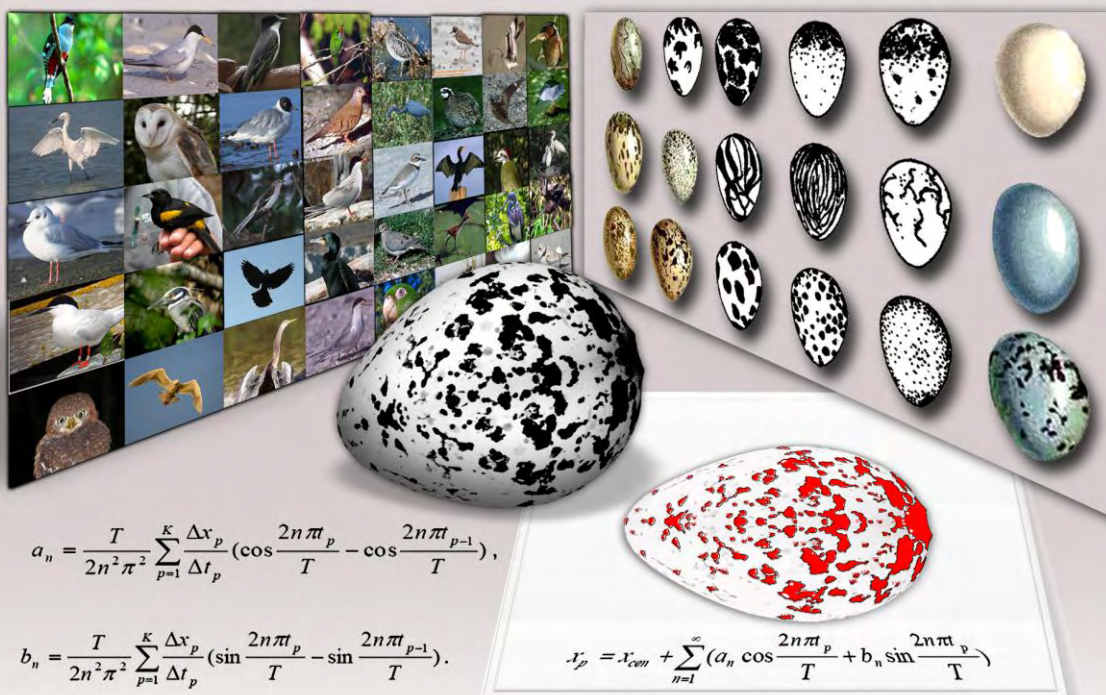




Facultad de Biología
Universidad de La Habana

Tesis de Diploma

Modelos de forma y manchado en los huevos de las aves cubanas



Autor: Ulises Olavarrieta Ruiz

Tutor: Dr. Dennis Denis Ávila
Facultad de Biología
Universidad de La Habana

- Ciudad de La Habana -
Junio de 2010



Facultad de Biología
Universidad de La Habana

Tesis de Diploma

Modelos de forma y manchado en los huevos de las aves cubanas

Autor: Ulises Olavarrieta Ruiz

Tutor: Dr. Dennis Denis Ávila
Facultad de Biología
Universidad de La Habana

**- Ciudad de La Habana -
Junio de 2010**

A mi madre

AGRADECIMIENTOS

Quisiera expresar mis agradecimientos más especiales a mi tutor y amigo Dr. Dennis Denis Ávila, quien me guió e impulsó durante cuatro años en mis estudios. Sin su continua ayuda y su gran paciencia no hubiese sido posible realizar esta tesis.

A mi madre, mi esposa y mi familia nueva y de siempre, quienes me apoyaron y resistieron en todo momento. A todos mis amigos, a los que me incentivaron en los momentos más difíciles desde fuera, y a aquellos que con su continuo apoyo hicieron las cosas menos duras.

A Lucy y Marishall por haber compartido los viajes a la Chata y las interminables horas de trabajo en las colecciones.

A Rafaela y a Nayla por su apoyo y participación en esta investigación. Al Instituto de Ecología y Sistemática.

A todo el piquete de quinto año y muy especialmente a Alain, Dariel, Hermes, Daílyn, Yohana, Ariel por compartir tantos momentos en estos cinco años. Pero sobre todo por alegrarme de haber conocido gente como ustedes.

A todos los profesores que confiaron en mí y me impulsaron, y a aquellos que me sirvieron de ejemplo.

Resumen

La multiplicidad de tallas, formas y coloraciones de los huevos de las aves reflejan una importante funcionalidad biológica, pero en la actualidad su investigación ha sido reducida al análisis de las dimensiones externas. En el presente trabajo se analizan las diferencias en forma y modelos de manchas de 717 huevos pertenecientes a 50 especies de aves cubanas, representantes de seis estrategias generales de cría: anidantes de bosque, de cavidades, de suelo, coloniales marinas, coloniales de manglares y limícolas. En el análisis de las formas se emplearon los descriptores elípticos de Fourier y puntos claves, y la caracterización de los modelos de manchas de los huevos, ambos sobre fotografías digitales. Las diferencias en la forma de los huevos guardaron relación con las características del hábitat y la estrategia de cría de cada grupo, existiendo una mayor diferencia entre las especies anidantes de cavidades y las de ambientes marinos. Sin embargo, los errores de clasificación fueron elevados en todos los casos, lo cual indica que la forma y dimensiones externas de los huevos no permiten discriminar efectivamente entre grupos. En los tres grupos de aves con huevos manchados los modelos de manchas fueron diferentes. Es posible diferenciar los huevos de las especies coloniales marinas de los de aves limícolas y de bosques sin error, aunque entre estos últimos los errores de clasificación fueron elevados (> 20 %).

Palabras claves: descriptores de Fourier, puntos clave, manchas de huevos, estrategias reproductivas

Abstract

Sizes, shapes and color multiplicity in bird eggs reflect an important biological functionality, but currently its researches are restricted to external size patterns. In the present work I analyzed differences in shapes and spot patterns in 717 eggs from 50 bird species of Cuban birds. They represent six general reproductive strategies: forest nesters, cavity nesters, colonial seabirds, colonial of mangroves and limicolas. To describe the shape I used elliptic Fourier descriptors and landmarks, and to describe spot patterns of the eggshell we used digital photography's. The differences in egg shapes were related to habitat general characteristics and nesting strategies in each group. There are major differences between cavity nesting's and colonial seabirds, but misclassification errors were to high to effectively discriminate the ecological group. Between the species with marked eggshells, spotting pattern was very distinctively, and seabirds can be certainly identified from eggs of the forest birds and limicoles without errors. Between those lasts groups misclassification errors were also high (> 20 %).

Keywords: Fourier descriptors, landmarks, speckeld eggs, reproductive strategies

INDICE

INTRODUCCIÓN	1
REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	4
a) Estrategias reproductivas de las aves	4
b) Patrones reproductivos en especies altriciales y precociales	5
c) Modelos de variación de las características del huevo	6
- Variación en las formas	6
- Variación en las dimensiones	7
d) Función de la coloración de los huevos en las aves	9
e) Métodos de estudio de la forma y coloración de los huevos	11
Materiales y métodos	14
Análisis de la forma del huevo	16
Caracterización del modelo de manchas	17
Procesamiento estadístico	19
Resultados	20
Dimensiones lineales de los huevos	21
Análisis de las formas de los huevos	24
Métodos clásicos	24
Análisis de la forma de los huevos por métodos de contornos	26
Análisis de la forma de los huevos a partir de puntos claves	27
Análisis del modelo de manchado en los huevos de aves cubanas	32
Discusión	39
Conclusiones	46
Recomendaciones	46
Literatura citada	47
Anexos	55



INTRODUCCIÓN

El estudio de los huevos de las aves constituye una de las ramas más antiguas de la Ornitología y es un importante campo de investigaciones dentro de la ecología reproductiva de estas especies. Los huevos de las aves poseen una amplia diversidad funcional, que se refleja en la multiplicidad de modelos de tallas, formas y coloraciones que poseen, sin embargo, sus descripciones y en particular la de sus formas, han sido históricamente narrativas y altamente subjetivas (Gundlach, 1893; Balat y González, 1982; Valdés, 1979, 1984).

La forma del huevo varía entre los diferentes taxa de aves (Lack, 1968; Walters, 1994) y es producida por las tensiones de las paredes del conducto reproductor (Smart, 1991; Solomon, 1991). Sin embargo, tiene un componente funcional que puede haber guiado su evolución y que involucra el compromiso entre el volumen necesario para cada especie, el tamaño de la nidada y la capacidad o área de incubación de los adultos (Ojanen *et al.*, 1979; Otto, 1979). La relación que se establece entre la forma y el tamaño de puesta podría indicar que aquellas formas más redondeadas son características de aves de gran tamaño y/o robustas (albatros, petreles: Procellariidae) y que generalmente solo ponen un huevo. Aquellas especies donde los huevos tienen forma elipsoide (Gaviidae, Columbidae, Gruidae) o semicónica (Scolopacidae, Charadriidae) son aves relativamente pequeñas y que ponen un mayor número de huevos (Barta y Szekely, 1997).

Probablemente, la forma óptima del huevo es el resultado de la selección natural (Hoyt, 1976) y la variabilidad de las formas pudiera ser adaptativa, como resultado de maximizar el área de transferencia de calor (Drent, 1975) durante la incubación y el intercambio de gases entre el embrión y el medio externo. También la variación en la forma del huevo puede ser consecuencia de la variación en las proporciones corporales de las hembras adultas las que por razones anatómicas y fisiológicas, influyen en la formación del huevo en el oviducto (Grant, 1982). El tamaño de la hembra puede haber actuado como factor selectivo, al requerirse una resistencia considerable para soportar el peso del ave durante el período de incubación.

El estudio de la variación en las formas de los huevos dentro de una nidada ha mostrado la existencia de varios “patrones” (modelos) como, por ejemplo, que el diámetro mayor, el radio de curvatura del polo mayor, y la asimetría del huevo, tienden a ser menores en el último huevo de la nidada (Preston y Preston, 1953). En ese caso, las diferencias en la forma deben reflejar las adaptaciones a condiciones medioambientales diferentes o quizás un compromiso entre las



ventajas estructurales, el volumen de puesta, el tamaño y el contenido del huevo (Andersson, 1978).

Las variaciones en el tamaño de los huevos han sido frecuentemente investigadas para determinar su relevancia como una característica genéticamente determinada o adaptativa, en conexión con otros parámetros reproductivos, con una repercusión directa en el éxito final (Jover *et al.*, 1993). Entre especies, el tamaño de los huevos varía según el tamaño de la nidada, la masa corporal del adulto, los modos de desarrollo, la estrategia reproductiva que desarrolle, y la capacidad o área de incubación de los adultos. Por otra parte dentro de las especies, el tamaño del huevo puede variar con un gran número de factores, entre los que se incluyen: la localización geográfica, el tamaño de puesta, el orden de puesta dentro de la nidada, las características de la hembra y las condiciones ambientales inferidas a partir del éxito reproductivo anual (Janiga, 1997; Martin *et al.* 2006).

Además de los modelos de talla y las diferentes formas que poseen los huevos, la coloración intra e interespecífica puede constituir un rasgo que refleje su diversidad funcional. La coloración de los huevos de las aves es altamente variable, semejando generalmente la coloración del nido y sitios de nidificación (Westmoreland y Kiltie, 1996) lo que constituye una forma efectiva de crípsis contra depredadores (Blanco y Bertellotti, 2002; Sanchez *et al.*, 2004), como defensa contra el parasitismo de nidada coespecífico o interespecífico (Soler y Moller 1996) o de mimetismo en las especies nidoparásitas (Davis y Brooke 1989a,b). También puede constituir un rasgo de selección natural señalando la condición corporal e inmunocompetencia de la hembra (Moreno *et al.* 2005; Siefferman *et al.* 2006; Krist y Grim 2007) o calidad genética en aquellas especies con cuidado biparental (Moreno y Osorno 2003) donde la intensidad del color estaría correlacionada con una mayor contribución por parte del macho. En el caso de los pigmentos basados en biliverdina se ha postulado que están asociados con la variación en el espesor de la cáscara, causada quizás por la deficiencia de calcio, de manera que compensan la pérdida de grosor en el sitio (Gosler *et al.*, 2005) y protege al embrión de los daños por radiaciones solares debido a su alto pico de absorbencia en el rango UV. Se ha descrito que el color del huevo también puede cambiar como una función de estrés o contaminantes (Arendt, 2004; Jagannath *et al.*, 2008).

En Cuba y el Caribe los trabajos sobre la reproducción en aves son muy recientes y han estado relacionados con elementos generales de la biología reproductiva de las especies, los modelos de variación de las dimensiones absolutas de los huevos y los modelos de crecimiento postnatal de los pichones (Denis y Rodríguez, 2007), además del monitoreo del éxito reproductivo (Denis, 2002). También se han desarrollado estudios relacionados con los modelos de variación



del grosor de la cáscara (Denis y Ponce de León, 2007). La mayoría de estos trabajos se han concentrado en un estrecho grupo de especies (mayormente acuáticas), y pocos se han realizado enfocados directa y únicamente en los huevos. Sin embargo, existen antecedentes de investigaciones enfocadas en este sentido, entre las que destacan una publicación en la que se proponen nuevas constantes especie-específicas para la estimación del volumen a partir de las dimensiones lineales (Denis *et al.*, en prensa) o que describen un algoritmo para la caracterización y comparación de las formas de los huevos basado en la aplicación de las funciones de Fourier. También se ha desarrollado un trabajo que emplea otro de los métodos de la morfometría geométrica, que son los puntos clave (*landmarks*) sobre fotografías digitales para analizar las diferencias en forma de los huevos de varias especies de garzas (Aves: Ardeidae) (Denis y Olavarrieta, en prensa). Otro artículo presenta la descripción de las dimensiones, grosor de la cáscara y los “patrones” (modelos) de manchas en huevos de *Cathartes aura* (Denis *et al.*, en prensa), constituyendo el único antecedente conocido, que se ha publicado en Cuba y que cuantifica estas características.

Sobre cada grupo de aves podría influir un grado diferencial de selección por una apariencia particular, de forma que la coloración y los modelos de manchas podrían ser únicos dentro de cada especie o población, o altamente variables, en dependencia de la presión selectiva que los dirige. Ya sea para evitar el parasitismo de nidada, la depredación o proporcionando una señal de selección sexual en la hembra los modelos de coloración deben ser suficientes para identificar la estrategia de cría de la especie.

En la presente investigación se parte de la hipótesis de que la forma y los modelos de manchas de los huevos se relacionan con las estrategias reproductivas y las características de los sitios de nidificación, donde la disponibilidad de recursos tróficos, magnitud de la depredación sobre la especie influyen significativamente en la variabilidad de estos parámetros. Para someter a prueba esta hipótesis se plantea como objetivo la descripción y comparación de las formas de los huevos y su modelo de manchado en 50 especies de aves cubanas que representen distintas estrategias generales de cría y hábitat.

Para cumplimentar este objetivo se desarrollan las siguientes tareas:

- Caracterizar y comparar los huevos de 50 especies de aves, que representen seis estrategias de reproducción, por métodos analíticos modernos que capten la geometría de la forma.
- Describir y cuantificar los modelos de manchas de los huevos de 18 especies de aves, evaluando su capacidad identificadora a nivel de especie o de estrategia de cría.



REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

a) Estrategias reproductivas de las aves

En las aves, en general, son descritas dos tipos de estrategias reproductivas que han sido desarrolladas, con el objetivo de minimizar los posibles efectos negativos de las condiciones ambientales y de las relaciones interespecíficas. Una de ellas, es la estrategia de supervivencia de nidada, la cual tiende a minimizar cualquier tipo de jerarquía entre los pichones y que aparece en algunas especies de caradriformes y en los anátidos. La estrategia de reducción de nidada por el contrario, tiende a reforzar la jerarquía entre los mismos (Mock, 1984; Mock y Parker, 1986) presentando dos variantes fundamentales: los reduccionistas obligados, como por ejemplo: los pelícanos y pájaros bobos; y los reduccionistas facultativos, entre los que se encuentran las zancudas (Ehrlich *et al.*, 1988; Gill, 1998).

La asincronía de la puesta y eclosión es uno de los mecanismos mediante los cuales se refuerza la estrategia de reducción de nidada (Amundsen y Skotland, 1988) y es el resultado del comienzo en la incubación desde el momento en que la hembra pone el primer huevo, adelantando en el desarrollo embrionario a los primeros huevos respecto a los últimos, con la consecuente diferencia en la talla de los pichones. El comienzo temprano en la incubación brinda mayor protección a los huevos de condiciones ambientales adversas y posibles enemigos (Swanson, 1999). Otras implicaciones adaptativas se han atribuido a esta asincronía, como son: asegurar el éxito reproductivo de la nidada aunque el primer huevo sea infértil (Stinson, 1979), responder a los niveles existentes de depredación (Clark y Wilson, 1981), y evitar los picos simultáneos de demanda alimentaria de todos los pichones (Husel, 1972).

Los resultados más importantes en relación al orden de puesta entre el primer y último huevo muestran que el peso del huevo disminuye con el orden de puesta y conjuntamente disminuye el peso de su cáscara y de la clara. Significativamente no disminuye el peso absoluto de la yema, lo que asegura que los nutrientes para formar el embrión son los mismos, solo el abastecimiento energético disminuye de forma absoluta. El contenido general de agua en el huevo no varía, ni la proporción que representa la cáscara y la clara del huevo total, sin embargo, existe una tendencia a que aumente la proporción que representa la yema, por lo mismo que permanece constante mientras el peso total del huevo disminuye. Tampoco las proporciones entre la clara y la yema varían con el orden de puesta.



b) Patrones reproductivos en especies altriciales y precociales

El análisis del tamaño y la proporción entre los diferentes componentes de los huevos en las aves reflejan los parámetros evolutivos de sus patrones reproductivos y su relación con el modo de desarrollo, altricial o precocial.

De esta manera, los huevos de mayores tamaños, contienen cantidades absolutas de nutrientes mayores que los huevos más pequeños. No obstante, el tamaño del huevo varía más que su composición en la mayoría de las especies; por tanto, podría jugar un rol más distintivo en la supervivencia de los pichones (Carey, 1996). Estas proporciones también varían con relación a la época de puesta, el orden de puesta, el tamaño de la nidada, y la localidad, entre otros; así, según el orden de puesta dentro de la nidada. Ricklefs (1984b) encontró en el Estornino Europeo (*Sturnus vulgaris*) que el por ciento de agua tiende a disminuir ligeramente del primer al último huevo. La variación intraespecífica no solo refleja el estado fisiológico de la hembra previo a la puesta de cada huevo, sino que también tiene importantes consecuencias para la supervivencia diferencial de los juveniles (Howe, 1976; Ricklefs, 1984b).

Los pichones que provienen de huevos grandes son mayores, crecen más rápido y tienen mayores probabilidades de supervivencia cuando las condiciones del ambiente son adversas que aquellos que provienen de huevos pequeños (Klaassen y Bech, 1992; Jover *et al.*, 1993).

En muchas especies precociales, la diferencia en el tamaño de los huevos es mínima e independiente de la secuencia de puesta en especies que eclosionan sincrónicamente (Arnold, 1989; Carey, 1996). Se ha encontrado que la desviación del tamaño del último huevo en relación con la media de la nidada es más cercana a cero en especies precociales que en altriciales (Slagsvold *et al.*, 1984). Esta diferencia en tamaño es explicada por el alto requerimiento energético del embrión de las aves precociales, debido a la duración más extensa de su período de incubación y su mayor tasa metabólica. Además, el tamaño del huevo de las especies precociales determina el tamaño grande de los pichones, los cuales están más adelantados en su desarrollo y tienen mayores posibilidades de sobrevivir durante los primeros días después de la eclosión (Galbraith, 1988). Las especies altriciales en cambio presentan un período de incubación más corto y la tasa metabólica de los embriones es más baja que las especies precociales, por lo que no es necesaria tanta cantidad de yema para todo el proceso de la incubación y los primeros días después de la eclosión.



c) Modelos de variación de las características del huevo

- Variación en las formas

La forma del huevo en cada especie representa un compromiso entre el volumen necesario para la producción de un pichón, el tamaño de la nidada y la capacidad o área de incubación de los adultos (Ojanen *et al.* 1979, Otto 1979). Así, la relación que se establece entre la forma y el tamaño de puesta podría indicar que formas redondeadas presentan mayor relación superficie / volumen encontrándose en aves de gran tamaño o robustas en las que, aunque el tamaño de la nidada sea grande, el volumen del huevo respecto al de los adultos es menor (ej.: Galliformes, Procellariidae). Esta forma, además, maximiza la conservación del calor y aumenta la resistencia estructural de la cáscara (Gill, 1990). Los huevos con forma alargada (Gaviidae, Columbidae, Gruidae) o semicónica (Scolopacidae, Charadriidae) son característicos de aves relativamente pequeñas, o sea, que ponen huevos relativamente más grandes y numerosos (Barta y Szekely, 1997).

Quizás, la forma óptima del huevo es el resultado de la selección natural (Hoyt, 1976) y la variabilidad de las formas pudiera ser adaptativa, como resultado de maximizar el área de transferencia de calor (Drent, 1975) durante la incubación y el intercambio de gases entre el embrión y el medio externo (Ar *et al.* 1974). También la variación en la forma del huevo puede ser consecuencia de la variación en las proporciones corporales de las hembras adultas, las que por razones anatómicas y fisiológicas, influyen en la formación del huevo en el oviducto (Grant, 1982; Smart, 1991; Solomon, 1991). Gilbert (1979) plantea que la hembra podría controlar la forma del huevo a través del uso de los músculos que revisten las paredes del istmo, produciéndose una forma no esférica cuando presionan el huevo a lo largo de su eje mayor. Respectivamente el tamaño de la hembra puede haber actuado como factor selectivo, al requerirse una resistencia considerable para soportar el peso del ave durante el período de incubación (Bain, 1991).

El estudio de la variación en las formas de los huevos dentro de una nidada ha mostrado la existencia de varios patrones como, por ejemplo, que el diámetro mayor, el radio de curvatura del polo mayor, y la asimetría del huevo, tienden a ser menores en el último huevo de la nidada (Preston y Preston, 1953). Los huevos puntiagudos tienden a rodar menos, en un arco menor dentro del nido, disminuyendo así la probabilidad de caer del nido. Generalmente, los huevos de las especies que nidifican en lugares altos, o cuyos nidos son menos cóncavos, presentan estas formas.



