

¿Existe isomorfía en los huevos de las especies de la familia Ardeidae (Aves, Ciconiiformes)?

D. Denis & U. Olavarrieta

Denis, D. & Olavarrieta, U., 2011. ¿Existe isomorfía en los huevos de las especies de la familia Ardeidae (Aves, Ciconiiformes). *Animal Biodiversity and Conservation*, 34.1: 35–45.

Abstract

Is there isomorphy in eggs belonging to the family Ardeidae (Aves, Ciconiiformes)?— Egg shapes in birds reflect many anatomical, biophysical and ecological aspects. In previous literature it has been assumed that a similarity in volumetric indexes from external dimensions is an indicator of constancy in shape of egret eggs (Aves, Ardeidae), but results are not consistent. Previous researchers have used lineal dimension rates to estimate shape, but these can distort the results because both aspects are orthogonal by definition. In the current research we analyze differences in egg shape between eight species of egrets and herons using elliptic Fourier descriptors and landmarks over 203 digital pictures of eggs kept in oological collections. Comparison between species and a discriminate function analysis show that shape is insufficient to distinguish species. The elongation index and breadth of eggs were significantly correlated. Our results suggest that egg shape can discriminate ecological groups but not species, indicating there is no general isomorphy in Ardeidae.

Key words: Egg shape, Egrets, Herons, Fourier, Landmarks.

Resumen

¿Existe la isomorfía en los huevos de la familia Ardeidae (Aves, Ciconiiformes)?— La forma de los huevos de las aves responde a numerosos factores desde anatómicos, biofísicos o ecológicos. Se ha mencionado que la ausencia de diferencias en los índices volumétricos derivados de dimensiones es un indicador de estabilidad en las formas de los huevos de las garzas (Aves, Ardeidae) pero los resultados no son consistentes. Investigaciones previas se han basado en tasas de dimensiones lineales como estimadores de la forma, lo cual puede distorsionar los resultados, al ser ambas categorías ortogonales por definición. En este trabajo se analizan las diferencias en la forma de los huevos de ocho especies de garzas empleando los descriptores elípticos de Fourier y puntos clave sobre fotografías digitales de 203 huevos depositados en colecciones. Un análisis discriminante con los coeficientes de los descriptores de Fourier y un análisis de curvaturas principales mostraron la imposibilidad de determinar la especie a partir de la forma de los huevos. El índice de elongación y la anchura de los huevos están significativamente correlacionados. Nuestros resultados sugieren que la forma del huevo permite diferenciar grupos ecológicos pero no especies, lo que indica que no hay isomorfismo en los huevos de la familia Ardeidae.

Palabras claves: Forma del huevo, Garzas, Fourier, Puntos clave.

(Received: 12 I 10; Conditional acceptance: 19 VII 10; Final acceptance: 10 IX 10)

Dennis Denis & Ulises Olavarrieta, Depto. Biología Animal y Humana, Fac. de Biología, Calle 25 entre J e I, Vedado, Ciudad Habana, Cuba.

Introducción

El estudio de los huevos de las aves ha tenido siempre un importante lugar dentro de la biología de la reproducción de las aves, por su papel central en ecología reproductiva del grupo. Los huevos son extraordinariamente variables en tamaños, formas y patrones de coloración, sin embargo, sus descripciones y en particular la de sus formas, han sido históricamente narrativas y altamente subjetivas. Los estudios oológicos se han centrado históricamente en el análisis de las variaciones en el tamaño y el grosor de la cáscara (ej. Coulson et al., 1969; Ricklefs, 1984; Jover et al., 1993; Martin et al., 2006), ignorándose las formas cuya descripción es generalmente esporádica y narrativa, con pocas excepciones (ej.: Todd & Smart, 1984; Barta & Székely, 1997). En relación a las formas, suelen clasificarse en elípticos, cónicos, semicónicos, ovalados, etc. (Palmer, 1962; Harrison, 1978). Esto se debe a que, a pesar de tener los huevos formas relativamente simples, estas son muy difíciles de cuantificar o comparar. Se han seguido varios enfoques matemáticos, sobre todo aproximándolas a esferoides de revolución, pero no han recibido buena acogida (ej. Gemperle & Preston, 1955; Preston, 1968). Preston (1969) en un trabajo clásico de obligada consulta y cita en cualquier libro general de Ornitología, a partir del cálculo de tres índices básicos que reflejan diferencias supuestamente invariantes de la escala entre huevos, sugiere diferencias importantes entre grupos de aves a amplias escalas taxonómicas.

Algunos autores han mencionado la posibilidad de que la forma del huevo fuese un subproducto de otras tendencias evolutivas asociadas al peso corporal o la anatomía interna del conducto reproductor (Gill, 1990), sin embargo, es muy probable que también sea el resultado de la selección natural, dada su relación con importantes parámetros reproductivos (Hoyt, 1976). La forma del huevo en cada especie aparece como un compromiso entre el volumen necesario para la producción de una cría, el tamaño de la nidada y la capacidad o área de incubación de los adultos. Así, la forma redondeada presenta la mayor relación superficie / volumen y es característica de 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). Esta forma, además, maximiza la conservación del calor y aumenta la resistencia estructural de la cáscara (Gill, 1990). Los huevos con forma alargada o semicónica son característicos de aves relativamente pequeñas, o sea, que ponen huevos relativamente más grandes y numerosos (ej. Charadriiformes). 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 alto, o cuyos nidos son menos cóncavos, presentan estas formas.

En las aves de la familia Ardeidae, la forma de los huevos no ha sido suficientemente explorada, como igualmente sucede en la mayoría de los grupos

de aves. Un notable aporte lo hace Telfair (1983), quien describe cuantitativamente la variación de las formas de huevos de la Garza Ganadera (*Bubulcus ibis*), empleando categorías nominales (subelípticos, elípticos, ovales, fusiformes...) y con una detallada discusión de sus frecuencias de aparición en una muestra de casi 700 huevos de esta especie en Texas.

