



CANIBALISMO EN *Nycticorax nycticorax* Y DEPREDACIÓN INTERESPECÍFICA DE JUVENILES DE *N. nycticorax* SOBRE PICHONES *Ardea alba* (ARDEIDAE) EN UNA COLONIA MIXTA EN ARGENTINA

Lorena Vanesa Sovrano^{1,2*}, Silvia Alejandra Regner¹, Rodrigo Ezequiel Lorenzón¹, Guillermo Nicolás Ceppi³, Antonio Rocha³ & Adolfo Héctor Beltzer¹

¹ Instituto Nacional de Limnología, Laboratorio de Biodiversidad y Conservación de Tetrápodos, Ciudad Universitaria, Colectora Ruta Nacional, 168, Paraje El Pozo, Santa Fe, Argentina.

² Universidad Autónoma de Entre Ríos, Facultad de Ciencia y Tecnología, Km 10,5, RP11, Oro Verde, Entre Ríos, Argentina.

³ Universidad Nacional del Litoral, Facultad de Humanidades y Ciencias, Ciudad Universitaria, Km 0, RN168, Paraje El Pozo, Santa Fe, Argentina.

Email: lorenavsovrano@hotmail.com (*autora para correspondencia); silvia.regner@gmail.com; adolfohec2001@yahoo.com.ar; roy_lorenzoni@yahoo.com.ar; guilleprincipe@yahoo.com.ar; antonio-.r12@hotmail.com

Resumen: Existen escasos estudios que han documentado canibalismo y depredación entre especies de garzas (Ardeidae) coloniales y las causas que desencadenan estos comportamientos. En este trabajo, se describe el canibalismo de juveniles de *Nycticorax nycticorax* consumiendo pichones conspecíficos menos desarrollados y depredación intraespecífica sobre pichones de *Ardea alba* en un humedal del río Paraná Medio (Santa Fe, Argentina). Las observaciones registradas en una colonia de nidificación durante 2016 se utilizaron para describir los comportamientos relacionados con la alimentación, ataque y defensa de pichones y juveniles. Es el primer registro de canibalismo en colonias de garzas para la región Neotropical. El comportamiento caníbal podría reducir las desventajas generadas por la alta mortalidad de juveniles en condiciones de escasez en la colonia incrementando sus probabilidades de supervivencia.

Palabras claves: canibalismo; comportamiento; depredación interespecífica; garzas; río Paraná.

CANNIBALISM IN *Nycticorax nycticorax* AND INTERSPECIFIC PREDATION BY JUVENILES OF *N. nycticorax* ON *Ardea alba* (ARDEIDAE) IN A MIXED-SPECIES NESTING COLONY IN ARGENTINA: Few studies have documented the presence of cannibalism and predation among colonial heron species (Ardeidae) and the causes of these behaviors. In this study, we describe cannibalism by juveniles of *Nycticorax nycticorax* consuming conspecific younger chicks and predation of these juveniles on chicks of *Ardea alba* in a wetland of the Parana Middle River (Santa Fe, Argentina). During 2016, the observations recorded were used to describe the behaviors related to the feeding, attack and defense of chicks and juveniles. This is the first record of cannibalism in heron colonies in the Neotropical region. The cannibalism could reduce the disadvantages generated by the high mortality of juveniles in the colony, increasing their chances of survival.

Keywords: cannibalism; behavior; heron; interspecific predation; Parana River.

El canibalismo en su sentido amplio se refiere a la depredación intraespecífica (Stanback & Koenig 1992). En general, es poco común en aves debido a las restricciones filogenéticas del grupo tales como rápido crecimiento y la dificultad de la mayoría de las especies de tragar los alimentos enteros (Mock 1984, Stanback & Koenig 1992). Ocasionalmente ocurre por disputas territoriales (Hof & Hazlett 2012, Aldana-Ardila 2020), competencia por alimentos (Soler *et al.* 2022), infanticidio (Parkes 2005) o adquisición de nuevas parejas (Lowney *et al.* 2017). En relación a esto, Bortolotti *et al.* 1991 clasifica a los factores que pueden producir este comportamiento en tres categorías: disturbios humanos, escasez de alimentos y selección sexual. Durante la nidificación, la muerte de los pichones puede deberse a la inanición, el fratricidio (agresiones mortales entre hermanos) o el infanticidio (muerte causada por los progenitores sobre la descendencia), relacionada con la reducción de la nidada (Zieliński 2002). Un estudio reciente, mostró que nidadas grandes y asincrónicas de la Abubilla euroasiática (*Upupa epops*) favorecen el canibalismo de los pichones más desarrollados sobre los pichones pequeños (Soler *et al.* 2022). La depredación de congéneres no emparentados se conoce como heterocanibalismo y es más común en aves marinas coloniales (Stanback & Koenig 1992). Existen registros de canibalismo de huevos y pichones en gaviotas (Parsons 1971, Watanuki 1988, Brown & Lang 1996), cormoranes (Gubiani *et al.* 2012), piqueros (Neves *et al.* 2015), petreles (Grohmann Finger *et al.* 2021), sin embargo, faltan datos sobre los factores que desencadenan este comportamiento (Polski *et al.* 2021) y la frecuencia de ocurrencia en los diferentes taxones (Grohmann Finger *et al.* 2021).

