



¿Existe relación entre el tamaño del pichón al nacer, el tamaño de la nidada y el volumen del huevo en las garzas (Aves: Ardeidae)?

Dennis DENIS ÁVILA^{1*} y Jorge Luis GUERRA SOLANA²

1 Dpto. Biología Animal y Humana, Fac. Biología, Universidad de La Habana

2 Dpto. Colecciones Zoológicas, Instituto de Ecología y Sistemática *

Autor para correspondencia: dda@fbio.uh.cu

Resumen. El huevo de las aves provee al embrión de ventilación, aislamiento, resistencia a cambios bruscos de temperatura, y protección mecánica y biológica; condiciones estas que permiten la viabilidad de esta compleja célula y el desarrollo embrionario completo. En el presente trabajo se evalúa la relación entre el tamaño de puesta, el tamaño del huevo y el tamaño del pichón al nacer en cuatro especies de la familia Ardeidae: Garza Ganadera (*Bubulcus ibis*), Garza de Rizos (*Egretta thul*), Garza de Vientre Blanco (*Egretta tricolor*) y Aguaita-caimán (*Butorides virescens*). A partir de una muestra de 100 nidos estudiados entre los años 1998-2006, en la ciénaga de Birama, Cuba, se realizó una correlación de Mantel entre las matrices de distancias eudideanas entre individuos para cada variable y se comprobó contra la distribución nula obtenida a partir de 10 000 matrices aleatorizadas a partir de los datos de campo. El tamaño de puesta, las dimensiones de los huevos y el peso de los pichones al nacer fueron similares a lo registrado en la literatura. Las diferencias en los tamaños de los pichones no resultaron explicadas por las diferencias en el tamaño de puesta en ninguna de las especies, y su relación con las diferencias en volumen del huevo fue significativamente distinta a lo esperable por azar en todas las especies, menos *B. ibis*.

Palabras clave: relación huevo-neonato, tamaño de puesta

Abstract. Which is the relationship between nestling size, clutch size and egg size in herons and egrets (Aves: Ardeidae)? Avian egg provide the embryo aeration, thermal resistance, and the mechanic and biological protection needed to achieve cell viability and fulfill the embryonic development. We assessed the relationship between clutch size, egg size and hatchling size in four species of herons and egrets (family Ardeidae): Cattle Egret

(*Bubulcus ibis*), Snowy Egret (*Egretta thul*), Louisiana Heron (*Egretta tricolor*) and Green Heron (*Butorides virescens*). Using a sample of 100 nest studied between 1998 and 2006, in the Birama swamp, Cuba, we performed a Mantel correlation with eudidean distance matrix between individuals for each variable and state its significance with a null model obtained from 10 000 randomized matrix using original field data. Clutch size, eggs size and hatchling weight were similar to those reported in literature for other tropical regions. The differences in nestlings weights were not successfully explained by the differences in clutch size in any species and relationship of these differences with egg volume was statistically different to random in all but *B. ibis*. **Keywords:** egg-neonate relationship, clutch size

Recibido el 26 de febrero de 2015; aceptado el 12 de noviembre de 2015. Editor asociado: Carlos A. Mancina

INTRODUCCIÓN

La existencia de una estrecha relación entre el tamaño de puesta y el tamaño de los huevos en las aves ha recibido mucha atención desde los trabajos clásicos de Lack (Lack, 1947, 1954). Sin embargo, las hipótesis de Lack sobre la influencia de la disponibilidad de alimentos en el control del tamaño de puesta y de los huevos no han tenido apoyo en varios casos (ver ejemplos en Winkler y Walters, 1983). De esta forma se han sugerido numerosas hipótesis para explicar los patrones existentes, dentro y entre especies, que incluyen elementos como el costo de la reproducción para los parentales, la relación con la capacidad de incubación, o restricciones nutricionales para las hembras.

Una hipótesis central de la historia de vida de los vertebrados ovíparos superiores es la que establece el balance entre la masa del huevo y el tamaño de puesta (Smith y Fretwell, 1974; Sinervo y Licht, 1991; Roff, 1992). Figuerola y Green (2006) condujeron un estudio comparativo de la relación entre estas variables en anseriformes. Martín *et al.* (2006) describieron la variación interespecífica en peso del huevo y de la puesta en 74 especies de paseriformes de todo el mundo, explorando las hipótesis que los relacionan con alometría, tamaño de puesta, depredación del nido, mortalidad adulta y cuidados parentales. Los autores determinaron que el peso del adulto solo explicó parte de la variación en masa del huevo, pero la magnitud y causas de la variación residual aún no están claras. Los huevos varían geográficamente en talla y peso, dado la variabilidad en las estrategias de las historias de vida y el papel integral de la masa del huevo en estas (Lack, 1968; Roff, 1992; Martín *et al.*, 2000).

