular stomach of the Common Tern (*Sterna hirundo* L.). *Zoologica Poloniae* 18:451-468.

DENIS, D., L. MUGICA, M. ACOSTA, Y L. TORRELLA. 1999. Nuevos reportes sobre la época reproductiva de aves acuáticas coloniales en Cuba. *Pitirre* 12(1):7-9.

DENIS, D. 1996. Ecología de la familia Threskior-

- nithidae en las arroceras de Sur del Jíbaro, Cuba. Tesis de diploma. Universidad de La Habana.
- DROBNEY, R. D., Y L. H. FREDERICKSON. 1979. Food selection by Wood Ducks in relation to breeding status. *Journal of Wildlife Management* 43:109-120.
- DROBNEY, R. D. 1980. Reproductive bioenergetics of Wood Ducks. *Auk* 97:480-490.
- DROBNEY, R. D. 1984. Effect of diet on visceral morphology of breeding Wood Ducks. *Auk* 101: 93-98.
- DUBOWY, P. J. 1985. Seasonal organ dynamics in post-breeding male Blue-winged Teal and Northern Shovelers. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 82:899-906.
- DYKSTRA, C. R., Y W. H. KARASOV. 1992. Changes in gut structure and function of House Wrens (*Troglodytes aedon*) in response to increased energy demands. *Physiological Zoology* 65:422-442.
- FREDERICK, P. C., Y K. L. BILDSTEIN. 1992. Foraging ecology of seven species of neotropical ibises (Threskiornithidae) during the dry season in the llanos of Venezuela. *Wilson Bulletin* 104:1-21.
- GARRIDO, O. H., Y F. GARCÍA. 1975. Catálogo de las aves de Cuba. Academia de Ciencias de Cuba, La Habana.
- GROSS, J. E., Z. WANG, Y B. A. WUNDER. 1985. Effects of food quality and energy needs: changes in gut morphology and capacity of *Microtus ochrogaster*. *Journal of Mammalogy* 66:661-667.
- HANCOCK, J. A., J. A. KUSHLAN, Y M. P. KAHL. 1992. Storks, ibises and spoonbills of the world. Academic Press, New York.
- HEITMEYER, M. E. 1988. Changes in visceral morphology of wintering female Mallards (*Anas platyrhynchos*). *Canadian Journal of Zoology* 66: 2015-2018.
- KEHOE, F. P., Y C. D. ANKNEY. 1985. Variation in digestive organ size among five species of diving ducks (*Aythya* spp.). *Canadian Journal of Zoology* 63:2339-2342.
- KORSCHGEN, C. E. 1977. Breeding stress of female eiders in Maine. *Journal of Wildlife Management* 41:360-373.
- LEOPOLD, A. S. 1953. Intestinal morphology of gallinaceous birds in relation to food habits. *Journal of Wildlife Management* 17:197-203.
- LEZNICKA, B. 1971. The effect of the diet on the histological structure of the esophagus and glandular stomach in the Coot (*F. antra*). *Zoologica Poloniae* 21:263-280.
- MARSHALL, A. J. (ed.). 1960. Biology and comparative physiology of birds. Vol. I. Academic Press, New York.
- MASTER, T. L. 1992. Composition, structure, and dynamics of mixed-species foraging aggregations in a southern New Jersey salt marsh. *Colonial Waterbirds* 15:66-74.
- MATTOCKS, J. G. 1971. Goose feeding and cellulose digestion. *Wildfowl* 22:107-113.
- MCLELLAND, J. 1989. Anatomy of the avian cecum. *Journal of Experimental Zoology (suppl.)* 3:2-9.
- MILLER, M. R. 1974. Digestive capabilities, gut morphology, and caecal fermentation in wild waterfowl (genus *Anas*) fed various diets. Tesis en opción al grado de M.S., University of California, Davis, CA.
- MILLER, M. R. 1975. Gut morphology of Mallards in relation to diet quality. *Journal of Wildlife Management* 39:168-173.
- MILLER, M. R. 1976. Caecal fermentation in Mallards in relation to diet. *Condor* 78:107-111.
- MOSS, R. 1972. Effects of captivity on gut lengths in Red Grouse. *Journal of Wildlife Management* 36:99-104.
- MOSS, R. 1974. Winter diets, gut lengths, and interspecific competition in Alaskan Ptarmigan. *Auk* 91:737-746.
- MOSS, R. 1983. Gut size, body weight, and digestion of winter foods by grouse and ptarmigan. *Condor* 85:185-193.
- 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 Dr. en Ciencias Biológicas. Universidad de La Habana, Cuba.
- 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* 19:40-49.
- PAULUS, S. L. 1982. Gut morphology of Gadwalls in Louisiana in winter. *Journal of Wildlife Management* 46:483-489.
- PENDERGAST, B. A., Y D. A. BOAG, 1973. Seasonal changes in the internal anatomy of Spruce Grouse in Alberta. *Auk* 90:307-317.
- PIERSMA, T., A. KOOLHAAS, Y A. DEKINGA. 1993. Interactions between stomach structure and diet choice in shorebirds. *Auk* 110:552-564.
- PRZYSTALSK, A. 1987. Changes in structure and size of alimentary canal during post embryonal development of the Tree Sparrow (*Passer m. montanus* L.). *Acta Biologica Cracoviensia Series Zoologia* 24:93-101.
- RAHMANI, A. R., Y M. Y. SHOBRAK. 1992. Glossy

- Ibises (*Plegadis falcinellus*) and Black-tailed Godwits (*Limosa limosa*) feeding on sorghum in flooded fields in southwestern Saudi Arabia. *Colonial Waterbirds* 15:239-240.
- RICKLEFS, R. E. 1996. Morphometry of the digestive tracts of some passerine birds. *Condor* 98: 279-292.
- RIDGELY, R. S., Y J. A. GWYNNE. 1993. Guía de aves de Panamá, incluyendo Costa Rica, Nicaragua y Honduras. Asociación Nacional para la Conservación de la Naturaleza, Panama.
- SAVORY, C. J., Y M. J. GENTLE. 1976. Changes in food intake and gut size in Japanese Quail in response to manipulation of dietary fibre content. *British Poultry Science* 17:571-580.
- SITNA, B. 1965. Effect of diet on caecal structure in *Fulica atra*. *Zoologica Poloniae* 15:213-230.
- SPENDELOW, J. A., Y S. R. PATTON. 1988. National atlas of coastal waterbird colonies in the contiguous United States, 1976-82. U. S. Fish and Wildlife Service Biological Report 88(5):1-326.
- SPITZER, G. 1972. Jahreszeitliche Aspekte der Biologie der Bartmeise (*Panurus biarmicus*). *Journal of Ornithology* 113:241-275.
- STEVENSON, J. 1933. Experiments on the digestion of food by birds. *Wilson Bulletin* 45:155-167.
- WHYTE, R. J., Y E. G. BOLEN. 1985. Variation in Mallard digestive organs during winter. *Journal of Wildlife Management* 49:1037-1040.