Las garzas (Familia Ardeidae) son especies representativas de los ambientes acuáticos de todo el mundo (Winkler *et al.* 2020). Sin embargo, son escasos los estudios que han documentado eventos de canibalismo y las condiciones de ocurrencia del mismo en poblaciones de garzas. Esta familia no tendría restricciones para ser caníbales, ya que son capaces de tragar presas de gran tamaño completas (*e.g.*, grandes peces u otros vertebrados), por lo que pueden consumir pichones de su misma especie en distintas etapas de desarrollo (Collins 1970). Entre los pocos antecedentes que existen de canibalismo en este grupo taxonómico, Amat & Herrera (1978) y

Pretelli *et al.* (2012) registraron restos de pichones de *Ardea purpurea* y *Ardea cocoi* respectivamente, en el contenido de regurgitados de la misma especie, también Denis & Fortes (2007) registraron un caso aparente de fratricidio y canibalismo en *Butorides virescens*.

En general, las garzas suelen nidificar en colonias mixtas con otras especies zancudas. El éxito reproductivo de las diferentes especies que componen las colonias varía considerablemente según las relaciones interespecíficas e intraespecíficas, las fallas en los nidos y los recursos disponibles (Frederick & Collopy 1989). La nidificación colonial puede tener ventajas como incrementar la vigilancia de los nidos y/o la defensa cooperativa que reduce la depredación (Burger 1984, Kontiainen *et al.* 2009). Aunque supone costos, como la depredación interespecífica e intraespecífica (canibalismo), el cleptoparasitismo, la proliferación de enfermedades y la competencia por recursos (Burger 1984, Sachs *et al.* 2007). Numerosos eventos de depredación interespecífica han sido reportados en aves marinas (Yorio & Quintana 2008, Silva *et al.* 2010) y en colonias de garzas y espátulas (Primelles *et al.* 2009, Santos 2012).

Nycticorax nycticorax (Pelecaniformes, Ardeidae) es una especie cosmopolita (Beltzer *et al.* 2005) con hábitos crepusculares y nocturnos de alimentación, si bien puede alimentarse también durante el día (Maccarone & Bayleigh 2014). Su dieta es muy variada, compuesta principalmente por peces e insectos (Kazantzidis & Goutner 2005), aunque también consumen reptiles, crustáceos, moluscos, arácnidos, pequeños mamíferos, aves y restos vegetales (Hall & Kress 2008, Quiroga *et al.* 2013, Hothem *et al.* 2020). Esta especie coexiste con al menos otras siete especies de la familia Ardeidae en los humedales del Paraná Medio (Argentina), integrando un gremio trófico para el que se han propuesto mecanismos adaptativos de segregación ecológica basados en la utilización diferencial de los recursos (Beltzer *et al.* 2005). La temporada de nidificación de *N. nycticorax* comienza en julio y se extiende hasta marzo en esta región y se realiza en pequeños grupos o en grandes colonias (De la Peña 2015). Los nidos en forma de plataforma se ubican en islas o áreas inundadas. Coloca de tres a cuatro huevos y la incubación es 25 días (Beltzer *et al.* 1997). Ambos padres participan de

la incubación y cuidado de las crías. Los pichones son semialtriciales al eclosionar y dependen del cuidado parental dos meses, aproximadamente (Hothem *et al.* 2020).