En ese caso, las diferencias en la forma deben reflejar las adaptaciones a condiciones medioambientales diferentes o quizás un compromiso entre las ventajas estructurales, el volumen de puesta, el tamaño y el contenido del huevo (Andersson, 1978).

- Variación en las dimensiones

La variación de tallas en los huevos de las aves forma parte importante de las estrategias reproductivas y tiene un papel central dentro de historias de vida (Lack, 1968, Jover *et al.* 1993). El tamaño del huevo afecta el valor adaptativo de la hembra a través de sus efectos en el tamaño inicial, crecimiento temprano y la supervivencia de los pichones (Flint y Sedinger, 1992). La variación se manifiesta tanto entre especies como dentro de la propia especie, donde se evidencia entre nidadas o dentro de una misma nidada.

La variabilidad de patrones puede ser causada por diferencias en el estatus nutricional de las hembras de ciertas especies (Aparicio, 1999), o en ciertas circunstancias, particularmente cuando las adversidades del clima ocurren durante la formación de algunos huevos de la nidada y no en todos (Drent y Daan, 1980; Magrath, 1992). Slagsvold *et al.*, (1984) consideró estos patrones de variación como un mecanismo que tiende a reforzar las estrategias reproductivas.

Las características de las hembras, como: la edad, estado fisiológico y fenotipo se plantea sean las principales fuentes de variabilidad entre nidadas (Viñuela, 1997; Janiga, 1997). En relación con la edad, las hembras más jóvenes ponen huevos más pequeños que aquellas con más experiencia de cría (Saether, 1990; Flint y Sedinger, 1992); lo cual ha sido encontrado en numerosas especies, como la Gaviota Común (*Sterna hirundo*) (Nisbet, 1978) y los gansos negros (Flint y Sedinger, 1992). Las características nutricionales de la hembra también influyen, y no sólo sobre el tamaño del huevo, sino también sobre el tamaño de puesta; así, hembras con excelentes condiciones nutricionales ponen nidadas más grandes con huevos grandes (Rohwen, 1988; Viñuela, 1997). Sin embargo, Blackburn (1991) plantea que el tamaño de nidada se relaciona de manera inversa con el tamaño del huevo entre especies, pero que en una misma especie no está clara la relación, aunque Tella *et al.* (1994) plantean que el tamaño de la nidada no ejerce ningún efecto sobre el tamaño de los huevos en la especie en *Pyrhacorax pyrrhacorax*.

Las garzas y otras especies que desarrollan una reducción de nidada tienen un último huevo de menor tamaño (Parson, 1970; Nisbet, 1978; Custer y Frederick, 1990). En estas especies, los huevos eclosionan asincrónicamente y las diferencias de tamaño entre éstos tienden a reforzar la jerarquía competitiva de los pichones mayores en relación con los más jóvenes, en cuanto a interacciones agresivas y manipulación del alimento (Fujioka, 1985; Inoue, 1985; Mock y Parker,



1986). La interacción de los dos fenómenos facilita que se lleve a cabo de manera eficiente la reducción de nidada al disminuir la probabilidad de supervivencia de los pichones más pequeños. Según Viñuela, (1997) este grado de asimetría entre los huevos de una nidada no se ve afectado por los factores que reflejan el grado de restricción nutricional durante la puesta.

Entre especies, el tamaño del huevo varía fundamentalmente, según la masa corporal del individuo adulto y los modos de desarrollo. El aumento en el tamaño de los huevos está correlacionado con el incremento en talla de los adultos; sin embargo, al relativizarla para eliminar el efecto de la talla, la relación se invierte: las aves más pequeñas ponen huevos relativamente más grandes que las de mayor tamaño.

Dentro de cada especie, el tamaño del huevo tiene un fuerte componente hereditario (Ricklefs, 1984b; Bancroft, 1985), pero además puede variar con un gran número de factores, entre los que se incluyen: la localización geográfica, el tamaño de puesta, el orden de puesta dentro de la nidada, las características de la hembra, las condiciones ambientales, la depredación del nido, la mortalidad del adulto y el cuidado parental (Coulson *et al.*, 1969; Ricklefs, 1984a; Janiga, 1997; Carey, 1996; Martin *et al.* 2006).

El estudio de la variabilidad dentro de la nidada ha mostrado la existencia de numerosos patrones, tales como: un incremento (Howe, 1976; Mead y Morton, 1985) o una disminución en el tamaño del huevo durante la secuencia de puesta (Parsons, 1972; Nisbet y Cohen, 1975), un aumento del tamaño de los huevos intermedios y los primeros y últimos más pequeños (Reed y Oring, 1999; Custer y Frederick, 1990); así como una uniformidad en el tamaño, como en el caso de los limícolas (Ricklefs, 1984; Nol *et al.*, 1997). La variación del tamaño del huevo dentro de la nidada también puede estar influenciada por otros factores como por ejemplo: la calidad del territorio, el tamaño de nidada y el tamaño del adulto. Viñuela (1997) encontró que las parejas que nidifican en los mejores territorios, ponen los últimos huevos de mayor tamaño; lo cual pudiera ser producto de un suplemento de comida más abundante o regular durante el período de puesta, esto se revierte en mayor aporte de recursos a los últimos huevos. El tamaño relativo del último huevo también decrece con el incremento del tamaño del cuerpo y esta dependencia puede estar relacionada además, con el incremento de la estrategia reduccionista. Se plantea que existe una correlación negativa entre el tamaño del último huevo y el tamaño de la nidada, siendo este decremento más pronunciado en las especies que adoptan la estrategia de reducción de nidada (Slagsvold *et al.*, 1984). Sin embargo, este no es el único patrón existente; en cernícalos (*Falco sparverius*) y en gansos negros (*Branta bernicla*), la relación es completamente inversa (Flint y Sedinger, 1992;



Wiebe y Borlotti, 1995). La complejidad de la interrelación entre el tamaño del huevo y el tamaño de la nidada; en general, pudiera reflejar el hecho de que la selección puede operar de manera diferente para cada uno de dichos factores (Carey, 1996).

El tamaño de los huevos de una especie también varía según la fecha de puesta, una vez que el período de cría ha comenzado, puede incrementarse (Bancroff, 1984; Ankney y Johnson, 1985; Magrath, 1992), disminuir (Birhead y Nettleship, 1984; Flint y Sedinger, 1992) o no variar significativamente durante el transcurso de la estación (Rohwer, 1986; Arnold, 1991). Generalmente, las especies que ponen segundas puestas, no varían el tamaño de los huevos o lo hacen poco, pero sí modifican el tamaño de la nidada (Rohwer, 1988). La variación geográfica en el tamaño del huevo se manifiesta en especies que nidifican a lo largo de amplias áreas geográficas (Ricklefs y Montevecchi, 1979; Carey, 1996; Martin *et al.* 2006). Muchos autores, como Janiga (1996, 1997) han expresado como una de las causas que influyen en esta variación la existencia de un gradiente longitudinal que ha sido comprobado en especies como *Columbus livia* donde se plantea una relación inversa entre el tamaño del huevo y la ubicación a lo largo de Eurasia. Además, se ha encontrado que la forma de los huevos en esta especie también está en dependencia de la latitud, variando de largos y finos en el norte; a cortos y anchos, en el sur. Además del gradiente latitudinal y longitudinal, se ha sugerido la existencia de un gradiente altitudinal; las especies que nidifican a mayores alturas ponen huevos mayores, que las que lo hacen en tierras bajas. En las condiciones limitantes que se dan a grandes alturas (presión barométrica y temperatura reducida, etc.), la diferencia de tamaño pudiera proveer de un desarrollo más exitoso a los huevos mayores que a los pequeños o simplemente, estos huevos más grandes pudieran ser puestos por adultos mayores (Carey, 1996). Se ha reportado que el diámetro mayor de los huevos varía más que el menor (Preston, 1969; Telfair, 1987), que está limitado por la capacidad oviductal de las hembras.

El incremento en la depredación del nido también pudiera ser asociado con una reducción en el esfuerzo reproductivo, reflejado en el tamaño y masa de la puesta (Martin 1995, 2002.; Martin *et al.* 2000), favoreciendo de manera directa la reducción en la inversión de la puesta a través de huevos con una menor masa (Fontaine y Martin 2006) y tamaños de puesta más pequeños (Martin 1995; Martin *et al.* 2000), pero indirectamente la puesta de huevos más grandes.

d) Función de la coloración de los huevos en las aves

La coloración de los huevos de las aves tanto intraespecífica como interespecífica es altamente diversa y alrededor de esta gran variabilidad y su posible funcionalidad se han



desarrollado diferentes hipótesis. Las diversas coloraciones, marcas superficiales o una combinación de estos rasgos y la posibilidad de otras características correlacionadas con los distintos colores en huevos puestos sobre distintos sustratos pueden semejar la coloración del nido y sitios de nidificación (Westmoreland y Kiltie 1996) lo que constituye una forma efectiva de crípsis contra depredadores (Blanco y Bertellotti 2002; Sanchez *et al.*, 2004). Aunque Jacobs (1992) plantea que diferentes especies depredadoras con diferencias visuales y capacidad sensorial pueden ejercer una presión diferente en la variabilidad de colores. La variabilidad individual en el color de los huevos en aves coloniales puede ofrecer una ventaja selectiva diferencial para huevos particulares o para aumentar el reconocimiento del huevo por adultos que anidan en grupos (Buckley y Buckley, 1972a, b).

También puede funcionar como defensa contra el parasitismo de nidada coespecífico o interespecífico (Soler y Moller 1996) o de mimetismo en las especies nidoparásitas (Davis y Brooke 1989 a, b). En caso contrario la coloración y las manchas en los huevos pueden ser consistentes dentro de la puesta y distintivos en la población, permitiendo estos rasgos que la hembra reconozca sus huevos y por tanto evite el parasitismo de nidada (Lathi, 2008).

Igualmente puede constituir un rasgo de selección natural, reflejando la condición corporal e inmunocompetencia de la hembra (Moreno *et al.*, 2005; Siefferman *et al.*, 2006; Krist y Grim 2007) o calidad genética en aquellas especies con cuidado biparental (Moreno *et al.*, 2006a) donde la intensidad del color estaría correlacionada con una mayor contribución por parte del macho (Sheldon, 2000; Moreno *et al.*, 2004). Del mismo modo el polimorfismo en la coloración puede reflejar diferencias en las frecuencias alélicas que codifican para las enzimas que controlan los pigmentos depositados en la cáscara (Washburn, 1990; Collias, 1993). En el caso de los pigmentos basados en biliverdina se ha postulado que están asociados con la variación en el espesor de la cáscara, causada quizás por la deficiencia de calcio, de manera que compensan la pérdida de grosor en el sitio (Gosler *et al.*, 2005) y protege al embrión de los daños por radiaciones solares debido a su alto pico de absorbencia en el rango UV (Inomata *et al.*, 2005). La cáscara y el color del huevo pueden modular el calentamiento solar por la vía de la reflexión infrarroja y los pigmentos bloquear el paso de la luz por la cáscara (Shafey *et al.* 2002). Sin embargo, Westmoreland *et al.* (2007) sugieren que es incierto si el efecto es suficientemente grande para ser significativo. Se ha descrito que el color del huevo también puede cambiar como una función de estrés o contaminantes (Arendt 2004; Jagannath *et al.*, 2008).

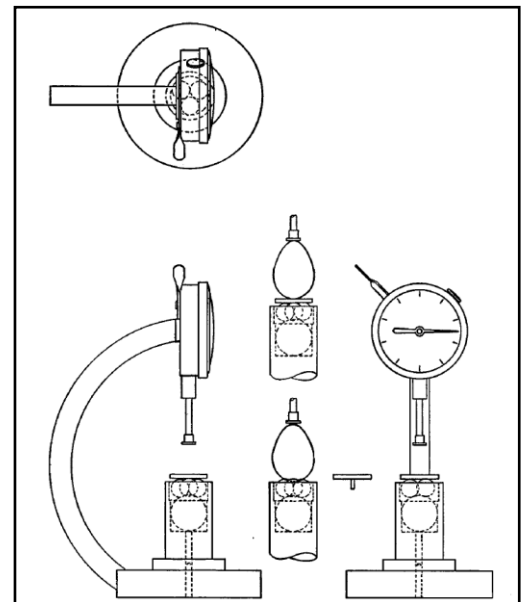


e) Métodos de estudio de la forma y coloración de los huevos

Existen cuatro enfoques básicos para el estudio de la forma de los huevos. El primero de estos describe la forma del huevo por la media de una ecuación matemática, basada en la fórmula de un elipsoide. Preston (1953) propone una descripción de la forma usando la ecuación paramétrica de una elipse, incluyendo una constante dimensional C que varía para cada huevo. Posteriormente Preston (1968) presenta una ecuación de asimetría y bicono para describir la forma del huevo. También se ha representado el contorno del huevo como dos medias elipses desiguales (Bonnet y Mongin 1965). Smart (1967) usa la fórmula de una elipse en coordenadas cartesianas con una transformación lineal de una coordenada. Carter (1968) modifica la ecuación de la elipse y propone una descripción de la forma del huevo por seis mediciones en cada huevo. Manceau y Henderson (1970), midieron las coordenadas de 15 puntos en una imagen aumentada del huevo y realizaron el análisis de los datos por programas computarizados. Más recientemente, Denis (2002) al analizar los huevos de varias especies de garzas emplea como índice de forma la razón entre los diámetros mayores y menores, aunque reconoce que esto es un indicador muy grosero de la forma.

Un tercer enfoque posible es la utilización de instrumentos particulares de medición de las siluetas o de las formas, como es el caso del esferómetro utilizado por Gemperle y Preston (1955) (Fig.1).

Figura 1. Instrumento de medición de la forma de los huevos empleado por Gemperle y Preston (1955).



El último posible enfoque es la utilización de la morfometría geométrica, y específicamente el empleo de los métodos de contorneos, como las transformadas elípticas de Fourier. Aunque este método ha sido ampliamente utilizado en el estudio de las formas de numerosos objetos biológicos, no existen en la bibliografía consultada ninguna referencia sobre su aplicación en huevos de aves.



Los métodos de contorneos (*Outline methods*) fueron los primeros métodos de morfometría geométrica usados. Aunque los bordes de estructuras o regiones pueden ser considerados homólogos entre especímenes, puntos colectados para muestrear esas curvas no tienen necesariamente esas correspondencias claras. En estos métodos el acercamiento usualmente usado es digitalizar puntos a lo largo de un contorno, ajustarlas a funciones matemáticas (usualmente alguna forma de análisis de Fourier) y entonces comparar las curvas usando los coeficientes de estas funciones como variables de forma en análisis multivariados. Los puntos en este espacio paramétrico multivariado (e.j., espacio de coeficientes de Fourier) pueden ser retro-transformados al espacio físico del organismo y visualizados como contornos. Como este enfoque se limitaba a contornos simples otros métodos fueron propuestos, tales como usar los cambios en los ángulos de las tangentes de cada punto a lo largo de la línea, el análisis de los valores de D_x y D_y como funciones de la distancia a lo largo de la curva, o tratar las coordenadas de los puntos como secuencias de números complejos (ver, por ejemplo, Rohlf 1990). Aunque todos estos métodos funcionan, el problema es que los análisis basados en métodos diferentes dan resultados diferentes y no hay consenso en la teoría que permite a un investigador seleccionar el mejor enfoque (Rohlf, 1986).

Los descriptores elípticos de Fourier (EFDs), fueron originalmente propuestos por Kuhl y Giardina (1982) y pueden delinear cualquier tipo de forma con un contorno cerrado bidimensional. Los EFDs han sido aplicados efectivamente al análisis de varias formas biológicas, tanto de animales (Rohlf y Archie 1984; Ferson *et al.* 1985; Bierbaum y Ferson 1986; Diaz *et al.* 1989; Liu *et al.* 1996; Laurie *et al.* 1997) como de plantas (White *et al.* 1988; McLellan 1993; Furuta *et al.* 1995; Ohsawa *et al.* 1998; Iwata *et al.* 1998; Iwata *et al.* 2000; Toyohara *et al.* 2000; Iwata *et al.* 2002; Uga *et al.* 2003; Iwata *et al.* 2004a, 2004b; Yoshioka *et al.* 2005a, 2005b, 2006a, 2006b).

Las evaluaciones basadas en EFDs también brindan suficiente resolución, en combinación con los análisis de la genética cuantitativa, para dilucidar la herencia de las formas biológicas. Sin embargo, a pesar de ser herramientas poderosas no son fáciles de aplicar ya que involucran complejos procedimientos técnicos y matemáticos, como el procesamiento digital de imágenes, formas de registrar los contornos, complejas derivadas de los descriptores y su análisis multivariado. Con el desarrollo de algunos programas actuales, estos inconvenientes pueden ser resueltos.

Para su análisis matemático, el contorno de los objetos debe ser extraído de una imagen y registrado como un código de cadena (Freeman 1974). Este es un sistema de codificación para describir la información espacial de los contornos con números del 0 al 7. Eso requiere ciertas



transformaciones previas de las imágenes: desaturación, reducción de ruidos, binarización, etc. Los descriptores elípticos de Fourier normalizados (EFDs) son calculados entonces a partir de estas secuencias según el procedimiento sugerido por Kuhl y Giardina (1982).

Cuando la forma del contorno se describe con los primeros 20 armónicos de coeficientes de Fourier, el número de coeficientes normalizados EFDs es muy grande (77 u 80). Sin embargo, pueden emplearse ACP para resumir eficientemente toda la información contenida en estos coeficientes (Rohlf y Archie 1984). Los puntajes de los vectores propios pueden usarse como “valores” de las características morfológicas en otros análisis.

El uso de los descriptores de contornos, tiene, sin embargo, algunas limitaciones como que ignoran las deformaciones morfológicas interiores que no se recogen en el contorno, o no tienen en cuenta puntos de importancia biológica sino que da el mismo valor a todos los puntos del contorno.

En las aves los patrones de coloración son el resultado de un complejo proceso incluye componentes tales como características de la piel y el plumaje, sistema sensorial del observador potencial y condiciones ambientales (Endler, 1990). Las características del color se usan para evaluar diferencias geográficas entre poblaciones, determinar dimorfismo sexual y en la taxonomía (Schmits- Ornes, 2006). Además provee pistas esenciales en muchas áreas de la ecología y evolución biológicas, como selección sexual (Anderson, 1994) y procesos de especiación (Coyne y Orr, 2004). Para estudiar los patrones de coloración numerosos trabajos se han enfocado en la intensidad de los colores por sus posibles funciones biológicas, pero pocos han analizado las manchas en sí mismas (ej. Gosler *et al.*, 2005). Los métodos más empleados para ello han sido los que dependen de categorías arbitrarias semicuantitativas o por fotografía digital.



MATERIALES Y MÉTODOS

Se tomaron las dimensiones lineales (diámetro mayor y menor) y fotografías digitales de 834 huevos de 50 especies, pertenecientes a 18 familias, depositados en las colecciones científicas del Instituto cubano de Ecología y Sistemática (n=621) y en las colecciones oológicas del Museo de Historia Natural “Charles T. Ramsden de la Torre”, del Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad de Oriente (n=96). Se emplearon, además, fotografías de 38 huevos de *Bubulcus ibis* (CAEG) colectados en la colonia del Rincón de Guanabo, Ciudad de La Habana, en julio de 2008. Las especies fueron agrupadas en seis estrategias ecológicas de cría básicas (Tabla 1): especies anidantes en cavidades (n=7), especies de bosque (n=13), especies que anidan en el suelo (n=4) y especies de reproducción colonial (n=26). Las de este último grupo de acuerdo a las características de las especies y selección del sitio de cría se separaron en tres grupos: las primeras 12 especies, que ponen los huevos en el suelo y tienen pichones nidífugos, fueron divididas en Coloniales marinas (n=8) y Limícolas (n=4); y las 14 especies restantes, que construyen sus nidos sobre vegetación de manglar, formaron un grupo aparte.

Tabla 1: Especies de aves cubanas incluidas en el estudio de la forma y patrones de manchas de los huevos, junto con las siglas empleadas para identificarlas y los tamaños de muestra utilizados.

<i>Orden / Familia</i>	<i>Especie</i>	<i>Nombre común</i>	<i>Tamaño de muestra</i>	<i>Código AOU</i>
<i>Pelecaniformes</i>				
<i>Phalacrocoracidae</i>	<i>Phalacrocorax auritus</i>	Corúa de Mar	16	DCCO
	<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	Corúa de Agua Dulce	12	OLCO
<i>Anhingidae</i>	<i>Anhinga anhinga</i>	Marbella	15	ANHI
<i>Ciconiformes</i>				
<i>Ardeidae</i>	<i>Ardea herodias</i>	Garcilote	1	GTBH
	<i>Ardea alba</i>	Garzón	11	GREG
	<i>Egretta rufescens</i>	Garza Rojiza	15	REEG
	<i>Egretta caerulea</i>	Garza Azul	25	LBHE
	<i>Egretta thula</i>	Garza de Rizos	24	SNEG
	<i>Egretta tricolor</i>	Garza de Vientre Blanco	22	TRHE
	<i>Bubulcus ibis</i>	Garcita Ganadera	38	CAEG
	<i>Ixobrychus exilis</i>	Garcita	14	LEBI
	<i>Butorides virescens</i>	Aguaitacaimán	20	GNBH
	<i>Nycticorax nycticorax</i>	Guanabá de La Florida	5	BCNH
	<i>Nyctanassa violacea</i>	Guanabá Real	11	YCNH
<i>Cathartidae</i>	<i>Cathartes aura</i>	Aura Tiñosa	106	TUVU



(Cont...)