Para esta familia, posteriormente, Ruiz et al. (1992) sugieren un alto nivel de isomorfía en los huevos, al analizar la constante K que relaciona el volumen con el producto de las dimensiones lineales. Esta isomorfía, referida a la constancia de las formas de los huevos dentro de la familia, apoyaría la idea de que este parámetro no refleja tendencias adaptativas diferenciables a este nivel taxonómico a pesar de las diferencias en tallas y estrategias ecológicas generales descritas entre sus miembros. La diferencia entre el valor empírico obtenido y la constante teórica, $K = \pi/6$, definida geoméricamente por Preston (1968), es un indicador de otros parámetros de forma no definidos por los diámetros mayor o menor de los huevos. Posteriormente, Denis (2002), al comparar la razón entre los diámetros, como un índice de "forma", entre siete especies, detecta diferencias estadísticas que atribuye a las diferencias en riesgos de caída en los nidos. Sin embargo, todos los estudios desarrollados hasta el presente se basan en las dimensiones lineales de los huevos, o índices derivados de estas, que no son indicadores adecuados de forma sino de proporción, y que se correlacionan con las dimensiones, lo cual puede distorsionar las interpretaciones biológicas.

El desarrollo de la morfometría geométrica (Rohlf & Marcus, 1993) han sacado al discurso científico los problemas teóricos y metodológicos de emplear las dimensiones lineales clásicas para la caracterización de las formas, por medio de índices relativos. Todos los estudios existentes que describen las formas de los huevos han utilizado las proporciones entre diámetros mayores y menores del huevo, como indicadores de la forma, pero esto puede distorsionar o enmascarar las diferencias, ya que el propio concepto de "forma" en sí mismo, excluye las dimensiones. La persistente correlación entre los índices de elongación y las medidas asociadas al tamaño evidencian estas limitaciones. Hoyt (1976) analizando el posible efecto de la forma sobre la superficie del huevo detecta una correlación significativa entre el índice superficie-volumen y los índices de forma: elongación y asimetría.

Las tablas con los estadísticos descriptivos de dimensiones pueden mostrar similitudes numéricas enmascarando profundas diferencias de forma, y viceversa. Las variabilidades obtenidas para conjuntos de dimensiones no pueden ser analizadas en conjunto por los altos niveles de covarianzas internas. Los métodos de la morfometría geométrica analizan las formas basándose en el espacio de forma de Kendall (Kendall, 1977, 1984), o sus aproximaciones en el espacio tangente, en el cual las diferencias entre formas son evaluadas por las distancias procrustes. Un creciente número de trabajos demuestran el uso de este "aparato" matemático logra mayor potencia

estadística e impone menos restricciones en los patrones de variación que pueden ser detectados (ej.: Rohlf, 1999; 2000a, 2000b). Sin embargo, no existen antecedentes de su utilización al estudio de los huevos en las aves que, desde el punto de vista metodológico, se ha visto reducido a la determinación de dimensiones lineales y proporciones.

El clásico trabajo de Preston (1969), en un notable ejemplo de previsión científica, menciona que posiblemente en el futuro, con el desarrollo de los métodos digitales se aceleraría considerablemente la captura de datos eliminándose la tediosa y muy trabajosa tarea de medir el enorme volumen de ejemplares existente. También, que las computadoras permitirían un tratamiento matemático más intenso y revelador que el que podían hacer a mediados del pasado siglo. Según sus propias palabras 'it is just possible that some day it may seem worthwhile to understand egg shapes more completely'. Su excelente trabajo, aunque careció de un profundo procesamiento estadístico por las limitaciones de la época, fue suficiente indicador de las posibilidades y vacíos de información que sobre el tema de los huevos de las aves existía en aquel momento. Sin embargo, medio siglo más tarde no se han hecho notables adelantos a pesar de que ya se han cumplido todas sus predicciones.

En el presente trabajo se analizan las diferencias en formas puras de los huevos de ocho especies de la familia Ardeidae, partiendo de la hipótesis de que, por su potencia, los métodos propios de la morfometría geométrica pueden validar las diferencias interespecíficas detectadas por los índices lineales y así invalidar la isomorfía sugerida, reabriendo una posible línea de análisis ecomorfológicos casi abandonada. Para ellos se emplean dos de estos métodos relativamente novedosos: un método de contorno, utilizando descriptores elípticos de Fourier, y puntos morfológicos claves (*landmarks*). Ambos métodos, aunque parten del mismo tipo de dato —ubicación relativa de puntos del contorno del huevo— se complementan, ya que emplean diferentes cantidades de puntos y se les da una importancia relativa diferente a cada uno. Los descriptores elípticos de Fourier son los coeficientes que se obtienen al calcular la combinación lineal de funciones senos o cosenos que mejor describen la función cíclica formada por los ángulos de salto entre un punto y otro de un contorno cerrado (funciones de Fourier). Para este cálculo se toman en cuenta todos los puntos de un contorno, sin discriminación ni información adicional relativa a su ubicación espacial, con lo cual hace énfasis en la magnitud de las diferencias pero no en su ubicación. Sin embargo, para el análisis por puntos morfológicos se utilizaron solo ocho puntos del contorno, ubicados en posiciones específicas (puntos extremos y diagonales), y que permiten una interpretación directa de la ubicación y sentido de las variaciones en forma.

Material y métodos

Se tomaron las dimensiones lineales (diámetro mayor y menor) y fotografías digitales de 167

huevos de siete especies de garzas depositados en las colecciones científicas del Instituto cubano de Ecología y Sistemática. Las especies incluidas, con las siglas empleadas para identificarlas y los tamaños de muestra, fueron: *Butorides virescens* (Bv, n = 20), *Ixobrychus exilis* (Ie, n = 14), *Egretta thula* (Eth, n = 36), *Egretta tricolor* (Etr, n = 24), *Egretta caerulea* (Ec, n = 16), *Ardea alba* (Aa, n = 11) y *Nyctanassa violacea* (Nv, n = 16). Se emplearon además, fotografías de 36 huevos de *Bubulcus ibis* (Bi) colectados en la colonia del Rincón de Guanabo, Ciudad de La Habana, en julio de 2008. Las fotos se tomaron con una cámara digital de 8 Mp sobre un fondo oscuro, para maximizar el contraste de los bordes del huevo. Las medidas lineales se tomaron con un pie de rey de 0,05 mm de precisión y con ellas se calculó el índice de elongación (mal llamado "índice de forma" por Denis, 2002), como la razón entre los diámetros menores y mayores de cada huevo. Para este cálculo se tomaron, además, las dimensiones de otros 283 huevos medidos durante estudios de campo (lo que aumentó la muestra de *B. virescens*, *A. alba*, *E. tricolor*, *E. thula* y *B. ibis* a 82 huevos). Como otra forma de ver la constancia de la forma en cada especie se determinó la magnitud de la correlación entre ambas variables: variaciones exactamente isométricas generarían máximas correlaciones.