N. nycticorax es una especie depredadora oportunista que puede utilizar cualquier presa abundante en el ecosistema o que puede ser fácilmente capturada, por lo que no resulta extraño que acceda a colonias de otras aves para la depredación de pichones (Hall & Kress 2008, Khan 2016, Hothem *et al.* 2020). Como evidencia de esto, algunos autores han informado la depredación interespecífica de *N. nycticorax* sobre colonias mixtas de *Eudocimus albus* y *Ardea alba* (Kale 1965, Stronach 1968), así como la depredación de pichones de *Bubulcus ibis* (Santos 2012). Se han informado casos de canibalismo filial causados probablemente por la negligencia de los progenitores en la atención al nido (Brussee *et al.* 2017). Además, Wolford & Boag (1971) observaron en un regurgitado de *N. nycticorax* un pichón de esta misma especie y Riehl (2006) registró canibalismo por juveniles de *N. nycticorax* en una colonia mixta con *Egretta thula*.

En este estudio se informa eventos de heterocanibalismo y depredación de crías de *Ardea alba* (Pelecaniformes, Ardeidae) por juveniles de *Nycticorax nycticorax* registrados en una colonia de nidificación de un humedal del río Paraná Medio (Argentina). Además, se describen comportamientos de alimentación e independencia de los pichones y los juveniles de *N. nycticorax*, necesarios para la comprensión de los eventos antes nombrados.

El estudio se realizó entre agosto y noviembre de 2016 en un humedal perteneciente a la Reserva Ecológica Ciudad Universitaria (31° 38' N; 60° 40' W), provincia de Santa Fe, Argentina. Este humedal forma parte del valle aluvial del río Paraná, caracterizado por una gran diversidad de especies vegetales (Morrone 2001). El sitio protegido posee un discontinuo albardón perimetral, con una laguna y algunos albardones aislados en su interior (islotas). Las observaciones recolectadas forman parte de un estudio de supervivencia de nidos de aves del Paraná Medio. La colonia tenía aproximadamente 1085 nidos de *N. nycticorax* y 50 nidos de *A. alba* (Sovrano *et al.* 2019), de los que se monitorearon 138 y 23 nidos, respectivamente.

Las observaciones para el registro del

comportamiento de los pichones y el forrajeo de los juveniles se realizaron desde zonas cercanas, a una distancia prudencial para no interferir en el comportamiento (aproximadamente 40 m) y durante observaciones en los recorridos dentro de la colonia. Se observó a ojo desnudo con libreta de campo y empleando prismáticos en la franja horaria comprendida entre las 07:00 a 16:00. Se utilizó el muestreo *ad libitum*, el muestreo focal y la ocurrencia de pautas (Lahitte *et al.* 1998). El primer muestreo consiste en observar y anotar, en general se utilizó esta técnica durante los monitoreos de nidos y cuando sucedían eventos de interés (e.g. alimentación de pichones). El muestreo focal se basó en escoger un individuo o nido elegido al azar y observarlo durante 15 minutos. Por último, el muestreo de ocurrencia de pautas se basó en registrar todos los eventos de interés de un nido o individuo por un lapso de tiempo (Martin & Bateson 1983). Si bien no se logró fotografiar los eventos de canibalismo y depredación debido a la premura de los mismos y a la cantidad de nidos de la colonia, siempre hubo hasta dos observadores cuando ocurrieron. Para describir las observaciones se establecieron tres categorías en base a la edad de los pichones después de la eclosión: neonatos de 0 a 7 días de edad, pichones de 8 a 25 días y juveniles de edad superior a los 26 días.

Las observaciones realizadas sumaron un total de 30 h. A continuación, se describen los comportamientos observados:

Alimentación e independencia de pichones de N. nycticorax

El tiempo de permanencia de los pichones en el nido fue de $25,27 \pm 1,43$ días. En las primeras semanas, el pichón induce a regurgitar y/o retira el alimento del pico de su progenitor. Los pichones neonatos tocan el pico del adulto, cuando logran abrirlo, el adulto regurgita el material pre digerido (alimentación inducida por transferencia). Cuando los pichones tienen dos semanas, el adulto deposita las presas en el nido y los pichones ingieren las presas por sus propios medios (alimentación por despensa).

Aproximadamente a las seis semanas, los juveniles comenzaron a dispersarse en la colonia. En general, formaron grupos con individuos del mismo nido o de nidos vecinos en lo alto de los árboles (5 a 20 individuos por árbol) (Figura 1). Los juveniles realizaron vuelos cortos, ocasionando

disputas territoriales cuando descendieron en árboles donde no residían y disputas por alimento con otros miembros de la colonia (Figura 2). Durante las observaciones matutinas (07:00 a 08:00), se observó forrajear a pequeños grupos de juveniles (3 a 10 individuos) en los bordes de la laguna. Pocos individuos lograron capturar presas como peces, algunos reptiles y anfibios. A modo de ejemplo, de cinco de juveniles que fueron observados alimentándose durante al menos 3 min, sólo uno capturó una presa.

