

# REVISTA NICARAGUENSE DE BIODIVERSIDAD

N° 26.

ENERO 2018

---

## FILOGENIA DE LOS GÉNEROS DE ARDEIDAE (CICONIIFORMES)

Ricardo J. Pérez A. & Ana María Jiménez M.



PUBLICACIÓN DEL MUSEO ENTOMOLÓGICO  
ASOCIACIÓN NICARAGÜENSE DE ENTOMOLOGÍA  
LEON - - - NICARAGUA

**La Revista Nicaragüense de Biodiversidad** (ISSN 2413-337X) es una publicación que pretende apoyar a la divulgación de los trabajos realizados en Nicaragua en este tema. Todos los artículos que en ella se publican son sometidos a un sistema de doble arbitraje por especialistas en el tema.

**The Revista Nicaragüense de Biodiversidad** (ISSN 2413-337X) is a journal created to help a better divulgation of the research in this field in Nicaragua. Two independent specialists referee all published papers.

### Consejo Editorial

**Jean Michel Maes**  
Editor General  
Museo Entomológico  
Nicaragua

**Milton Salazar**  
Herpetonica, Nicaragua  
Editor para Herpetología.

**Eric P. van den Berghe**  
ZAMORANO, Honduras  
Editor para Peces.

**Liliana Chavarría**  
ALAS, El Jaguar  
Editor para Aves.

**Arnulfo Medina**  
Nicaragua  
Editor para Mamíferos.

**Oliver Komar**  
ZAMORANO, Honduras  
Editor para Ecología.

**Estela Yamileth Aguilar  
Álvarez**  
ZAMORANO, Honduras  
Editor para Biotecnología.

**Indiana Coronado**  
Missouri Botanical Garden/  
Herbario HULE-UNAN León  
Editor para Botánica.

---

**Foto de Portada:** Garza azul menor (*Egretta caerulea*) (Foto: Oscar López).

## FILOGENIA DE LOS GÉNEROS DE ARDEIDAE (CICONIIFORMES)

Ricardo J. Pérez A.<sup>1</sup> & Ana María Jiménez M.<sup>1</sup>

### RESUMEN

La finalidad es dar a conocer la filogenia de Ardeidae basada en 10 caracteres morfológicos y conductuales seleccionados en 13 géneros de ejemplares. Una vez establecido el estado de los caracteres, se construyó la matriz de datos, la cual fue analizada con el método de Branch and Bound y PAUP, y así obtener los cladogramas posibles que pudieran reflejar la filogenia de Ardeidae, los cuales con el método de parsimonia se seleccionó el árbol número 14 de los 23 que se habían establecidos. Se encontró que los géneros de garzas diurnas (*Ardea*, *Ardeola*, *Butorides* y *Pilherodius*) forman un grupo hermano de las garzas nocturnas (*Nyctinassa*, *Nycticorax*, *Gorsachius* y *Cochlearius*) demostrando la relación monofilética más estrecha entre estos taxa y que son más apomórficos, mientras que los géneros de mirasoles (*Botaurus* e *Ixobrychus*), y la garza tigre fueron clados más plesiomórficos. Estos resultados fueron sustentados con estudios de vocalizaciones, bioquímicos, conductuales, esqueléticos encontrados en la literatura.

**PALABRAS CLAVES:** Filogenia, Ardeidae, garzas, caracteres morfológicos, apomórficos, plesiomórficos.

---

1: Museo de Vertebrados, Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología, Universidad de Panamá. [museover@up.ac.pa](mailto:museover@up.ac.pa) y [rijperez@yahoo.com](mailto:rijperez@yahoo.com)

## ABSTRACT

The objective of this paper is proposing a phylogeny of Ardeidae based on 10 morphological and behavioral characters in 13 genera. Once established the state of the characters, a data matrix was built and analyzed with the Branch and Bound method and PAUP, to get the possible cladograms that could reflect the phylogeny of Ardeidae, whose with the parsimony method selected the tree number 14 of the 23 trees that had been established. Results showed that the genera of day-herons (*Ardea*, *Ardeola*, *Butorides* and *Pilherodius*) are sister group of the night-heron (*Nyctinassa*, *Nycticorax*, *Gorsachius* y *Cochlearius*), showing the narrow monophyletic relationship between these taxa and also more apomorphics. Botaurini genera (*Botaurus* and *Ixobrychus*), and tiger-heron were clades more plesiomorphics. These results were similar to vocalizations, biochemistry, behavior and skeleton studies found in the literature.

**KEY WORDS:** Phylogeny, Ardeidae, herons, morphological characters, apomorphic, plesiomorphic.

## INTRODUCCIÓN

El objetivo principal de una clasificación biológica es que el ordenamiento propuesto refleje las relaciones evolutivas (filogenéticas) de los organismos. Sin embargo, encontrar las relaciones evolutivas entre los diferentes grupos de aves no ha sido tarea fácil, pues hay que basarse en indicios a veces muy sutiles, como ciertas estructuras, patrones de conducta o evidencia bioquímica que puedan indicar cuáles grupos son los parientes *más cercanos* entre sí porque provienen de un ancestro común inmediato (Navarro & Benítez, 1995).

Las primeras clasificaciones de las aves son obras de los grupos indígenas del mundo, que agruparon las aves de acuerdo a características morfológicas fácilmente observables, como el tamaño de las patas, la forma del pico y sus hábitos. Griegos y romanos, posteriormente, hicieron una clasificación más avanzada (Navarro & Benítez, 1995).

Los científicos del Medievo y del Renacimiento también basaron su ordenamiento de las aves en sus caracteres externos y su conducta. De acuerdo con ellos, las garzas podían clasificarse de manera general en zancudas, el cual fue seguido por trabajos científicos como los de Lamarck, Buffon y Cuvier, todos los famosos naturalistas franceses del siglo XIX (Navarro & Benítez, 1995).