El tamaño de los pichones al nacer está entre las más estudiadas tendencias de la historia de vida ya que tiene una alta variabilidad entre especies e individuos (Klomp 1970; Nichols *et al.*, 1976; Stearns 1976). En las aves, es conocido que los huevos mayores producen pichones mayores (Halbersleben y Mus-seht, 1922) y un tamaño mayor al nacer se ha asociado a mayores tasas de crecimiento y de supervivencia en varios taxas, incluyendo artrópodos (ej. Fox y Cze-sak, 2000), peces (ej. Hutchings, 1991) y reptiles (ej. Jayne y Bennett, 1990; Sinervo, 1990; Janzen, 1993). A pesar de su aparente ventaja, Maddox y We-atherhead (2008) han señalado el papel confundidor de la asincronía de puesta en los estudios de variación del tamaño de los pichones al nacer.

En Cuba, son relativamente escasos los estudios enfocados en los huevos de las aves. Previo al siglo XXI, la mayoría de estos estudios correspondían a descripciones generales de los huevos de aves que crían en el país (Gundlach, 1893; Balat y González, 1982; Valdés, 1984). El grupo de las garzas (Aves: Ardeidae) es la única familia que ha recibido atención en este sentido, y en varias de sus especies han sido descrito los patrones de variación en grosor de la cascara (Denis y Ponce de León, 2007), de la composición interna (Denis y Rodríguez, 2007) y la variación en la talla de los huevos (Denis, 2001). En este grupo también es de esperar que exista una relación significativa entre el tamaño de puesta, el tamaño del

huevo y el tamaño del pichón al nacer, sin embargo, esta relación aún no ha sido directamente evaluada.

Una posible limitante de la mayoría de los trabajos enfocados en las relaciones que se establecen entre los tamaños de puesta, huevo y pichón, es que se evalúan con complejos diseños estadísticos clásicos, generalmente relacionados a los análisis de varian-zas, y se obvian los posibles problemas que incluye el incumplimiento de las asunciones estadísticas básicas de estos métodos: la aleatorización y la independencia de errores. Los huevos dentro de una misma nidada son observaciones dependientes, las especies tienen relaciones filogenéticas (Felsenstein, 1985) que raramente son consideradas y el tamaño de puesta, a pesar de ser tratado muchas veces como una variable continua, es discreta y no sigue una distribución normal sino de Poisson. Métodos más actualizados de análisis estadísticos no han sido conducidos para comprobar la consistencia de los resultados históricos independientemente de los errores estadísticos asociados a sus análisis.

Para someter a prueba la hipótesis de que, en la familia Ardeidae, también existen estas tendencias generales de la historia de vida, el presente trabajo tiene el propósito de re-evaluar la relación entre las variables tamaño de puesta, volumen del huevo y peso del pichón al nacer en cuatro especies de la familia Ardeidae, para lo cual se emplea una prueba de permutaciones, que no hace asunciones estadísticas acerca de la distribución o naturaleza de los datos. Esta contribución, por tanto, busca también lograr un objetivo metodológico, divulgando un método de análisis poco frecuente en la literatura ornitológica pero muy potente y libre de las restricciones estadísticas antes mencionadas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para desarrollar el objetivo del trabajo se tomaron 100 nidos con huevos de cuatro especies de garzas (Aves: Ardeidae) en las colonias de reproducción de la ciénaga de Birama, entre 1998 y 2006. Las especies incluidas fueron: Garza Ganadera (*Bubulcus ibis*, CA-EG) (n=12), Garza de Rizos (*Egretta thula*, SNEG) (n=44), Garza de Vientre Blanco (*Egretta tricolor*, LOHE) (n=28) y Aguaitacaimán (*Butorides virescens*, GRHE) (n=16). A los huevos se les midió el diámetro mayor y menor (con un calibrador Vernier de 0,01 mm de precisión), y se calculó el volumen según la fórmula propuesta por Hoyt (1979) pero con los co-

eficientes determinados para estas especies por Denis *et al.* (2009). El peso de los huevos frescos también fue estimado por la fórmula de Hoyt (con el coeficiente medio 0,548). Los nidos fueron seguidos diariamente hasta la eclosión del primer pichón, al cual se le determinó el peso corporal al nacer, con una balanza de campo de 0,1 g de precisión. El orden de eclosión permitió establecer, además, el orden de puesta.

Se hizo una correlación entre el volumen del primer huevo y el tamaño del pichón al nacer. Luego ambas variables, a su vez, se correlacionaron con el tamaño de puesta, empleando una prueba de Mantel (Mantel, 1967) sobre las matrices de distancias euclidianas entre individuos, cuya significación se estableció con un modelo nulo obtenido a partir de 10 000 aleatorizaciones de las matrices originales. Este procedimiento no hace asunciones relativas a la distribución estadística de las variables originales y resulta en estimados probabilísticos directos, conceptualmente diferentes al significado de la *p* resultante de una prueba de significación de hipótesis nula tradicional (Denis, 2012). El procesamiento se realizó con *Pop-Tools*, sistema de macros del MS-Excel que le adiciona numerosas funciones matriciales (versión 3.0, mayo, 2008; disponible en <http://www.cse.csiro.au/poptools>). Los histogramas de frecuencias a partir de las simulaciones se crearon con 30 clases de igual tamaño y fueron obtenidos en el programa Statistica v8.0 (Statsoft, 2007).