<i>Orden / Familia</i>	<i>Especie</i>	<i>Nombre común</i>	<i>Tamaño de muestra</i>	<i>Código AOU</i>
Charadriiformes				
<i>Jacanidae</i>	<i>Jacana spinosa</i>	Gallito de Río	18	NOJA
<i>Scolopacidae</i>	<i>Catoptrophorus semipalmatus</i>	Zarapico Real	6	WILL
<i>Charadriidae</i>	<i>Charadrius wilsonia</i>	Títere Playero	8	WIPL
	<i>Charadrius vociferus</i>	Títere Sabanero	16	KILL
	<i>Sterna maxima</i>	Gaviota Real	10	ROYT
	<i>Sterna antillarum</i>	Gaviotica	25	LETE
	<i>Sterna dougalli</i>	Gaviota Rosada	2	ROST
<i>Laridae</i>	<i>Anous stolidus</i>	Gaviota Boba	23	BRNO
	<i>Sterna fuscata</i>	Gaviota Monja Prieta	25	SOTE
	<i>Sterna sandvicensis</i>	Gaviota de Sandwich	13	SATE
	<i>Sterna anaethetus</i>	Gaviota Monja	12	BRTE
	<i>Larus atricilla</i>	Galleguito	23	LAGU
Passeriformes				
	<i>Tyrannus dominicensis</i>	Pitirre Abejero	5	GRAK
<i>Tyrannidae</i>	<i>Tyrannus caudifaciatus</i>	Pitirre Guatibere	2	LOKI
	<i>Tyrannus cubensis</i>	Pitirre Real	2	GIKI
<i>Emberezidae</i>	<i>Tiaris olivaceus</i>	Tomeguín de la Tierra	10	YFGR
<i>Icteridae</i>	<i>Icterus dominicensis</i>	Solibio	10	CUOR
	<i>Quiscalus niger</i>	Chichinguaco	45	GAGR
	<i>Dives atrovioleaceus</i>	Totí	36	CUBL
<i>Mimidae</i>	<i>Mimus polyglottos</i>	Sinsonte	11	NOMO
Columbiformes				
	<i>Zenaida macroura</i>	Paloma Rabiche	6	MODO
	<i>Zenaida asiatica</i>	Paloma Aliblanca	1	WWDO
<i>Columbidae</i>	<i>Columba leucocephala</i>	Paloma Cabeciblanca	7	WCPI
	<i>Columbina passerina</i>	Tojosa	6	COGD
	<i>Starnoena cyanocephala</i>	Paloma Perdíz	1	BHQD
Strigiformes				
<i>Tytonidae</i>	<i>Tyto alba</i>	Lechuza	5	COBO
<i>Strigidae</i>	<i>Glaucidium siju</i>	Sijú Platanero	2	CUPO
	<i>Otus lawrencii</i>	Sijú Cotunto	4	BLOW
Caprimulgiformes				
<i>Caprimulgidae</i>	<i>Caprimulgus cubanensis</i>	Guabairo	1	GANI
	<i>Chordeiles minor</i>	Querequeté	24	CONI
Piciformes				
<i>Picidae</i>	<i>Xiphidiopicus percusus</i>	Carpintero Verde	5	CGWO
Coraciiformes				
<i>Todidae</i>	<i>Todus multicolor</i>	Cartacuba	9	CUTO
Trogoniformes				
<i>Trogonidae</i>	<i>Priotelus temnurus</i>	Tocororo	3	CUTR
Psittaciformes				
<i>Psittacidae</i>	<i>Aratinga euops</i>	Catey	22	CUPK
Galliformes				
<i>Odontophoridae</i>	<i>Colinus virginianus</i>	Codorniz	22	NOBO



A cada huevo se le midió el diámetro mayor (L) y menor (B) con un pie de rey de 0.05 mm de precisión. Se anotaron los datos referidos en las fichas de cada huevo como número de huevos del nido, año y localidad de colecta. El volumen fue calculado utilizando la fórmula dada por Hoyt (1979) y el índice de elongación se calculó como la tasa entre el diámetro menor y el mayor.

Análisis de la forma del huevo

El análisis de la forma de los huevos se hizo por dos métodos de morfometría geométrica: con un método de contornos y empleando puntos clave. La toma de los datos para el análisis de un contorno por los descriptores elípticos de Fourier partió de la digitalización del contorno de los huevos. Se empleó el programa SHAPE v.1.3 (Iwata y Ukai 2002) que contiene cuatro subprogramas llamados *ChainCoder*, *Chc2Nef*, *PrinComp* y *PrinPrint* para el procesamiento de las imágenes digitales, la obtención del código de cadena y de los coeficientes de Fourier, y el desarrollo de un Análisis de Componentes Principales. Este programa incluye también rutinas para la visualización de las formas a partir de los datos ya digitalizados.

El primer paso del análisis fue la obtención del código de cadena de cada contorno, que es un sistema de codificación para describir los contornos desarrollado por Freeman (1974). Los códigos de cadena son secuencias de dígitos del 1 al 7 que indican la dirección del próximo pixel alrededor de un contorno: 0 = un paso a la derecha, 2 = un paso arriba, 4 = un paso a la izquierda, 6 = un paso abajo, y los otros dígitos son direcciones intermedias. Para obtener este código con las imágenes de los huevos se empleó el subprograma *ChainCoder*. Este lee las imágenes (en formato BMP de 8 bytes), las convierte a escala de grises, las binariza a partir de un valor umbral seleccionado en el histograma de la imagen, elimina el ruido del borde por filtros de erosión – dilución y crea el código de cadena, que queda guardado en un fichero ASCII con extensión .chc.

A partir del fichero del código de cadena, con el programa *CHD2NEF*, se calcularon los coeficientes de las transformadas de Fourier para 4, 8, 16 y 20 armónicos consecutivamente, utilizando como normalización la longitud del radio mayor. Los coeficientes de Fourier se almacenan en un fichero ASCII de extensión .nef que son utilizados para el análisis multivariante posterior.

Con los coeficientes por cada huevo se realizó un Análisis de Componentes Principales, empleando las matrices de varianza – covarianza, y se tomaron para cada ejemplar los puntajes de los componentes que explicaran hasta el 90 % de la variabilidad, utilizando el subprograma *PrinCom*. Los puntajes de los componentes fueron utilizados en un Análisis de Función



Discriminante posteriormente. Para comprobar el efecto de la cantidad de componentes empleado sobre el error de discriminación, con los resultados de los coeficientes obtenidos con 16 armónicos en el contorno del huevo, se realizaron seis discriminantes consecutivos, incorporando en cada análisis, un nuevo componente.

Además del análisis de contorno se emplearon puntos claves digitalizados en los cuatro extremos del huevo y en las cuatro ubicaciones medias entre ellos (Fig. 2). Para ello se superpuso a la imagen del huevo una rejilla equiangular (cada 45°) con el vértice centrado en el centro de gravedad del huevo (centroide) y se digitalizaron los puntos de las ocho intersecciones de los ejes con el contorno, utilizando el programa TPS-Dig vers. 2.12 (Rohlf, 1998). Las configuraciones de puntos fueron superpuestas con un registro de Bookstein, empleando como línea base al diámetro mayor.

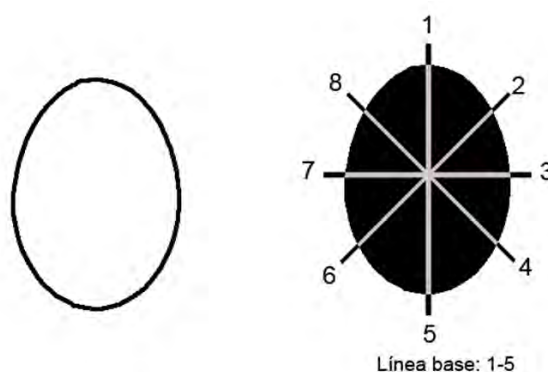


Figura 2. Ubicación de los puntos clave en el contorno de la silueta de los huevos de las aves, para el análisis de las variaciones en su forma.

Se obtuvieron los consensos por especie y con ellos se realizó un Análisis de Curvaturas Principales y se calculó la energía de curvatura, en el programa PAST v1.8. También se confeccionaron los diagramas de distorsiones, y se obtuvo el tamaño del centroide y las distancias Procrustes entre especies, para lo cual se empleó el programa TPS-Spline, utilizando los valores de un círculo como configuración de referencia para todos los casos.

Caracterización del modelo de manchas

Las imágenes fueron tomadas con una cámara digital de 8 Mp poniendo el huevo sobre un fondo contrastante, con una regla como patrón, desde una ubicación perpendicular y en un lugar



con luz difusa abundante y sin *flash*, para evitar la creación de sombras y maximizar el contraste de los bordes del huevo.

Las imágenes se manipularon digitalmente en Adobe Photoshop v8.0 (Fig. 3), donde se eliminó el color de fondo y se aumentó el contraste del huevo, y se desaturó hasta que la imagen quedó en blanco y negro, y se guardaron como BMP en formato RGB de 8 *bytes*. La imagen del huevo fue cortada a la mitad por el eje mayor, para eliminar el ruido que podía producir su propia sombra (los datos obtenidos se multiplicaban luego por dos). También fueron manipuladas para resaltar las manchas. Un preprocesamiento inicial en el programa *PhotoResizer* v1.0 las estandarizó en cuanto a nivel de brillo, contraste y gama (valores: brillo=11, contraste=13 y gama=3,54), y las guardó en escala de grises. Posteriormente, en el programa *ImageJ* v.1 se siguió un protocolo estandarizado que involucró reforzamiento de bordes (*sharpening*), eliminación de ruido y binarización de la imagen. En este mismo programa, las áreas de las manchas se midieron, en píxeles, y se relativizaron a porcentaje del área total de la sección transversal.

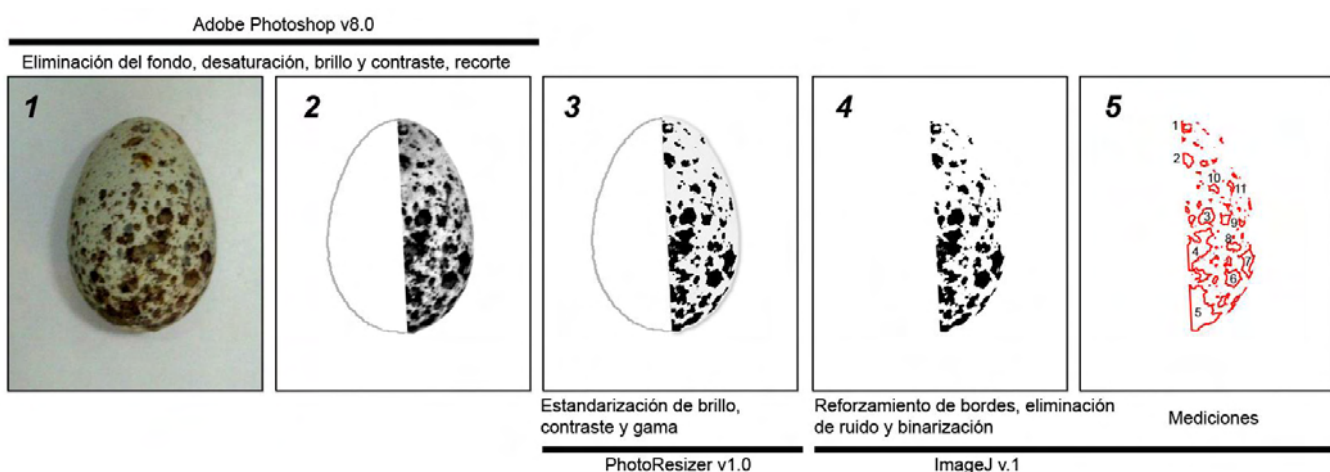


Figura 3: Etapas del procesamiento digital de las fotografías de los huevos de las aves para el estudio del modelo de manchado de las cáscaras.

De cada huevo se contaron las manchas, y se midió el área total, el área promedio por mancha y la razón área-perímetro de las manchas, como un índice de fragmentación. Todos estos valores de áreas deben ser asumidos como índices ya que la proyección plana sobre la imagen de la forma esférica del huevo distorsiona las medidas absolutas de área –además de que solo se midió en una de las caras de cada huevo.



Procesamiento estadístico

Se utilizaron pruebas de Kruskal Wallis o ANOVAs de clasificación simples para las comparaciones entre especies, en dependencia del cumplimiento de las asunciones de normalidad y homogeneidad de varianzas. Se empleó la prueba de Tukey para los contrastes *a posteriori* en caso necesario. De esta manera se compararon entre especies los índices de elongación, los puntajes de los cuatro primeros componentes principales de los coeficientes de Fourier, las energías de curvaturas y los tamaños del centroide entre especies. Con los puntajes del ACP, además, se realizó un análisis de función discriminante, utilizando la distancia Euclideana, empleando cada vez un componente más hasta que se incluyeran los que describían el 100 % de la varianza.

Se hicieron correlaciones de Pearson entre los índices de elongación de los huevos y el diámetro mayor en cada especie y las distancias procrustes se utilizaron en un análisis de agrupamientos utilizando el método de Ward como estrategia de agrupamiento. Todo el procesamiento estadístico se realizó en el programa Statistica v8.0.



RESULTADOS

Dimensiones lineales de los huevos

Las dimensiones externas de los huevos en las especies analizadas mostraron diferencias interespecíficas de acuerdo a las relaciones con la talla de las especies adultas y a las tendencias generales descritas en las aves (Anexos 1-6, Fig. 4).

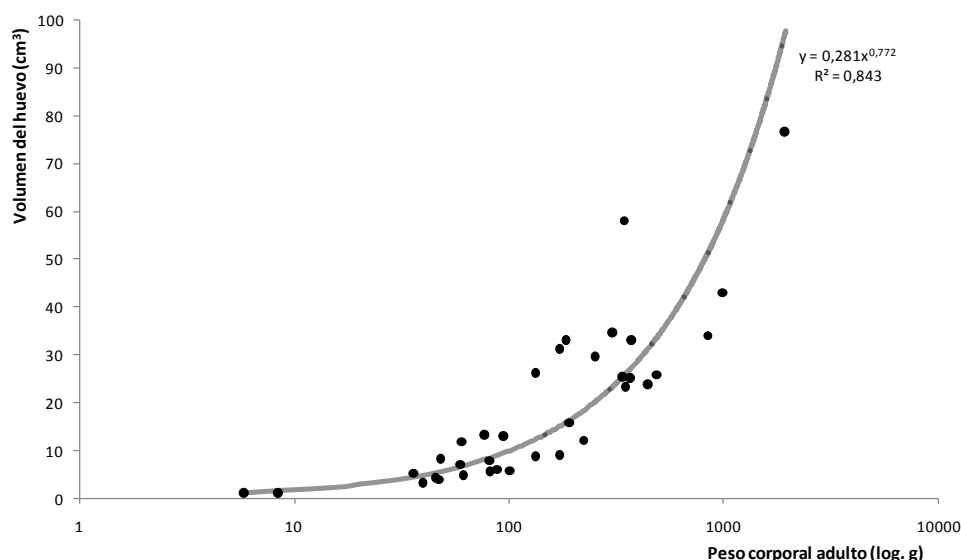


Figura 4: Relación entre el tamaño de los huevos y la talla corporal adulta en las especies de aves estudiadas.

Entre las especies de bosque, la Paloma Cabeciblanca presentó los huevos de mayores dimensiones, seguida del Chichinguaco, el Totí y la Paloma Rabiche y las especies con las dimensiones más bajas fueron el Tomeguín de la Tierra y la Tojosa. La media de las dimensiones de los huevos en este grupo fue de 26,02 x 19,03 mm, con un volumen promedio de 5,34 cm³. En el caso del grupo que nidifica en cavidades la Lechuza resultó la especie con las dimensiones de sus huevos superiores al resto y la especie con los huevos más pequeños fue la Pedorrera. De las especies que nidifican en el suelo el Aura Tiñosa mostró los mayores valores promedios en las dimensiones lineales y volumen de sus huevos y el Querequeté las menores. En el caso de las coloniales, en el grupo de los limícolas el Zarapico Real fue la especie con los huevos de mayor tamaño y volumen, seguida por el Títere Sabanero, en cambio el Gallito de Río presentó los menores valores promedios. Por su parte en el grupo de las coloniales marinas la Gaviota Real, La Gaviota Monja Prieta y el Galleguito fueron las especies de huevos más grandes y mayor volumen, por el contrario la Gaviotica y la Gaviota Rosada presentaron los valores más bajos.



En aquellas coloniales, pero que anidan sobre vegetación de manglar el Garzón, la Corúa de mar y la Marbella mostraron los mayores valores en cuanto a dimensiones y volumen de sus huevos, al contrario de la Garcita y el Aguaitacaimán que fueron las especies de huevos más pequeños. Para este grupo, en general, los diámetros mayor y menor fueron de 49,07 y 34,16 mm, respectivamente para un volumen de 31,54 cm³.

Al comparar entre grupos de aves, según su estrategia ecológica, las medidas externas de los huevos, se obtienen diferencias significativas, siendo las especies coloniales marinas (CM) y que nidifican sobre vegetación de manglar (CO) aquellas con valores extremos en cuanto a dimensiones lineales y volumen, las limícolas (L) forman un grupo de valores intermedios y las especies de bosque (B), suelo (S) y cavidad (C) tienen los huevos similares entre sí (Fig. 5). La prueba de Kruskal-Wallis establece diferencias interespecíficas en el volumen ($H_{(5, N=49)}=28,72$, $p < 0,0001$) y los diámetros mayor ($H_{(5, N=49)}=29,0$; $p < 0,0001$) y menor ($H_{(5, N=49)}=28,39$, $p < 0,0001$).

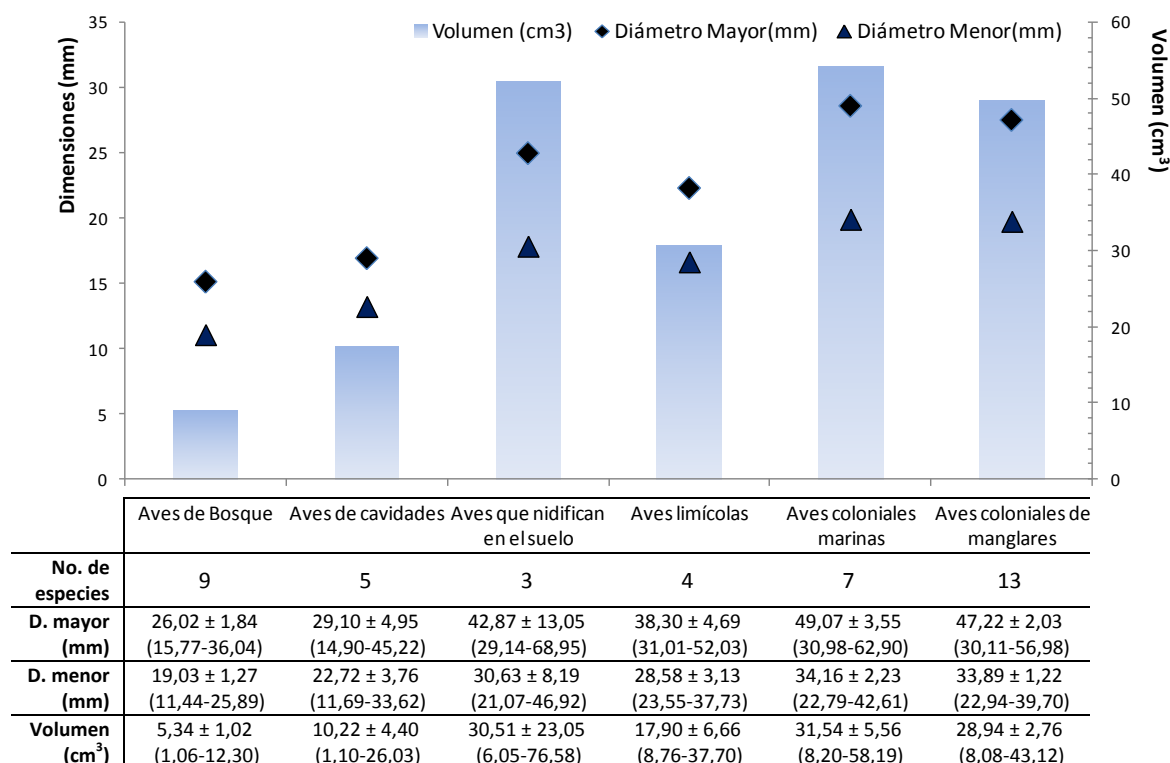


Figura 5: Dimensiones externas medias de los huevos de aves cubanas en función de su estrategia reproductiva básica (media ± error estándar, mínimo y máximo).



Un Análisis de Función Discriminante, empleando los valores de las dimensiones externas, también mostró una superposición fuerte entre los valores de los grupos ecológicos (Fig. 6). A pesar de que los dos primeros ejes canónicos (autovalores) explicaron el 96,3 % de las diferencias, los errores de clasificación fueron elevados en todos los casos, de hasta un 75 % en las especies que nidifican en el suelo y entre un 23-42 % en los restantes grupos (Tabla 2).

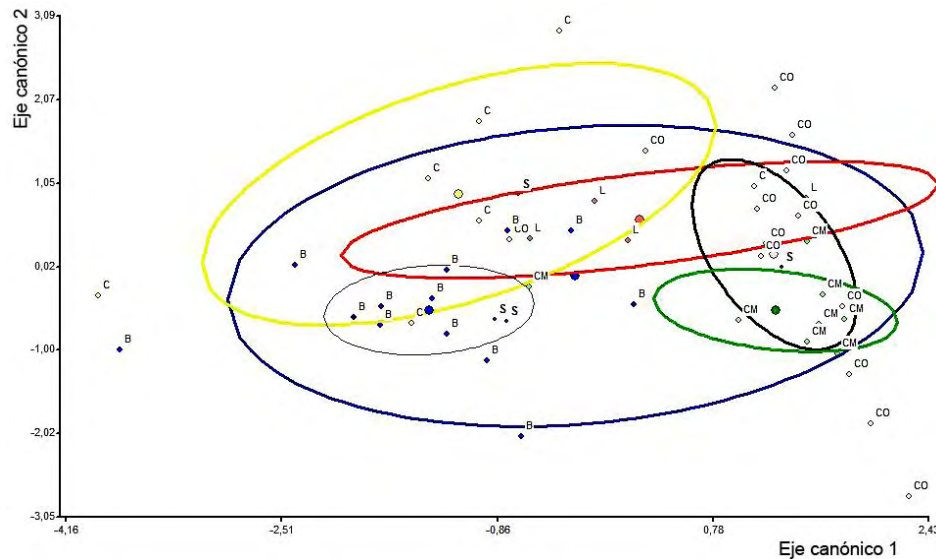


Figura 6. Diagrama de ordenamiento del Análisis Discriminante realizado con las dimensiones externas de los huevos de las aves según su estrategia ecológica de reproducción (B: Anidantes de bosque, C: Anidantes de cavidades, L: Limícolas, S: Otros anidantes de Suelo, CM: Aves coloniales marinas, CO: Aves coloniales de manglar).

Tabla 2: Valores de la tabla de clasificación cruzada que se obtienen al realizar un análisis discriminante entre grupos de aves de diferentes grupos ecológicos reproductivos.