La teoría evolutiva de Charles Darwin, aparecida a mediados del siglo XIX, revolucionó la concepción de la clasificación biológica. Los ornitólogos empezaron a estudiar con detenimiento las estructuras internas de las aves, los plumajes, los huesos y la conducta, de modo que se obtuvieron nuevas pistas acerca de la compleja historia filogenética del grupo (Navarro & Benítez, 1995).

La clasificación más utilizada por los ornitólogos hasta fechas recientes fue la propuesta por Alexander Wetmore, quien durante muchas décadas de trabajo fue capaz de recopilar la información existente sobre anatomía, fisiología, ecología y distribución, además de aportar muchos datos producto de su propio trabajo con aves fósiles. Se ha observado que la mayor parte de los taxa reconocidos por Wetmore son grupos naturales, lo que significa que reflejan acertadamente las relaciones evolutivas de los grupos. Este esquema fue seguido por Ernst Mayr, Erwin Stressemann y Dean Amadon. Las modificaciones más recientes a este ordenamiento provienen del consenso de la Unión de Ornitólogos Americanos (AOU por sus siglas en inglés), que es el organismo oficial de nomenclatura y clasificación para las aves de Norte y Centroamérica (Navarro & Benítez, 1995).

Sin embargo, muchas preguntas sobre la clasificación de las aves aún quedan sin resolverse, y el advenimiento de métodos nuevos en la sistemática y el análisis de nuevos caracteres ha modificado profundamente la concepción que se tenía sobre las relaciones del grupo. Principalmente la llegada del cladismo, método taxonómico que requiere del conocimiento de grupos monofiléticos y del análisis de caracteres, ha hecho grandes contribuciones al estudio de la filogenia de las aves, como lo demuestran los trabajos hechos por Joel Cracraft y Robert Raikow, entre otros, quienes han estudiado bajo ese enfoque los caracteres morfológicos (Navarro & Benítez, 1995).

La similitud externa de muchas aves acuáticas vadeadoras, de patas y cuellos largos, hizo que se agruparan en el Orden Ciconiiformes, o aves Zancudas. Recientemente investigaciones indican que este grupo no es natural, sino que está formado por aves que han convergido estructuralmente por un tipo de alimentación y hábitat similar (Navarro & Benítez, 1995).

El Orden Ciconiiformes incluye las aves vadeadoras con patas y cuellos largos, pertenecientes a varias familias que difieren entre sí en la estructura de las patas, con uña media pectinada, el pico y la presencia o ausencia de plumón de polvo (parches densos de plumas cerosas cortas y quebradizas al ser frotadas se rompen y dejan escapar un polvo utilizado para secar y limpiar el plumaje) (Stiles & Skutch, 2003).

La familia Ardeidae cuenta con 62 especies de garzas, está caracterizada por tener relativamente patas, cuerpo y cuello alargados, pico largo como lanza, alas redondeadas, cola corta, uña pectinada en el tercer dedo y fuertemente diferenciado parches de plumas del polvo, parte inferior de la tibiatarso desnuda (en la mayoría), para algunas, una característica es la modificación de las articulaciones en la quinta, sexta y séptima vértebra cervical que causa un “ensortijado” en el cuello, altamente desarrollados músculos en el cuello, cuatro largos y delgados dedos sobre un mismo plano con uno dirigido hacia atrás y tres la frente teniendo una corta membrana entre ellos, relativamente alta capacidad para mover los ojos, 10 bien desarrolladas primarias (nueve la garza pico de bote) y una pequeña primaria, 12 plumas caudales (10 en mirasoles) y una larga cobertera infracaudal (Kushlan & Hancock, 2005).

Habitan en pantanos, costas y corrientes acuáticas alrededor del mundo. El plumaje, de textura laxa puede ser blanco, gris, azulado, parduzco o purpúreo, con patrones simples a lo sumo, aunque algunas especies presentan barras, manchas o rayas bien marcadas. Los colores del pico, piel de la cara y las patas comúnmente cambian en diferentes épocas. No hay dimorfismo sexual y por lo general los machos son más grandes (Stiles & Skutch, 2003).

La mayoría tiene voces ásperas y guturales. La mayoría son coloniales, la hembra generalmente construye los nidos de palitos con material que los machos colectan y le presentan ceremoniosamente, ambos participan en la incubación y crianza de los pollos. Normalmente anidan una vez por año, aunque algunos miembros de algunas especies intentan y logran criar dos veces por año. El nido de todas ellas usualmente es construido de ramas o hierbas que entretejen a las ramas de un árbol, arbusto o entre la hierba alta que crece próxima a los ríos y lagos. No es un nido muy elaborado, más bien de construcción rudimentaria. Algunas garzas anidan solitarias, otras en colonias de su propia especie o de varias especies de aves. La nidada varía de uno o dos huevos hasta siete u ocho, es posible que hasta diez; los huevos mate de la mayoría de garzas son azulados o blancuzcos, aunque los avetoros que habitan pantanos ponen huevos parduscos y las parejas se reproducen solitarias. Y los pichones nacen desplumados o con muy pocos plumones y totalmente dependiendo de los padres (Stiles & Skutch, 2003).

Previos estudios morfológicos y conductuales han resuelto la familia dentro de cuatro grupos, las garzas diurnas, las garzas nocturnas (incluyendo la garza pico de bote), los mirasoles (incluyendo la garza Zigzag) y las garzas tigres (Kushlan & Hancock, 2005). Desde entonces, esos grupos propuestos han sido cambiado por resultados moleculares, vocales y por la simultánea evaluación de los datos de diferentes acercamientos independientes (Payne & Risley, 1976, Sheldon, 1987, Sheldon *et al.*, 1995, McCracken & Sheldon, 1997, A.O.U., 1998, Chesser *et al.*, 2017).

Estos resultados son excitantes, intrigantes y enigmático pero juntos representan un remarkable avance en nuestro entendimiento de la clasificación intrafamiliar. Estos estudios sugieren excepcionalmente direcciones prometedoras para favorecer estudios moleculares y de población (Kushlan & Hancock, 2005).