Canibalismo en *N. nycticorax*

Los eventos de canibalismo de *N. nycticorax* fueron registrados en las dos primeras semanas de septiembre. Se observó en tres casos ($n=3$) la matanza directa e ingestión de los pichones neonatos *N. nycticorax* por parte de juveniles de *N. nycticorax*. Grupos de juveniles con aproximadamente 6 a 8 semanas de edad detectaron a posibles presas, es

decir, a pichones neonatos de la misma especie ($n=3$) cuando los progenitores estuvieron ausentes. Se acercaron o sobrevolaron los nidos capturando a los pichones neonatos. Una vez que manipularon la presa, la ingirieron rápidamente.

Depredación interespecífica

Una vez que comenzaron a volar, los juveniles de *N. nycticorax* acecharon los nidos de *A. alba* cuando los padres desatendían o estaban ausentes en el nido. Los pichones de *A. alba* exhibieron comportamientos de amenaza cuando un intruso se acercaba o sobrevolaba el nido (patrones de ostentación corporales y de presunción) y *display* de ataque (lanzar picotazos), que acompañaban con llamadas a los adultos (vocalizaciones constantes e intensas). Cuando los adultos regresaban al nido, ahuyentaban a los juveniles de *N. nycticorax*. Sin embargo, mientras los ahuyentaban, otros individuos de *N. nycticorax* se acercaban al nido



Figura 1. Grupos de juveniles de *Nycticorax nycticorax* en una colonia mixta del Paraná Medio.

Figure 1. Group of *Nycticorax nycticorax* juveniles in a mixed colony of the Middle Paraná.



Figura 2. Grupo de juveniles de *Nycticorax nycticorax* disputando alimento en la copa de los árboles.

Figure 2. Group of *Nycticorax nycticorax* juveniles fighting for food.

y tenían acceso a los pichones. En consecuencia, cuando estas estrategias defensivas no fueron eficaces y ante el descuido ($n=3$) o ausencia de los adultos ($n=2$), los juveniles de *N. nycticorax* capturaron en vuelo a pichones neonatos de *A. alba*. Estas observaciones de depredación interespecífica fueron registradas en las dos primeras semanas de septiembre. En un episodio, un juvenil de *N. nycticorax* capturó un pichón en un nido de *A. alba* y se desplazó a ramas más bajas con la presa, donde lo atacaron otros juveniles de su misma especie para quitarle el pichón, provocando la caída del mismo.

Durante las observaciones, se registraron ataques e intentos de depredación de juveniles de *N. nycticorax* a pichones neonatos de *N. nycticorax* y de *A. alba* (Figura 3), ubicados en nidos cercanos a la copa de los árboles y rodeados por grupos de juveniles (e.g. 35% nidos baja altura y 65% nidos cercanos a la copa). En 16 nidos de *N. nycticorax* y en cinco nidos de *A. alba*, las crías aún sin capacidad de vuelo desaparecieron del nido durante los

monitoreos. Como ejemplo, un pichón neonato fotografiado a las 8:30 (Figura 4) desapareció del nido a las 10:30 del mismo día, estando este nido rodeado de juveniles. Por lo tanto, la ausencia repentina de los pichones del nido puede estar relacionada con la depredación por juveniles de *N. nycticorax*. En el área de la colonia, no se encontraron mamíferos depredadores, aunque en ocasiones se observó aves rapaces sobrevolando (e.g., *Caracara plancus*) y serpientes (e.g., *Hydrodynastes gigas*).

Los eventos de depredación interespecífica (*N. nycticorax* sobre *A. alba*) y heterocanibalismo (*N. nycticorax* sobre *N. nycticorax*) coincidieron con la disminución del número de adultos en el área a principios de septiembre. En este mismo periodo, se registraron más de 800 pichones y juveniles muertos en el suelo. Los análisis de laboratorio y necropsias, indicaron que los individuos presentaron muy baja condición corporal y estómagos con escaso contenido, indicando muerte por inanición (Sovrano *et al.* 2019).