<i>Tabla de Clasificación Cruzada</i>								
Grupo	B	C	CM	CO	L	S	Total	Error (%)
B	10	1	0	0	2	0	13	23,08
C	2	4	0	1	0	0	7	42,86
CM	1	0	5	2	0	0	8	37,50
CO	0	1	3	8	1	0	13	38,46
L	0	0	0	1	3	0	4	25,0
S	2	1	0	0	0	1	4	75,0
Total	15	7	8	12	6	1	49	36,73



A pesar de esto, la comparación estadística multivariada (ANOVA no paramétrico por permutaciones) considerando simultáneamente las tres dimensiones lineales consideradas (diámetros y volumen) detecta diferencias estadísticamente significativas entre las tendencias centrales de algunas estrategias ecológicas (Suma de cuadrados total= 2,54E04, suma de cuadrados dentro de cada grupo= 1,32E04, $F=10,17$; $p= 0,0001$). La comparación pareada *a posteriori*, con la corrección de Bonferroni, señala diferencias significativas entre las especies de bosque con ambos grupos coloniales y las limícolas, y entre las de cavidades y las coloniales (Fig. 7). Entre las demás combinaciones de comparaciones no se detectaron diferencias estadísticas. Estas diferencias, sin embargo, son perfectamente explicadas por las diferencias medias en las tallas de las especies ($r_{\text{mantel}}= 0,673$; $p_{(>\text{azar})}=0,999$).

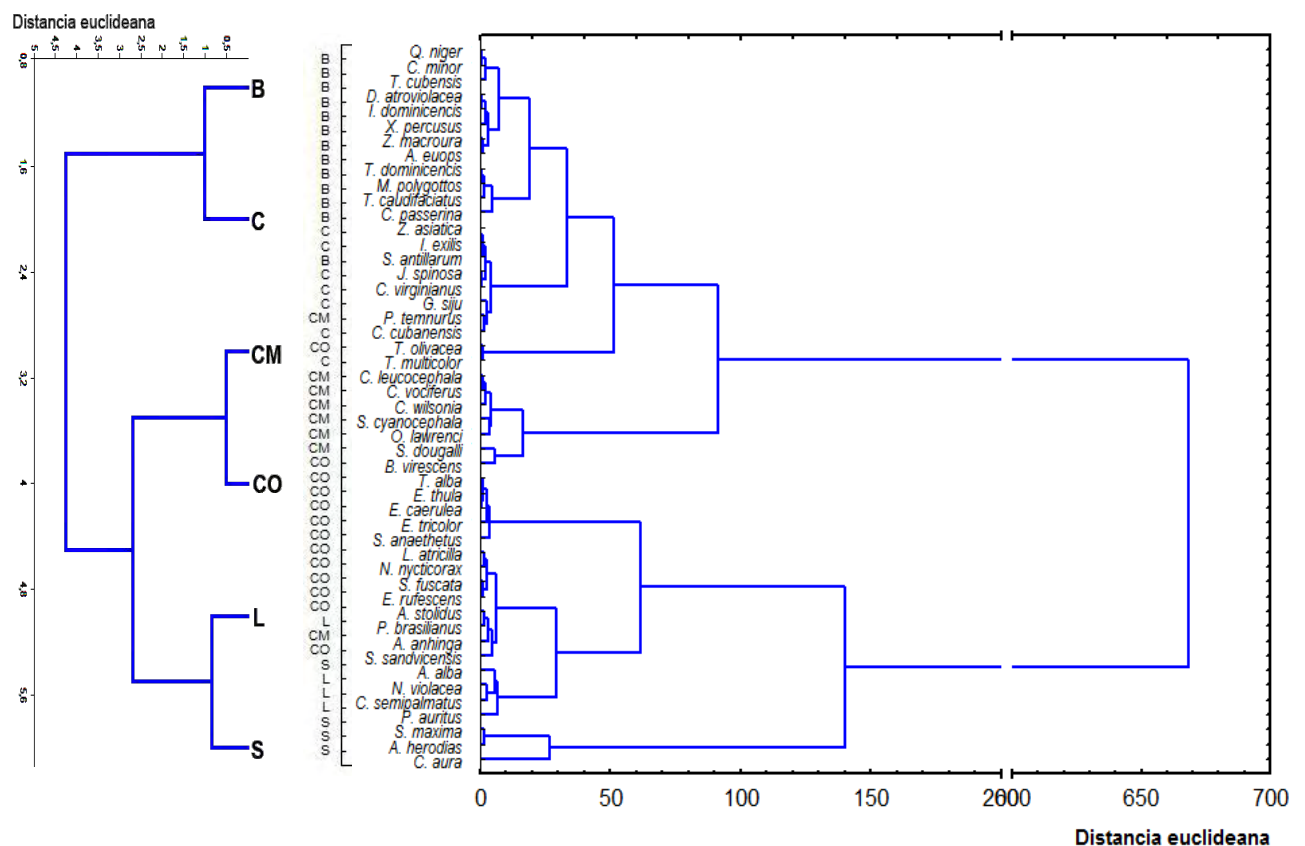


Figura 7. Análisis de agrupamiento realizado a partir de la comparación de las dimensiones externas de los huevos en los seis gremios de aves (Método de Ward).



Análisis de las formas de los huevos

Métodos clásicos

El índice de elongación (medido como la tasa entre ambos diámetros, según Denis, 2010) mostró diferencias significativas entre las especies que nidifican en cavidades y las de reproducción colonial, marinas y que construyen sus nidos sobre vegetación de manglar (Fig. 8), lo cual indicaría diferencias en las proporciones de los huevos. Los mayores valores (superiores a 0,78) aparecen en aquellas especies que nidifican en cavidades y las aves coloniales marinas muestran la tendencia a tener menores valores (menores de 0,75), es decir, que sus huevos tienden a ser más alargados.

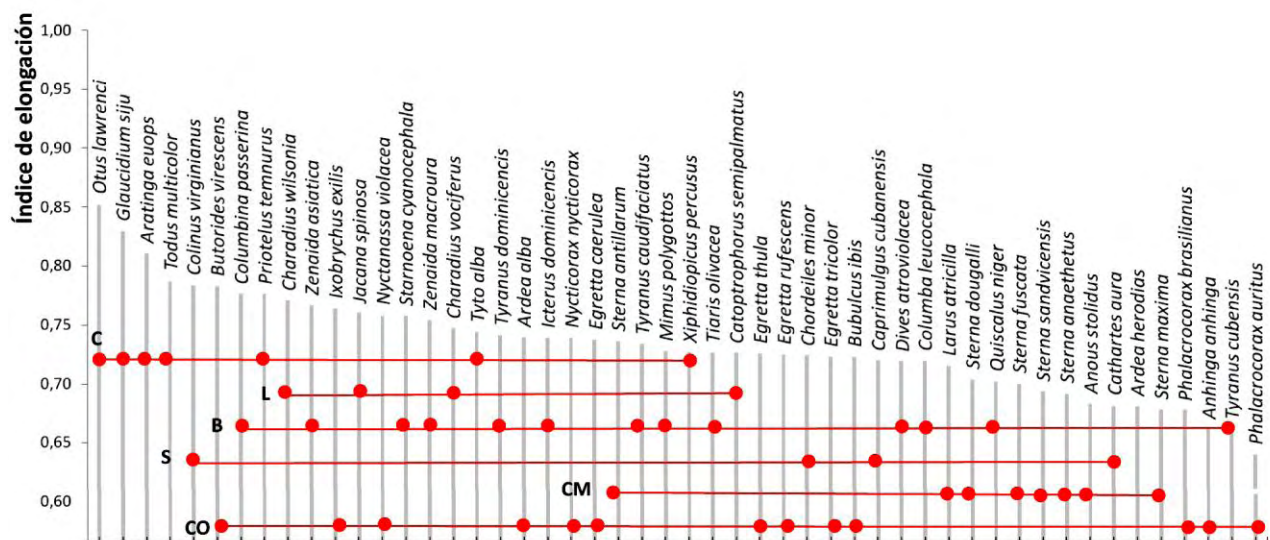
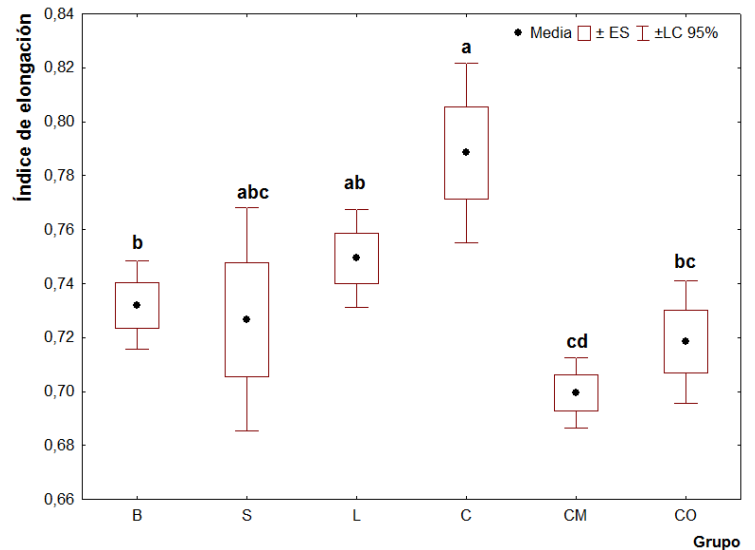


Figura 8: Índices de forma de los huevos de 50 especies de aves cubanas con distintas estrategias generales de anidación (C: anidantes en cavidades, L: Limícolas, B: anidantes en bosques, S: anidantes en el suelo, CM: coloniales marinas y CO: coloniales de manglares).

Un análisis de varianza no paramétrico por permutaciones señala la existencia de diferencias significativas en el índice de elongación promedio entre los grupos analizados ($SCt=0,0887$; $SCg=0,0547$; $F=6,836$; $p=0,0002$). El grupo de las aves del suelo mostró una variabilidad muy amplia por la inclusión en él del Aura Tiñosa, que por su gran tamaño influye marcadamente en la tendencia central del grupo (Fig. 9).



Figura 9. Comparación de los índices de elongación del huevo de seis gremios de aves con distinta estrategia general de cría (Letras diferentes indican diferencias significativas por una prueba de permutaciones).



Las dimensiones externas de los huevos se correlacionan directamente con el índice de elongación (Tabla 3). En el grupo de las aves que nidifican en el suelo, y en las de reproducción colonial, marinas y que construyen sus nidos sobre vegetación de manglar el índice de elongación estuvo correlacionado de manera significativa a todas las dimensiones externas del huevo. Al contrario del grupo de bosque y limícolas donde solo los valores del diámetro mayor fueron significativos, mientras que en las especies que nidifican en cavidades no hubo asociaciones entre las dimensiones absolutas de los huevos y su elongación.

Tabla 3: Correlaciones entre los índices de elongación del los huevos y las dimensiones lineales externas, en seis gremios reproductivos de aves cubanas.

Gremio reproductivo	Índice de elongación vs...		
	Diámetro mayor	Diámetro menor	Volumen
Bosque	-0,350	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>
Suelo	-0,747	-0,654	0,700
Limícolas	-0,421	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>
Cavidades	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>
Coloniales marinos	-0,532	-0,302	-0,349
Coloniales de manglar	-0,674	-0,261	-0,417
Todos	-0,524	-0,368	-0,430



Análisis de la forma de los huevos por métodos de contornos

Como una vía más integradora de analizar la forma de los huevos se determinaron las transformadas elípticas de las funciones de Fourier que describieran mejor sus siluetas. Para una especie representativa del grupo, a partir del resultado del primer componente, empleando la inversión de las transformadas de Fourier se reconstruyó el contorno de los huevos como una vía de mostrar gráficamente su variabilidad (lo cual es una de las ventajas de los métodos de morfometría geométrica) (Fig. 10).

La gran cantidad de “variables” (armónicos) que se obtienen por los métodos de contornos fue reducida a través de un Análisis de Componentes Principales, y se emplearon los resultados de estos como variables. Hubo una relación inversa entre el número de armónicos incluidos en este análisis y el porcentaje de varianza explicada por los primeros componentes (Fig. 11). De cualquier modo, independientemente de ello, los primeros 10 componentes en todos los casos explicaron más del 95 % de la variación en formas. Una comparación entre grupos empleando un análisis de varianza múltiple por permutaciones sobre los puntajes de los dos primeros componentes mostró que existen diferencias estadísticas entre los grupos de bosque y limícolas y entre especies coloniales que nidifican sobre vegetación de manglar y las de suelo ($F= 3,81E27$; $p= 0,05$).

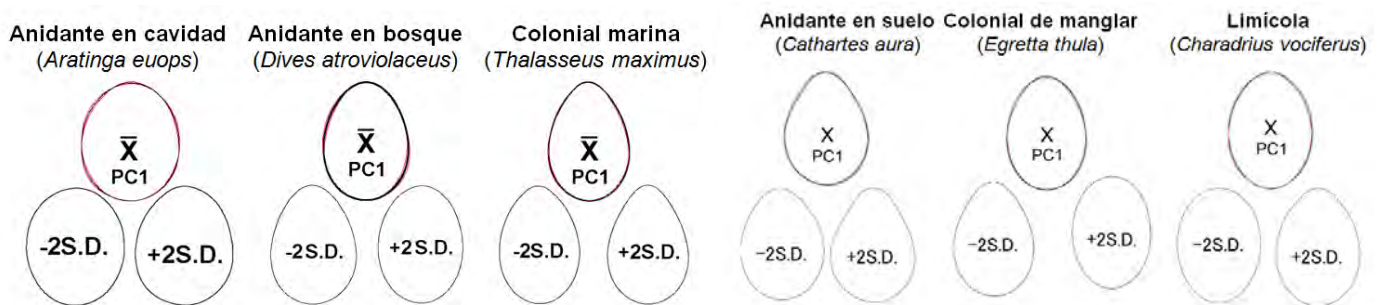


Figura 10: Reconstrucción digital de los contornos a partir del primer componente principal obtenido con las transformadas elípticas de Fourier de los contornos de los huevos de seis especies de aves, representantes de los grupos básicos según su reproducción.

El Análisis Discriminante, utilizando cada vez un número mayor de componentes (del análisis que incluye 16 armónicos), obtiene que el porcentaje de la varianza explicada por cada eje canónico aumenta notablemente con la cantidad de información. Sin embargo, a pesar de ello,...



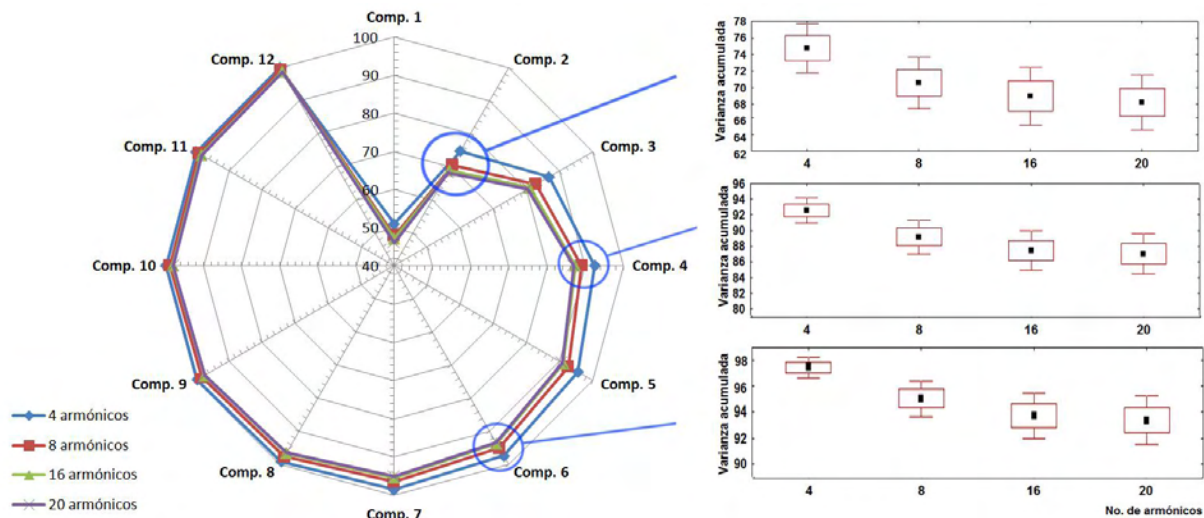


Figura 11. Efecto del número de armónicos empleados en la descripción del contorno del huevo de las aves con los DEF, sobre la varianza explicada por los componentes del ACP.

... el error de clasificación sobrepasa el 80 % en todos los casos. Cuando se emplean los dos primeros componentes (Autovalor=68,3) el error general de clasificación es del 82,9 %. Al adicionar más componentes, el error aumenta y a partir de cuatro variables se mantiene oscilando entre 87 y 88 %.

Análisis de la forma de los huevos a partir de puntos claves

El método de los DEF parte de la selección de armónicos a partir de un punto aleatorio de la silueta, dándole la misma importancia a todos los puntos, por lo que no permite una interpretación directa del lugar donde se acumulan las variabilidades. Por esta razón, se empleó la variante de utilizar puntos claves equiangulares como otra forma de describir mejor la forma.

La media Procrustes, que da una medida de la variabilidad inicial que es eliminada por el registro y estandarización de la configuración de puntos, alcanza valores similares entre los grupos. En las especies coloniales tienen valores mayores, en las que nidifican sobre vegetación es de 0,012 y en las marinas es de 0,048 (Fig. 12). Las especies limícolas y de suelo tienen las menores variabilidades en forma. El análisis de las variabilidades de los puntos indica que existe una mayor variación en la forma de los huevos de las especies coloniales que nidifican sobre vegetación que en el resto de los grupos (Fig. 13).



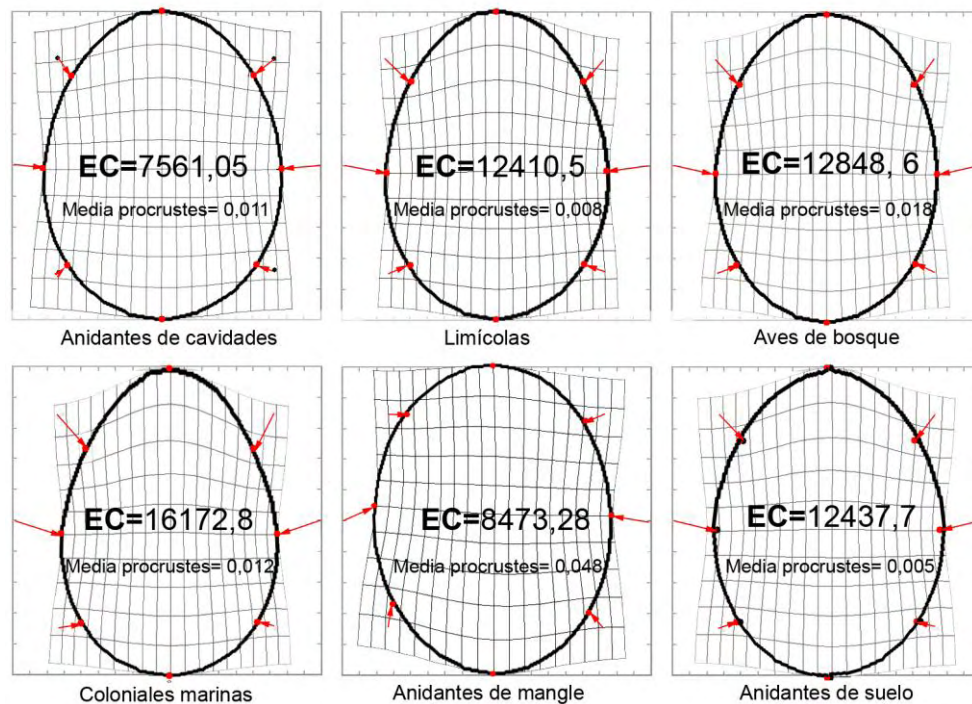


Figura 12: Formas consenso, medias procrustes y energías de curvaturas de las configuraciones consenso de los huevos de seis grupos reproductivos de aves cubanas.

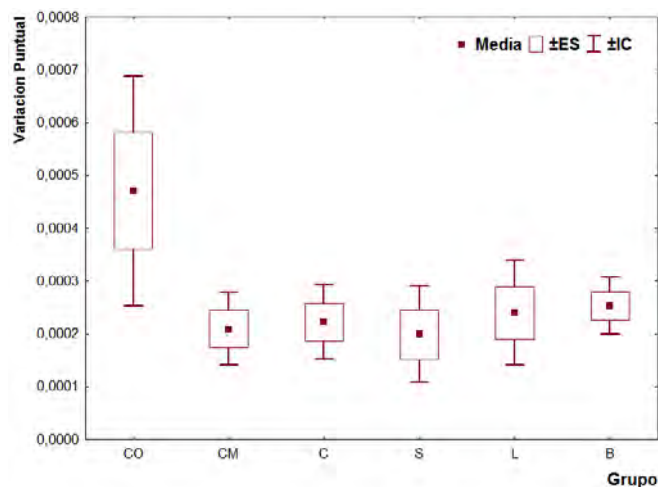


Figura 13: Comparación de la variación promedio de los puntos claves empleados en la descripción de la forma del huevo de las aves de seis gremios reproductivos

(CO: coloniales de mangle, CM: coloniales marinas, C: anidantes en cavidades, S: anidantes en suelo, L: Limícolas y B: anidantes de bosque).

Un análisis de varianza no paramétrico por permutaciones indica que existen diferencias entre la forma de los huevos de los grupos analizados ($F= 6,406$; $p= 0,0001$). Las aves de cavidades mostraron diferencias de las especies de bosque, en tanto ambas fueron diferentes del



grupo de aves coloniales marinas. También las especies coloniales, fueron diferentes entre sí y las que anidan sobre vegetación presentaron diferencias del grupo de cavidades. Los limícolas por su parte mostraron diferencias con todos los gremios de aves, excepto con el grupo de suelo. Este último grupo no presentó diferencias de los restantes.

En el análisis de curvaturas principales para explicar la variabilidad observada, el primer eje explicó más del 69 % de la variación, y entre los dos primeros ejes se explicó el 96 %. El AFD, utilizando los ocho primeros componentes, muestra que existe superposición entre los valores de cada grupo (Fig. 14). A pesar de que los tres primeros ejes canónicos (autovalores) explicaron el 95,3 % de las diferencias, los errores de clasificación fueron altos, principalmente por el efecto de la alta variabilidad en los del grupo de especies que anidan en el suelo. El resto de los grupos mostraron errores de clasificación menores que 35 % (Tabla 4).

