

VARIACIÓN EN LA COMPOSICIÓN INTERNA DE LOS HUEVOS EN SEIS ESPECIES DE ZANCUDAS EN LA CIÉNAGA DE BIRAMA, CUBA

DENNIS DENIS¹ Y ANTONIO RODRÍGUEZ²

Facultad de Biología, Universidad de La Habana, Calle 23, entre J e I, Vedado, Ciudad de La Habana, Cuba; ¹e-mail: dda@fbio.uh.cu; ²e-mail: arguez@fbio.uh.cu

Resumen: Se describe la variación interespecífica e intranidada de la masa de los componentes del huevo (cáscara, yema y albumen) a partir de 130 huevos de *Bubulcus ibis*, *Egretta tricolor*, *E. thula*, *E. caerulea*, *Nycticorax nycticorax* y *Eudocimus albus*, colectados en la ciénaga de Birama, Cuba entre los años 1999 y 2000. La masa de los huevos estuvo entre 4,5 y 6,3 % de la masa corporal de las hembras y fue diferente entre especies. Las masas relativas de cada componente también varió, principalmente entre el grupo de las especies mayores (*E. albus* y *N. nycticorax*) y el de las especies medianas (*Egretta* spp. y *B. ibis*). El contenido de agua fue de 71 - 73 % del peso, proporcionalmente similar entre especies, aunque la densidad de los huevos fue menor en las garzas medianas. La proporción yema – albumen es similar en todas las especies excepto en *E. albus*, donde la yema representa sólo 23,8 % del peso total del huevo. Las dimensiones relativas de la yema y el albumen variaron alométricamente con relación al peso del huevo según el orden de puesta.

Palabras clave: cáscara, ciénaga de Birama, clara, componentes del huevo, contenido de agua, Cuba, peso seco, yema, zancudas

Abstract: VARIATION IN THE INTERNAL COMPOSITION OF EGGS IN SIX SPECIES OF WADING BIRDS IN BIRAMA SWAMP, CUBA. We describe interspecific and intraspecific variation in the mass of egg components (eggshell, yolk, and albumen) in 130 eggs of Cattle Egret (*Bubulcus ibis*), Tricolored Heron (*Egretta tricolor*), Snowy Egret (*E. thula*), Little Blue Heron (*E. caerulea*), Black-crowned Night-Heron (*Nycticorax nycticorax*), and White Ibis (*Eudocimus albus*), collected in Birama Swamp, Cuba, in 1999 and 2000. Egg mass ranged from 4.5-6.3% of body mass of females and differed among species. Relative mass of each component also differed among species, especially among the larger species (*E. albus* and *N. nycticorax*) and medium-sized species (*Egretta* sp. and *B. ibis*). Water content ranged from 71-73% of egg mass and was similar among species, but overall egg density was less in the medium-sized species. The proportion of yolk to albumen was similar in all species except *E. albus*, in which yolk represented only 23.8% of egg mass. The relative proportions of yolk and albumen in egg mass changed allometrically with laying order.

Keywords: albumen, Birama Swamp, Cuba, egg composition, eggshell, dry weight, wading birds, water content, yolk

Résumé : VARIABILITÉ DE LA COMPOSITION DES OEUFS DE SIX ESPÈCES D'OISEAUX AQUATIQUES DU MARAIS DE BIRAMA À CUBA. Nous avons décrit la variabilité intra et interspécifique de la masse de composants (coquille, jaune et albumen) dans 130 œufs de Héron garde-bœufs (*Bubulcus ibis*), d' Aigrette tricolore (*Egretta tricolor*), d' Aigrette neigeuse (*E. thula*), d' Aigrette bleue (*E. caerulea*), de Bihoreau gris (*Nycticorax nycticorax*) et d'Ibis blanc (*Eudocimus albus*) du Marais de Birama à Cuba, en 1999 et en 2000. La masse des œufs représente 4,5-6,3% de celle des femelles et varie selon les espèces. La masse relative des différents composants diffère aussi selon les espèces, particulièrement pour les espèces des tailles moyenne (*Egretta* sp. and *B. ibis*) et grande (*E. albus* and *N. nycticorax*). La teneur en eau représente de 71 à 73% de la masse de l'œuf et ne varie pas selon les espèces, alors que la densité de l'œuf est plus faible chez les espèces de taille moyenne. La proportion entre jaune et albumen est similaire pour toutes les espèces à l'exception du cas de *E. albus*, pour lequel le jaune ne représente que 23,8 % de la masse de l'œuf. Les proportions relatives du jaune et de l'albumen changent avec l'ordre de ponte.