La familia siempre está cercanamente agrupada con otras aves jadeantes en la familia Ciconiiformes (llamada a veces Ardeiformes), la cual tradicionalmente también incluye las cigüeñas, ibis, pico espatulado, pico de zapato, “hamerkop” y a veces flamencos (Kushlan & Hancock, 2005).

En la reclasificación de las aves del mundo, Sibley & Monroe (1990) reconocieron la múltiple aparente conectividad de los Ciconiiformes tradicionales a otros grupos y propusieron reunirlos con otras aves tales como fregatas, pingüinos, petreles, albatros, y con los gallinazos del nuevo mundo dentro de una subdivisión de un Orden Ciconiiformes mucho más grande que también incluya tales aves como playeros, golondrinas de mar, gaviotas, halcones, pelícanos, somormujos y parientes. Esta propuesta claramente vio el “Orden” como un mucho más largo y más reunión inclusiva de aves relacionadas que es tradicional. Pero eso sugirió la existencia de una impenetrable complejidad del árbol evolutivo de las aves acuáticas e identificar un arreglo de las aves para ser consideradas como grupos hermanas a las garzas. Esta propuesta tiene y proveería mucha fuente para el pensamiento y guía de investigaciones adicionales sobre las relaciones de superfamilia de aves acuáticas, incluyendo las garzas. Así, sobre el nivel de familia, muchas permanecen a ser entendidas con relación a los parientes de las garzas (Kushlan & Hancock, 2005).

La familia Threskiornithidae (ibis y espátulas), la cual representa el grupo externo de la Ardeidae, consta de 33 especies que se encuentran en las latitudes tropicales y templadas de todos los continentes. Las especies tienen patas y cuellos más cortos que los de la mayoría de cigüeñas y garzas; algunos tienen cola más larga. En la mayoría el plumaje es blanco, café y/o negro, aunque hay una especie rosada y otra roja; los sexos son idénticos. En muchos la cara, garganta, o toda la cabeza, son desnudas; todos carecen de plumón del polvo. Los ibis tienen picos delgados y decurvos. Todos tienen vuelo potente, manteniendo el cuello estirado pero no planea. Se alimentan de peces, insectos, invertebrados y otros. Las voces son variadas, graznan o gruñen y en ocasiones silban. Habitan pantanos o costas, aunque algunos pocos son aves de bosque o sabanas. Los nidos construidos de palitos, ambos padres construyen, incuban y crían. Los huevos son entre blancos y azulados, con o sin manchas (Stiles & Skutch, 2003)

Nuestra finalidad es realizar un análisis filogenético de la familia Ardeidae, basada en los caracteres morfológicos a nivel de género.

## METODOLOGÍA

### Aspectos generales de las unidades taxonómicas operacionales correspondientes a la familia Threskiornithidae (grupo externo):

*Plegadis*: esbeltos, oscuros, pico oliva, largo y decurvo y patas olivas. Se alimentan de peces, moluscos, crustáceos y otros, solo o en pequeños grupos. Habitan aguas poco profundas de pantanos, bordes de estanques, pastizales inundados; durante la alimentación a veces se asocia con garzas; de vuelo fuerte, con unos pocos aletazos breves y planeo con alas horizontales. Usualmente anidan en colonias de su propia especie o de varias especies de aves. Descansan posadas en ramas de árboles, pueden llegar a congregarse en decenas de millares de ellas. Distribución mundial, excepto en la Antártica (Stiles & Skutch, 2003).

### Aspectos generales de las unidades taxonómicas operacionales correspondientes a la familia Ardeidae (grupo interno):

Ardeinae

Ardeini

*Ardea*: la mayoría son de gran tamaño, y principalemte de plumaje blanco. Algunos habitan pastizales y potreros, la mayoría pantanos, estuarios, bordes de lagos y ríos, zonas intermareales y salinas. Algunos forrajean parados silenciosamente o caminando lentamente con el cuello encogido y en posición diagonal, atrapando peces y ranas con lanzados picotazos. También comen crustáceos, roedores (Stiles & Skutch, 2003). Está en todos los continentes excepto en la Antártida (Kushlan & Hancock, 2005).

*Butorides*: pequeñas, de cuello despelucado, patas amarilla brillante contrastan con el plumaje oscuro en cuello. Solitarios o en parejas, prácticamente en cualquier sitio donde haya vegetación densa junto o dentro de agua somera en estanques, bordes de ríos, pantanos, quebradas, manglares; pueden alimentarse en sitios abiertos pero si se asusta, busca refugio y se paraliza con la cresta erizada moviendo la cola hacia arriba y abajo; mientras caza, se para silenciosamente o caminan sigilosamente, acechando peces pequeños, insectos acuáticos y ranas, atrapándolos con rápidas estocadas (Stiles & Skutch, 2003). Encontradas en Nuevo y Viejo mundo (Kushlan & Hancock, 2005).

*Ardeola*: pequeña garza rechoncha y de cuello grueso con la coloración parda, al tener recogidas las blancas alas y oculta la cola muy corta y la blanca rabadilla. Silenciosa durante el día, habita en zonas cercanas a marismas y cursos fluviales, también en praderas y terrenos inundables. Se alimenta principalmente de cangrejos, peces pequeños, insectos, lombrices, moluscos y alguna musaraña. Se encuentra en el Viejo Mundo (Kushlan & Hancock, 2005).

### Egrettini

*Egretta*: de mediano tamaño, muy delgadas y de cuello largo. Habitan pantanos de agua dulce, lagos, ríos, estuarios, salinas, lodazales y manglares. Frecuenta en grupos; se alimenta solitaria, se congrega para dormir o descansar; vuelan con aletazos más lentos y profundos, a veces con el cuello estirado. Acecha su presa sigilosamente o espantan peces pequeños revolviendo el agua con la pata para luego perseguirlos activamente (Stiles & Skutch, 2003). Distribuida tanto en el Nuevo como en el viejo Mundo (Kushlan & Hancock, 2005).