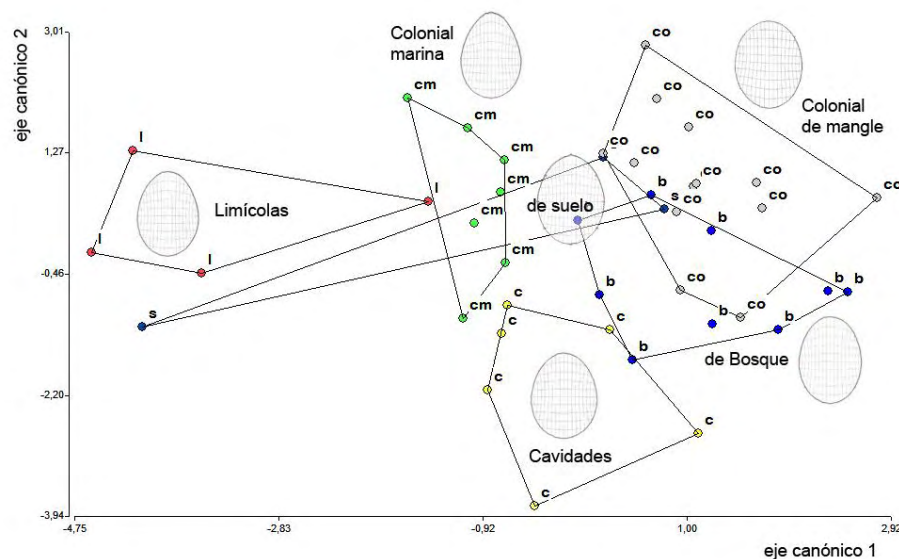


Figura 14: Diagrama de ordenamiento del Análisis Discriminante realizado empleando como variables de forma de los huevos los ocho primeros componentes del análisis de curvaturas principales, para los seis grupos de aves.

Tabla 4: Tabla de clasificación cruzada que se obtienen al realizar un análisis discriminante, con los componentes de forma de los huevos, entre grupos de aves de diferentes grupos ecológicos reproductivos.

Grupo	B	C	CM	CO	L	S	Total	Error (%)
Anidantes de bosque (B)	7	0	2	0	0	0	9	22,22
Anidantes en Cavidades (C)	1	4	0	0	0	1	6	33,33
Coloniales Marinas (CM)	0	0	6	0	0	1	7	14,29
Coloniales de Manglares (CO)	1	1	0	11	0	0	13	15,38
Limícolas (L)	0	0	0	0	3	1	4	25,00
Anidantes en el suelo (S)	0	0	1	1	1	0	3	100,00
Total	9	5	9	12	4	3	42	26,19



Cuando se eliminan las especies de suelo se obtiene una mayor diferenciación entre los valores de los grupos ecológicos, los tres primeros ejes canónicos explican un 96,7 % de las diferencias y los errores de clasificación generales disminuyen a un 18 %. Sin incluir este grupo en el análisis el grupo de menor cantidad de errores de clasificación es el de las aves de bosque (11 %), seguido por las coloniales marinas (14 %) y las de cavidades (17 %). Los otros dos grupos, coloniales de mangles y limícolas, mantienen errores de alrededor del 23- 25 %.

El tamaño del centroide, definido como la sumatoria de las distancias cuadradas entre el punto central y cada punto de la conformación, también es un indicador de la forma, al haberse eliminado las diferencias en tallas por una superposición de Bookstein. A mayor tamaño del centroide, más cercana es la forma a una circunferencia, dando además la posibilidad de analizar la variabilidad en las formas. Un análisis de varianza no paramétrico detectó diferencias significativas entre los tamaños del centroide ($F= 4,995$, $p<0,0004$). Las especies de bosque se diferencian de las coloniales marinas y de aquellas que nidifican en cavidades, existiendo también diferencias entre estas últimas. Los tamaños del centroide fueron diferentes entre los grupos que nidifican en cavidades y las coloniales anidantes sobre vegetación, así como entre las coloniales marinas y las limícolas. En cambio el grupo de bosque no presentó diferencia con los restantes grupos (Fig. 15).

Cuando se realiza un análisis por especie en función del tamaño del centroide este señala que los mayores valores corresponden a las especies con huevos más redondeados, en cambio un valor bajo indica que las distancias del centro a los bordes del huevo varían y por tanto este es menos redondo. Las especies de bosque con huevos más redondos son la Tojosa, la Paloma Rabiche y el Pitirre Abejero (Fig. 15) (ver Anexo 7). De las especies que nidifican en cavidades, el Sijú Cotunto resultó la especie de huevos más redondeados, seguido por el Catey y la Pedorrera. En el caso de las coloniales marinas, fueron la Gaviotica, el Galleguito y la Gaviota Monja Prieta.

Sin embargo, el tamaño del centroide tuvo una relación general inversa con el tamaño del huevo, lo cual puede indicar alguna relación entre ambas variables (Fig. 16).



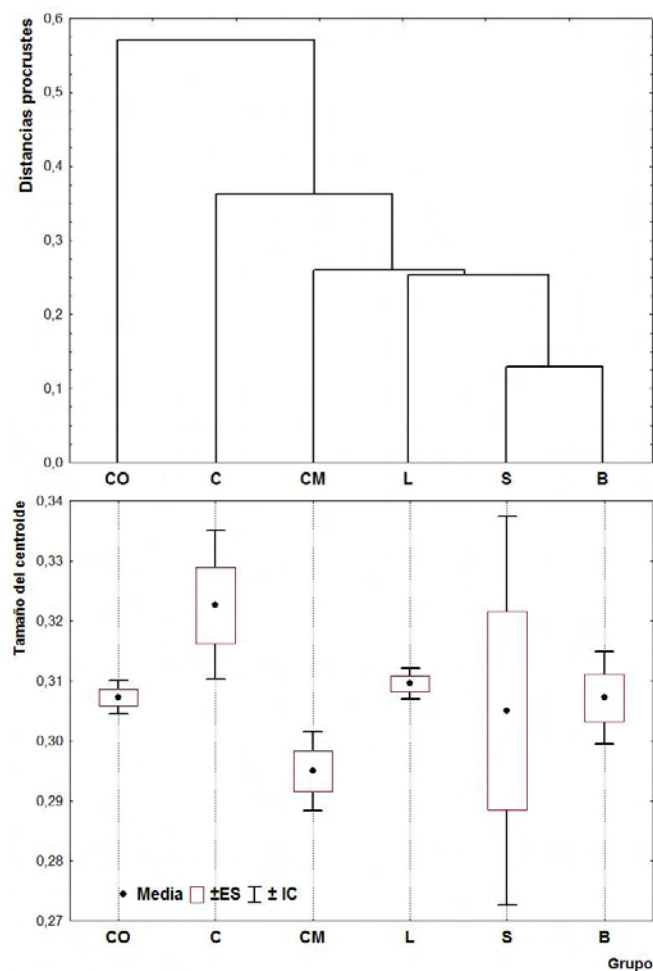


Figura 15: Comparación entre los tamaños del centroide en los huevos de seis grupos de aves cubanas y diagrama de agrupamientos formados con las distancias procrustes entre las conformaciones de puntos consensos por cada grupo.

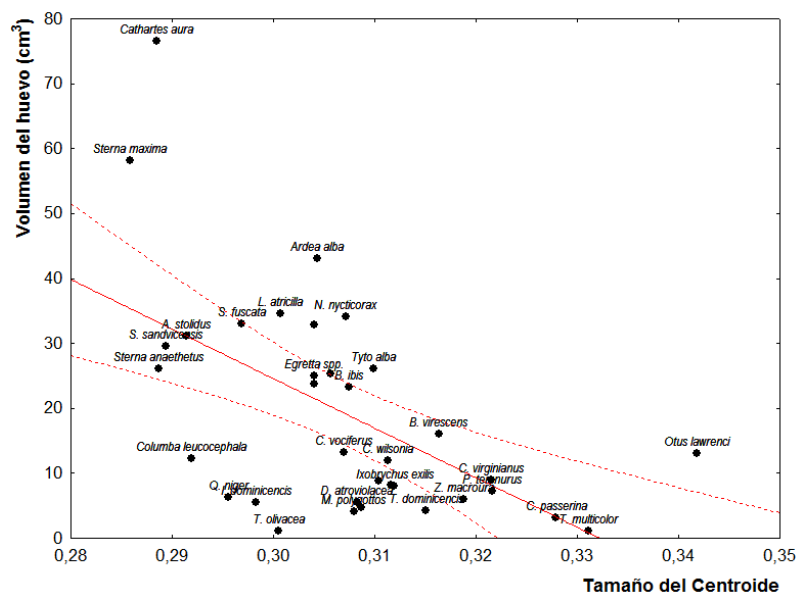


Figura 16: Relación entre el tamaño del centroide y el volumen del huevo en especies de aves cubanas.



En el gremio de los limícolas todas las especies mostraron similitud en la forma de sus huevos, no así el de suelo donde las especies mostraron una alta variación en la forma de sus huevos, siendo la Codorniz la especie con huevos más redondos. Al realizar una prueba Mantel para relacionar las dimensiones lineales con el centroide del huevo ($r_{\text{mantel}} = 0,308$; $p_{(>\text{azar})} = 0,992$), se obtuvo que las distancias en tamaño corporal entre especies se relacionan con las distancias entre los centroides de los huevos (Fig. 17).

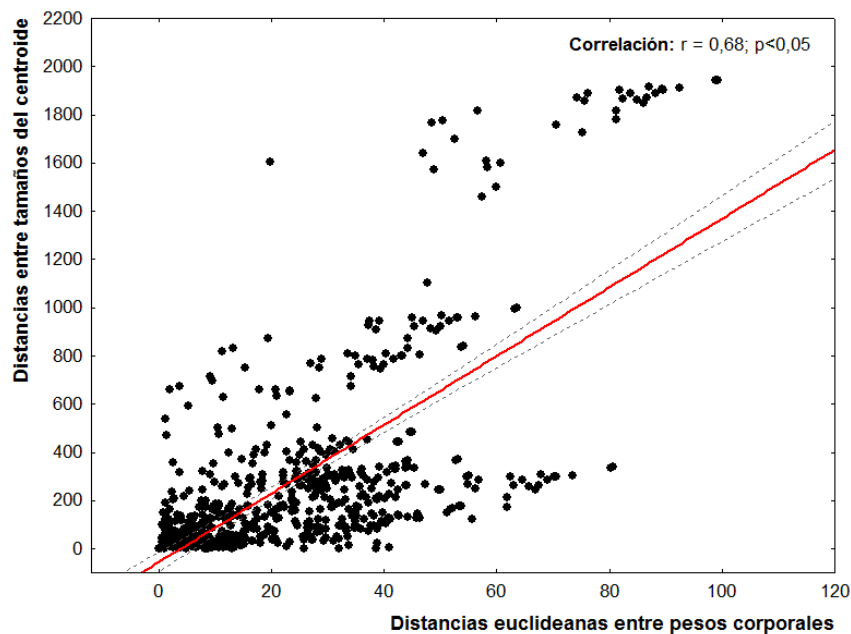


Figura 17: Relación entre las diferencias en talla corporal de las aves y las diferencias en tamaño de los huevo.

Análisis del modelo de manchado en los huevos de aves cubanas

El modelo de manchado de los huevos mostró diferencias entre especies en relación a la extensión, intensidad, y distribución del manchado (Fig. 18, 19). Al comparar por especie el número de manchas en los huevos, *Charadrius wilsonia*, seguido de *C. vociferus* y *Sterna dougalli* fueron las que tuvieron la mayor cantidad, mientras que los huevos de *Tyranus dominicensis*, *Tyranus caudifaciatus* y *Anous stolidus* presentaron muy pocas y pequeñas (Tabla 5).





Figura 18: Fotografías de los huevos de las 18 especies de aves cubanas utilizadas para la caracterización de los modelos de manchas en las cáscaras.



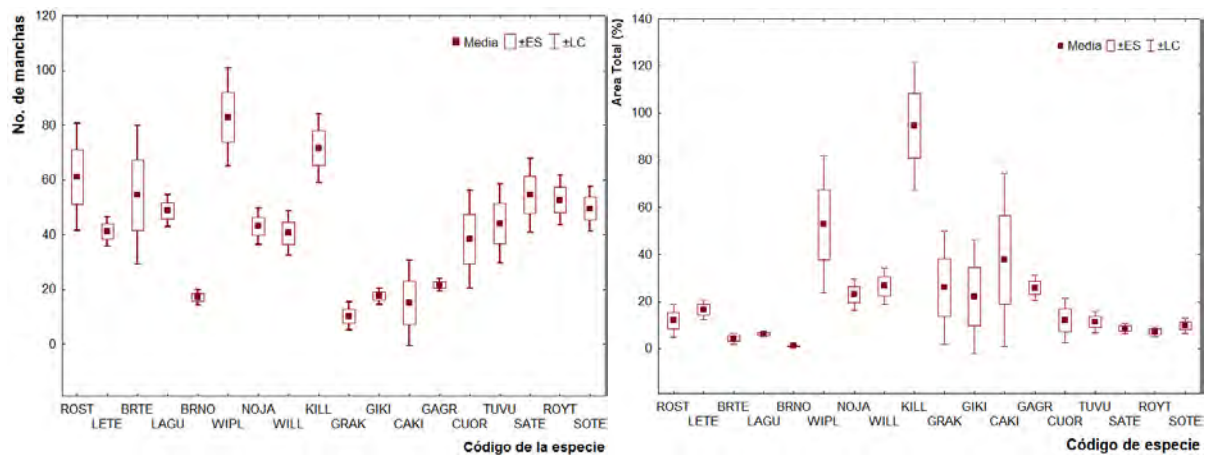


Figura 19: Cantidades de manchas y área total manchada de la superficie de los huevos en 18 especies de aves cubanas (siglas de las especies según la AOU, pág. 14).

En cambio, al calcular el área media de las manchas esta fue mayor en *Tyrannus caudifasciatus*, *T. dominicensis* y *Charadrius vociferus* y las especies con los valores más bajos fueron *Anous stolidus* y *Sterna anaethetus*. El área total manchada alcanzó sus más altos valores en *Charadrius vociferus* y *Tyrannus caudifasciatus*, sin embargo, *Anous stolidus* y *Sterna anaethetus* presentaron huevos muy poco manchados.

Las especies con menor razón perímetro-área por manchas del huevo, y por tanto manchas más redondeadas fueron *Sterna anaethetus*, *Anous stolidus* y *Larus atricilla*, al contrario de *Catoptrophorus semipalmatus*, *Cathartes aura* y *Quiscalus niger* donde las manchas fueron muy irregulares (Fig. 20).

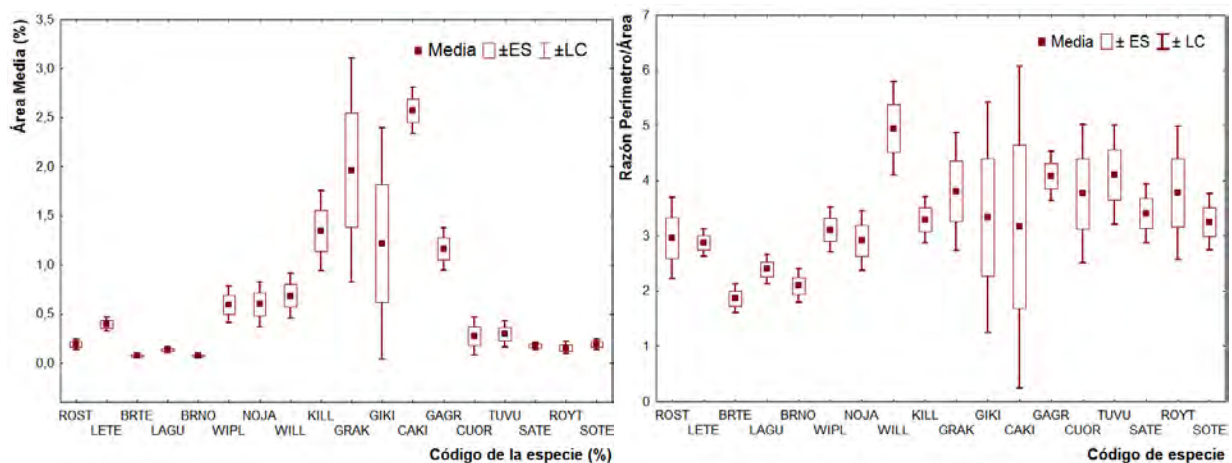


Figura 20: Estadísticos de fragmentación del manchado de la cáscara de los huevos en 18 especies de aves cubanas.



Tabla 5: Estadísticos descriptivos de las manchas de la cáscara de los huevos en 18 especies de aves cubanas.

<i>Especie</i>	<i>N</i>	<i>Área Media (%)</i>	<i>Área Total (%)</i>	<i>Perímetro (%)</i>	<i>Razón Área/Perímetro</i>
<i>Anous stolidus</i>	23	0,071±0,007 0,057-0,086 (0,03-0,17)	1,17±0,12 0,91-1,43 (0,21-2,19)	7,50±0,98 5,47-9,534 (3,13-20,0)	2,09±0,15 1,21-4,26
<i>Cathartes aura</i>	8	0,29±0,068 0,13-0,46 (0,11-0,67)	11,4±2,40 5,74-17,07 (3,85-20,72)	2,95±0,61 1,51-4,39 (1,47-5,56)	4,11±0,46 2,61-6,70
<i>Catoptrophorus semipalmatus</i>	7	0,68±0,12 0,397-0,97 (0,35-1,16)	26,6±3,93 16,96-36,2 (13,82-7,17)	2,61±0,23 2,052-3,17 (1,61-3,45)	4,95±0,44 3,56-6,25
<i>Charadius vociferus</i>	16	1,35±0,208 0,90-1,79 (0,53-3,395)	94,6±13,82 65,16-24,06 (13,4-88,09)	1,69±0,25 1,17-2,22 (0,90-4,17)	3,29±0,21 2,19-5,34
<i>Charadius wilsonia</i>	8	0,595±0,097 0,37-0,82 (0,38-1,15)	52,7±14,8 17,7-87,8 (25,7-52,28)	1,29±0,12 1,014-1,58 (0,76-1,69)	3,11±0,21 2,64-4,16
<i>Icterus dominicensis</i>	5	0,27±0,099 -0,001-0,55 (0,061-0,62)	11,99±4,80 -1,33-25,31 (0,67-27,7)	3,78±1,38 -0,055-6,13 (1,56-9,09)	3,76±0,64 2,03-5,69
<i>Jacana spinosa</i>	18	0,599±0,115 0,36-0,84 (0,12-1,80)	23,1±3,40 15,9-30,26 (3,22-62,59)	2,69±0,31 2,035-3,344 (1,41-6,67)	2,91±0,28 1,26-5,29
<i>Larus atricilla</i>	23	0,133±0,013 0,106-0,16 (0,05-0,30)	6,24±0,59 5,01-7,47 (2,17-13,36)	2,23±0,14 1,94-2,51 (1,22-3,70)	2,40±0,14 1,45-4,24
<i>Quiscalus niger</i>	35	1,16±0,112 0,93-1,39 (0,12-2,70)	25,9±2,75 20,30-31,48 (1,50-59,84)	5,15±0,31 4,52-5,79 (2,86-11,11)	4,08±0,23 1,38-6,83
<i>Sterna anaethetus</i>	10	0,072±0,011 0,05-0,097 (0,04-0,13)	4,21±1,16 1,59-6,83 (0,79-12,76)	2,48±0,35 1,68-3,28 (0,63-4,35)	1,86±0,13 1,36-2,51
<i>Sterna antillarum</i>	23	0,39±0,037 0,32-0,47 (0,09-0,81)	16,6±2,20 12,01-21,12 (2,89-49,38)	2,74±0,22 2,27-3,197 (1,56-5,56)	2,88±0,13 1,39-3,97
<i>Sterna dougalli</i>	2	0,19±0,027 -0,15-0,54 (0,16-0,22)	11,9±3,56 -33,32-57,08 (8,32-15,43)	1,69±0,28 -1,82-5,19 (1,40-1,96)	2,96±0,37 2,58-3,33
<i>Sterna fuscata</i>	24	0,19±0,027 0,14-0,25 (0,04-0,602)	9,64±1,66 6,21-13,08 (0,38-38,55)	2,84±0,55 1,71-3,98 (1,08-12,5)	3,26±0,26 1,85-6,14
<i>Sterna maxima</i>	10	0,16±0,031 0,08-0,23 (0,04-0,37)	7,20±1,07 4,78-9,62 (2,76-13,86)	2,04±0,18 1,642-2,432 (1,32-2,78)	3,78±0,62 1,82-8,56
<i>Sterna sandvisensis</i>	11	0,17±0,019 0,13-0,22 (0,05-0,25)	8,58±1,02 6,32-10,85 (4,55-15,43)	2,19±0,29 1,53-2,84 (1,09-4,00)	3,41±0,27 1,75-4,48
<i>Tyranus caudifaciatus</i>	2	2,58±0,119 1,06-4,09 (2,46-2,69)	37,7±18,81 -201,3-276,62 (18,86-56,47)	9,07±5,22 -57,26-75,39 (3,85-14,29)	3,16±1,49 1,68-4,65
<i>Tyranus cubensis</i>	2	1,22±0,601 -6,42-8,85 (0,62-1,82)	22,2±12,34 -134,64-179,03 (9,86-34,54)	5,76±0,49 -0,513-12,03 (5,26-6,25)	3,34±1,07 2,27-4,40
<i>Tyranus dominicensis</i>	5	1,97±0,58 0,35-3,58 (0,51-3,91)	25,94±12,21 -7,95-59,84 (1,02-70,41)	17,2±8,29 -5,88-40,18 (5,56-50,0)	3,81±0,55 2,04-5,39
TOTALES	232	0,55±0,044 0,46-0,63 (0,025-3,91)	20,94±1,94 17,11-24,77 (0,21-188,09)	3,75±0,28 3,20-4,29 (0,63-50,00)	3,18±0,08 1,21-8,56



Al comparar entre grupos las variables medidas en los huevos, se obtienen diferencias significativas, siendo las especies limícolas (L) aquellas con el mayor número de manchas, las especies de suelo (S) y coloniales marinas (CM) forman un grupo de valores intermedios y las especies de bosque (B), tienen los huevos menos manchados (Fig. 21). Al contrario de esto, el área media de las manchas es superior en las especies de bosque, seguida por las limícolas, siendo las especies que nidifican en el suelo y las coloniales marinas aquellas con el por ciento más bajo.