Mots-clés : albumen, composition de l'œuf, coquille de l'œuf, Cuba, jaune d'œuf, Marais de Birama, oiseaux aquatiques, poids sec, teneur en eau

EL HUEVO DE LAS AVES constituye una de las estructuras reproductoras más complejas en los vertebrados ya que de su perfecta composición, balance y estructura depende la supervivencia y el desarrollo adecuado del embrión lejos de los mecanismos homeostáticos de un organismo parental

adulto. Todos los nutrientes y sustancias necesarios para el desarrollo de un nuevo individuo desde una única célula hasta la eclosión, están contenidos en el huevo. Los estudios acerca de las diferencias en las proporciones entre los componentes de los huevos en las aves comenzaron desde el siglo XIX

(Carey 1996). Durante la formación del huevo, tanto en la yema como en el albumen, se acumulan de forma diferencial durante la formación del huevo sustancias orgánicas como: lípidos, agua, proteínas, carbohidratos, iones inorgánicos y otros compuestos (Gill 1990). Más allá de su composición química, las proporciones en que se encuentran la yema y la clara o albumen varían entre especies (Ricklefs 1977, 1984, Carey 1996) y entre los modos de desarrollo (Carey *et al.* 1980).

La calidad del huevo ejerce una gran influencia en el tamaño y la supervivencia de los pichones, lo que más tarde se refleja en el éxito reproductivo de la especie. De esta forma, nidadas más “fuertes” provenientes de huevos grandes ó “de mayor calidad”, tienen mayores probabilidades de sobrevivir cuando se deterioran las condiciones ecológicas (Jover *et al.* 1993). El análisis del tamaño de los huevos y su composición, pueden servir para caracterizar la calidad del hábitat reproductivo, además de tener importancia evolutiva y permitir conocer mejor las estrategias reproductivas de estas especies y su modo de desarrollo. Por otra parte, las proporciones entre los diferentes componentes del huevo, tanto desde el punto de vista estructural como bioquímico, así como su tamaño, parecen estar relacionados con la localidad, la época de puesta, el orden de puesta dentro del nido ó el tamaño de la nidada, e incluso con las condiciones fisiológicas o nutricionales de la hembra, parámetros que no han sido estudiados aún en la mayoría de los grupos de aves.

El grupo de las zancudas (Ciconiiformes) presenta una ecología reproductiva compleja al ser especies mayormente coloniales, de desarrollo semialtricial, reduccionistas facultativos de nidada, con asincronía de puesta y eclosión y con los patrones de jerarquía intranidada derivados de esta, que las hacen un grupo idóneo para estudiar las variaciones intranidada de estos parámetros. En relación con los huevos de este grupo de aves se han publicado numerosos trabajos sobre los patrones de variación de sus dimensiones externas (ej.: Lowe 1983, Custer *et al.* 1992, Custer y Frederick 1990) y la mayoría sobre el grosor de la cáscara y el efecto de los contaminantes (ej., Ohlendorf *et al.* 1979, Biskup *et al.* 1978, Bayer 1982, Laporte 1982, Findholt y Trost 1985).

Existen varios trabajos relacionados con la composición química y las proporciones entre los componentes del huevo de las aves (Ricklefs 1977, 1984). Así se conoce que el albumen de la clara es la mayor parte del huevo (58 % en gallináceas) y

está formado en un 88 % de agua, 11 % de proteínas, 0,5 - 0,9% de carbohidratos y 0,2 - 0,02 % de lípidos e iones. La yema está compuesta de 48 % de agua, 33 % de lípidos (triacilglicéridos y fosfolípidos), 17 % de proteínas y 0,2 % de carbohidratos. Dada la composición diferencial de cada una de estas estructuras del huevo, el estudio de la proporción entre ellas provee una aproximación inicial al esclarecimiento de las relaciones entre la composición del huevo y las características de la estrategia reproductiva.

El objetivo de la presente investigación es describir las variaciones interespecíficas e intranidadas de los componentes estructurales del huevo: cáscara, yema y clara, en seis especies de ciconiformes en la ciénaga de Birama, Cuba.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se colectaron 130 huevos recién puestos y generalmente en los que se conocía el orden de puesta dentro de la nidada, de siete especies de ciconiformes (Tabla 1). La colecta se realizó en los meses de junio y julio de 1999 y 2000 en las colonias reproductivas de garzas de la laguna Las Playas, ciénaga de Birama, Cuba (véase descripción del área y las colonias en Denis 2003). Los huevos se sometieron previamente a cocción durante 20-30 min para mayor seguridad durante el traslado, asumiendo que la variación en su contenido de agua por este proceso, de existir, es similar en todos los casos. En el laboratorio se midieron el diámetro mayor y menor, con un calibrador Vernier (0,01 mm de precisión) y se determinó el volumen por la fórmula de Hoyt (1979). Luego se midió su masa total y se procedió a la separación manual de cada componente: yema, albumen y cáscara. A cada uno de estos se le determinó la masa húmeda y la masa obtenida luego de someterse a deshidratación en una estufa a 60° C entre 10 y 12 horas, hasta lograr un valor constante. Con la diferencia entre estas masas se estimó el contenido de agua, sin tener en cuenta el posible sesgo aportado por los lípidos volátiles y otros compuestos similares. Para los pesos se utilizó una balanza analítica de 0,1 g de precisión.