*Pilherodius*: pico y piel facial azul, patas grises. Solitaria y huraña, se le suele ver alimentándose o descansando en las riberas de ríos y lagos, inmóvil por largos períodos (Ridgely & Gwynne, 1993). Distribuida desde Panamá Central hasta Suramérica (Kushlan & Hancock, 2005).

*Nyctinassa*: de cabeza grande, pico grueso, más delgado que los del género *Nycticorax*, la cabeza pintada es inconfundible. Más activas durante el día, menos sociales y más inclinados hacia los habitats de agua salada que *Nycticorax*, prefiere los manglares y los bosques de galería para dormir; se mueve solitario a lo largo de las playas, lodazales, salinas y a veces en los márgenes de ríos y estanques en busca de cangrejos principalmente (Stiles & Skutch, 2003). Distribución tropical (Kushlan & Hancock, 2005).

### Nycticoraxini

*Nycticorax*: fornidas, de cabeza grande. Tienen dormitorios comunales durante el día, bosque pantanoso o de galería, o manglares; merodea solitario por la noche pantanos de agua dulce, a lo largo de los bordes de quebradas y estanques, sobre perchas esperando calladamente o caminando sigilosamente, atrapando peces y ranas con veloces estocadas; ocasionalmente come roedores (Stiles & Skutch, 2003). Se encuentra tanto en el Nuevo como en el Viejo mundo (Kushlan & Hancock, 2005).

*Gorsachius*: fornidas, de cabeza grande. Tienen dormitorios comunales durante el día, bosque pantanoso, manglares; merodea solitario por la noche pantanos de agua dulce, a lo largo de los bordes de quebradas, sobre perchas esperando calladamente o caminando sigilosamente, se alimenta de ranas y pequeños peces. Se encuentran en el Viejo mundo (Kushlan & Hancock, 2005).

#### Botaurinae

*Botaurus*: son de tamaño mediano, más o menos gruesos, con patrón listado. Frecuentan los pantanos de agua dulce con juncos altos, solitarios y crepusculares, caminan sigilosamente, se paran estáticamente para acechar a su presa, se alimentan de peces, ranas, roedores; cuando se asustan se paralizan con la cabeza y cuello verticales con la finalidad de mimetizar con el medio (Stiles & Skutch, 2003). Distribuida en Norteamérica, Suramérica, Australasia y Eurasia-Africa (Kushlan & Hancock, 2005).

*Ixobrychus*: diminutos y de colores vivos. Se mantienen en rodales densos, juncos, pastizales altos, en pantanos de agua dulce; generalmente tímido, solitario, difícil de espantar; a veces se arriesgan a salir de su escondite para pescar; se retraen después de capturar su presa (insectos acuáticos, peces y ranas pequeñas) (Stiles & Skutch, 2003). Se encuentra en todos los continentes excepto en la Antártida (Kushlan & Hancock, 2005).

#### Tigrisomatinae

*Tigrisoma*: fornidas, con cuellos acolchado, plumaje críptico. Frecuentan quebradas, charcas o pantanos dentro del bosque, saliendo rara vez, por lo menos durante el día a sitios abiertos; solitarios, por lo general; se para inmóvil en el borde del agua o sobre una percha durante largos períodos de tiempo esperando su presa o caminan lentamente en la parte poco profunda del agua; descansan con el cuello encogido y el pico apuntando ligeramente hacia arriba; cuando se asustan o están cazando, con frecuencia extiende el cuello diagonalmente (Stiles & Skutch, 2003). Distribución tropical (Kushlan & Hancock, 2005).

#### Agaminae

*Agamia*: cuello y pico muy largo, patas relativamente cortas. Cazan a lo largo de quebradas sombreadas y pantanos en bosque húmedo, vadeando en aguas pardas, caminando entre trocnos y piedras; atrapa peces pequeños en pozos y rápidos, ranas y lagartijas de bordes y vegetación colgante; se le encuentra solitaria por lo general, se posa sobre árboles cuando se asusta (Stiles & Skutch, 2003). Distribución tropical (Kushlan & Hancock, 2005).

## Cochlearinae

*Cochlearius*: fornido, cabezón, con ojos grandes y oscuros, pico enorme en forma de zapato. Frecuenta los bosques de los bancos de los ríos, bordes de pantanos y estanques, estuarios, manglares; durante el día duerme en grupos hasta de 50 individuos en árboles sobre el agua; solitario por las noches mientras desde el borde el agua o sobre una percha baja, detecta la presa viéndola o tal vez por contacto; con frecuencia se mantiene en sitios más oscuros y densos que *Nycticorax* (Stiles & Skutch, 2003). Su distribución comprende México, toda América Central, y en Sudamérica hasta el norte de Argentina (Kushlan & Hancock, 2005).

**Los caracteres taxonómicos seleccionados para los 13 géneros de Ardeidae fueron:**

Hábitos: incluye si los géneros tienen actividad principalmente diurna o nocturna.

Tipo de pico: porción anterior de la región cefálica del ave con dos mandíbulas, clasificado en: delgados: largos y comprimidos, robustos: gruesos y parcialmente deprimidos.

Plumaje críptico: presenta patrones pardos, moteados y rayados que les permite confundirse fácilmente con el medio.

Plumaje que sobresale de la corona: plumas más desarrolladas que sobrepasan la región posterior de la cabeza.

Color de dedos: coloraciones que presentan las falanges de las extremidades posteriores.

Color de punta del pico: coloración variada presente en el extremo anterior de ambas mandíbulas.

Color de la base del pico: coloración variada presente en la base de ambas mandíbulas.

Color de lores: coloración variada presente en el área entre la base del pico y la porción anterior al ojo.

Capucha oscura: conjunto de plumas de coloración diferente que se agrupan en la región superior cefálica.

Manto oscuro: conjunto de plumas de coloración diferente que se agrupan en la región dorsal anterior.