Las especies limícolas tienen los huevos con mayor área manchada, las de bosque y suelo son semejantes entre sí y las coloniales tienen un área total manchada muy pequeña (Fig. 21). Sin embargo, es el grupo de bosque el que tiene las manchas más irregulares, seguido del grupo de coloniales y suelo y las especies limícolas tienen las manchas más redondeadas.

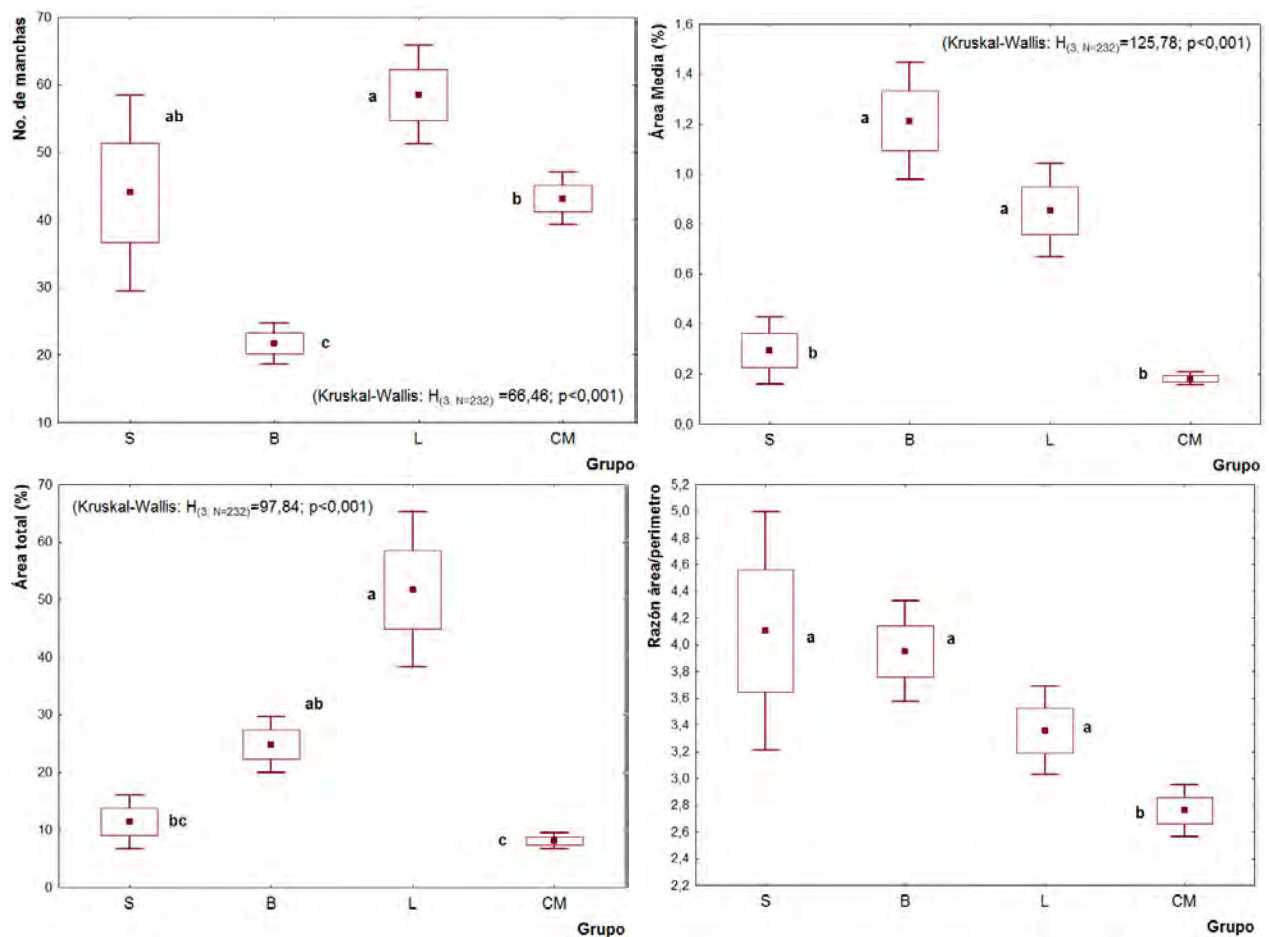


Figura 21: Estadísticos del manchado de la cáscara de los huevos en 18 especies de aves cubanas.



La razón área-perímetro alcanzó sus mayores valores en las especies de suelo y de bosque, las limícolas forman un grupo de valores intermedios y las coloniales marinas tienen las manchas más irregulares. La prueba de Kruskal-Wallis y la prueba de comparación múltiple permiten establecer diferencias entre los grupos.

Un análisis de agrupamiento para las especies mostró que el grupo marino presenta una fuerte semejanza en el manchado de la cáscara de sus huevos, diferente a las manchas de las especies de bosque y limícolas (Fig. 22). Sin embargo, en los limícolas las especies se separan en dos grupos, *Jacana spinosa* y *Catoptrophorus semipalmatus* forman el primero muy similar en el manchado de la cáscara a las especies de suelo y cercano al grupo de aves marinas y un segundo grupo formado por las restantes especies muy diferentes de todos los grupos.

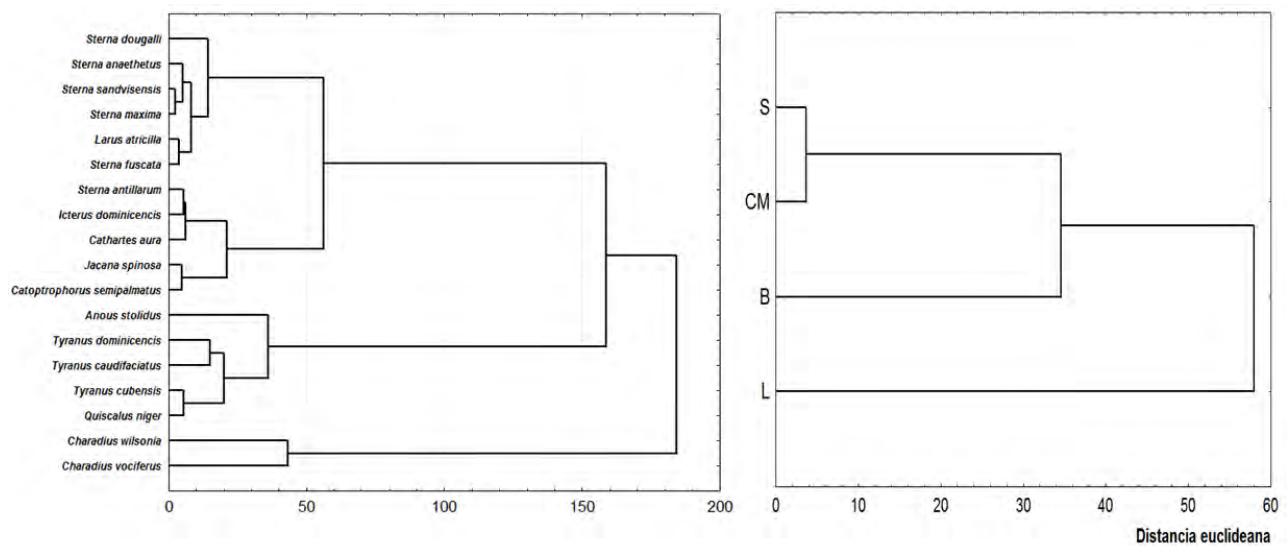


Figura 22: Análisis de agrupamiento entre especies y grupos de reproducción, de 18 aves cubanas, a partir de las medidas del modelo de manchado de la cáscara de sus huevos.

En un Análisis Discriminante, empleando los valores promedio de las variables medidas en las manchas, mostró que existen fuertes diferencias entre los grupos (Fig. 23). Los dos primeros ejes canónicos (autovalores) explicaron el 96,3 % de las diferencias y los errores de clasificación fueron estuvieron por debajo del 25 % en todos los grupos.



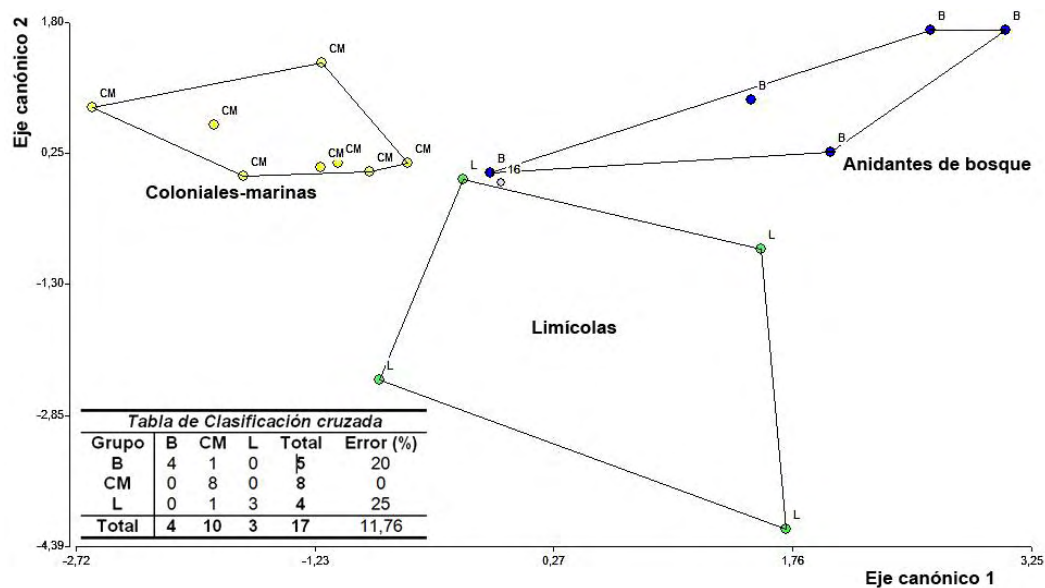


Figura 23: Resultado del Análisis Discriminante realizado entre los grupos de reproducción definidos en aves cubanas, a partir de las mediciones realizadas en las manchas de la cáscara de los huevos.



DISCUSIÓN

El huevo amniota cleidoico es una de las células reproductivas más complejas de todos los seres vivos. Su amplia diversidad funcional, se refleja en los complejos patrones de tallas, formas y coloraciones que poseen. Sin embargo, los estudios oológicos han estado relacionados mayormente con los patrones de variación de la talla de los huevos, en relación a los factores ecológicos y líneas evolutivas o adaptativas (ej.: Slagsvold *et al.* 1984, Custer y Frederick 1990; Jover *et al.* 1993, Viñuela 1997) y en el análisis del grosor de la cáscara (ej.: Spaw y Rohwer, 1987; Rahn *et al.*, 1979). La descripción de las formas ha sido ocasionalmente narrativa (ej.: Coulson *et al.*, 1969; Ricklefs, 1984; Jover *et al.*, 1993, Martín *et al.* 2006) y los estudios de los patrones de coloración y manchas se han centrado en la funcionalidad y ventajas que brindan al huevo durante la incubación, pero solo en relación a la especie. La variación en las formas y coloraciones de los huevos entre grupos de aves diferentes puede relacionarse a las características del medio y factores selectivos como, el grado de movilidad del sustrato de puesta y riesgos de caída del nido, superficie de intercambio térmico con los parches de incubación de los padres, intercambio gaseoso en el sitio de nidificación y niveles de depredación que influyen de manera general, sobre la ecología reproductiva de las especies. Por esta razón, las investigaciones sobre los patrones de variación de las características del huevo son vitales para comprender las líneas evolutivas y las estrategias reproductivas en las aves.

En general, las dimensiones absolutas de los huevos fueron similares a lo reportado en otras localidades para las especies de las que existen referentes en vida libre (ej.: Vilató, 2002; Denis, 2009; Martínez, 2009). Las diferencias en las dimensiones de los huevos de las especies coloniales respecto a los restantes grupos, pueden estar dadas por las características de los sitios de nidificación y la acción de factores ambientales y biológicos. Las aves coloniales acuáticas generalmente anidan en lugares donde existen altos niveles de estrés térmico, producto del exceso de radiación solar y un mayor riesgo de pérdida por depredación. Por estas razones, un aumento en las dimensiones del huevo puede ser una consecuencia adaptativa en relación a las proporciones en el contenido del huevo que contribuya en un crecimiento más rápido del embrión y un mayor tamaño y supervivencia de la progenie. Janiga (1997) plantea que el contenido de agua en la yema y la albúmina puede variar con las condiciones climáticas, y que una elongación del huevo puede permitir una mayor proporción de albúmina, principalmente cuando se requiere acelerar el crecimiento del embrión. En cambio, aunque es conocido que en aves los huevos mayores dan pichones mayores, el tamaño al nacer no es suficiente para garantizar el éxito (Maddox y Weatherhead 2008) y las evidencias de una relación positiva entre tamaño del huevo y



estado de los pichones al nacer en muchos grupos de aves aún permanece ambigua (Williams 1994, Christians 2002; Krist *et al.*, 2004).

Dentro de las especies, y más específico en el caso de las garzas, un mayor tamaño de los huevos también puede interpretarse como un mecanismo adaptativo en relación a la estrategia reduccionista de nidada y el mantenimiento del patrón de jerarquía de tallas entre pichones, que permite una mortalidad diferencial (Slagsvold *et al.*, 1984; Nilsson y Svensson, 1993). Aunque Monaghan y Nager (1997), plantean que en este caso no se considera el costo de producción e incubación de los huevos más grandes. En gaviotas y limícolas, dado que estas especies son precociales, un mayor tamaño del huevo puede influir en el crecimiento y la supervivencia de los pichones (Galbraith, 1988; Dawson y Clark, 1996).

En cambio, en las especies de aves que nidifican en la vegetación de bosque, en cavidades o sobre el suelo, en sitios donde el contenido del nido se encuentra generalmente oculto, las dimensiones del huevo son menores, pero de forma proporcional al tamaño relativo del adulto. Las especies de aves de bosques generalmente son de menor tamaño que las acuáticas, posiblemente en respuesta a las reglas generales que vinculan el tamaño de los organismos y el tamaño de sus presas. Los ambientes de humedales son mucho más productivos que los bosques, donde la producción primaria se almacena en una medida considerable en la biomasa en pie de la vegetación y las cadenas tróficas principales toman la vía del detrito. Los nidos en cavidades y camuflados en la vegetación generalmente sufren de más baja depredación que aquellos construidos en lugares abiertos (Collias y Collias, 1984, Martin, 1995), reduciendo el riesgo de pérdida durante la incubación y un desarrollo más estable de la progenie (O' Connor, 1979; Potti y Merino, 1996).

La variación interespecífica en el tamaño del huevo de las aves puede predecir el estado nutricional de la hembra, el costo de inversión en la reproducción, tamaño del nido y capacidad de incubación de los parentales y todas estas son características diferentes en las aves de cada tipo de comunidad. Sin embargo, no es posible considerar las dimensiones externas como un componente determinante para la diferenciación entre grupos de aves: las características de cada especie y los diferentes factores ecológicos presentes durante la etapa reproductiva, así como las características del sitio de nidificación pueden potencialmente enmascarar estas diferencias en tamaño. En el caso las garzas, gaviotas y limícolas probablemente las semejanzas encontradas en el tamaño de los huevos están relacionadas a las condiciones del medio marino que, a pesar de su restricción osmótica, brinda presas de tamaño considerable. En estas especies el mayor tamaño del huevo también puede representar una ventaja termorreguladora y contra el riesgo de



deshidratación. Por esta razón, al intentar discriminar los grupos ecológicos según las dimensiones externas de sus huevos los errores de clasificación fueron elevados y solo pocas especies de algunos grupos se diferenciaron.

Estudios relacionados con los patrones de variación en las dimensiones de los huevos de las aves, comparando diferentes especies, entre familias u órdenes diferentes, han establecido que el tamaño del huevo varía fundamentalmente en relación con la masa corporal del individuo adulto y su modo de desarrollo. Los resultados aquí presentados demuestran que los seis grupos de aves del estudio exhiben un rango de variación en las dimensiones de los huevos en correspondencia con la talla de la especie y las estrategias reproductivas de cada gremio. Se ha mencionado repetidamente que el tamaño de los huevos puede estar limitado por restricciones nutricionales de la hembra, y por tanto, relacionarse negativamente con el tamaño de puesta. Blackburn (1991) encontró que el tamaño de puesta es capaz de explicar hasta el 20 % de la variación en tamaño del huevo en un grupo de 1 530 especies de aves. Bennett y Owens (2002), realizan un análisis para varias familias y órdenes de aves, donde concluyen que la masa y el tamaño de puesta están asociados con cambios en la ecología de la especie, así como que el sitio de nidificación provee de un soporte para la existencia de una relación entre el número y el tamaño de los huevos.

Las diferencias interespecíficas en la forma del huevo –su elongación y asimetría- también pueden estar dadas por los factores selectivos de aspectos ecológicos relacionados con el hábitat de nidificación y las probabilidades de caída del nido. Es evidente que las especies que nidifican en cavidades, deben tener mayores índices de elongación que indica que sus huevos no tienen una forma alejada de la esfera. En cambio, los huevos de formas más asimétricas tienden a rodar en un arco menor, disminuyendo así la probabilidad de caer o alejarse del nido por la acción del viento o por la propia actividad de los padres. En concordancia, generalmente las especies marinas que nidifican en el suelo, en ligeras depresiones o aquellas coloniales que anidan en sitios altos y cuyos nidos son menos cóncavos los huevos tienden a ser alargados. También los huevos más elongados tienen características fisiológicas diferentes a la de huevos más redondeados. Los huevos con forma esférica maximizan la conservación del calor, la resistencia de la cáscara y el ahorro de los materiales en la formación de la misma (Gill, 1998). Además una mayor relación área volumen optimiza el intercambio de gases, que puede llegar a ser más crítico en cavidades donde se ha registrado una hipoxia significativa (Wiebe 2007). En las especie de bosque, aunque los nidos son construidos de ramas, son más cóncavos, el riesgo de caída es



menor y no existe problemas fuertes con la temperatura ni el oxígeno. En el otro extremo están las especies marinas, las cuales están sometidas a mayores variaciones térmicas.

Grant (1982) plantea que si la forma del huevo es adaptativa, su significación debe relacionarse con la incubación, pero Hoyt (1969) al analizar el posible efecto de la forma sobre la superficie del huevo, había notado que es poco probable que la forma del huevo se relacione con ningún intercambio con el ambiente. Este autor se basa en que, como la densidad de poros, su área y el grosor de la cáscara son independientes de la forma, no debe existir un efecto significativo sobre el intercambio de gases. Y el efecto de la variabilidad del área superficial sobre el intercambio térmico también es mínimo, en relación a los efectos de las características del microhábitat de nidificación, del nido o de los patrones de incubación. Su posible efecto sobre el volumen de la puesta y su posible ventaja energética también parece ser poco probables, por su pequeño valor en relación a la influencia de los patrones en variación en la talla. Asimismo permanecen por demostrar los posibles efectos de las diferencias en forma sobre las ventajas estructurales (resistencia a la tensión), que tal vez ayuden a explicar diferencias entre grupos taxonómicos

La correlación entre la forma (elongación o asimetría) de los huevos y sus dimensiones lineales puede reflejar las variaciones en el tamaño de los huevos, relacionado a las características corporales de la madre y en particular de su talla, distorsionando las diferencias entre especies. Si se asumen que, como se ha mencionado frecuentemente, la forma debe ser independiente de las dimensiones, la relación persistente de estas variables indica que el empleo de combinaciones matemáticas de dimensiones lineales no es adecuado para la evaluación de la forma. Esto es lo que Preston llamaba “contaminación” matemática de los indicadores de forma. Una relación nula en las especies anidantes de cavidades y solo con el diámetro mayor en el grupo de bosque (donde el riesgo de caída del nido existe, pero es mínimo) puede sugerir que la forma está condicionada por otros factores. No obstante, en limícolas también solo estuvo relacionado el diámetro mayor, por lo que es necesario tener presente que una de las desventajas del empleo de estos índices se relaciona con los problemas de potencia que pueden presentar en los análisis estadísticos.

Sin embargo, empleando los DEF y ocho puntos claves equiangulares se encuentran diferencias en las formas de los huevos entre las especies que en general, nidifican sobre vegetación: bosque y manglares y las que anidan sobre el sustrato suelo, limícolas y marinas. Los DEF proveen de una vía cuantitativa elegante para describir los patrones de variación en formas a partir de siluetas cerradas (McLellan y Endler 1998) y son capaces de detectar diferencias sutiles



en formas entre individuos y poblaciones (Lonn y Prentice 1995, White *et al.* 1998). Este método, a pesar de su relativa complejidad matemática, es totalmente automatizado con lo cual los errores humanos en las mediciones se minimizan. No emplea vías complejas para la adquisición de los datos (equipos “delineadores”) sino simplemente una imagen digital, con un procesamiento mínimo. Su capacidad de reconstruir las formas automáticamente, luego de los procesamiento estadísticos, es también atractiva y no requiere habilidades de dibujo del investigador permitiendo identificar visualmente la ubicación de las diferencias detectadas. Además, en principio, utiliza un enfoque holístico de la verdadera forma, independientemente de las dimensiones y deja abierto una vía para numerosos estudios de patrones de variación, fenómenos ecológicos y herencia de las características del huevo.

También los métodos de morfometría geométrica basados en puntos clave, una vez que se elimina el efecto de las diferencias afines (rotación, traslación y escalado isotrópico), permiten visualizar las diferencias en formas, cuantificarlas y emplear métodos estadísticos multivariados potentes que pueden ser usados para determinar la magnitud, sentido y significación de las diferencias. El hecho de que la variación se refleja solo en los puntos clave –que pueden tener una interpretación biológica más precisa en comparación con todos los puntos de una silueta– puede una de las razones por las que los errores de clasificación fueron menores en el AFD realizado con estos puntos (mayor del 80 %) que en el de descripción del contorno del huevo de las aves con los DEF.

La gran variabilidad en las formas de los huevos en los grupos estudiados puede ser producida por la combinación de las características anatómicas- fisiológicas y la biofísica del huevo en relación directa con los determinantes ecológicos que afectan el éxito reproductivo final dentro de historia de vida de cada especie. La forma del huevo en las especies anidantes en cavidades se encuentra menos expuesta a las presiones selectivas ejercidas por el sitio de nidificación, únicamente la anatomía interna del conducto reproductor pudiera ser un factor determinante. Esto indica además que la forma de los huevos en estas aves es más redondeada o cercana a una circunferencia, por lo que el tamaño del centroide será elevado. Sin embargo, las aves que construyen sus nidos sobre ramas o en el suelo donde las condiciones del medio varían según la ecología de la especie, la forma del huevo puede estar determinada por la biología de los parentales y los factores a los que se encuentran expuestos. En este caso, el tamaño del centroide disminuye en correspondencia con la elongación del huevo.