Existen escasos estudios donde se informan



Figura 3. Pichón de *Nycticorax nycticorax* herido en la cabeza por el ataque de juveniles de la misma especie.
Figure 3. *Nycticorax nycticorax* chick injured in the head by the attack of juveniles of the same species.



Figura 4. Pichón neonato de *Nycticorax nycticorax* en su nido, fotografiado a las 8:30 y desaparecido dos horas después.

Figure 4. *Nycticorax nycticorax* neonatal chick in its nest photographed at 8:30 am and disappeared two hours later.

casos de depredación entre garzas y canibalismo a escala colonial (Parkes 2005, Riehl 2006, Brussee *et al.* 2017), siendo este el primer registro de canibalismo en *N. nycticorax* para la región

Neotropical. Una hipótesis explorada en un estudio en la misma colonia (Sovrano *et al.* 2019) podría explicar esta conducta. Esta hipótesis sugiere que la baja disponibilidad de alimentos debido al

abandono repentino de sus progenitores en edades donde aún depende de ellos para su alimentación, provocó la muerte por inanición de los pichones y juveniles. El abandono antes de lo habitual puede deberse a la escasez de alimentos para mantener a los pichones (Schreiber & Burger 2002) o disturbios humanos (Sovrano *et al.* 2019). En este contexto, los pichones *hambrientos* comenzaron la depredación, de manera oportunista, de sus congéneres menos desarrollados. Del mismo modo, Riehl (2006) observó canibalismo en *N. nycticorax* especialmente cuando las presas son limitadas. Los pichones de *A. purpurea* pueden llegar a ser caníbales, posiblemente en períodos de escasez de alimentos en las temporadas de reproducción (Walmsley 1974, Amat & Herrera 1978). En un estudio sobre cormoranes (*Phalacrocorax nigrogularis*), observaron a juveniles consumir pichones más jóvenes y concluyeron que este comportamiento puede deberse a un período de inanición forzada, provocado por el abandono de los padres en el último período de cría (Gubiani *et al.* 2012). Aunque, el pichón neonato tiene poco valor alimenticio puede proporcionar un alimento crucial durante estos periodos de escasez (Bortolotti *et al.* 1991). Las limitaciones alimentarias crónicas pueden desencadenar la muerte de pichones y/o la pérdida de su condición corporal, así como un comportamiento caníbal (Bortolotti *et al.* 1991). En especies depredadoras oportunistas como *N. nycticorax*, la nidificación colonial puede ser una ventaja para encontrar y capturar presas fácilmente (Burger 1984), los pichones neonatos (menos desarrollados) resultan presas potenciales puesto que difieren ligeramente de las presas que consumen habitualmente. Teniendo en cuenta lo anterior, el canibalismo y la depredación en las colonias numerosas y mixtas puede ser una conducta que ocurre debido a la disponibilidad de presas cercanas y de fácil captura en períodos de baja oferta de recursos. Polis (1981), en su revisión sobre la evolución del comportamiento intraespecífico, señala al canibalismo como una conducta adaptativa con ventajas para la población. Si el canibalismo reduce la población, los individuos sobrevivientes tendrán más alimento, aumentando su supervivencia y acelerando su crecimiento. Las desventajas del canibalismo serán menos severas que la inanición o el fracaso reproductivo, debido a una inadecuada nutrición (Pájaro 1998).

Existe escasa información sobre la dieta y comportamiento de las crías de *N. nycticorax* una vez que abandonan el nido y comienzan a independizarse, si bien se conoce su desplazamiento en el área de nidificación buscando presas y que son incapaces de pescar y cazar efectivamente (Riehl 2006), dependiendo de sus progenitores para asegurar su supervivencia (Bó & Darrieu 1993). La competencia por el territorio en juveniles de *N. nycticorax*, no obstante, también puede relacionarse con el comportamiento descrito (Noble *et al.* 1938, Riehl 2006). Noble *et al.* (1938) interpreta que los volantones permanecen en su árbol natal, reconocen a sus compañeros y comienzan a defender su territorio al abandonar el nido con presas accesibles. Los grupos estuvieron formados por hasta 20 individuos y fueron más numerosos que otros registros (Riehl 2006).

Son necesarios mayor cantidad de estudios que permitan conocer la frecuencia de este comportamiento en *N. nycticorax* para determinar los factores causales, así como el impacto sobre otras especies de Ardeidae y su especie en la supervivencia de nidos y la vida colonial.

AGRADECIMIENTOS

A Pablo Capovilla por su registro fotográfico. A los dos revisores anónimos y editor de la revista que contribuyeron a la mejora de este manuscrito.