Las imágenes de cada huevo se procesaron digitalmente en el programa ImageJV1.34s (<http://rsb.info.nih.gov/ij/>), desaturándolas para eliminar la información de color pero manteniendo el formato RGB de ocho bits y manipulando el brillo y contraste para eliminar todo el ruido de la imagen y reducirla solo a la silueta. Cada imagen resultante fue descrita por un código de cadena (Freeman, 1974) y se determinaron los coeficientes de los descriptores elípticos de Fourier (DEF) (Lestrel, 1997) para ocho armónicos. Estos descriptores fueron normalizados sobre la elipse del primer armónico según el procedimiento de Kuhl & Giardina (1982) para eliminar las posibles diferencias relacionadas con la talla, rotación y puntos iniciales de la traza del contorno. A partir de este procedimiento, la forma fue descrita por 32 coeficientes normalizados de Fourier, cuya información fue resumida por un análisis de componentes principales basado en la matriz de varianza-covarianza de los coeficientes y los puntajes de los primeros componentes fueron empleados para las comparaciones interespecíficas subsiguientes. La variación en la forma en cada especie fue representada utilizando la transformación de Fourier inversa (Rohlf & Archie, 1984; Furuta et al., 1995). Todo este procesamiento y análisis se realizó con el programa SHAPE v.5. (Iwata & Ukai, 2002).

Además del análisis del contorno se superpuso a cada imagen un sistema de radios equiangulares (cada 45°) con el origen en la mitad del eje mayor del huevo y se digitalizaron, por una misma persona para evitar sesgos, puntos clave en las ocho intersecciones con el contorno utilizando el programa APS-Dig. Las configuraciones de puntos fueron superpuestas con un registro de Bookstein,

Tabla 1. Dimensiones de los huevos de siete especies de garzas (Aves, Ardeidae) empleados en el análisis de la forma de los huevos (media \pm EE, entre paréntesis min.–máx.).

Table 1. Measurements of eggs of eight species of egrets and herons (Aves, Ardeidae) used in the egg shape analysis (mean \pm SE, in brackets min.–max.).

Especie	N	Diámetro mayor (mm)	Diámetro menor (mm)	Diferencia (%)
<i>Butorides virescens</i>	20	37,65 \pm 0,45 (33,50–40,60)	29,03 \pm 0,21 (26,70–30,40)	22,7 (14,7–33,3)
<i>Egretta thula</i>	36	45,10 \pm 0,32 (42,00–50,10)	32,96 \pm 0,15 (31,20–34,90)	26,8 (22,62–33,73)
<i>E. tricolor</i>	24	45,00 \pm 0,42 (40,55–49,50)	32,11 \pm 0,16 (30,30–33,55)	28,5 (20,59–34,84)
<i>E. caerulea</i>	16	44,45 \pm 0,42 (42,00–47,30)	32,49 \pm 0,27 (30,20–33,90)	26,8 (20,48–33,40)
<i>Ardea alba</i>	11	53,27 \pm 0,39 (51,40–55,30)	39,89 \pm 0,25 (38,90–41,80)	25,1 (22,57–28,00)
<i>Ixobrychus exilis</i>	14	30,08 \pm 0,48 (27,40–33,40)	23,15 \pm 0,12 (22,50–23,90)	22,8 (17,02–28,44)
<i>Nyctanassa violacea</i>	16	51,12 \pm 0,50 (46,20–54,30)	38,45 \pm 0,35 (35,70–40,50)	24,7 (18,35–30,57)
<i>Bubulcus ibis</i>	36	44,5 \pm 0,35 (43,8–45,2)	32,1 \pm 0,17 (31,7–32,4)	38,6 (23,22–51,13)

empleando como línea base al diámetro mayor. Con los consensos por especie se realizó un análisis de curvaturas principales en el programa PAST v1,75 y se calculó la energía de curvatura. Los diagramas de distorsiones, el tamaño del centroide y las distancias Procrustes entre especies se obtuvieron en el programa TPSSpline, tomando a una elipse perfecta como configuración de referencia para todos los casos.

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 o una prueba de rangos múltiples para los contrastes *a posteriori* en caso necesario. De esta manera se compararon entre especies los índices de elongación, los puntajes de los 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 Euclidiana, 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

Las dimensiones de los huevos en las especies analizadas (tabla 1) se encuentran dentro del rango previamente reportado en poblaciones cubanas (Denis et al., 2001; Denis, 2002). Los huevos son diferentes entre especies, en relación directa con el tamaño corporal, tal y como ha sido descrito en general para las aves. El índice de elongación "clásico" mostró diferencias entre especies (fig. 1), lo cual apuntaría a diferencias en las formas de los huevos de estas especies.

Estos índices permiten separar las especies en tres grupos generales, aunque la alta variabilidad en algunas especies refleja una posible falta de potencia estadística para alcanzar la significación en algunos casos. El grupo de mayor índice está formado por las dos especies de hábitos más solitarios y de menor talla, *B. virescens* e *I. exilis*, y por *E. thula*,

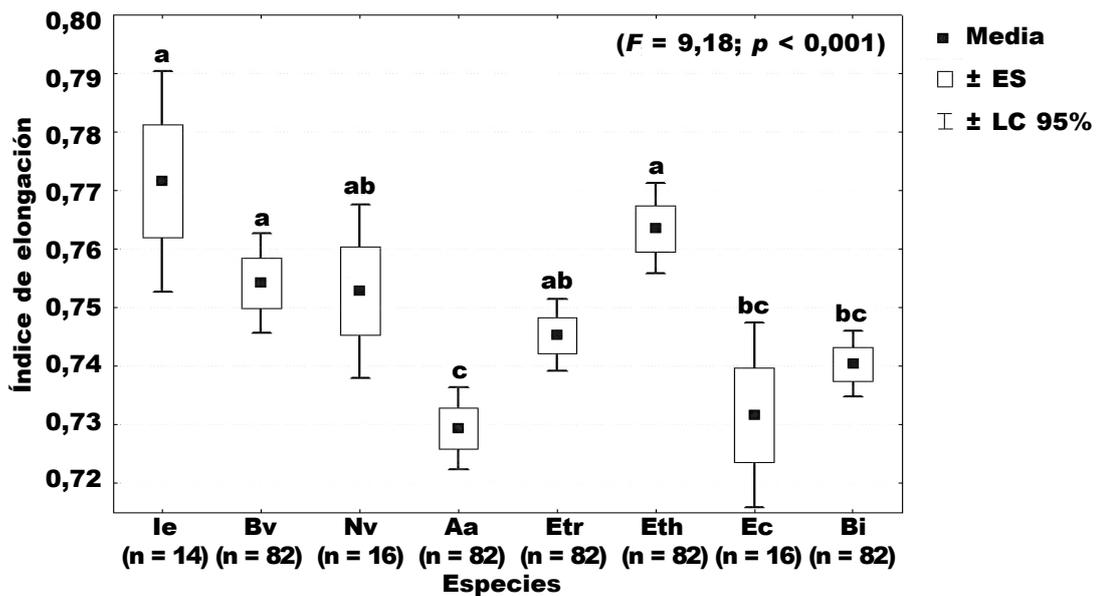


Fig. 1. Índices de elongación del huevo de ocho especies de garzas (Aves, Ardeidae) (las letras indican diferencias significativas según la prueba de Tukey). (Para las abreviaturas de las especies ver Material y métodos.)