RESULTADOS

El volumen de los huevos en las cuatro especies se comportó según lo registrado históricamente para estas especies (Tabla 1), con una relación directa con

el tamaño corporal de los adultos. El peso del pichón al nacer se mantuvo generalmente entre 14 y 18 g. *Bubulcus ibis* y *B. virescens* mostraron mayor variabilidad en esta medida. El peso estimado de los huevos recién puestos varió entre el 6 y el 9 % del peso corporal, con un patrón conforme a su estrategia de reducción facultativa de nidada. El tamaño de puesta, en general, fue congruente con lo registrado para este grupo de aves, con una moda de dos huevos. El volumen del huevo, relativizado al promedio de esta misma variable en cada especie para eliminar las diferencias interespecíficas absolutas, no mantuvo una relación directa lineal con el tamaño de la puesta (Fig. 1), sino que en las puestas con un solo huevo y en las de cuatro tendieron a ser menores, y con mucha mayor variabilidad. Al evaluar la relación entre este volumen y el peso del pichón al nacer, en un análisis multiespecífico, se obtiene una correlación significativa, con los huevos mayores produciendo mayores pichones (Fig. 2).

El resultado de las correlaciones de Mantel sobre las matrices de distancias entre el peso del pichón, con el tamaño de puesta y el volumen del huevo, así como la distribución nula obtenida por aleatorización se muestra en la Figura 3. A excepción de *B. ibis*, las demás especies mostraron correlación diferentes a las que aparecen por azar entre el peso del pichón y el volumen del huevo, que resultó ser alta y positiva en *E. tricolor* mientras que fue baja y negativa en *B. virescens* y *E. thula*. No se incluyen los gráficos de las correlaciones entre tamaño de puesta y volumen del huevo ya que en ninguna de las especies analizadas mostró valores diferentes de lo esperable en un muestreo aleatorio, resultado congruente con el re-

Tabla 1. Tamaño de puesta, volumen del huevo y peso promedio de los pichones al eclosionar en cuatro especies de garzas (Aves: Ardeidae) en la ciénaga de Birama, Cuba. Se muestran las medias con sus errores estándares y los límites de confianza al 95 %.

Table 1. Clutch size, egg volume and mean body weight at hatching in four species of herons and egrets (Aves: Ardeidae) in the Birama's Swamp, Cuba. Mean values plus standard errors, and confidence limits at 95 % are shown.

Especie	Peso corporal adulto (g)	Tamaño de puesta	Volumen del huevo (cm ³)	Peso promedio del pichón al nacer (g)
<i>Butorides virescens</i>	185,4 (n=43)	2,44 ± 0,13	17,06 ± 0,40 (16,2 -17,9)	14,63 ± 0,65 (13,2 -16,0)
<i>Egretta tricolor</i>	420,9 (n=28)	2,21 ± 0,08	22,86 ± 0,40 (22,0 - 23,7)	17,84 ± 0,36 (17,1 -18,6)
<i>Egretta thula</i>	375,5 (n=73)	2,45 ± 0,12	22,49 ± 0,25 (22,0 - 23,0)	16,73 ± 0,24 (16,2 -17,2)
<i>Bubulcus ibis</i>	334,3 (n=94)	2,50 ± 0,23	21,83 ± 0,47 (20,8 - 22,9)	16,12 ± 0,91 (15,6-18,3)

sultado mostrado en la Figura 1. En *B. ibis* las correlaciones observadas entre el peso del pichón al nacer y las variables tamaño de puesta y volumen del huevo fueron menores del 5 % y no difirieron de las correlaciones que al azar pudieran encontrarse.

DISCUSIÓN

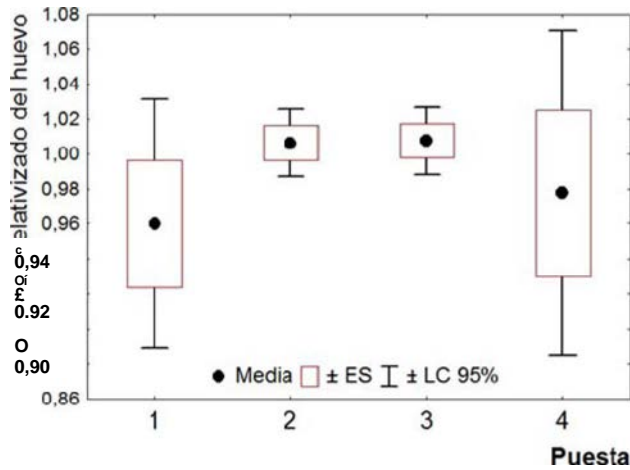


Figura 1. Relación entre el volumen del huevo, relativizado por especie, y el tamaño de puesta en cuatro especies de garzas (Aves: Ardeidae) en la ciénaga de Birama, Cuba. *Figure 1. Relationship between egg volume, relativized by species, and clutch size in four species of herons and egrets (Aves: Ardeidae) in Birama's Swamp, Cuba.*