**Estados de los 10 caracteres taxonómicos seleccionados:**

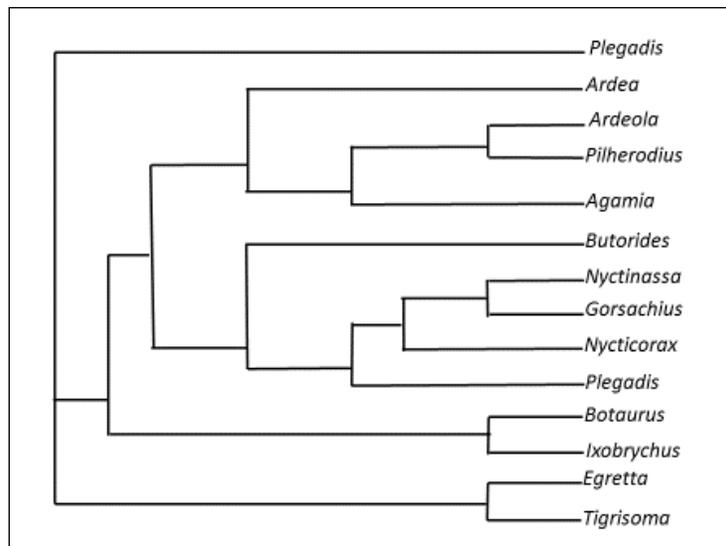
CARACTERES	POLARIDAD			
Hábitos	0: ausente	1: presente		
Tipo de pico	0: delgado	1: robusto		
Plumaje críptico	0: ausente	1: presente		
Plumaje que sobresale de la corona	0: ausente	1: presente		
Color de dedos	0: oliva	1: amarillo	2: negro	
Color de punta del pico	0: oliva	1: amarillo	2: negro	3: azul
Color de la base del pico	0: oliva	1: amarillo	2: negro	3: azul
Color de lores	0: oliva	1: amarillo	2: negro	3: azul
Capucha oscura	0: ausente	1: presente		
Manto oscuro	0: ausente	1: presente		

El análisis de los caracteres de los géneros de Ardeidae está basada en 10 caracteres morfológicos de estados adultos de un grupo externo y 13 grupos internos. El árbol más parsimonioso fue seleccionado utilizando el método de Branch and Bound, el cual analiza con más detalle los caracteres seleccionados, buscando en PAUP (versión 3.1).

## RESULTADOS

**Cuadro 1. Matriz de datos de los caracteres seleccionados para la filogenia de la familia Ardeidae a partir de 13 géneros**

TAXA	CARACTERES									
	Hábitos	Tipo de pico	Plumaje críptico	Plumaje que sobresale de la corona	Color				Capucha oscura	Manto oscuro
					dedos	punta del pico	base del pico	lores		
<i>Plegadis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ardea</i>	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1
<i>Butorides</i>	0	0	0	0	1	2	2	1	1	1
<i>Ardeola</i>	0	0	0	1	1	2	3	3	1	0
<i>Egretta</i>	0	0	0	0	1	2	1	1	0	0
<i>Pilherodius</i>	0	0	0	1	2	3	3	3	1	0
<i>Nyctinassa</i>	1	1	0	1	1	2	2	2	1	0
<i>Nycticorax</i>	1	1	0	1	1	2	2	2	1	1
<i>Gorsachius</i>	1	1	0	1	1	2	2	1	1	0
<i>Botaurus</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0
<i>Ixobrychus</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>Tigrisoma</i>	0	0	1	0	1	2	1	1	0	0
<i>Agamia</i>	0	0	0	1	1	3	3	1	1	1
<i>Cochlearius</i>	1	1	0	0	2	2	2	2	1	1



**Figura 1. Árbol número 14 seleccionado a partir del análisis 23 árboles que muestra las relaciones filogenéticas entre los géneros de Ardeidae.**

## DISCUSIÓN

Considerando todos los análisis y evaluaciones, hay un remarcable consenso de que las garzas taxonómicamente forman una unificada, racional y agrupación monofilética entre las aves del mundo. El reconocimiento como un grupo unificado se originó al inicio de la nomenclatura científica cuando en 1788 Linnaeus agrupó todas las garzas que él conocía bajo el género *Ardea* (Kushlan & Hancock, 2005).

La garza pico de bote del género *Cochlearius*, continua sorprendiendo. Aunque Wetmore la reconoció como muy distintiva, los más reciente estudios morfológicos tendió a considerarla no más que una garza nocturna de pico grande. Pero los estudios moleculares están confirmando lo discernido por Wetmore. Esta es una garza, más que la base del árbol de la familia de las garzas, representa un separado linaje de todas y la mayoría de las otras garzas, una posición que puede ser soportada por que es conocida su conducta. Considerando la dificultad de resolver linajes monotípicos en la base del árbol, la garza pico de bote es ahora mejor incluida dentro de la familia de las garzas (Kushlan & Hancock, 2005).

En la reclasificación de las aves del mundo, Sibley & Monroe (1990) reconocieron la múltiple aparente conectividad de los Ciconiiformes tradicionales a otros grupos y propusieron reunirlos con otras aves tales como fregatas, pingüinos, petreles, albatros, y con los gallinazos del nuevo mundo dentro de una subdivisión de un Orden Ciconiiformes mucho más grande que también incluya tales aves como playeros, golondrinas de mar, gaviotas, halcones, pelícanos, somormujos y parientes. Esta propuesta claramente vio el "Orden" como mucho más largo y con más reunión inclusiva de aves relacionadas que es tradicional. Pero eso sugirió la existencia de una impenetrable complejidad del árbol evolutivo de las aves acuáticas e identificar un arreglo de las aves para ser consideradas como grupos hermanas a las garzas. Esta propuesta tiene y proveería mucha fuente para el pensamiento y guía de investigaciones adicionales sobre las relaciones de superfamilia de aves acuáticas, incluyendo las garzas. Así, sobre el nivel de familia, muchas permanecen a ser entendidas con relación a los parientes de las garzas (Kushlan & Hancock, 2005).