Fig. 1. Elongation indexes of eggs in eight egret and heron species (Aves, Ardeidae) (letters indicate statistical differences according to Tukey's post hoc test). (For species abbreviations see Material y métodos.)

con valores medios superiores a 0,745. Un grupo intermedio, "indiferenciado" estadísticamente, formado por *N. violacea*, *E. tricolor* y *B. ibis*, y un tercer grupo con los mínimos valores medios del índice, es decir, con los huevos más alargados, formado por *A. alba* y *E. caerulea*. En todas las especies el índice de elongación mantiene una correlación significativa con el diámetro mayor del huevo, quien a su vez está fuertemente correlacionado con el diámetro menor (fig. 2).

Para analizar la forma, eliminando los efectos del tamaño se emplearon los descriptores elípticos de Fourier, con ocho armónicos, y los 32 coeficientes obtenidos se redujeron por un análisis de componentes principales, cuyos primeros cuatro componentes explicaron más del 70% de la variación (tabla 2). Como todos los coeficientes de Fourier tienen la misma importancia y reflejan sutiles diferencias en secciones de arco de la silueta del huevo se requieren 13 componentes para llegar a explicar el 95% de la variabilidad total. Los puntajes de estos componentes para cada ejemplar de huevo pueden ser empleados como si fueran una variable morfológica "tradicional".

Al comparar entre especies los puntajes de los tres primeros componentes, se obtuvieron diferencias significativas (fig. 3). La prueba de Kruskal-Wallis y la prueba no paramétrica de comparación múltiple

de tendencias centrales permiten establecer algunas diferencias interespecíficas. Sin embargo, el análisis en general evidencia baja potencia, reflejada en los grupos pareados.

El primer componente, que explica cerca del 30% de la variación de los DEF, separa sin dificultad a *E. tricolor*, del grupo formado por *I. exilis*, *B. virescens* y *E. thula*. Los puntajes del segundo componente, que explica un 23% de la variación, ortogonal al primer componente, solo permite diferenciar a *E. thula* de *B. ibis*. En las demás especies los puntajes son similares entre sí. Los puntajes del tercer componente, que explica un 10,8% de la variación, sirven para diferenciar a *E. tricolor* de *B. virescens*. A partir del cuarto componente, los puntajes no muestran diferencias estadísticas entre especies (Kruskal-Wallis, $H_{(7, N=174)} = 13,65; p = 0,06$).

Al realizar un análisis discriminante empleando simultáneamente los puntajes de los componentes principales como variables, se verifica que, en general, la forma de los huevos no es suficiente para diferenciar efectivamente todas las especies de garzas. Si se emplean los primeros tres componentes principales, aquellos que mostraron diferencias interespecíficas en el análisis univariado, se obtienen porcentajes de clasificación correcta muy bajos. Incorporando secuencialmente los demás componentes principales, el error de clasificación va mejorando ligeramente, pero aún

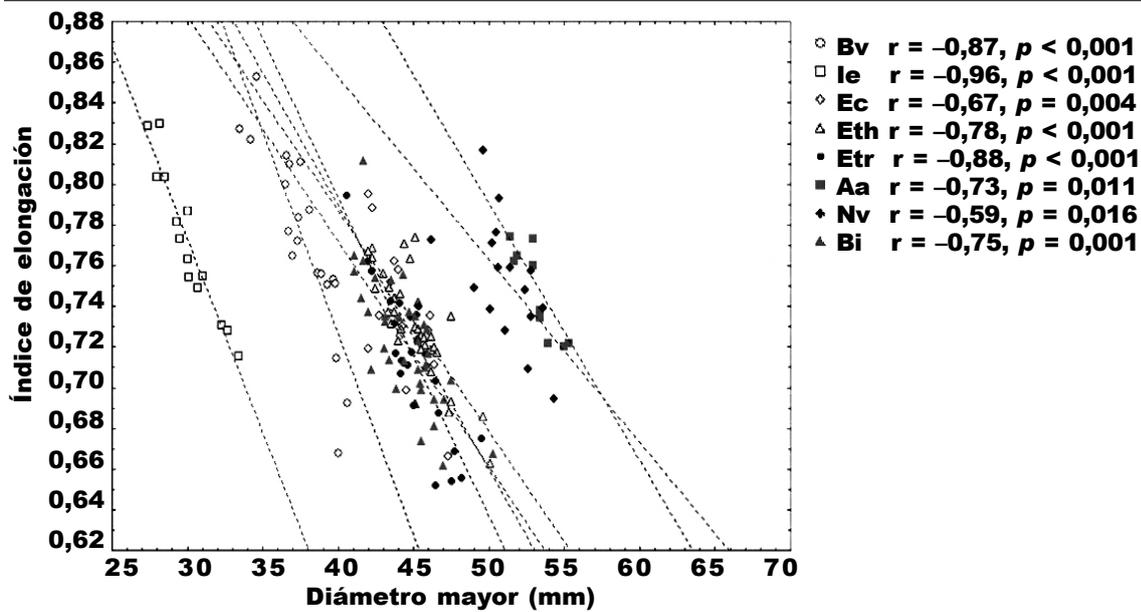


Fig. 2. Relaciones entre el índice de elongación y el diámetro mayor del huevo en ocho especies de garzas (Aves, Ardeidae). (Para las abreviaturas de las especies ver Material y métodos.)

Fig. 2. Relationship between elongation index and egg breadth in eight species of egret and heron (Aves, Ardeidae). (For species abbreviations see Material y métodos.)

con los componentes que explican el 100% de la variación, el error de clasificación es de más de un 40%.