Los resultados obtenidos son consistentes con la hipótesis previa de que el volumen de los huevos, el tamaño de la nidada y el tamaño de los pichones al nacer se relacionan directamente, por razones totalmente físicas de conservación de la materia y el volumen limitante. Sin embargo, existen muchos factores biológicos circunstanciales que pueden alterar esta relación, al actuar sobre cada uno de estos tres aspectos, y producir los patrones de variabilidad descritos en la amplia literatura que existe sobre este tema.

Las características de los huevos de la familia Ardeidae han sido frecuentemente descritas (ej. Telfair, 1987; Custer y Frederick, 1990; Jover *et al.*, 1993). Estas especies suelen poner entre dos y cinco huevos, con diferencias geográficas notables. La variación en el tamaño de puesta es un importante factor que se relaciona con el valor adaptativo (*fitness*) de los individuos (Rockwell *et al.*, 1987; Briskie y Sealy 1989; Horak *et al.*, 1997). También, según la hipótesis de la limitación de recursos (Lack, 1947), el tamaño de

puesta debe estar relacionado con la calidad del habitat aunque su rango esté genéticamente delimitado.

La variación interespecífica en el tamaño o masa del huevo de las aves entre regiones geográficas se ha explicado por hipótesis relacionadas a la alometría, al tamaño de la puesta, a la depredación del nido, a la mortalidad adulta, y al cuidado parental. Dentro de las especies, el tamaño del huevo puede variar producto de la acción de un gran número de factores, entre los que se incluyen: la localización geográfica, las condiciones ambientales, el tamaño de puesta, el orden de puesta dentro de la nidada y las características de la hembra (Coulson *et al.*, 1969; Ricklefs, 1984; Carey, 1996; Janiga, 1997). Estos factores ejercen su influencia dentro de un componente heredable del tamaño del huevo (Ricklefs, 1984; Bancroft, 1985). En el caso de las garzas, hay una ambigua relación del tamaño del huevo con el tamaño de la puesta y la ausencia de fuertes presiones de depredación hacia los adultos, conlleva a que los mecanismos de regulación poblacional se ejerzan de forma más intensa durante el periodo reproductivo con lo que el tamaño de los pichones adquiere mayor importancia

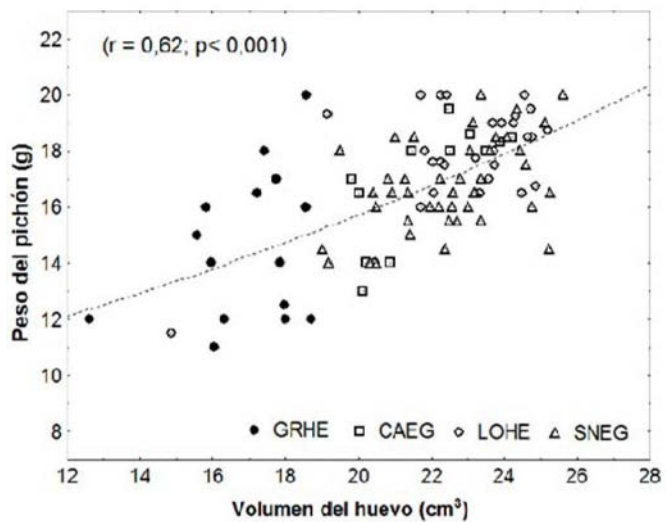


Figura 2. Relación entre el volumen del huevo y el peso del pichón recién eclosionado en cuatro especies de garzas (Aves: Ardeidae) en la ciénaga de Birama, Cuba. (GRHE: *Butorides virescens*, LOHE: *Egretta tricolor*, SNEG: *Egretta thula*, CAEG: *Bubulcus ibis*).

Figure 2. Relationship between egg volume and body weight of the hatchling in four species of herons and egrets (Aves: Ardeidae) in Birama's Swamp, Cuba. (GRHE: Butorides virescens, LOHE: Egretta tricolor, SNEG: Egretta thula, CAEG: Bubulcus ibis).