REFERENCIAS

- Aldana-Ardila, O. 2020. An intraspecific mortal attack between Reddish Egrets (*Egretta rufescens*) in Northern Colombia. *The Wilson Journal of Ornithology*, 132 (4), 1020-1022. DOI: 10.1676/1559-4491-132.4.1020
- Amat, J. A. & Herrera, C. M. 1978. Alimentación de la garza imperial en las Marismas de Guadalquivir durante el período de nidificación. *Ardeola*, 24, 95-104.
- Beltzer, A. H., Quiroga, M. & Schnack, J. 2005. Algunas Ardeidas del valle de inundación del río Paraná: consideraciones sobre el nicho ecológico y mecanismos de aislamiento. *Miscelánea*, 14, 499-526.
- Bó, N. A. & Darrieu, C. A. 1993. Aves: Ciconiiformes: Ardeidae y Ciconiidae. Fascículo 1B, En Z. Ageitos de Castellanos (Ed.) Fauna de

- Agua Dulce de la República Argentina. La Plata: PROFADU (CONICET), Museo de La Plata: p. 59.
- Bortolotti, G.R. Wiebe, K.L. & Iko, W.M. 1991. Cannibalism of nestling American kestrels by their parents and siblings. *Canadian Journal of Zoology*, 69(6), 1447-1453. DOI: 10.1139/z91-205.
- Brown, K. M. & Lang, A. S. 1996. Cannibalism by color-banded Ring-billed Gulls. *Colonial Waterbirds*, 121-123.
- Brussee, B. E., Coates, P. S., Dwight, I. A. & Young, L. G. 2017. Observations of Indirect Filial Cannibalism in Response to Nest Failure of Black-crowned Night-Herons (*Nycticorax nycticorax*). *The Wilson Journal of Ornithology*, 129(2), 390–394. DOI: 10.1676/16-013.1.
- Burger, J. 1984. Grebes nesting in gull colonies: protective associations and early warning. *The American Naturalist*, 123(3), 327-337.
- Collins, C. T. 1970. The Black-Crowned Night Heron as a Predator of Tern Chicks. *Auk*, 87(3), 584-586.
- De la Peña, M. R. 2015. *Aves Argentinas: huevos y nidos*. Buenos Aires: Eudeba, Ediciones UNL: p. 494.
- Denis, D. & Fortes, H. 2007. Apparent siblicide and attempted cannibalism among Green Heron (*Butorides virescens*) nestlings in Birama Swamp, Cuba. *Journal of Caribbean Ornithology*, 20, 58-60.
- Frederick, P. C. & Collopy, M. W. 1989. Nesting success of five ciconiiform species in relation to water conditions in the Florida Everglades. *The Auk*, 106(4), 625-634.
- Grohmann Finger, J. V., Corá, D. H., Petry, M. V. & Krüger, L. 2021. Cannibalism in southern giant petrels (*Macronectes giganteus*) at Nelson Island, Maritime Antarctic Peninsula. *Polar Biology*, 44(6), 1219-1222. DOI: 10.1007/s00300-021-02859-8
- Gubiani, R., Benjamin, S. & Muzaffar, S. B. 2012. First record of cannibalism in Socotra cormorants (*Phalacrocorax nigrogularis*): large, immature birds opportunistically feed on younger conspecifics. *Waterbirds*, 35(2), 338-341. DOI: 10.1675/063.035.0215
- Hall, S. & Kress, S. 2008. Diet of Nestling Black-crowned Night-herons in a Mixed Species Colony: Implications for Tern Conservation. *The Wilson Journal of Ornithology*, 120, 637-640. DOI: 10.1676/07-035.1.
- Hausfater, G. R. & Hrdy, S. B. 2017. *Infanticide: comparative and evolutionary perspectives*. New York: Routledge: p.638. DOI: 10.4324/9780203788608
- Hof, D. & Hazlett, N. 2012. Mortal combat: an apparent intraspecific killing by a male Black-capped Chickadee. *Journal of Field Ornithology*, 83(3), 290-294. DOI: 10.1111/j.1557-9263.2012.00377.x
- Hothem, R. L., Brussee, B. E., Davis Jr., W. E., Martínez-Vilalta, A., Motis A. & Kirwan G. M. 2020. Black-crowned Night-Heron (*Nycticorax nycticorax*), versión 1.0. In Billerman, S.M (Ed.). *Birds of the world*. Cornell Lab of Ornithology. DOI: 10.2173/bow.bcnher.01
- Kale, H. W. 1965. Nestling predation by herons in a Georgia heronry. *Oriole*, 30, 69-70.
- Kazantzidis S. & Goutner, V. 2005. The diet of nestlings of three Ardeidae species (Aves, Ciconiiformes) in the Axios Delta, Greece. *Belgian Journal of Zoology*, 135, 165-170.
- Khan, K. A. 2016. The Predation on the Nestlings of Little Cormorant (*Microcarbo niger*) by Black-Crowned Night Heron (*Nycticorax nycticorax*) in Sheikha Jheel, Aligarh, Uttar Pradesh, India. *Indian Forester*, 142(10), 1024-1025.
- Kontianen, P., Pietiäinen, H., Huttunen, K., Karell, P., Kolunen, H. & Brommer, J. E. 2009. Aggressive Ural owl mothers recruit more offspring. *Behavioral Ecology*, 20(4), 789-796. DOI:10.1093/beheco/arp062
- Lahitte, H. B., Ferrari, H. R. & Banegas, P. C. 1998. *Manual de Etología: sobre las técnicas de observación, registro y análisis*. La Plata: ECA: p. 181.
- Lowney, A., Green, K., Ngomane, B. P. & Thomson, R. L. 2017. Mortal combat: intraspecific killing by an African pygmy-falcon (*Polihiherax semitorquatus*) to acquire new mate and territory. *Journal of Raptor Research*, 51(1), 89-91. DOI: 10.3356/JRR-16-64.1
- Maccarone, A. D. & Bayleigh, L. H. 2014. Diurnal and Nocturnal Foraging Activity by Black-crowned Night-Herons (*Nycticorax nycticorax*) At an Artificial Weir. *Waterbirds*, 37(2), 220-224. DOI: 10.1675/063.037.0211.
- Martin, P. & Bateson, P. 1983. *Measuring Be-*