La coloración es altamente variable en los huevos de las aves que construyen sus nidos de una gran variedad de materiales, o en una variedad de sitios de nidificación en aquellas especies que ponen sus huevos directamente en el sustrato (Collias y Collias, 1984). La variabilidad en la coloración de la cáscara y patrones de manchas puede ser el resultado de adaptaciones locales a las condiciones de nidificación. La naturaleza y color de los materiales del nido o sustrato de la nidada usado pueden influir en la forma, tamaño, número y distribución de las manchas sobre la cáscara. Se observó frecuentemente que en las especies coloniales marinas y varios limícolas las manchas tenían forma redondeada y su tamaño, número y distribución sobre la cáscara variaban entre huevos de la misma especie como de especies diferentes. De igual forma, el color de fondo en la cáscara del huevo podía variar de pardo a blanco dentro y entre especies. Sin embargo, en *Jacana spinosa* otro limícola el color de fondo de la cáscara siempre fue pardo y las manchas de forma alargada e irregulares ocupaban toda la superficie del huevo. En general, en las especies que nidifican directamente sobre el suelo, donde la coloración del mismo puede variar (ej.: playas de arena, suelo rocoso costero, de áreas pantanosas, etc), el color de fondo de la cáscara y los patrones de mancha del huevo pueden estar relacionados a las características del sitio. Varios estudios han señalado que las diversas coloraciones, marcas superficiales o una combinación de estos rasgos pudieran ofrecer un valor diferente contra la depredación, porque la capacidad visual y la percepción de los colores son diferentes entre depredadores (Jacobs, 1992).

La variación en los patrones de manchas y color del huevo en especies coloniales y otros grupos de aves no crípticas, que nidifican en lugares abiertos sobre el suelo o directamente sobre el sustrato puede reflejar una forma de disminuir las posibilidades de detección al confundirse con el sustrato de nidificación. Westmoreland y Kiltie (1996), plantean que la selección por cripsis puede ser establecida como la principal fuerza evolutiva que promueve la alta variación en la coloración del huevo de las aves, proceso que puede manifestarse dentro de las especies, como individualmente, ante diferentes características ambientales como el sustrato disponible y el tipo de depredador. Aunque es incierto, y la probabilidad de depredación es mayor si inicialmente es detectado el nido o los parentales. Gotmark (1992) señala que la coloración pudiera ser selectivamente neutral si los depredadores detectan el nido o primeramente a los parentales.

En nuestro país, la depredación de los nidos es ocasionada por otras aves (Guanabá Real) y, en menor medida, por especies de ofidios (aves de bosque) o mamíferos pequeños en el caso de las aves que nidifican sobre el suelo. Las especies introducidas (gatos, ratas, mangostas) también pueden tener localmente un efecto significativo.



Otras hipótesis también pudieran ser valoradas en los patrones de manchas y la coloración de los huevos en estos grupos de aves. Estudios más recientes han señalado que el color pardo de la cáscara puede ser polimórfico porque diferentes alelos para diferentes colores son seleccionados debido a las variaciones para la nidada en los distintos sustratos y presión de los depredadores. Entonces si la coloración de la cáscara es heredable y constante, como ocurre en algunas especies que muestran polimorfismo en la coloración (Washburn, 1990; Collias, 1993), la selección para la variación de la coloración puede diferir en las diferentes localizaciones de nidificación en el grado para los cuales los factores selectivos restringen la supervivencia.

Blanco y Bertellotti (2002) sugieren que el abandono de colonias particulares entre años puede implicar que las hembras difieran en la frecuencia de los alelos, expresando una coloración particular seleccionada en circunstancias particulares, produciendo una variación intracolonia en la coloración.

La radiación solar tiene influencia en el color del huevo, detectable en la ausencia de funciones de cripsis o reconocimiento en las especies. En las aves marinas y limícolas, que anidan al sol, las manchas en la cáscara de los huevos podrían actuar como filtros, absorbiendo la mayor parte de las radiaciones. Otros autores han señalado que los pigmentos pueden ser fotoprotectores (Romanoff y Romanoff, 1949) y estar asociados a las regiones de la cáscara donde el espesor disminuye (Gosler *et al.* 2005), lo que reduce los daños embrionarios. Sin embargo, las especies que anidan en bosques se encuentran menos expuestas a la depredación o las fuertes radiaciones solares. En varias especies de este grupo la superficie de los huevos se encuentra parcial o totalmente manchada y los patrones de manchas en ocasiones son semejantes a los de grupos anteriores (ej.: coloración de fondo y patrones de manchas en los huevos de *Quiscalus niger* (Paseriformes) y *Jacana spinosa* (Caradriformes). Estas variaciones pueden relacionarse a otro tipo de estrategia producida por las diferentes características del hábitat y sitio de nidificación de estas aves. Por otra parte, pueden reflejar la calidad genética de la hembra y determinar los niveles de inversión de la pareja en el cuidado de la prole. Según Moreno y Osorno (2003) en las aves donde solo la hembra incuba, el macho durante sus visitas puede observar y determinar la calidad de su pareja, expresada en la coloración del huevo. Sheldon (2000) también propone que la coloración del huevo en especies con cuidado biparental influye en el esfuerzo y cuidado del macho.

Dado que no existen en Cuba especies nidoparásitas autóctonas es poco probable que esta sea una presión selectiva por determinados patrones de manchas. La reciente introducción del pájaro vaquero (*Molothrus bonaeriensis*) podría en un futuro lejano cambiar esta situación.



CONCLUSIONES

- Las diferencias en la forma de los huevos guardaron relación con las características del hábitat y la estrategia de cría de cada grupo, existiendo una mayor diferencia entre las especies anidantes de cavidades y las de ambientes marinos. Sin embargo, los errores de clasificación fueron elevados en todos los casos, lo cual indica que la forma y dimensiones externas de los huevos no permiten discriminar efectivamente entre grupos.
- En los tres grupos de aves con huevos manchados los modelos de manchas fueron diferentes. Es posible diferenciar los huevos de las especies coloniales marinas de los de aves limícolas y de bosques sin error, aunque entre estos últimos los errores de clasificación fueron elevados (> 20 %).

RECOMENDACIONES

- Realizar un estudio más profundo de los modelos de manchas explorando las causas que influyen en:
 - Variaciones de los modelos de manchas y su relación a las características del hábitat a nivel interespecífico.
 - Intensidad en el color de las manchas y funcionalidad de los pigmentos en relación al espesor de la cáscara.
- Ampliar los estudios acerca de las variaciones en la coloración de fondo de la cáscara del huevo.



LITERATURA CITADA

1. Amundsen, T. y J. N. Stokland. 1988. Adaptative significance of asynchronous hatching in the Shag: A test of the brood reduction hypothesis. **J. of Animal Ecology** 57: 329-344.
2. Andersson, M. 1978. Optimal egg shape in waders. **Ornis Fenn.** 55:105-109.
3. Ankney, C. D. y S. Johnson. 1985. Variation in weight and composition of Brown-headed Cowbirds eggs. **Condor** 87: 296-299.
4. Aparicio, J.M. 1999. Intraclutch egg-size variation in the Eurasian Kestrel: Advantages and Disadvantages of hatching from large egg. **The Auk** 116(3): 825-830.
5. Ar A., I C. V. Paganelli, R. B. Reeves, D. G. Greene, y H. Rahn. 1974. The avian egg: water vapor conductance, shell thickness, and functional pore area. **The Condor** 76:153-158.
6. Arendt, W.J. 2004. A quarter century of variation in color and allometric characteristics of eggs from a rain forest population of the Pearly-eyed Thasher (*Margarops fuscatus*). **Caribbean Journal of Sience** 40: 204-217.
7. Arnold, T. W. 1989. Variation in size and composition of Horner and Pied-billed Greebe eggs. **Condor** 91: 987-989.
8. Arnold, T. W. 1991. Intraclutch variation in egg size of American Coots. **Condor** 93: 19-27.
9. Bain, M.M. 1991. A reinterpretation of eggshell strength. Egg and Eggshell Quality (ed. S. E. Solomon), pp.131–145. Wolfe Publishing Limited, Aylesbury.
10. Balát, F. y H. J. González Alonso. 1982. Concrete data on the breeding of Cuban birds. Acta Sci. Nat. Acad. Sci. Bohemoslov. **Brno** 16(8):1-46.
11. Bancroft, G. T. 1984. Patterns of variation in size of Boat tailed Grackle *Quiscalus major* eggs. **Ibis** 126: 496-509.
12. Bancroft, G. T. 1985. The influence of total nest failures and partial losses on the evolution of asynchronous hatching. **American Naturalist** 126: 195-504.
13. Barta, Z. y T. Székely. 1997. The optimal shape of avian eggs. **Functional Ecology** 11: 656–662.
14. Bennett, P.M. y Owens, I.P.F.2002. Evolutionary ecology of birds. Oxford Series in ecology and evolution. Oxford UniversityPress, Oxford.
15. Birkhead, T. R. y D. N. Nettleship. 1984. Egg size, composition and offspring quality in some Alcidae (Aves: Charadriformes). **J. Zool. Lond.** 202: 117-194.
16. Blackburn, T. M. 1991. An interespecific relationship between egg size and clutch size in birds. **Auk** 108: 973-977.
17. Blanco, G. y Bertellotti, M. 2002. Differential predation by mammals and birds: implications for egg-colour polymorphism in a nomadic breeding seabird. **Biol. J. Linn. Soc.**75, 137–146.
18. Bonnet,Y. y Mongin, P. 1965. Mesure de la surface de l'oeuf. Annales de **Zootechnique** 14: 311-317.



19. Buckley, F. G y Buckley, P. A. 1972a. The breeding ecology of Royal Terns *Sterna (Thalaseus) maxima maxima*. **Ibis** 114: 344–359.
20. Buckley, F.G y Buckley, P.A. 1972b. Individual egg and chick recognition by adult Royal Terns (*Sterna maxima maxima*). **Ibis** 20: 457–462.
21. Carey, C. 1996. Avian energetic and nutritional ecology. Chapman and Hall Ed., 560 pp.
22. Carter, T. C. 1968. The hen's egg: A mathematical model with three parameters. **Brit. Poultry Sci.** 9:165-171.
23. Christians, J. K. 2002. Avian egg size: variation within species and inflexibility within individuals. **Biol. Rev.** 77:1–26.
24. Clark, A. B. y D. S. Wilson. 1981. Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction, and nest failure.
25. Collias, E. C. 1993. Inheritance of egg-color polymorphism in the village weaver (*Ploceus cucullatus*). **Auk** 110: 683–692.
26. Collias, N.E. y Collias, E.C. 1984. Nest building and bird behavior. Princeton: Princeton University Press.
27. Coulson, J. C., G. R. Potts y J. Horobin. 1969. Variation in the eggs of the Shag (*Phalacrocorax aristotelis*). **Auk** 86(2): 232-245.
28. Custer, T. W. y P. C. Frederick. 1990. Egg size and laying order of Snowy Egret, Great Egret and Black Crowned Night Herons. **Condor** 92: 772-775.
29. Davies, N.B. y Brooke, M.D. 1989a. An experimental-study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. 1. Host egg discrimination. **J. Anim. Ecol.** 58, 207–224.
30. Davies, N.B. y Brooke, M.D. 1989b. An experimental-study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. 2. Host egg markings, chick discrimination and general discussion. **J. Anim. Ecol.** 58, 225–236.
31. Dawson, R.D. y Clark, R.G. 1996. Effects of variation in egg size and hatching date on survival of Lesser Scaup *Aythya affinis* ducklings. **Ibis** 138:693–699.
32. Denis, D. 2002. Ecología reproductiva de siete especies de garzas (Aves: Ardeidae) en la ciénaga de Birama, Cuba. Tesis presentada en opción al grado de Doctor en Ciencias Biológicas. Universidad de La Habana, Cuba. 134 pp.
33. Denis, D. y A. Rodríguez. 2007. Variación en la composición interna de los huevos de seis especies de zancudas en la ciénaga de Birama, Cuba. **J. Carib. Ornithol.** 20:26-34.
34. Denis, D. y J. L. Ponce de León. 2007. Variación del grosor de la cáscara del huevo en diez especies de zancudas (Aves: Ciconiformes) en la ciénaga de Birama, Cuba. **J. Carib. Ornithol.** 20:17-25.
35. Denis, D. y U. Olavarrieta. En prensa. ¿Existe isomorfía en los huevos de las garzas (Aves: Ardeidae)? CJO.
36. Denis, D.; U. Olavarrieta y L. Andraca. 2009. Constantes de Hoyt para estimar el volumen de los huevos en garzas cubanas (Aves: Ciconiiformes). **Biología.**
37. Drent, R. 1975. Incubation. Avian Biology, Vol. V (eds D.S. Farner, J. R. King y K. C. Parkes), pp. 333–420. Academic Press, New York.



38. Drent, R. H. y S. Daan. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. **Ardea** 68: 225-252.
39. Ehrlich, P. R.; D. S. Dobkin y D. Wheye. 1988. The Birder's handbook. Simon and Schuster, New York, 785 pp.
40. Ferson, S., F. J. Rohlf y R. K. Koehn. 1985. Measuring shape variation of twodimensional outlines. **Syst Zool** 34: 5968.
41. Flint, P. L. y J. S. Sedinger. 1992. Reproductive implications of egg-size variation in the Black Brant. **Auk** 109(4):896-903.
42. Fontaine, J. J., y T. E. Martin. 2006. Reproductive responses to experimentally reduced nest predation risk among coexisting bird species. **Ecol. Lett.**
43. Freeman, H. 1974. Computer processing of line drawing images. **Comp. Surv.** 6: 57-97.
44. Fujioka, M. 1985. Sibling competition and siblicide in asynchronously-hatching broods of the Cattle Egrets *Bubulcus ibis*. **Anim. Behav.** 33:1228-1242.
45. Furuta, N., S. Ninomiya, S. Takahashi, H. Ohmori y Y. Ukai. 1995. Quantitative evaluation of soybean (*Glycine max* L. Merr.) leaflet shape by principal component scores based on elliptic Fourier descriptor. **Breed. Sci.** 45: 315-320.
46. Galbraith, H. 1988. Effect of egg size and composition on the size, quality and survival of lapwing *Vanellus vanellus* chicks. **J. Zool. Lond.** 214: 383-398.
47. Gemperle, M. E. y F. W. Preston 1955 Variation of shape in the eggs of the common tern in the clutch-sequence. **Auk** 72: 184-198.
48. Gilbert, A. B. 1979 Female genital organs. Form and Function in Birds, Vol. 1 (eds A. S. King and J. McLelland), pp. 237–360. Academic Press, London.
49. Gill, F. B. 1990. Ornithology. W. H. Freeman y Company New York. 660pp
50. Gill, F. B. 1998. Ornithology. Ed. W. H. Freeman y Company New York. 785 pp.
51. Gosler, A. G., J. P. Higham y S. J. Reynolds. 2005. Why are birds' eggs speckled? **Ecology Letters** (8): 1105–1113
52. Gotmark, F. 1992. Blue eggs do not reduce nest predation in the song thrush, *Turdus philomelos*. **Behav. Ecol. Sociobiol.**, 30, 245-252.
53. Grant, P. R. 1982. Variation in the size and shape of darwin's finch eggs. **Auk** 99: 15-23
54. Gundlach, J. 1893. Ornithología cubana ó catálogo descriptivo de todas las especies de aves tanto indígenas como de paso anual o accidental observadas en 53 años. [Cuban ornithology, or descriptive catalogue of all bird species, both indigenous as well as migrants or accidentals, observed in 53 years]. Archivos de la policlínica ed. Imprenta "La Moderna", [69, Compostela], La Habana.
55. Howe, R. F. 1976. Egg size, hatching asynchrony, sex and brood reduction in the Common Grackle. **Ecology** 57: 1195-1207.
56. Hoyt, D. F. 1976 The effect of shape on the surface-volume relationships of birds' eggs. **The Condor** 78:343-349.
57. Hoyt, D. F. 1979. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. **Auk** 96:73-77.



58. Inoue, Y. 1985. The process of asynchronously hatching and sibling competition in the Little Egret *Egretta garzetta*. **Colonial Waterbirds** 8: 1-12
59. Iwata, H. y Y. Ukai. 2002. SHAPE: A computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors. **Journal of Heredity** 93: 384-385
60. Iwata, H., H. Nesumi, S. Ninomiya, Y. Takano y Y. Ukai. 2002. Diallel Analysis of Leaf Shape Variations of Citrus Varieties Based on Elliptic Fourier Descriptors. **Breeding Science** 52 : 89-94
61. Jacobs, G.H. 1992. Ultraviolet vision in vertebrates. **American Zoologist** 32: 544-554.
62. Jagannath, A., R.F. Shore, L.A. Walker, P.N. Ferns y A.G. Gosler. 2008. Eggshell pigmentation indicates pesticide contamination. **Journal of Applied Ecology** 45: 133-140.
63. Janiga, M. 1996. Variation in size and shape of eggs of the Feral Pigeon (*Columba livia*). **Folia Zool.** 45(4): 301-310.
64. Janiga, M. 1997. Effects of geographic variation and hatching asynchrony on size and shape of eggs of the feral pigeon (*Columbia livia*). **Folia Zoológica** 46(1): 23-32.
65. Jover, L.; X. Ruiz y M. González-Martín. 1993. Significance of intraclutch egg size variation in the Purple Heron. **Ornis Scandinavica** 24(2): 127-134
66. Klaassen, M. y C. Bech. 1992. Resting and peak metabolic rates of Arctic tern nestlings and their relation to growth rate. **Physiol. Zool.** 65: 803-814.
67. Krist, M., V. Remes, L. Uvirova, P. Nadvornik y S. Bures. 2004. Egg size and offspring performance in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*): a within-clutch approach. **Oecologia** 140: 52-60.
68. Krist, M., y T. Grim. 2007. Are blue eggs a sexually selected signal of female Collared Flycatchers? A cross-fostering experiment. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 61:863-876.
69. Kuhl, F. P. y C. R. Giardina. 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer Graphics and Image Processing* 18: 236-258.
70. Lack D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen: London.
71. Lahti, D.C. 2008. Population differentiation and rapid evolution of egg color in accordance with solar radiation. **The Auk** 125(4): 796-802.
72. Lonn, M. y H. C. Prentice. 1995. The structure of allozyme and leaf shape variation in isolated, rangemargin populations of the shrub *Hippocrepis emerus* (*Leguminosae*). **Ecography** 18: 276-285.
73. Maddox, J. D. y P. J. Weatherhead. 2008. Egg Size Variation in Birds with Asynchronous Hatching: Is Bigger Really Better? **The American Naturalist** 171(3): pp. 358-365.
74. Magrath, R. D. 1992. Seasonal changes in egg-mass within and among clutches of birds: General explanations and a field study of the Blackbird *Turdus merula*. **Ibis** 174: 171-179.
75. Martin, T. E., P. R. Martin, C. R. Olson, B. J. Heidinger, and J. J. Fontaine. 2000. Parental care and clutch sizes in North and South. *American birds*. **Science** 287:1482-1485.



76. Martin, T. E.; R. D. Bassar, S. K. Bassar, J. J. Fontaine, P. Lloyd, H. A. Mathewson, A. M. Niklison y A. Chalfoun 2006. Life-history and ecological correlates of geographic variation in egg and clutch mass among passerine species. **Evolution**, 60(2): 390–398
77. Martin, T.E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. **Ecological Monographs** 65: 101–127.
78. McLellan, T. 1993. The roles of heterochrony and heteroblasty in the diversification of leaf shapes in *Begonia dregei* (*Begoniaceae*). **Am. J. Bot.** 80: 796-804.
79. McLellan, T. y J. A. Endler. 1998. The relative success of some methods for measuring and describing the shape of complex objects. **Systematic Biology** 47: 264– 281.
80. Mead, P. S. y M. L. Morton. 1985. Hatching asynchrony in the mountain White-crowned Sparrow (*Zonotrichia leucophrys oriantha*): a selected or incidental trait? **Auk** 102: 781-792.
81. Mock, D. W. 1984. Infanticide, siblicide and avian nestling mortality. In *Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspectives*. G. Hausfater y S. B. Hrdy eds. pp 3-30. Aldine, New York.
82. Mock, D. W. y A. Parker. 1986. Advantages and disadvantages of egrets and heron brood reduction. **Evolution** 40: 459-470
83. Monaghan, P. y Nager, R.G. 1997. Why don't birds lay more eggs? **Trends Ecol. Evol.** 12:270–274.
84. Moreno, J., J. Morales, E. Lobato, S. Merino, G. Tomas, y J. Martinez-de la Puente. 2005. Evidence for the signaling function of egg color in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. **Behavioral Ecology** 16:931–937.
85. Moreno, J. y Osorno, J.L. 2003. Avian egg colour and sexual selection: does eggshell pigmentation reflect female condition and genetic quality?" **Ecol. Lett.** 6, 803–806.
86. Moreno, J., E. Lobato, J. Morales, S. Merino, G. Tomás, J. Martínez-de la Puente, J. J. Sanz, R. Mateo, y J. J. Soler. 2006a. Experimental evidence that egg color indicates female condition at laying in a songbird. **Behavioral Ecology** 17:651–655.
87. Moreno, J., J. Morales, E. Lobato, G. Tomás y J. Martínez-de la Puente. 2006b. More colorful eggs induce a higher relative paternal investment in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*: a cross-fostering experiment. **Journal of Avian Biology** 37:555– 560.
88. Moreno, J., Osorno, J.L., Morales, J., Merino, S. Y Tomás, G. 2004. Egg colouration and male parental effort in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. **J. Avian Biol.** 35, 300–304.
89. Nisbet, I. C. T. 1978. Dependence of fledging success on egg-size, parental performance and egg composition among Common and Roseate Terns, *Sterna hirundo* and *S. dougalli*. **Ibis** 120: 207-215.
90. Nisbet, I. C. T. y M.E. Cohen. 1975. Asynchronous hatching in Common and Roseate terns, *Sterna hirundo* and *S. dougalli*. **Ibis** 117:374-379.
91. Nol, E., M. S. Blanken y L. Flynn. 1997. Sources of variation in clutch size, egg size and clutch completion dates of semipalmated plovers in Churchill, Manitoba. **Condor** 99: 389-396.