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. Cuando se superponen los puntos obtenidos con las imágenes se observa una elevada constancia en la forma promedio de los huevos, evidenciada con las semejanzas en la energía de curvatura al registrarlas contra un círculo perfecto (fig. 4). A pesar de ello, es posible detectar diferencias significativas entre las garzas medianas (*B. ibis*, *E. tricolor* y *E. thula*) contra las garzas chicas (*B. virescens* e *I. exilis*).

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 varianzas detectó diferencias significativas entre los tamaños del centroide entre especies ($F = 7,99$; $p < 0,0001$) (fig. 5) y la prueba de Tukey identificó nuevamente las diferencias entre

Tabla 2. Resultados del Análisis de Componentes Principales (ACP) con los coeficientes de Fourier que describen la forma de los huevos de ocho especies de garzas (Aves, Ardeidae): E. Eigenvalue; P. Proporción (%); PA. Proporción acumulada (%).

Table 2. Results of the Principal Component Analysis ACP with Fourier coefficient describing egg shape in eight species of egret and heron (Aves, Ardeidae): E. Valores propios; P. Proporción (%); PA. Proporción acumulada (%).

ACP	E	P	PA
CP1	$8,76 \times 10^{-5}$	29,28	29,28
CP2	$6,81 \times 10^{-5}$	22,74	52,02
CP3	$3,23 \times 10^{-5}$	10,78	62,81
CP4	$2,55 \times 10^{-5}$	8,52	71,33
CP5	$1,93 \times 10^{-5}$	6,44	77,73
CP6	$1,31 \times 10^{-5}$	4,37	82,13
CP7	$1,15 \times 10^{-5}$	3,86	85,99
CP8	$8,50 \times 10^{-5}$	2,84	88,83
CP9	$5,14 \times 10^{-5}$	1,72	90,55

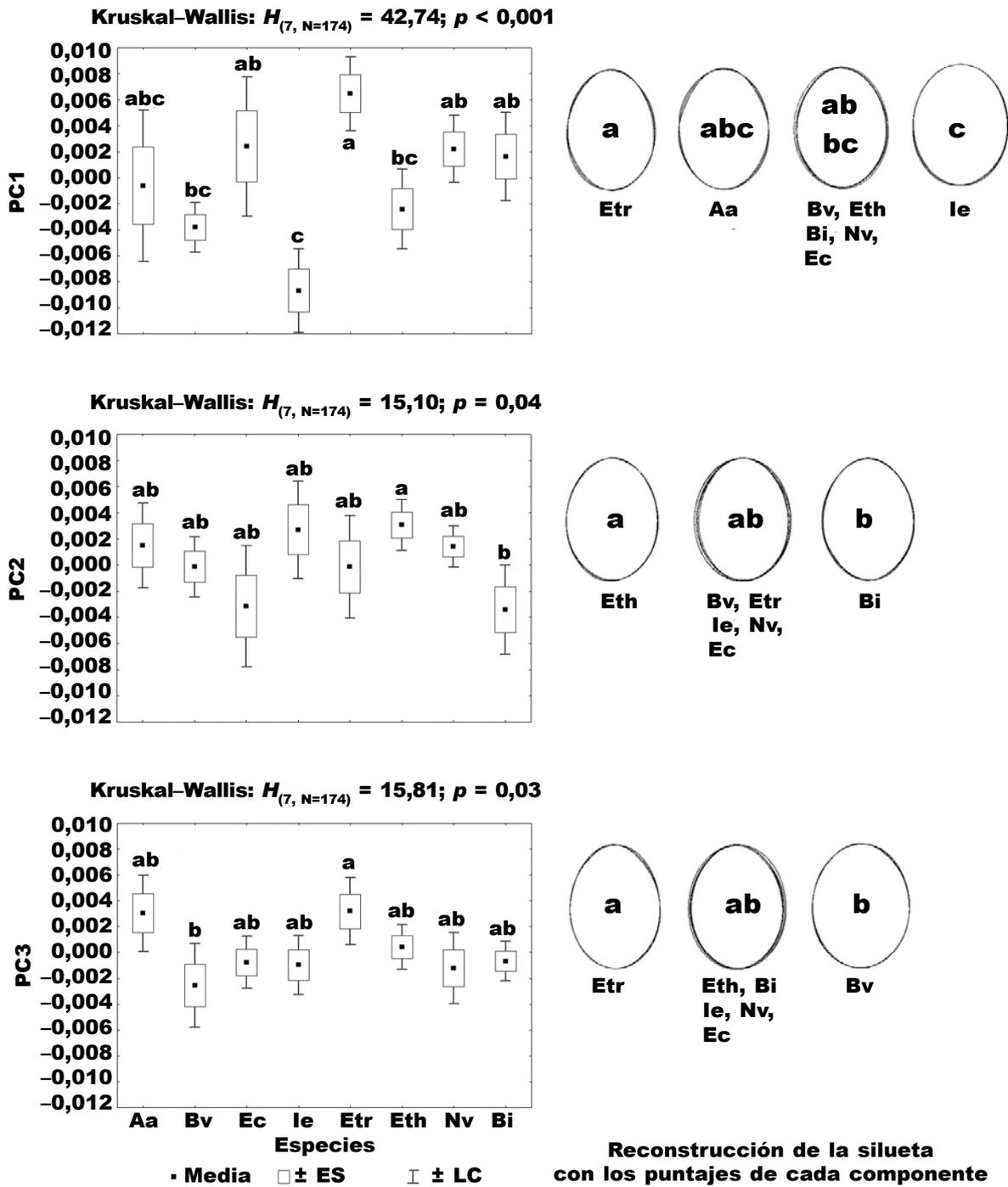


Fig. 3. Comparación entre especies de los puntajes medios calculados por los tres componentes principales que más variabilidad explican en la forma de los huevos de ocho especies de garzas (Aves, Ardeidae), a través de los DEF (las letras indican diferencias significativas según la prueba no paramétrica de comparación múltiple de medias). (Para las abreviaturas de las especies ver Material y métodos.)

Fig. 3. Interspecific comparison of mean scores calculated using the three main components that account for highest variability in egg shape of eight species of heron and egret (Aves, Ardeidae), through EFD (letters indicate statistical differences according to multiple comparison of mean ranks). (For species abbreviations see Material y métodos.)