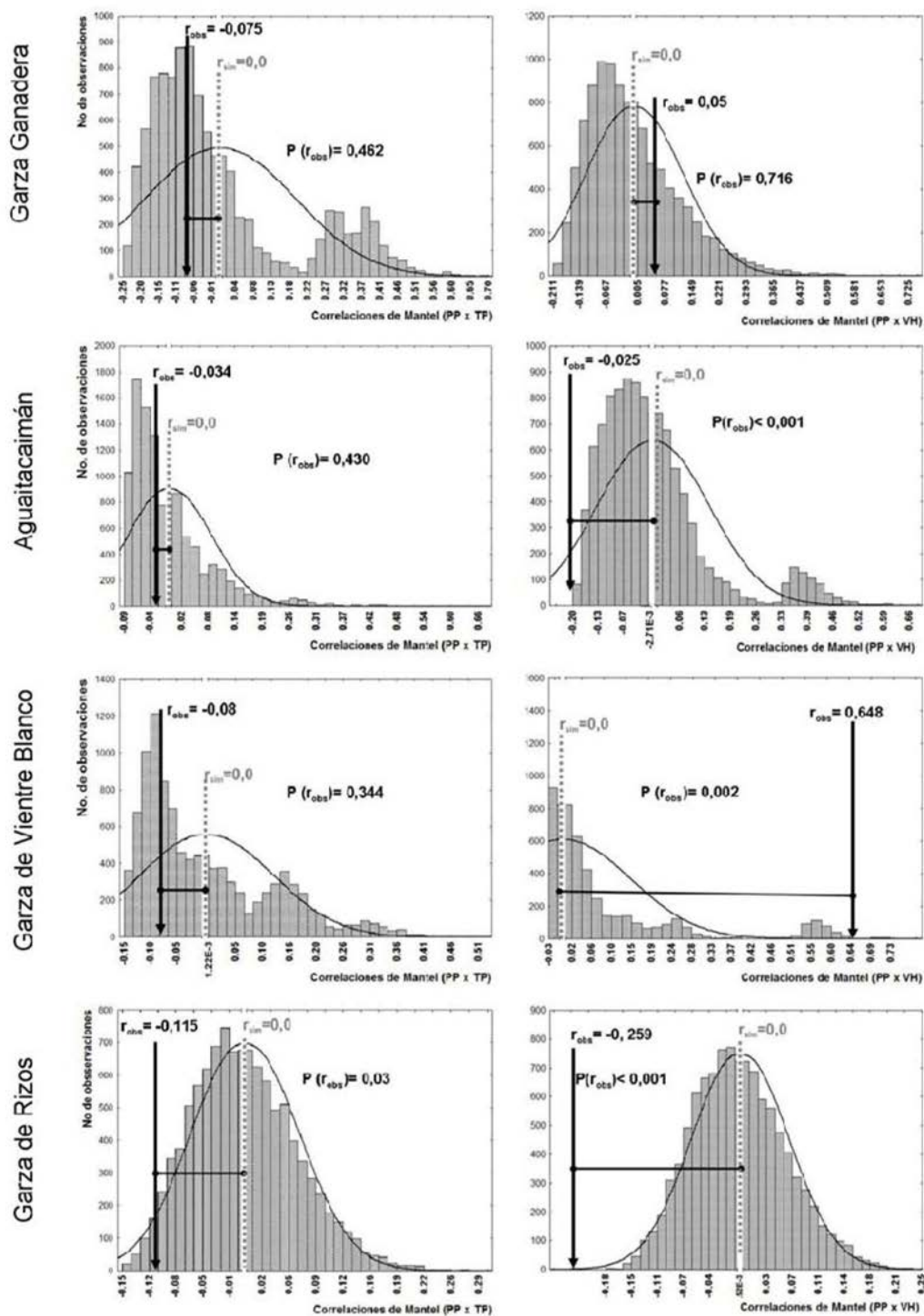


Figura 3. Ubicación de las correlaciones observadas (r_{obs}) sobre las distribuciones de las 10 000 correlaciones de matrices aleatorias ($r_{sim} = 0$) obtenidas a partir de las distancias entre el peso del pichón (PP), el tamaño de puesta (TP) y el volumen del huevo (VH) en cuatro especies de garzas (Aves: Ardeidae).

Figure 3. Location of the observed correlations (r_{obs}) in the frequency distribution of 10 000 correlations indexes of randomized matrixes ($r_{sim} = 0$) obtained from distances between hatchling body weight (PP), clutch size (TP) and egg volume (VH) in flour species of herons (Aves: Ardeidae).

ológica.

La ausencia de correlación entre el volumen relativo del huevo y el tamaño de puesta detectada en este estudio contrasta con las relaciones encontradas por numerosos autores (Smith y Fretwell 1974; Black-burn 1991), pero se asemeja a lo detectado en algunos otros casos en aves (ej.: Saether 1987; Rohwer 1988; Poiani y Jermiin 1994).