A partir de estas variables directas se hallaron las variables derivadas: masa relativa del huevo, las proporciones de cada componente respecto al peso total del huevo y la proporción yema / clara. La masa relativa del huevo se calculó como la proporción que representan de la masa de las hembras adultas de cada especie, tomadas de Acosta *et al.* (2002) (Tabla 2).

La premisa de normalidad se comprobó en todos

Tabla 1. Tamaños de muestra por especie para el análisis de las proporciones internas de los huevos de los ciconiformes estudiados (A-D: orden de puesta; NI: orden de puesta no identificado).

Especie	Nombre científico	Sigla	Orden de Puesta					Total
			A	B	C	D	NI	
Garza Ganadera	<i>Bubulcus ibis</i>	CAEG	9	11	4	1	3	28
Garza de Vientre Blanco	<i>Egretta tricolor</i>	LOHE	7	6				13
Garza de Rizos	<i>Egretta thula</i>	SNEG	6	5	6	3		22
Coco Blanco	<i>Eudocimus albus</i>	WHIB					30	30
Garza Azul	<i>Egretta caerulea</i>	LBHE					3	3
Guanabá de la Florida	<i>Nycticorax nycticorax</i>	BCNH					33	33

los casos por la prueba de Kolmogorov Smirnov y la homogeneidad de varianzas por la prueba de Levene. Se realizaron análisis de varianzas y pruebas de Kruskal-Wallis para comparar las medias entre aquellas especies con tamaños de muestras mayores, en dependencia de la naturaleza de los datos. Se utilizaron las pruebas de Tukey y S. N. K. para las comparaciones múltiples de medias. Además se hizo una correlación de Spearman entre los componentes del huevo. Se usó una significación de 0,05 para todos los análisis.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las dimensiones de los huevos estuvieron dentro del rango reportado para estas especies en la ciénaga de Birama (Denis 2002) (Tabla 3) y en general son similares a los registrados en otras zonas geográficas. Los huevos de mayores tamaños contienen cantidades absolutas de nutrientes mayores que los huevos más pequeños. Por esta razón, como el tamaño del huevo varía más que su composición química en la mayoría de las especies, podría desempeñar un rol más distintivo en la supervivencia de los pichones (Carey 1996) y merecer una mayor

atención. En paseriformes se conoce que el tamaño del neonato está directamente relacionado al tamaño del huevo (Schifferli 1973, Howe 1976, Nolan y Thompson 1978).

El peso de los huevos se encontró entre 4,5 - 6,3 % de la masa corporal de las hembras adultas de cada especie ($r = 0,82$, $P < 0,05$), con diferencias significativas entre algunas (Tabla 4).

En la literatura son escasos los registros de peso de los huevos ya que se sabe que este varía con el grado de incubación producto de la pérdida de agua (Rahn y Ar 1974), por lo que para que tengan valor comparativo, deben ser medidos recién puestos. En el Guanabá de la Florida, 13 huevos acabados de poner, pesados ese mismo año en la colonia de Wiso promediaron 39,0 g (rango: 34,5 - 44,5 g, ES = 1,91) (datos no publicados). Para la Garza Ganadera, los huevos analizados presentaron pesos menores a los encontrados en la literatura. Telfair (1983) había registrado pesos entre 22 y 31 g, aproximadamente entre el 4 - 11 % del peso de la hembra. En Carolina del Norte, Vleck *et al.* (1983) obtuvieron una masa promedio de $27,8 \pm 2,8$ g en 19 huevos.

Tabla 2. Masas de los individuos adultos (hembras) de las especies de zancudas estudiadas (tomadas de Acosta *et al.* 2002).

Especie	Masa (g)	n
Garza Ganadera	323	45
Garza de Vientre Blanco	378	17
Garza de Rizos	354	45
Coco Blanco	738	44
Garza Azul	362	9
Guanabá de la Florida	781	13

Tabla 3. Dimensiones externas de los huevos de seis especies de zancudas (Ciconiiformes) colectados en la ciénaga de Birama, Cuba, entre 1999-2000 para el análisis de sus componentes internos.