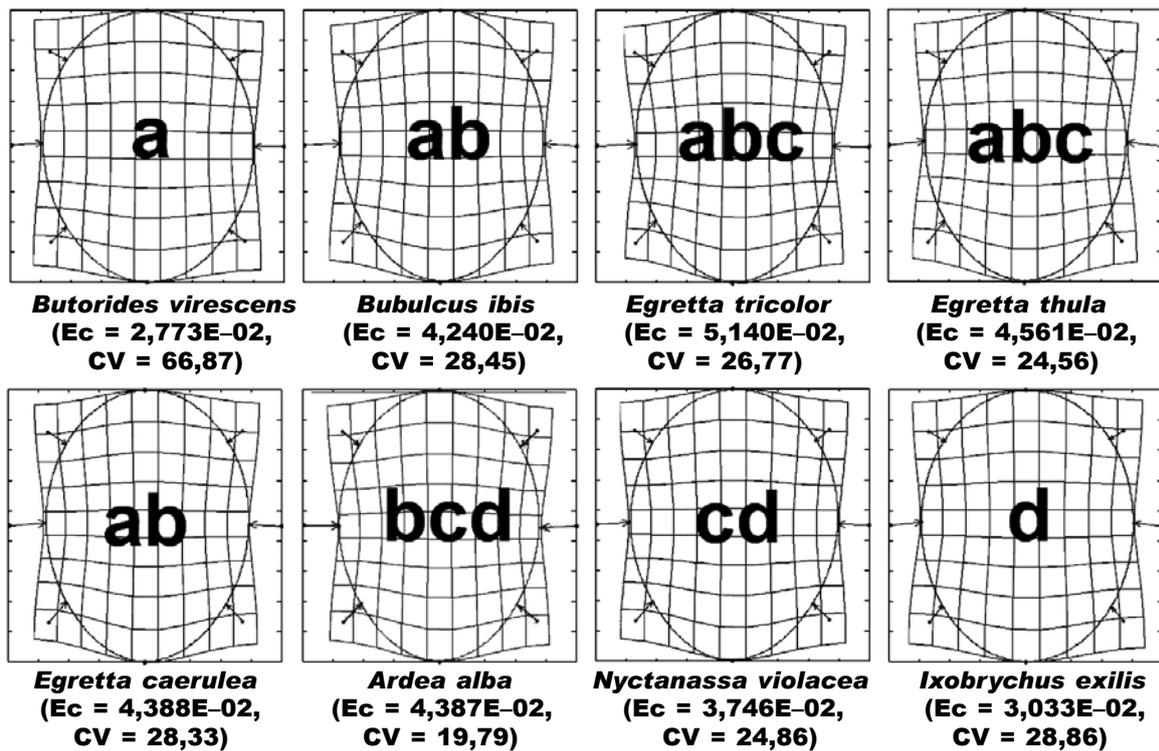


Fig. 4. Diagramas de distorsión y energías de curvaturas de las siluetas consensos de los huevos de ocho especies de garzas (Aves, Ardeidae) (las letras indican las diferencias según la prueba de Tukey).

Fig. 4. Distortion grid of egg consensus silhouettes and curvature energy in eight species of egret and heron (Aves, Ardeidae) (letters indicate statistical differences according to Tukey's test).

las garzas más pequeñas y las medianas. El patrón de semejanzas se pone de manifiesto de una forma evidente en un análisis de agrupamiento empleando las distancias procrustes entre todas las configuraciones de puntos (fig. 5).

Discusión

La forma de los huevos es un elemento más de la amplia diversidad funcional que presentan los huevos de las aves. La forma debe ser independiente de las dimensiones y para lograr esa independencia es que históricamente se han empleado los índices relativos, usualmente la razón entre diámetros mayores y menores —índice de elongación— o entre los ángulos de curvaturas de los extremos, para su descripción. Sin embargo, la correlación existente entre las dimensiones y el índice de elongación sugiere que este último indicador no es ortogonal con las dimensiones lineales. Por esta razón, el empleo de este índice puede distorsionar las diferencias entre especies ya que el propio concepto de "forma" en sí mismo, es totalmente independiente de las dimensiones. Por ello, las diferencias detectadas entre especies pueden

simplemente estar reflejando las diferencias en tamaño de los huevos, lo cual sí depende directamente del tamaño corporal adulto. Estas correlaciones fueron identificadas y llamadas "contaminación matemática" por Preston (1969).

Los valores de índices de elongación en los huevos de estas especies, registrados en la literatura, varían ligeramente entre localidades: Preston (en Palmer, 1962) estima una elongación de 0,75 en *E. caerulea* y de 0,72 en *A. alba*. Hoyt (1976) determinó para *Ardea herodias* una elongación de 0,68. Para la familia Ardeidae completa, Preston (1969) determinó, empleando 19 especies o subespecies, un índice de elongación promedio de 0,73 (0,70–0,77). Estas diferencias geográficas indican una determinación ambiental de la forma, al menos parcialmente. En la Paloma (*Columba livia*) se han encontrado variaciones en la forma de los huevos a lo largo de amplio rango de localidades geográficas (Janiga, 1996, 1997).

Ruiz et al. (1992) sugieren un alto nivel de isomorfía en los huevos de las especies de la familia Ardeidae, al comparar entre especies la constante K , que relaciona el volumen con el producto de las dimensiones lineales, por medio de la comparación de las pendientes de la regresión del volumen con las dimensiones lineales.