- haviour. Cambridge: Cambridge University Press: p. 171.
- Mock, D. W. 1984. Infanticide, siblicide, and avian nestling mortality. In G. Hausfater & S.B. Hrdy (Eds.), *Infanticide: comparative and evolutionary perspective*. pp. 3-30. New York: Aldine.
- Morrone, J. J. 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. Zaragoza: Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA): p. 148.
- Noble, G. K., Wurm, M. & Schmidt, A. 1938. Social behavior of the Black-crowned Night Heron. *Auk*, 55, 7-40. DOI: 10.2307/4078495.
- Neves, F. M., Mancini, P. L., Marques, F. P., Nunes, G. T. & Bugoni, L. 2015. Cannibalism by brown booby (*Sula leucogaster*) at a small tropical archipelago. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 23(3), 299-304. DOI: 10.1007/BF03544295
- Pájaro, M. 1998. El canibalismo como método regulador denso-dependiente de mortalidad natural en la anchoíta argentina (*Engraulis anchoita*). Su relación con las estrategias reproductivas de la especie. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata. p. 187.
- Parkes, M. 2005. Inter-nest infanticide in Ardeids. *Waterbirds*, 28, 256-257. DOI: 10.1675/1524-4695(2005)028[0256:IIIA]2.0.CO;2.
- Parsons, J. 1971. Cannibalism in herring gulls. *British Birds*, 64(12), 528-537.
- Polis, G. A. 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 12, 225-251. DOI: 10.1146/annurev.es.12110181.001301.
- Pretelli, M. G., Josens, M. L. & Escalante, A. H. 2012. Breeding Biology at a Mixed Species Colony of Great Egret and Cocoi Heron in a Pampas Wetland of Argentina. *Waterbirds*, 35(1), 35-43. DOI: 10.1675/063.035.0104.
- Primelles, J. P., Ramírez, M. & Denis, D. 2009. Algunos aspectos de la reproducción de la Sevilla (*Ajaja ajaja*) en Cayo Sabinal, Cuba. *Journal of Caribbean Ornithology*, 22, 75-82.
- Quiroga, M., León, E., Beltzer, A. & Olguín, P. 2013. Diet of Black-crowned Night-herons (*Nycticorax nycticorax*) in a Wetland of the Parana River's Alluvial Valley. *Ekoloji*, 88, 43-50. DOI: 10.5053/ekoloji.2013.886.
- Riehl, C. 2006. Widespread Cannibalism by Fledglings in a Nesting Colony of Black-Crowned Night- Herons. *The Wilson Journal of Ornithology*, 18(1), 101-104. DOI:10.1676/04-119.1.
- Sachs, J. L., Hughes, C. R., Nuechterlein, G. L. & Buitron, D. 2007. Evolution of coloniality in birds: a test of hypotheses with the red-necked grebe (*Podiceps grisegena*). *Auk*, 124(2), 628-642.
- Santos, K. K. 2012. Predação de ninhegos de *Bubulcus ibis* por *Nycticorax nycticorax* e breve caracterização de um ninhal poliespecífico no campus da UFLA, Lavras, Minas Gerais, Brasil. *Atualidades Ornitológicas*, 167, 12-15.
- Schreiber, E. A. & Burger, J. 2001. Breeding biology, life histories, and life history-environment interactions in seabirds. In Schreiber, E.A. & Burger, J. (Eds.), *Biology of marine birds*. pp. 235-280. Florida: CRC press.
- Silva, L., Gatto, A., García, G. & Yorío, P. 2010. Cambios en la interacción de depredación entre la Gaviota cocinera (*Larus dominicanus*) y los gaviotines reales (*Thalasseus maximus*) y pico amarillo (*Thalasseus sandvicensis euygnathus*) en Punta León, Argentina. *Ornitología Neotropical*, 21(4), 479-487.
- Soler, J. J., Martín-Vivaldi, M., Nuhlíčková, S., Ruiz-Castellano, C., Mazorra-Alonso, M., Martínez-Renau, E., Eckenfellner, M., Svetlík J. & Hoi, H. 2022. Avian sibling cannibalism: Hoopoe mothers regularly use their last hatched nestlings to feed older siblings. *Zoological research*, 43(2), 265. DOI: 10.24272/j.issn.2095-8137.2021.434
- Sovrano, L. V., Beltzer, A. H., Regner, S. A., Graudo, A. R., Colombo, V. C., Perusini, R., Saravia-Pietropaolo, M. J., Arce, S. A, Ruiz, F. & Beldomenico, P. M. 2019. Inusual mortandad de pichones y juveniles de Garza Bruja *Nycticorax nycticorax* (Ardeidae) en una nueva colonia nidificante en el centro de Argentina. *Caldasia*, 41(2), 257-267. DOI: 10.15446/caldasia.v41n2.71255.
- Stanback, M. T., & Koenig, W. D. 1992. Cannibalism in birds. In Elgar, M.A. & Crespi, B.J. (Eds.), *Cannibalism: ecology and evolution among diverse taxa*, pp. 277-298. Oxford: Oxford University Press.
- Stronach, B. W. H. 1968. The Chagana heronry in Western Tanzania. *Ibis*, 110, 345-348. DOI: 10.1111/j.1474-919X.1968.tb00043.x