El más abarcador resultado de 15 años de estudios moleculares es el reconocimiento de la vasta preponderancia de especies existentes pertenecientes a un simple grupo monofilético, una subfamilia de "garzas típicas", la Ardeinae. Esta subfamilia incluye la garzas y egretas (*Ardea*, *Egretta*), las garzas verdes (*Butorides*), las garzas de pantano (*Ardeola*), unos pocos géneros monotípicos, pero también, tal vez sorprendentemente, las garzas nocturnas (*Nycticorax*, *Gorsachius*) (Kushlan & Hancock, 2005).

Ahora lo que parece claro es que las garzas nocturnas no son más distintivas de otras garzas típicas que, *Ardea* de *Egretta*. Estos dos últimos géneros, usualmente se piensa sean parientes cercanos de taxa hermanas, son tan distintos cada uno del otro como cada una es de las garzas nocturnas (Figura 1). El grupo hermano para *Ardea* no es *Egretta* sino *Butorides/Ardeola* (Figura 1). Las garzas nocturnas son un grupo hermano para ambos el grupo *Ardea* y el grupo *Egretta* (Figura 1). Dentro de la típica subfamilia de las garzas, esos tres grupos son reconocidos como tribus, Ardeini, Egrettini y Nycticoraxini

La segunda subfamilia, Botaurinae, abarcando los mirasoles (*Ixobrychus* y *Botaurus*). Estos géneros comparten un número de características morfológicas y conductuales que difieren de las garzas típicas (*Ardea*, *Butorides*, *Ardeola*, *Egretta*, *Pilherodius*, *Nyctinassa*) y son distintivas sobre la base de la genética molecular (Kushlan & Hancock, 2005).

No son incluidas en la Ardeinae y Botaurinae varios géneros intrigantes, *Cochlearius*, *Tigrisoma* y *Agamia*. Todos los resultados recientes tienden a mostrar que *Tigrisoma* no es particularmente pariente cercano de los mirasoles pero meramente vistos son algo similares en comparación a su común estilo de vida críptico. Tal vez el más intrigante, más novel, y más tenue de la reciente sugerencia es *Agamia* no es comúnmente pariente cercano de las garzas típicas. Esta especie siempre ha sido considerada solo una exagerada garza típica, pero una vez hipotetizada para ser de un linaje diferente, sus rasgos muy distintivos llegan a ser más claro y más interesantes. *Cochlearius* es así genéticamente diferente de las otras garzas que no puede ser monofilética con ellas (Sheldon *et al.*, 1995).

Resolviendo un poco más de las relaciones de géneros distantes que son basales en la estructura principal del árbol de garzas existentes no es, y no será fácil. Así más información llega a ser utilizable y los análisis alternativos están en curso, esas aparentes relaciones están comúnmente por cambiar. Este desacierto, y en anticipación de estudio establecidos, cada uno es asignado a una subfamilia, la Cochlearinae, la Tigrisominae y la Agaminae. Cada uno de estas tiene características morfológicas y conductuales que difieren de las existentes en otras garzas. Todas ellas están localizadas en el Sur del Continente con la mayoría de las formas en América (Kushlan & Hancock, 2005).

Según Kushlan & Hancock (2005), en el nivel de género, la situación ha sido en un estado de flujo de décadas. Autoridades más tempranas colocaron las garzas numerosas simple-especies (monotípica) en géneros basado en los argumentos de que las garzas, siendo de origen antiguo, han evolucionado a un punto donde las diferencias entre las especies debería ser sustancial. Peters (1931) reconoció 31 géneros. Su argumento es que mantener numeroso géneros monotípicos oscurece las relaciones intrafamiliares entre las especies.

En años recientes, la tendencia ha sido clasificar las aves en vías que muestren relaciones monofiléticas, las cuales reducen el número de géneros reconocidos. Las aves que permanecen en géneros monotípicos: *Pilherodius*, *Agamia*, *Nyctinassa* y *Cochlearius*.

Los estudios de filogenia basados en espectrogramas de caracteres vocales y distribución de hábitats (McCracken & Sheldon, 1997), representa un estimado de la filogenia de esta familia basado en hibridación de DNA-DNA, encontrando congruencias en las sílabas vocalizadas entre los grupos de garzas nocturnas y garzas diurnas o típicas, en segundo grupo a los mirasoles (*Botaurus* e *Ixobrychus*), en tercer grupo las garzas tigres (*Tigrisoma*), en cuarto grupo a la garza pico de bote (*Cochlearius*) y a grupos externos (*Plegadis*), en base a esto encontraron que los géneros *Cochlearius* y *Tigrisoma* eran clados basales que mostraron rasgos de vocalizaciones plesiomórficos con frecuencias baja y de sílabas armónicas con *Plegadis*. Sin embargo, *Botaurus* e *Ixobrychus* presentaron caracteres apomórficos con frecuencia intermedia y silbantes en comparación con su grupo hermano, las garzas nocturnas y diurnas, estando por encima de los caracteres plesiomórficos que reflejaron *Cochlearius* y *Tigrisoma*, y por debajo de los apomórficos de las garzas nocturnas y diurnas.

Nuestros resultados se vieron un poco alterados debido a la elección de los caracteres y a la poca búsqueda de información bibliográfica acerca del grupo, lo cual se vio marcado quedar relacionado el género *Egretta* con el género *Tigrisoma*, los cuales tanto morfológicamente, como conductualmente y molecularmente no están tan estrechamente relacionados. Esta observación he planteado es sostenida por las anotaciones de Kushlan & Hancock (2005), quienes han estudiado por muchos años esta familia de garzas. Sin embargo, el dendrograma filogenético (Figura 1) reflejó que *Nyctinassa* está relacionada con las aves nocturnas, lo cual según Kushlan & Hancock (2005), este género es ahora parte del grupo de las garzas típicas o diurnas, debido a su más alta relación conductual de forrajeo diurno y de relación social con otras garzas representativas de los géneros diurnos, pero nuestros datos morfológicos conservan la relación estrecha de caracteres externos compartidos por *Nyctinassa* y *Nycticorax*.