92. O'Connor, R. J. 1979. Egg weights and brood reduction in the European Swift (*Apus apus*). **The Condor** 81: 133-145
93. Ojanen, M., M. Orell, y R. A. Vaisinen. 1979. Role of heredity in egg size variation in the Great Tit *Parus major* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. **Ornis Scandinavica** 10: 22-28.
94. Otto C. 1979. Environmental factors affecting egg weight within and between colonies of Fieldfare *Turdus pilaris*. **Ornis Scandinavica** 10: 111-116.
95. Packard, G. C. y M. J. Packard. 1980. Evolution of the cleidoic egg among reptilian antecedents of birds. **Am. Zool.** 200: 351-362.
96. Parson, J. 1970. Relationship between egg size and posthatching chick mortality in the Herring Gull (*Larus argentatus*). **Ibis** 117: 517-520.
97. Parsons, J. 1972. Egg size, laying date and incubation period in the Herring Gull. **Ibis** 114:536-541.
98. Potti, J. y Merino, S. 1996. Causes of hatching failure in the pied flycatcher. **Condor** 98:328-336.
99. Preston F. W. 1953. The shapes of birds' eggs. **Auk** 70: 160-182.
100. Preston, F. W. 1968. The shapes of birds' eggs: mathematical aspects. **Auk** 85: 454-463.
101. Preston, F. W. 1969. Shapes of bird's eggs: Extent North American families. **Auk** 86(2):246-264.
102. Preston, F. W. y E. J. Preston, 1953. Variation of birds' eggs within the clutch. **Ann. Carnegie Mus.** 33: 129-139.
103. Rahn, H., y A. AR. 1979. The avian egg: Incubation time, water loss and nest humidity. **Condor** 76: 147-152.
104. Reed, J. M. y L. W. Oring 1999. Intra- and inter-clutch patterns in egg mass in the Spotted Sandpiper. **J. Field. Ornithol.** 68(2): 296-301.
105. Ricklefs, R. E. 1984. Egg dimensions and neonatal mass of shorebirds. **The Condor** 86:7-11.
106. Ricklefs, R. E. y W. A. Montevecchi. 1979. Size, organic composition and energy content of North Atlantic Gannet *Morus bassanus* eggs. **Comp. Biochem. Physiol.** 64: 161-165.
107. Ricklefs, R.E. 1984a. Egg dimensions and neonatal mass of shorebirds. **Condor** 86:7-11.
108. Ricklefs, R.E. 1984b. Variation in the size and composition of eggs of the European Starling. **Condor** 86:1-6.
109. Rohlf, F.J. y J.W. Archie. 1984. A comparison of Fourier methods for the description of wing shape in mosquitoes (Diptera: Culicidae). **Syst. Zool.** 33: 302-317.
110. Rohlf, F.J., y L.F. Marcus. 1993. A revolution in morphometrics. **Trends Ecol. Evol.** 8: 129-132.
111. Rohwer, F. C. 1986. Composition of Blue-Winged Teal eggs in relation to egg size, clutch size and time of laying. **Condor** 88: 513- 519



112. Rohwer, F. C. 1988. Inter- and intraspecific relationships between egg size and clutch size in waterfowl. **Auk** 105(1): 161-176.
113. Romanoff, A.L., y A.J. Romanoff. 1949. The avian Egg. New York: Jonh Wiley
114. Saether, B. E. 1990. Age-specific variation in reproductive performance of birds. **Current Ornithology**, vol 7, D. M. Power, pp 251-283. Plenum Press, New York.
115. Sanchez, J.M., Corbacho, C., del Viejo, A. M. y Parejo, D. 2004. Colony-site tenacity and egg color crypsis in the Gull-billed Tern. **Waterbirds** 27: 21-30.
116. Sanchez-Lafuente, A. M. 2004. Trade-off between clutch size and egg mass, and their effects on hatchability and chick mass in semiprecocial Purple swanphen. **Ardeola** 51(2): 319-330.
117. Shafey, T. M., T. H. Al-mohsen, A. A. Al-sobayel, M. J. Alazán y M.M. Ghunam. 2002. Effects of eggshell pigmentation and size on the spectral properties and characteristics of eggshell of meta and layer breeder eggs. **Asian- Australasian Journal of Animal Sciences**. 15: 297- 302.
118. Siefferman, L., K. J. Navara, y G.E. Hill. 2006. Egg coloration is correlated with female condition in Eastern Bluebirds (*Sialia sialis*). **Behavioral Ecology and Sociobiology** 59:651-656.
119. Slagsvold, T.; J. Sandvick; G. Rofstad, O. Lorentsen y M. Husby. 1984. On the adaptive value of intraclutch egg size variation in birds. **Auk** 101: 685-697
120. Smart, I.H.M. 1991. Egg-shape in birds. Egg Incubation: Its Effects on Embryonic Development in Birds and Reptiles (eds D. C. Deeming y M. W. J. Ferguson), pp.101-116. Cambridge University Press, Cambridge.
121. Smart, I.H.M. 1967. The curve of the avian egg. **Journal of Anatomy** 101: 634-635
122. Soler, J.J. y Møller, A.P. 1996. A comparative analysis of the evolution of variation in appearance of eggs or European passerines in relation to brood parasitism. **Behavioural Ecology** 7:89-94.
123. Solomon, S.E. (1991) Egg and Eggshell Quality. Wolfe Publishing Limited, Aylesbury.
124. Spaw, C. D. y S. Rohwer. 1987. A comparative study of eggshell thickness in Cowbirds and other passerines. **The Condor** 89: 307-318.
125. StatSoft, Inc. 2007. STATISTICA (data analysis software system). Versión 8.0. www.statsoft.com.
126. Stinson, C. H. 1979. On the selective advantage of fratricide in raptors. **Evolution** 33: 1219-1225.
127. Swanson, D. (1999): Lectura 19. Curso de Ornitología (sin publicar).
128. Telfair, R. C. 1987. The Cattle Egret: A Texas focus and world view. Texas Agricultural Experiment Station, College Klenberg. Studies in Natural Resources, 144 pp.
129. Tella, J.L., L.L. Jover y X. Ruiz. 1994. Egg size variation between clutches of Choughs (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*), **Avocetta** 18: 69-72.
130. Valdés Miró, V. 1979. Distribución y nidificación de las aves que crían en Cuba. [Distribution and nesting of birds that breed in Cuba]. Thesis, Universidad de La Habana.



131. Valdés Miró, V. 1984. Datos de nidificación sobre las aves que crían en Cuba. [Data on nesting in birds that breed in Cuba]. **Poeyana** No. 282:1-27.
132. Vilató, R. 2002. Nota sobre la nidificación de *Cathartes aura aura* (Linneo, 1758) (Falconiformes: Cathartidae). **El Pitirre** 15(1):42-43.
133. Viñuela, J. 1997. Adaptation vs. constraint: intraclutch egg-mass variation in birds. **Journal of Animal Ecology** 66: 781-792.
134. Walters, M. (1994) *Birds' Eggs*. Dorling Kindersley, London.
135. Washburn, K. W. 1990. Genetic variation in egg composition. In: Crawford RD, ed. *Poultry breeding and genetics*. Amsterdam: Elsevier Publishing Co., 781–804.
136. Westmoreland, D. y Kiltie, R.A. 1996. Egg crypsis and clutch survival in three species of blackbirds (*Icteridae*). **Biological Journal of the Linnean Society** 58: 159–172.
137. Westmoreland, D., M. Schmitz y K. E. Burns. 2007. Egg color as an adaptation for thermoregulation . **Journal of Field Ornithology** 78: 176-183.
138. White, R. J. y H. C. Prentice. 1988. Comparison of shape description methods for biological outlines. Pp. 395–402. En: *Classification and Related Methods of Data Analysis*, ed. H. H. Bock. Amsterdam: Elsevier Science Publishers.
139. White, R., H. C. Rentice y T. Verwist. 1998. Automated image acquisition and morphometric description. **Can. J. Bot.** 66: 450-459.
140. Wiebe, K. L. 2007. Hypoxia probably does not explain short incubation periods of woodpeckers. **The Condor** 109:976–979
141. Wiebe, K. L. y G. R. Borlotti. 1995. Egg size and clutch size in the reproduction investment of American Kestrels. **J. Zool.** 237: 285-301.
142. Williams, T. D. 1994. Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. **Biol. Rev.** 68:35–59.



Anexos

Anexo 1: Dimensiones externas de los huevos de especies de aves que anidan en el bosque. Para cada especie se presenta la media $\pm$ error estándar, los límites de confianza al 95 % y los valores mínimo y máximo.

<i>Especie</i>	<i>N</i>	<i>Diámetro Mayor(mm)</i>	<i>Diámetro Menor(mm)</i>	<i>Volumen (cm³)</i>
<i>Quiscalus niger</i>	45	29,20 $\pm$ 0,18	20,47 $\pm$ 0,15	6,24 $\pm$ 0,10
		28,84-29,57	20,17-20,77	6,04-6,45
		(26,00-31,00)	(18,30-24,00)	(4,43-8,71)
<i>Dives atrovioleacea</i>	36	27,52 $\pm$ 0,26	19,74 $\pm$ 0,13	5,48 $\pm$ 0,11
		26,98-28,05	19,47-20,01	5,26-5,69
		(24,60-30,00)	(18,40-22,00)	(4,45-7,14)
<i>Icterus dominicensis</i>	10	26,89 $\pm$ 0,52	19,85 $\pm$ 0,46	5,44 $\pm$ 0,34
		25,71-28,07	18,81-20,89	4,67-6,22
		(25,00-29,00)	(19,00-23,50)	(4,59-8,04)
<i>Tyrannus dominicensis</i>	5	24,88 $\pm$ 0,71	18,38 $\pm$ 0,17	4,28 $\pm$ 0,16
		22,90-26,86	17,90-18,86	3,84-4,73
		(23,40-26,80)	(18,00-19,00)	(4,01-4,85)
<i>Columba leucocephala</i>	7	36,04 $\pm$ 0,51	25,89 $\pm$ 0,16	12,30 $\pm$ 0,25
		34,79-37,30	25,49-26,28	11,68-12,92
		(35,00-39,00)	(25,40-26,40)	(11,49-13,42)
<i>Columbina passerina</i>	6	21,58 $\pm$ 0,67	16,77 $\pm$ 0,71	3,15 $\pm$ 0,37
		19,85-23,32	14,95-18,58	2,19-4,11
		(20,00-23,60)	(15,50-20,00)	(2,45-4,80)
<i>Zenaida macroura</i>	6	27,43 $\pm$ 0,59	20,67 $\pm$ 0,19	5,98 $\pm$ 0,23
		25,92-28,94	20,18-21,16	5,39-6,56
		(25,00-28,60)	(19,80-21,00)	(4,99-6,42)
<i>Mimus polygottos</i>	11	24,86 $\pm$ 0,19	18,07 $\pm$ 0,28	4,14 $\pm$ 0,11
		24,45-25,28	17,46-18,69	3,89-4,39
		(24,00-26,00)	(15,80-19,00)	(3,25-4,59)
<i>Tiaris olivaceus</i>	9	15,77 $\pm$ 0,25	11,44 $\pm$ 0,14	1,06 $\pm$ 0,04
		15,21-16,34	11,12-11,77	0,96-1,15
		(14,55-16,70)	(11,00-12,10)	(0,90-1,24)

Anexo 2: Dimensiones externas de los huevos de especies de aves que anidan en cavidades.

Para cada especie se presenta la media $\pm$ error estándar, los límites de confianza al 95 % y los valores mínimo y máximo.

<i>Especie</i>	<i>N</i>	<i>Diámetro Mayor(mm)</i>	<i>Diámetro Menor(mm)</i>	<i>Volumen(cm³)</i>
<i>Aratinga euops</i>	22	26,52 $\pm$ 0,26	21,45 $\pm$ 0,16	6,22 $\pm$ 0,11
		25,97-27,06	21,12-21,79	5,99-6,45
		(24,65-29,20)	(20,00-22,80)	(5,33-7,15)
<i>Xiphidiopicus percusus</i>	5	26,10 $\pm$ 0,42	18,94 $\pm$ 0,18	4,76 $\pm$ 0,08
		24,94-27,26	18,45-19,43	4,54-4,98
		(25,00-27,50)	(18,30-19,40)	(4,59-5,06)
<i>Tyto alba</i>	5	45,22 $\pm$ 0,40	33,62 $\pm$ 0,25	26,03 $\pm$ 0,49
		44,11-46,33	32,94-34,30	24,65-27,40
		(44,00-46,40)	(33,00-34,50)	(24,39-27,26)
<i>Otus lawrenci</i>	4	32,78 $\pm$ 0,74	27,90 $\pm$ 0,33	13,01 $\pm$ 0,54
		30,44-35,11	26,84-28,96	11,29-14,73
		(30,70-34,00)	(27,00-28,60)	(11,39-13,66)
<i>Todus multicolor</i>	8	14,90 $\pm$ 0,76	11,69 $\pm$ 0,79	1,10 $\pm$ 0,15
		13,10-16,70	9,83-13,55	0,75-1,44
		(9,90-16,60)	(7,80-13,00)	(0,31-1,41)

Anexo 3: Dimensiones externas de los huevos de especies de aves que anidan en el suelo.

Para cada especie se presenta la media $\pm$ error estándar, los límites de confianza al 95 % y los valores mínimo y máximo.

<i>Especie</i>	<i>N</i>	<i>Diámetro Mayor (mm)</i>	<i>Diámetro Menor (mm)</i>	<i>Volumen (cm³)</i>
<i>Colinus virginianus</i>	22	30,52 $\pm$ 0,22	23,90 $\pm$ 0,23	8,90 $\pm$ 0,20
		30,07-30,98	23,42-24,38	8,49-9,31
		(28,00-32,00)	(22,00-25,40)	(7,27-10,51)
<i>Chordeiles minor</i>	22	29,15 $\pm$ 0,27	21,07 $\pm$ 0,10	6,60 $\pm$ 0,11
		28,59-29,70	20,86-21,29	6,37-6,82
		(27,00-32,00)	(20,50-22,30)	(5,83-7,74)
<i>Cathartes aura</i>	105	68,95 $\pm$ 0,22	46,92 $\pm$ 0,10	77,31 $\pm$ 0,41
		68,53-69,38	46,73-47,12	76,51-78,12
		(64,45-75,90)	(44,50-51,50)	(67,94-98,55)

Anexo 4: Dimensiones externas de los huevos de especies de aves limícolas. Para cada especie se presenta la media $\pm$ error estándar, los límites de confianza al 95 % y los valores mínimo y máximo.

<i>Especie</i>	<i>N</i>	<i>Diámetro Mayor (mm)</i>	<i>Diámetro Menor (mm)</i>	<i>Volumen (cm³)</i>
<i>Charadrius vociferus</i>	16	35,95 $\pm$ 0,43	26,79 $\pm$ 0,29	13,15 $\pm$ 0,32
		35,04-36,86	26,17-27,42	12,47-13,83
		(32,80-38,30)	(26,00-30,80)	(11,70-17,04)
<i>Charadrius wilsonia</i>	8	34,22 $\pm$ 0,77	26,26 $\pm$ 0,16	12,00 $\pm$ 0,24
		32,39-36,05	25,88-26,63	11,42-12,58
		(30,40-36,20)	(25,40-26,70)	(10,74-12,75)
<i>Jacana spinosa</i>	18	31,01 $\pm$ 0,19	23,55 $\pm$ 0,16	8,76 $\pm$ 0,12
		30,61-31,41	23,22-23,88	8,51-9,01
		(29,70-32,40)	(22,20-25,00)	(8,08-10,02)
<i>Catoptrophorus semipalmatus</i>	6	52,03 $\pm$ 0,65	37,73 $\pm$ 0,31	37,70 $\pm$ 0,50
		50,37-53,69	36,94-38,53	36,42-38,97
		(50,40-54,00)	(36,40-38,40)	(35,95-39,57)

Anexo 5: Dimensiones externas de los huevos de especies de aves coloniales marinas. Para cada especie se presenta la media $\pm$ error estándar, los límites de confianza al 95 % y los valores mínimo y máximo.

<i>Especie</i>	<i>N</i>	<i>Diámetro Mayor (mm)</i>	<i>Diámetro Menor (mm)</i>	<i>Volumen (cm³)</i>
<i>Sterna antillarum</i>	25	30,98 $\pm$ 0,17	22,79 $\pm$ 0,16	8,20 $\pm$ 0,13
		30,63-31,34	22,45-23,12	7,93-8,48
		(29,45-32,45)	(21,35-24,00)	(6,96-9,26)
<i>Larus atricilla</i>	23	50,90 $\pm$ 0,60	36,39 $\pm$ 0,45	34,61 $\pm$ 1,18
		49,66-52,14	35,45-37,32	32,17-37,05
		(44,15-55,00)	(32,60-39,40)	(23,88-42,69)
<i>Sterna fuscata</i>	25	50,91 $\pm$ 0,40	35,61 $\pm$ 0,39	33,00 $\pm$ 0,84
		50,09-51,73	34,81-36,41	31,26-34,75
		(46,65-54,65)	(30,95-39,50)	(24,96-42,13)
<i>Anous stolidus</i>	23	50,84 $\pm$ 0,32	34,71 $\pm$ 0,13	31,18 $\pm$ 0,29
		50,17-51,51	34,43-34,98	30,57-31,79
		(47,80-53,75)	(33,60-35,75)	(28,46-33,71)
<i>Sterna maxima</i>	10	62,90 $\pm$ 0,80	42,61 $\pm$ 0,39	58,19 $\pm$ 1,46
		61,08-64,71	41,72-43,49	54,88-61,50
		(59,50-67,15)	(41,40-45,60)	(53,20-65,94)
<i>Sterna anaethetus</i>	12	47,60 $\pm$ 0,75	32,83 $\pm$ 0,26	26,13 $\pm$ 0,60
		45,96-49,25	32,26-33,40	24,82-27,44
		(43,60-51,70)	(31,10-34,40)	(23,35-30,78)
<i>Sterna sandvicensis</i>	13	49,38 $\pm$ 0,50	34,22 $\pm$ 0,36	29,50 $\pm$ 0,76
		48,29-50,47	33,42-35,01	27,83-31,16
		(45,80-51,55)	(31,15-35,50)	(23,87-32,70)

Anexo 6: Dimensiones externas de los huevos de especies de aves coloniales que anidan en manglares. Para cada especie se presenta la media $\pm$ error estándar, los límites de confianza al 95 % y los valores mínimo y máximo.

<i>Especie</i>	<i>N</i>	<i>Diámetro Mayor(mm)</i>	<i>Diámetro Menor (mm)</i>	<i>Volumen (cm³)</i>
<i>Ixobrychus exilis</i>	14	30,11 $\pm$ 0,50	22,94 $\pm$ 0,12	8,08 $\pm$ 0,21
		29,03-31,20	22,69-23,19	7,64-8,53
		(27,60-33,85)	(22,40-23,75)	(7,14-9,36)
<i>Ardea alba</i>	11	53,72 $\pm$ 0,52	39,70 $\pm$ 0,28	43,12 $\pm$ 0,77
		52,57-54,87	39,08-40,32	41,41-44,82
		(51,35-56,90)	(38,55-41,80)	(40,57-48,38)
<i>Egretta tricolor</i>	22	44,72 $\pm$ 0,40	32,27 $\pm$ 0,19	23,71 $\pm$ 0,32
		43,88-45,56	31,88-32,66	23,04-24,38
		(42,00-47,95)	(30,25-33,85)	(21,59-26,50)
<i>Butorides virescens</i>	20	37,27 $\pm$ 0,54	29,03 $\pm$ 0,24	15,98 $\pm$ 0,29
		36,14-38,39	28,53-29,52	15,38-16,58
		(31,70-40,55)	(26,50-31,60)	(13,50-17,90)
<i>Nyctanassa violacea</i>	11	51,60 $\pm$ 0,44	39,07 $\pm$ 0,24	40,09 $\pm$ 0,48
		50,62-52,57	38,54-39,60	39,03-41,16
		(49,85-54,25)	(37,60-40,00)	(37,24-42,85)
<i>Nycticorax nycticorax</i>	5	49,73 $\pm$ 1,10	36,70 $\pm$ 0,31	34,15 $\pm$ 1,30
		46,68-52,78	35,84-37,56	30,55-37,75
		(46,05-52,60)	(35,55-37,25)	(29,62-37,15)
<i>Egretta thula</i>	24	45,41 $\pm$ 0,40	32,89 $\pm$ 0,16	25,04 $\pm$ 0,38
		44,58-46,24	32,56-33,21	24,24-25,83
		(42,15-50,00)	(31,20-34,10)	(22,16-28,93)
<i>Egretta caerulea</i>	25	45,07 $\pm$ 0,30	33,20 $\pm$ 0,11	25,29 $\pm$ 0,25
		44,46-45,69	32,97-33,42	24,78-25,80
		(42,40-47,85)	(32,30-34,00)	(22,80-27,66)
<i>Egretta rufescens</i>	15	49,76 $\pm$ 0,34	36,05 $\pm$ 0,24	32,94 $\pm$ 0,47
		49,03-50,49	35,55-36,56	31,94-33,93
		(48,05-52,30)	(34,65-37,40)	(29,52-35,58)
<i>Bubulcus ibis</i>	36	44,36 $\pm$ 0,37	32,00 $\pm$ 0,18	23,19 $\pm$ 0,40
		43,60-45,11	31,64-32,37	22,38-23,99
		(39,50-50,30)	(29,50-33,80)	(17,50-28,82)
<i>Anhinga anhinga</i>	15	53,25 $\pm$ 0,62	35,20 $\pm$ 0,16	33,60 $\pm$ 0,54
		51,92-54,59	34,86-35,53	32,44-34,76
		(49,40-57,30)	(34,20-36,20)	(30,42-38,22)
<i>Phalacrocorax auritus</i>	16	56,98 $\pm$ 0,50	36,45 $\pm$ 0,25	38,59 $\pm$ 0,76
		55,92-58,05	35,92-36,97	36,98-40,20
		(52,45-60,55)	(35,15-38,40)	(33,83-45,45)
<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	12	51,83 $\pm$ 0,84	35,03 $\pm$ 0,45	32,41 $\pm$ 0,94
		49,98-53,68	34,04-36,01	30,34-34,48
		(45,00-57,20)	(32,50-37,55)	(27,34-36,89)

Anexo 7: Tamaño del centroide por especie en seis grupos reproductivos de aves cubanas.