La significativa correlación entre el volumen del huevo y el peso del pichón al nacer ya ha sido descrito en trabajos clásicos para gaviotas (Parson, 1970), *Parus* sp. (Schifferly, 1973), grajos (Howe, 1976; Ban-croft, 1894), patos (Batt y Prince, 1979), golondrinas (O'Connor, 1979), gansos (Ankney, 1980) y *Lagopus* sp. (Moss *et al.*, 1981). Se ha advertido que el volumen del huevo, dentro de una misma especie, puede no ser adaptativo *per se* sino reflejar las restricciones en las hembras en términos de condición corporal, edad, fecha de puesta, persistencia de la pareja o condiciones ambientales (Jover, 1993; Janiga 1997). Este análisis dentro de cada especie en la muestra analizada no sería adecuado con los métodos estadísticos clásicos dado el relativamente pequeño tamaño de muestra, la variabilidad intrínseca -que hace disminuir la potencia- y, sobre todo, el no cumplimiento de las premisas de dichas pruebas, y justifica la necesidad de buscar métodos estadísticos alternativos para los análisis, como el que se presenta en esta comunicación.

La gran plasticidad ecológica de *B. ibis*, por sus características de especie oportunista, deben influir en que el tamaño de los pichones dependa más estrechamente de las características del hábitat que de restricciones genéticas asociadas sus patrones reproductivos. Si bien no han sido descritos cambios fundamentales en las condiciones de la ciénaga de Birama en el periodo abarcado por la toma de estos datos, es lógico asumir la alta variabilidad natural que caracteriza los humedales naturales, lo cual puede constituir una fuente de variación adicional. En *B. virescens* y *E. tricolor* no se detectó correlación, distinta de la obtenible por azar, entre el peso de los pichones al nacer y el tamaño de puesta, algo similar a lo encontrado en patos por Ankney *et al.* (1991). Esto no apoya la hipótesis de Lack sobre la limitación de recursos como vía de control del esfuerzo reproductivo, pero tampoco puede decirse que la contradice, ya que no hay base para asumir la existencia de limitación de recursos en la ciénaga de Birama, cuyos hábitats están muy bien

conservados y se encuentra cercana a otras fuentes alternativas de alimentación (arroceras, estanques de cultivo de camarón). En *E. thula*, sin embargo, el tamaño del pichón al nacer mostró una asociación, débil en magnitud pero poco probable solo por azar, con el tamaño de puesta.

La relación entre el tamaño del huevo y la viabilidad del pichón es una asunción de la mayoría de los estudios reproductivos en aves (Maddox y Weatherhead, 2008), en las cuales es aceptado que los huevos mayores dan pichones mayores. Exceptuando *B. ibis*, en las restantes especies analizadas el peso del pichón al nacer estuvo correlacionado de forma significativa con el volumen del huevo. Las magnitudes de tal asociación fueron diferentes, muy débil en *B. virescens* y mucho más notable en *E. tricolor*, pero en ninguno de los casos tales asociaciones pudieran explicarse por el azar del muestreo. La relación positiva entre el tamaño del huevo y el valor adaptativo de los pichones en muchos grupos de aves aún permanece ambigua (Williams, 1994, Christians, 2002; Krist *et al.*, 2004). Aunque el tamaño al nacer no es suficiente para garantizar el éxito (Maddox y Weatherhead, 2008), en las especies de garzas estudiadas su asociación con el volumen del huevo constituye una evidencia de esta relación.

Según los criterios de la estadística clásica, valores de correlación tan bajos como los encontrados en el presente trabajo tienden a interpretarse como "irrelevantes". La correlación de Pearson y su estadístico r fueron desarrollados a finales del siglo XIX bajo condiciones muy restrictivas en relación a los datos y, de forma general, se ha llegado a asumir que para ser "biológicamente" significativa debería tener valores superiores al 70 - 80 %. Sin embargo, como Mo-ller y Jennions (2002) mostraron en un meta-análisis que incluía 93 estimados de tamaño de efecto usando este estadístico, pocas veces los ecólogos pueden llegar a explicar valores tan altos de varianzas. El estadístico de la prueba de Mantel es la suma de productos cruzados de las distancias correspondientes en dos matrices, normalizada a -1 y +1, y es equivalente a la r de Pearson (y se denota con la misma letra), sin embargo, no tiene una distribución teórica fija sino que se compara con la distribución nula que se obtiene por las permutaciones de filas y columnas de la matriz de datos (modelo nulo). Por esta razón, la probabilidad obtenida tiene una interpretación mucho más directa y sencilla que la p que se obtiene

en el algoritmo de las pruebas de significación de hipótesis nulas de Neuman-Pearson, sin los problemas conceptuales de esta que conllevan a su invalidez en muchas ocasiones. En el caso del presente estudio, la aplicación de este método no invalida las hipótesis ecológicas previas pero aumenta la precisión de los estimados de tamaños de efecto de las relaciones.