Un análisis de componentes principales realizado por Tejera (1989) en la Laguna El Rosario, Panamá demostró que existe una relación intraespecífica más estrecha en el material ingerido por *Egretta* y *Ardea*, que entre *Ardea* y *Nycticorax* los cuales presentaron diferencias interespecíficas al igual que *Cochlearius* con el grupo externo *Eudocimus*, quien también es de la familia del género *Plegadis*. Lo cual corrobora nuestras anotaciones de que *Egretta* está muy relacionada con las aves diurnas que con *Tigrisoma*, como ha reflejado el cladograma.

Un análisis un poco afinado de cada uno de los géneros es presentado, sólo con la finalidad de determinar algunas relaciones existentes entre los géneros y las especies que presentan:

### ***Ardea***

*Ardea* incluye las garzas de mayor tamaño, pero recientes evidencias de mezclas bioquímicas y vocalizaciones sugieren que varias especies problemáticas son *Ardea*. La garza garrapatera (previamente colocada en *Bubulcus*, *Ardeola* o *Egretta*), la gran egretta y la gran egretta blanca del Este (previamente referida a *Egretta* y *Casmerodius* tan bien como *Ardea*), y la egretta intermedia (previamente *Egretta*) son todas propiamente *Ardea* (Kushlan & Hancock, 2005).

### ***Ardeola***

Las garzas del género *Ardeola* parecen estar relacionadas con *Ardea*. Estas son aves intrigantes, caracterizadas por su interesante cambio de plumaje. Ellas también parecen estar cercanamente relacionadas a *Butorides*, una relación que necesita más aclaración (Kushlan & Hancock, 2005).

### ***Butorides***

Como un todo las garzas de este género demuestran un grado de variación geográfica e individual en el plumaje. Según Kushlan & Hancock (2005), se han considerado esas formas como una simple especie polimórfica, las cuales fueron reconocidas y mapeadas en 30 subespecies. La especie límite dentro de este género ha sido un enorme problema por décadas. Monroe & Browning (1992) volvieron a separar la especie Norteamericana *B. virescens* de la Suramericana y del Viejo Mundo *B. striatus*, basada en los mismos ejemplares usados por Payne (1974) para llegar a conclusiones opuestas. Ambos estudios de campo y un estudio molecular adicional eran necesarios, pero en la mitad del tiempo, respetuosamente seguimos la tendencia en reconocer dos especies de *Butorides*. Sin embargo, la apropiada relación entre *Butorides striatus* del Nuevo Mundo y el Viejo Mundo no ha sido totalmente explicada, parece que ellos tal vez son especies diferentes (Kushlan & Hancock, 2005).

### ***Egretta***

Con respecto a este género, se ha reasignado el enigma de las grandes e intermedias egrettas dentro de *Ardea*, la permanencia de las especies en el género *Egretta* parece más cohesivo. La garza cariblanca es confirmada a ser una *Egretta* como propuso Payne & Risley (1976).

Sin embargo, otra *Egretta* a nivel de especie está lejos de resolver, particularmente la taxonomía de las de mayor e intermedio tamaño de egretas totalmente blancas encontradas en todo el mundo. Esas son aves que pierden las diferencias útiles del plumaje que permite a otras especies y razas ser rápidamente reconocidas.

Parece ser que estas grandes aves blancas que difieren en tamaño y son relativamente poco estudiadas conductualmente actualmente incluyen especies separadas (Kushlan & Hancock, 2005).

### ***Pilherodius***

Estudios moleculares han sugerido que este género Suramericanos está relacionado a *Egretta*.

### ***Nyctinassa***

Este género, antes *Nyctanassa*, parece no estar cercanamente relacionada a *Nycticorax*, sino una forma distintiva, ahora restaurada al género *Nyctinassa* (Kushlan & Hancock, 2005)

### ***Nycticorax y Gorsachius***

La idea que las garzas nocturnas (*Nycticorax* y *Gorsachius*) no son genealógicamente distintivas de los grupos de garzas *Ardea* y *Egretta* es un importante avance en nuestro entendimiento de las relaciones entre garzas (Sheldon, 1987). Todas esas especies están adaptadas para forrajeo nocturno, y es esta serie de adaptaciones más que el ancestro lo que las distingue de las otras especies típicas de garzas. *Gorsachius* incluye tres especies de garzas solitarias que anidan en el Viejo Mundo que son poco entendidas. *Nycticorax* es un amplio grupo dispersado de dos existentes especies coloniales, la garza coroninegra y la garza nocturna rufa que son a veces consideradas la misma especie (Kushlan & Hancock, 2005).

### ***Botaurus***

Dentro de la segunda subfamilia de garza, los mirasoles, *Botaurus* incluye cuatro especies superficialmente similares en Norte América, Sur América, Australasia y Eurasia - África. Sin embargo, este género muestra diferencias en caracteres esqueléticos (Payne & Riskey, 1976).

### ***Ixobrychus***

Ocho pequeñas mirasoles están incluidas en el género *Ixobrychus*. Parece que *Ixobrychus* (mirasoles) puede estar entre las de más rápida evolución de las garzas, completamente un punto de vista diferente de la única historia que consideraba los mirasoles a ser “primitivos” (Sheldon *et al.*, 1995).

### *Tigrisoma*

La subfamilia de la garza tigre incluye miembros con plumaje algo parecido al de los mirasoles, pero difieren de los mirasoles en un número de características esqueléticas y en conducta (Sheldon *et al.*, 1995).

### *Agamia*

La garza agami es una especie única del trópico americano. Evidencia emergente de estudios moleculares está sugiriendo que esta especie no es monofilética con las garzas típicas, como podría ser sugerida de su apariencia general. Parece que puede pertenecer en una posición basal en el árbol familiar, pero su exacta posición y relaciones no son claras, dado que hay sólo una especie existente (Kushlan & Hancock, 2005).