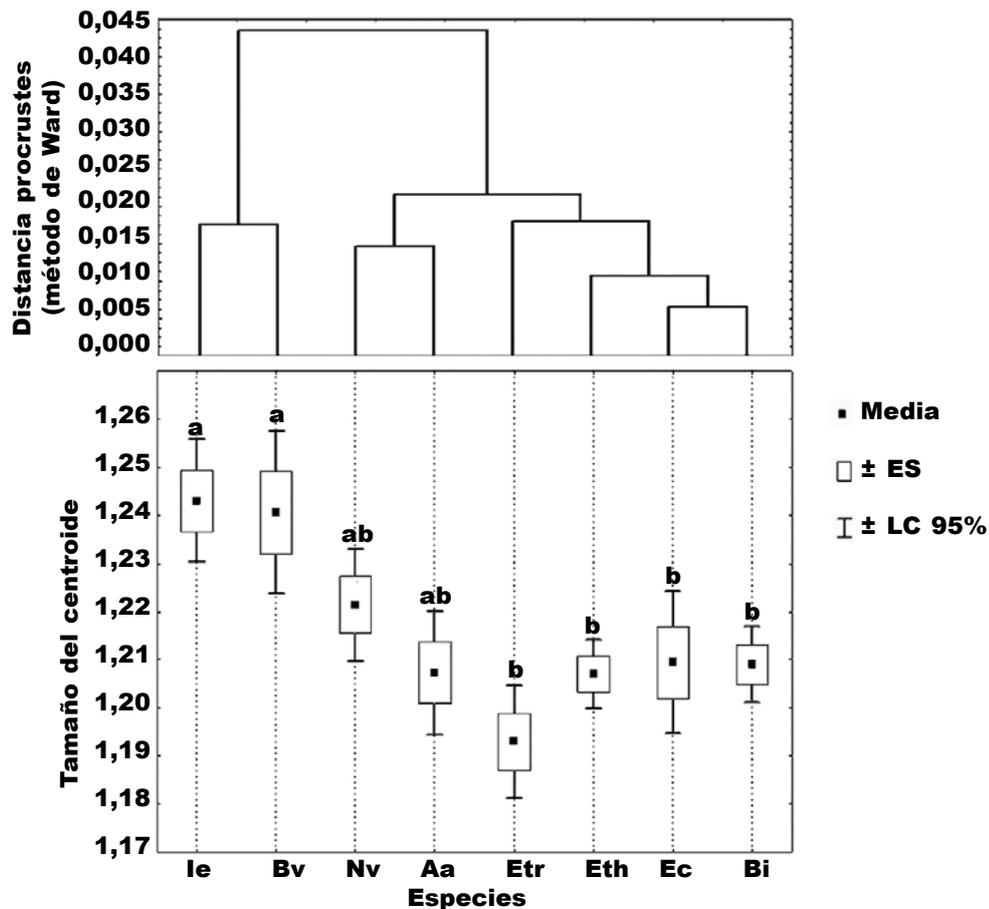


Fig. 5. Comparación entre los tamaños del centroide en los huevos de ocho especies de garzas (Aves, Ardeidae) y diagrama de agrupamientos formados con las distancias procrustes entre las conformaciones de puntos consensos por especie (las letras indican las diferencias según la prueba de Tukey). (Para las abreviaturas de las especies ver Material y métodos.)

Fig. 5. Comparison between centroid size in eggs from eight species of egrets and herons (Aves, Ardeidae) and cluster diagram with procrustes distances between consensus point configurations by species (letters indicate statistical differences according to Tukey's test). (For species abbreviations see Material y métodos.)

Denis (2002) detecta diferencias interespecíficas al emplear un índice de proporción, el cual a partir de una muestra considerable (entre 39 y 563 huevos por especie) y con baja variabilidad (CV entre 4,2 y 7,8%) sugiere que *Butorides* y *Egretta thula* ponen los huevos más redondeados y *Egretta rufescens* y *Bubulcus* más alargados. *Nycticorax*, *Ardea* y *Egretta tricolor* presentan proporciones muy similares entre sí. Basándose en estos resultados, sugiere que los huevos en esta familia no son de igual forma y explica las variaciones en función de las características de los sitios de nidificación. Posteriormente, Denis et al. (2009) recalculan constantes volumétricas especie-específicas para siete especies de esta familia, y aunque no comparan estadísticamente las constantes propuestas entre especies sus resultados también sugieren diferencias entre especies.

Los resultados del presente trabajo demuestran que, si bien no puede asegurarse que los huevos de todas las especies de la familia Ardeidae sean exactamente isomórficos, tampoco hay evidencias para que la forma por sí sola pueda discriminar entre especies. A pesar de su potencia, los métodos de morfometría geométrica no pueden separar exactamente las especies en función de la forma de los huevos como se pensaba inicialmente, y se mantiene un alto nivel de superposición entre ellas en las variables de forma empleadas. La forma de los huevos puede servir para separar con mayor o menor eficiencia las garzas solitarias pequeñas (*Butorides* e *Ixobrychus*) del conjunto de las especies de garzas coloniales medianas y de las garzas grandes. Las variables de forma pura muestran un cambio gradual entre especies con un ordenamiento un tanto diferente al sugerido por

los índices lineales. La especie con huevos menos redondeados es *Egretta tricolor* a diferencia de lo que indica el índice lineal que apunta hacia *Bubulcus ibis*. Los huevos de esta especie han sido descritos como "Ovate to oval; elliptical ovate or elliptical oval" mientras que los de las otras especies han sido descritos como "Elliptical to subelliptical" (Bent, 1926; Sprunt, 1954; Palmer, 1962; Frederick, 1997). Esta diferencia refleja lo mencionado acerca de las imprecisiones del uso de índices lineales de proporción como indicadores de forma. En este caso, las proporciones son menores en *Bubulcus* pero la forma no, por la ubicación relativa más centrada y simétrica de la región más ancha del huevo, que en *E. tricolor* está más desplazada hacia un polo, alejando más su forma de la de un círculo.

Ahora bien, estas diferencias interespecíficas dejan abiertas numerosas interrogantes en relación a la función posible de las formas en los huevos. Se ha mencionado que 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, 1990). Según Grant (1982), si la forma del huevo es adaptativa, su significación debe relacionarse con la incubación pero Hoyt (1976), 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, ya que 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. Este autor concluye que aún permanece como un acto de fe la creencia de que la forma del huevo es derivada de selección natural en base a aspectos funcionales de la misma. Su posible efecto sobre el volumen de la puesta y su posible ventaja energética también parece ser poco probables, por su pequeña magnitud en relación a la influencia de los patrones en variación en la talla.

Las diferencias geográficas intraespecíficas en la forma de los huevos de otras especies, reflejadas en la literatura, apuntan a algún tipo de efecto ambiental sobre esta variable, por lo cual pueden buscarse los factores selectivos en aspectos ecológicos relacionados con el hábitat de nidificación y las probabilidades de caída del nido, como se ha observado en comparaciones interespecíficas. Los huevos más puntiagudos tienden a rodar menos, en un arco menor que los huevos que tienen forma redondeada, disminuyendo así la probabilidad de caer o alejarse del nido. Generalmente, las especies que nidifican alto, o cuyos nidos son menos cóncavos, tienden a presentar estas formas. 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 superiores.

El estudio de la variación en las formas de los huevos dentro de una nidada también ha mostrado la existencia de patrones como, por ejemplo, que en el Galleguito (*Larus atricilla*) el radio de curvatura del

polo mayor y la asimetría del huevo, tienden a ser más pequeños en el último huevo de la nidada (Preston & Preston, 1953). Esto es poco probable partiendo de efectos ambientales y debe relacionarse con las estrategias reproductivas de alguna otra forma. Por tanto, a pesar de los esfuerzos realizados, se mantiene el señalamiento de Hoyt (1976) de que aún dista de estar clara la significación ecológica o evolutiva de estos patrones encontrados en los huevos.