Muchos de los procesos reproductivos en las aves han sido descritos a partir de acumulaciones de evidencias anecdóticas, o sugeridos como tendencias generales que han sido implícitamente aceptadas pero que aun en muchos de los casos no han sido estadísticamente demostradas. Los problemas inherentes a la variabilidad espacial y temporal de los parámetros reproductivos y a la diversidad de patrones ecológicos, muchos de ellos especie - específicos dificulta estos análisis integradores. Sin embargo, las herramientas bioestadísticas han evolucionado a una alta velocidad a pesar de que su utilización por la mayoría de los ornitólogos (y biólogos en general) continua siendo tímida y superficial (Cohén, 2004) y ya va siendo hora de volver a revisar la consistencia de estos conocimientos generales con técnicas analíticas más potentes y menos sesgadas.

AGRADECIMIENTOS. Los autores desean agradecer a los trabajadores del área protegida Delta del Cauto, a la organización IDEAWILD por su apoyo logístico repetido a estos estudios y un revisor anónimo por su exhaustiva revisión del manuscrito.

REFERENCIAS

- Ankney C. D., A. D. Afton y R. T. Alisauskas. 1991. The role of nutrient reserves in limiting waterfowl reproduction. *The Condor* 93:1029-1032
- Ankney, C. D. 1980. Egg weight, survival and growth of Lesser Snow Goose goslings. *Journal of Wildlife Management* 44:174-182
- Balat, F. y H. González (1982): Concrete data on breeding Cuban birds. *Acta Sci. Nat. Brno* 16(8): 46 pp.
- Bancroft, G. T. 1984. Patterns of variation in size of Boat tailed Grackle *Quiscalus major* eggs. *Ibis* 126: 496-509.
- Bancroft, G. T. 1985. The influence of total nest failures and partial losses on the evolution of asynchronous hatching. *The American Naturalist* 126:195-504.
- Batt, B. J. y H. H. Prince. 1979. Laying dates, clutch size and egg weights of captive Mallards. *The Condor* 81: 35-41
- Blackburn, T. M. 1991. An interspecific relationship between egg size and clutch size in birds. *The Auk* 108: 973-977.
- Briskie J. V. y S. G. Sealy. 1989. Determination of clutch size in the least flycatcher. *The Auk* 106: 269-278.
- Carey, C. 1996. *Avian energetic and nutritional ecology*. Chapman and Hall Ed., 560 pp.
- Christians, J. K. 2002. Avian egg size: variation within species and inflexibility within individuals. *Biological Reviews* 77:1-26.
- Cohén, J. E. 2004. Mathematics is biology's next microscope, only better; biology is mathematics' next physics, only better. *PLoS Biology* 2(12): 2017-2023.
- Coulson, J. C, G. R. Potts y J. Horobin. 1969. Variation in the eggs of the Shag (*Phalacrocorax aristotelis*). *The Auk* 86 :232-245.
- Custer, T. W. y P. C. Frederick. 1990. Egg size and laying order of Snowy Egrets, Great Egrets, and Black-crowned Night-Herons. *The Condor* 92: 772-775.
- Denis, D. 2001. *Ecología reproductiva de siete especies de garzas (Aves: Ardeidae) en la ciénaga de Bira-ma, Cuba*. Tesis en opción al grado de Doctor en Ciencias Biológicas. Universidad de La Habana. Cuba.
- 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. *The Journal of Caribbean Ornithology* 20:26-34.
- Denis, D. y J. L. Ponce de León. 2007. Variación del grosor de la cascara del huevo en diez especies de zancudas (Aves: Ciconiformes) en la ciénaga de Birama, Cuba. *The Journal of Caribbean Ornithology* 20:17-25.
- Denis, D., U. Olavarrieta y L. Andraca. 2009. Actualización de la constante de Hoyt para el cálculo del volumen de los huevos en garzas cubanas (Aves: Ciconiiformes). *Biología* 22(1-2): 75-7
- Denis, D. 2012. ¿Qué significa realmente la P de una prueba estadística y cuándo podemos decir que no? *Revista Cubana de Ciencias Biológicas* 1(1): 1-7
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 125:1-15.
- Figuerola, J. y A. J. Green. 2006. A comparative study of egg mass and clutch size in the An-