- Walmsley, J. G. 1974. Cannibalisme chez des poussins de Hérons pourprés *Ardea purpurea* en Camargue. *Alauda*, 42, 336-337.
- Watanuki, Y. 1988. Intraspecific predation and chick survival: comparison among colonies of Slaty-backed Gulls. *Oikos*, 194-202.
- Winkler, D. W., Billerman, S. M. & Lovette, I. J. 2020. Herons, Egrets, and Bitterns (Ardeidae), versión 1.0. In S. M. Billerman, B. K. Keeney, P. G. Rodewald & T. S. Schulenberg (Eds.). *Birds of the World*. Ithaca: Cornell Lab of Ornithology. DOI: 10.2173/bow.ardeid1.01.
- Wolford, J. W. & Boag, D. A. 1971. Food habits of Black-crowned Night Herons in southern Alberta. *Auk*, 88, 435-437. DOI: 10.2307/4083898.
- Yorio, P. & Quintana, F. 2008. Predation by Kelp Gulls *Larus dominicanus* at a mixed-species colony of Royal Terns *Sterna maxima* and Cayenne Terns *Sterna eurygnatha* in Patagonia. *Ibis*, 139(3), 536-541. DOI: 10.1111/j.1474-919X.1997.tb04670.x
- Zieliński, P. 2002. Brood reduction and parental infanticide- are the White Stork *Ciconia ciconia* and the Black Stork *C. nigra* exceptional? *Acta Ornithologica*, 37, 113-119. DOI: 10.3161/068.037.0207.

Submitted: 10 January 2022

Accepted: 20 July 2022

Published online: 12 August 2022

Associate Editor: Sara Almeida