Agradecimientos

Los autores desean reconocer al Dr. Xavier Ruiz, Catedrático de Zoología de la Universidad de Barcelona, recientemente fallecido y autor de la comunicación original sobre la isomorfa en los huevos de las garzas, por haber generado la idea básica de este trabajo y por su continuo apoyo a las investigaciones sobre aves acuáticas en Cuba.

Referencias

- Bent, A. C., 1926. *Life histories of North American marsh birds*. U.S. Natl. Mus. Bull., 135: 1–392.
- Coulson, J. C., Potts, G. R. & Horobin, J., 1969. Variation in the eggs of the Shag (*Phalacrocorax aristotelis*). *Auk*, 86(2): 232–245.
- Barta, Z. & Székely, T., 1997. The optimal shape of avian eggs. *Functional Ecology*, 11: 656–662.
- Denis, D., 2002. Ecología reproductiva de siete especies de garzas (Aves: Ardeidae) en la ciénaga de Birma, Cuba. Tesis doctoral, Univ. de La Habana, Cuba.
- Denis, D., Olavarrieta, U. & Andraca, L., 2009. Constantes de Hoyt para estimar el volumen de los huevos en garzas cubanas (Aves: Ciconiiformes). *Biología*, 22(1–2): 75–77.
- Denis, D., Rodríguez, P., Rodríguez, A. & Torrella, L., 2001. Ecología reproductiva de tres especies de la familia Ardeidae. *Biología*, 15(1): 27–36.
- Frederick, P. C., 1997. Tricolored Heron. In: *The Birds of North America*, 306: 1–28 (A. Poole & F. Gill, Eds.). Acad. Nat. Sci., Philadelphia, PA, and Am. Ornithol. Union, Washington, D.C.
- Freeman, H., 1974. Computer processing of line drawing images. *Comp. Surv.*, 6: 57–97.
- Furuta, N., Ninomiya, S., Takahashi, S., Ohmori, H. & Ukai, Y., 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.
- Gemperle, M. E. & Preston, F. W., 1955. Variation of shape in the eggs of the common tern in the clutch–sequence. *Auk*, 72: 184–198.
- Gill, F. B., 1990. *Ornithology*. W. H. Freeman y Company, New York.
- Grant, P. R., 1982. Variation in the size and shape of darwin's finch eggs. *Auk*, 99: 15–23
- Harrison, C., 1978. *A field guide to the nests, eggs, and nestlings of North American birds*. Collins, London, United Kingdom.

- Hoyt, D. F., 1976. The effect of shape on the surface–volume relationships of birds' eggs. *Condor*, 78: 343–349.
- Iwata, H. & Ukai, Y., 2002. SHAPE: A computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors. *Journal of Heredity*, 93: 384–385.
- Janiga, M., 1996. Variation in size and shape of eggs of the Feral Pigeon (*Columba livia*). *Folia Zoológica*, 45(4): 301–310.
- 1997. Effects of geographic variation and hatching asynchrony on size and shape of eggs of the feral pigeon (*Columba livia*). *Folia Zoológica*, 46(1): 23–32.
- Jover, L., Ruiz, X. & González–Martín, M., 1993. Significance of intraclutch egg size variation in the Purple Heron. *Ornis Scandinavica*, 24(2): 127–134.
- Kendall, D. G., 1977. The diffusion of shape. *Advances in Applied Probability*, 9: 428–430.
- 1984. Shape manifolds, Procrustean metrics and complex projective spaces. *Bulletin of the London Mathematical Society*, 16: 81–121.
- Kent, J. T., 1997. Data analysis for shapes and images. *Journal of Statistical Inference and Planning*, 57: 181–193.
- Kuhl, F. P. & Giardina, C. R., 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer Graphics and Image Processing*, 18: 236–258.
- Lestrel, P. E., 1997. *Fourier descriptors and their applications in biology*. Cambridge Univ. Press.
- Martin, T. E., Bassar, R. D., Bassar, S. K., Fontaine, J. J., Lloyd, P., Mathewson, H. A., Niklison, A. M. & Chalfoun, A., 2006. Life–history and ecological correlates of geographic variation in egg and clutch mass among passerine species. *Evolution*, 60(2): 390–398.
- Palmer, R. S., 1962. *Handbook of North American Birds. I*. Yale Univ. Press, New Haven, Connecticut.
- Preston, F. W., 1953. The shapes of birds' eggs. *Auk*, 70: 160–182.
- 1968. The shapes of birds' eggs: mathematical aspects. *Auk*, 85: 454–463.
- 1969. Shapes of birds' eggs: extant North American families. *Auk*, 86: 246–264.
- Preston, F. W., & Preston, E. J., 1953. Variation of birds' eggs within the clutch. *Ann. Carnegie Mus.*, 33: 129–139.
- Ricklefs, R. E., 1984. Variation in the size and composition of eggs of the European Starling. *Condor*, 86: 1–6.
- Rohlf, F. J., 1999. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. *Journal of Classification*, 16: 197–223.
- 2000a. On the use of shape spaces to compare morphometric methods. *Hystrix*, 11(1): 8–24.
- 2000b. Statistical power comparisons among alternative morphometric methods. *American Journal of Physical Anthropology*, 111: 463–478.
- Rohlf, F. J. & Archie, J. W., 1984. A comparison of Fourier methods for the description of wing shape in mosquitoes (Diptera: Culicidae). *Syst. Zool.*, 33: 302–317.
- Rohlf, F. J. & Marcus, L. F., 1993. A revolution in morphometrics. *Trends Ecol. Evol.*, 8: 129–132.
- Ruiz, X., Petriz, J. & Jover, L., 1992. Estimating egg volumes from linear dimensions: isomorphy in eggs belonging to the family Ardeidae. *Misc. Zool.*, 16: 254–257.
- Sprunt, A., Jr., 1954. *Florida birdlife*. Coward–McCann, New York.
- Telfair, R. C. II., 1983. *The Cattle Egret: a Texas focus and world view*. Kleberg Stud. Nat. Resour. Tex. Agric. Exp. Stn., Texas A. & M. Univ.
- Todd, P. H. & Smart, I. H. M., 1984. The shape of birds' eggs. *Journal of Theoretical Biology*, 106: 239–243.
-