- seriformes. *Journal of Ornithology* 147: 57-68
- Fox, C. W. y M. E. Czesak. 2000. Evolutionary ecology of progeny size in arthropods. *Annual Review of Entomology* 45:341-369.
- Gundlach, J. 1893. Ornitología cubana. Catálogo descriptivo de todas las especies de aves tanto indígenas como de paso anual o accidental observadas en 53 años. La Habana, Archivos de la Policlínica, 328 pp.
- Halbersleben, D. L. y F. E. Musseht. 1922. The relation of egg weight to chick weight at hatching. *Poultry Science* 1:143-144
- Horak, P., R. Mand y I. Ots. 1997. Identifying targets of selection: a multivariate analysis of reproductive traits in the great tit. *Oikos* 78:592-600
- Howe, R. F. 1976. Egg size, hatching asynchrony, sex and brood reduction in the Common Grackle. *Ecology* 57: 1195-1207.
- Hoyt, D. 1979. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *The Auk* 103: 613-617.
- Hutchings, J. A. 1991. Fitness consequences of variation in egg size and food abundance in brook trout *Salvelinus fontinalis*. *Evolution* 45:1162-1168.
- Janiga, M. 1997. Effects of geographic variation and hatching asynchrony on size and shape of eggs of the feral pigeon (*Columbia livid*). *Folia Zoológica* 46 (1): 23-32.
- Janzen, F. J. 1993. An experimental analysis of natural selection on body size of hatchling turtles. *Ecology* 74:332-341.
- Jayne, B. C. y A. F. Bennett. 1990. Selection on locomotor performance capacity in a natural population of garter snakes. *Evolution* 44:1204-1229.
- Jiménez, A.; I. García-Lau, A. González, L. Mugica y M. Acosta. 2014. Valores de masa corporal de 183 especies de aves cubanas. *Revista Cubana de Ciencias Biológicas* 3(1): 22-42
- Jover, L.; X. Ruiz y M. González-Martín. 1993. Significance of intra clutch egg size variation in the Purple Heron. *Ornis Scandinavica* 24(2): 127-134
- Klomp H. 1970. The determination of clutch-size in birds: a review. *Árdea* 58:1-124
- 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.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch-size in birds. *Ibis* 89: 302-352.
- Lack, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Clarendon. Oxford
- Lack, D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. London, UK; Methuen.
- 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.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27: 209-220.
- Martín, T E., P. R. Martín, C. R. Olson, B. J. Heidinger, y J. J. Fontaine. 2000. Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science* 287:1482-1485.
- Martín, T E., R. D. Bassar, S. K. Bassar, J. J. Fontaine, P. Lloyd, H. A. Mathewson, A. M. Niklison y A. Chal-foun. 2006. Life-history and ecological correlates of geographic variation in egg and clutch mass among passerine species. *Evolution* 60(2): 390-398.
- Müller A. P. y M. D. Jennions. 2002. How much variance can be explained by ecologists and evolutionary biologists? *Oecologia* 132:492-500
- Moss, R., A. Watson, P. Rothery y W. W. Glennie. 1981. Clutch size, egg size, hatch weight and laying date in relation to early mortality in Red Grouse *Lagopus lagopus scoticus* chicks. *Ibis* 123:450-462.
- Nichols, J. D., W. Conley, B. Batt, y A. R. Tipton. 1976. Temporally dynamic reproductive strategies and the concept of r- and K selection. *The American Naturalist* 110: 995-1005.
- O'Connor, R. J. 1979. Egg weights and brood reduction in the European Swift (*Apus apus*). *The Condor* 81: 133-145
- Parson, J. 1970. Relationship between egg size and post-hatching chick mortality in the Herring Gull (*Larus argentatus*). *Ibis* 117: 517-520.
- Poiani, A. y L. S. Jermiin. 1994. A comparative analysis of some life-history traits between cooperatively and non-cooperatively breeding Australian passerines. *Evolutionary Ecology* 8:471-488.
- Ricklefs, R. E. 1984. Egg dimensions and neonatal

- mass of shorebirds. *The Condor* 86:7-11.
- Rockwell R. F., C. S. Findlay y F. Cooke. 1987. Is there an optimal clutch size in snow geese. *The American Naturalist* 130: 839-863.
- Roff, D. A. 1992. *The evolution of life histories*. Chapman and Hall, New York.
- Rohwer, F. C. 1988. Inter- and intraspecific relationships between egg size and clutch size in waterfowl. *The Auk* 105(1): 161-176.
- Saether, B. E. 1987. The influence of body weight on the covariation between reproductive traits in European birds. *Oikos* 48:79-88.
- Schifferly, L. 1973. The effect of egg weight on the subsequent growth of nestling Great Tits *Parus major*. *Ibis* 115: 549-558
- Sinervo, B. 1990. The evolution of maternal investment in lizards: an experimental and comparative analysis of egg size and its effects on offspring performance. *Evolution* 44:279-294.
- Sinervo, B. y P. Licht. 1991. Hormonal and physiological control of clutch size, egg size, and egg shape in side-blotched lizards (*Uta stansburiana*): constraints on the evolution of lizard life histories. *Journal Experimental Zoology* 257: 252-264.
- Smith, C. C. y S. D. Fretwell. 1974. The optimal balance between the size and number of offspring. *The American Naturalist* 108:499-506.
- Statsoft, S. 2007. 2300 East 14 th St. Tulsa, OK, 74104.
- Stearns, S. C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *Quarterly Review of Biology* 51:3-47.
- 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.
- Valdés, V. 1984. Datos de nidificación sobre las aves que crían en Cuba. *Poeyana* 282:1-10.
- Williams, T. D. 1994. Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. *Biológica! Reviews* 68:35-59
- Winkler, D. W. y J.R. Walters. 1983. The determination of clutch size in precocial birds. *Current Ornithology* 1: 33-61.