### *Cochlearius*

La garza pico de bote es una simple especie politípica. La reconfirmación de las distinciones de estas aves es un importante avance en la biología de las garzas. La lección aquí es ser cauta de la convergencia de morfología y plumaje entre garzas de similar estilo de vida. Dada su aparente distinción de otras garzas, las relaciones entre las diversas poblaciones deberían ser reexaminadas. Tal vez ellas son más diferentes de cada una de las otras (Kushlan & Hancock, 2005).

## CONCLUSIONES

Se pudo determinar que la familia Ardeidae ha ido evolucionando y por ende agrupando, cambiando y disociando los géneros de acuerdo con los caracteres utilizados en estudios moleculares, morfológicos, bioquímicos, vocalizaciones, y otros que han sido detallados para observar la relación filogenética del grupo.

A pesar de los resultados del cladograma, lo cual estuvo determinado por la selección de los caracteres, los géneros de garzas diurnas (*Ardea*, *Ardeola*, *Pilherodius*, *Butorides*, *Egretta*) y nocturnas (*Nycticorax* y *Gorsachius*) resultaron ser los más evolucionados, seguido de los mirasoles (*Botaurus* e *Ixobrychus*) y los clados basales (*Cochlearius* y *Tigrisoma*) en base a los estudios moleculares, concordando de manera general con los resultados obtenidos en el presente trabajo el cual estuvo basado en caracteres morfológicos y conductuales.

Las relaciones filogenéticas de los géneros de garzas en el presente análisis estuvo basado principalmente en patrones de coloración que fácilmente pueden ser alterados por las etapas de invernación y reproducción.

## LITERATURA CITADA

**AMERICAN ORNITHOLOGISTS' UNION (A.O.U.). 1998.** Checklist of North American birds. Seventh edition. Lawrence Kansas Allan Press. 829pp.

**CHESSER, R., BURNS, K., CICERO, C., DUNN, J. L., KRATTER, A.W., LOVETTE, I., RASMUSSEN, P. C., REMSEN, J. V., RISING, J. D., STOTZ, D.F. & WINKER, K. 2017.** Fifty-eight supplement to the American Ornithologists' Union Check-list of North American Birds. *The Auk*, 134(3): 751-773.

**KUSHLAN, J.A. & J.A. HANCOCK. 2005.** Birds families of the world: herons. First published. Oxford University Press. 433 pp.

**McCRACKEN, K.G. & F.H. SHELDON. 1997.** Avian vocalizations and phylogenetic signal. *Proc. Nat. Acad. Sciences, USA* 94:3833-3836.

**NAVARRO, A. & H. BENITEZ. 1995.** El dominio del aire. Primera edición. *LÑa ciencia/138*, Fondo de Cultura Económica. México, D.F. 211pp

**PAYNE, R.B. 1974.** Species limits and variation of the new world Green Herons, *Butorides virescens*, and Striated Herons, *Butorides striatus*. *Bull. Brit. Ornithol. Club.* 94:81-88.

**PAYNE, R.B. & C.J. RISLEY. 1976.** Systematics and evolutionary relationships among the herons (Ardeidae). *Misc. Publ. Univ. Michigan Mus. Zool.* 150pp.

**PETERS, J.L. 1931.** Check-list of birds of the world. vol. 1, Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts.

**RIDGELY, R.S. & J. A. GWYNNE. 1993.** Guía de las aves de Panamá, incluyendo Costa Rica, Nicaragua y Honduras. Edición en español. Asociación Nacional para la Conservación de la Naturaleza (ANCON), Panamá. 614 pp.

**SHELDON, F.H. 1987.** Phylogeny of herons estimated from DNA-DNA hybridization data. *Auk*, 14:97-108.

**SHELDON, F.H., K.G. MACCRACKEN & K.D. STUEBING. 1995.** Phylogenetic relationships of the ZigZag heron (*Zebrilus undulatus*) and white-crested bittern (*Tigriornis leucolophus*) estimated by DNA-DNA hybridization. *Auk*, 112:672-679.

**SIBLEY, C.G. & B.L. MONROE, Jr. 1990.** Distribution and taxonomy of birds of the world. Yale Univ. Press, New Haven, Connecticut.

**STILES, G. & A. SKUTCH. 2003.** Guía de las aves de Costa Rica. Tercera edición. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Heredia, Costa Rica. 683pp.

**TEJERA N., V.H. 1989.** Aspectos bioecológicos de una colonia de aves en la laguna el Rosario, Panamá. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 206pp.

***La Revista Nicaragüense de Biodiversidad (ISSN 2413-337X)*** es una publicación de la Asociación Nicaragüense de Entomología, aperiódica, con numeración consecutiva. Publica trabajos de investigación originales e inéditos, síntesis o ensayos, notas científicas y revisiones de libros que traten sobre cualquier aspecto de la Biodiversidad de Nicaragua, aunque también se aceptan trabajos de otras partes del mundo. No tiene límites de extensión de páginas y puede incluir cuantas ilustraciones sean necesarias para el entendimiento más fácil del trabajo.

***The Revista Nicaragüense de Biodiversidad (ISSN 2413-337X)*** is a journal of the Nicaraguan Entomology Society (Entomology Museum), published in consecutive numeration, but not periodical. RNB publishes original research, monographs, and taxonomic revisions, of any length. RNB publishes original scientific research, review articles, brief communications, and book reviews on all matters of Biodiversity in Nicaragua, but research from other countries are also considered. Color illustrations are welcome as a better way to understand the publication.

**Todo manuscrito para RNE debe enviarse en versión electrónica a:**  
(Manuscripts must be submitted in electronic version to RNB editor):

**Dr. Jean Michel Maes (Editor General, RNB)**  
Museo Entomológico, Asociación Nicaragüense de Entomología  
Apartado Postal 527, 21000 León, NICARAGUA  
Teléfono (505) 2311-6586  
[jmmaes@bio-nica.info](mailto:jmmaes@bio-nica.info)  
[jmmaes@yahoo.com](mailto:jmmaes@yahoo.com)

#### **Costos de publicación y sobretiros.**

La publicación de un artículo es completamente gratis.

Los autores recibirán una versión PDF de su publicación para distribución.