Especie	n	Diámetro		Volumen (cm ³)
		Mayor (mm)	Menor (mm)	
BCNH	33	51,5 ± 0,50	37,4 ± 0,23	36,7 ± 0,56
CAEG	30	45,4 ± 0,34	32,0 ± 0,20	23,7 ± 0,39
LBHE	3	43,6 ± 0,35	32,4 ± 0,29	23,3 ± 0,54
SNEG	22	42,9 ± 0,41	31,4 ± 0,18	21,6 ± 0,39
WHIB	30	58,3 ± 0,52	39,3 ± 0,40	45,9 ± 1,16
LOHE	10	44,6 ± 0,44	32,0 ± 0,36	23,3 ± 0,69

Tabla 4. Masa de los componentes internos de los huevos de seis especies de zancudas (Ciconiiformes) colectados en la ciénaga de Birama, Cuba, entre 1999-2000.

Especie	n	Huevo (g)		Clara (g)		Yema (g)		Cáscara (g)	
		$\bar{x} \pm ES$	% del adulto	$\bar{x} \pm ES$	%	$\bar{x} \pm ES$	%	$\bar{x} \pm ES$	%
BCNH	33	36 ± 0,63	4,58 ^a	16,7 ± 1,11	46,6	13,5 ± 0,96	37,8	3,9 ± 0,09	10,8
CAEG	30	20 ± 0,63	6,34 ^b	12,2 ± 0,70	59,7	7,0 ± 0,35	34,1	2,4 ± 0,12	11,6
LBHE	3	19 ± 1,83	5,36	12,1 ± 2,78	62,3	4,8 ± 1,56	24,8	3,0 ± 0,92	15,6
SNEG	22	18 ± 0,47	5,11 ^c	10,5 ± 0,63	58,0	5,7 ± 0,21	31,6	2,3 ± 0,13	12,7
WHIB	30	46 ± 0,55	6,21 ^b	30,2 ± 0,53	65,9	10,9 ± 0,39	23,8	4,8 ± 0,11	10,4
LOHE	10	20 ± 0,82	5,17 ^c	13,3 ± 0,58	68,1	6,1 ± 0,20	31,4	2,1 ± 0,07	10,9

^{a-c} las letras señalan diferencias significativas a partir de una prueba de Bonferroni

En este mismo trabajo se registra un peso de $22,6 \pm 1,5$ g en seis huevos de Garza de Rizos y los autores estiman que estos pierden cerca del 11 % en forma de vapor de agua durante la incubación. La subespecie *E. thula brewsteri* pone los huevos 8 mm menores en ambas dimensiones (Bent 1926). De las demás garzas la información es muy ambigua, Haversmith y Mees (1994) ofrecen para Surinam un peso de 20,7 y 21,5 g para huevos de Garza de Viente Blanco. No existe información previa sobre esta medida para la Garza Azul ni el Garzón. Para el Coco Blanco Vleck *et al.* (1983) ofrece un valor de $50,8 \pm 5,7$ ($n = 30$) en Carolina del Norte, para un 6-7 % del peso corporal de la hembra.

Las proporciones relativas de los nutrientes varían entre especies e incluso dentro de una misma nidada. Sin embargo, la magnitud de dicha variación es en grado considerable más pequeña que la que existe entre los modos de desarrollo y está relacionada fundamentalmente con el tamaño del huevo (Ricklefs 1977, Bancroft 1985). 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.

Todas las variables absolutas estuvieron significativamente correlacionadas ($P < 0.05$). A partir de las dimensiones externas del huevo se puede estimar de forma aproximada su peso, para lo cual se obtuvieron las ecuaciones de regresión entre ambas variables (Tabla 5). Estas pueden ser utilizadas en trabajos relacionados con estimaciones energéticas asociadas a la reproducción y en condiciones de campo donde no existan instrumentos adecuados para medirlo directamente. Si bien las regresiones fueron estadísticamente significativas, los coefi-

cientes de determinación no fueron altos y los errores asociados al uso de estas pueden estar entre 1-13 % de la masa real.

La masa de los huevos varió significativamente entre especies de la misma forma que el volumen, en reflejo de las diferencias en peso corporal de las especies (Tabla 6). Al relativizar la masa del huevo en función del peso se evita este efecto, a la vez que es una medida más directa del impacto energético que para el organismo de la hembra tiene la producción de huevos. En las especies estudiadas los huevos representaron entre 4 y 6 % del peso corporal, con diferencias significativas entre las especies mayores y las medianas. Los huevos mayores contenían una cantidad absoluta mayor de agua, pero cuando se relativizaba a la masa del huevo, todas las especies mantuvieron aproximada-

Tabla 5. Ecuaciones de regresión para la estimación de la masa del huevo (P_h , g) a partir de su volumen (V , cm^3) en cinco especies de zancudas (Ardeidae) en la ciénaga de Birama, Cuba. ($SD_{\%res}$: desviación estándar de los residuales como porcentaje del peso).

Especie	Ecuación de regresión	r^2	$SD_{\%res}$
BCNH	$P_h = 5,399 + 0,8577 * V$	0,65	1,2
CAEG	$P_h = -5,672 + 1,1089 * V$	0,64	11,9
SNEG	$P_h = 5,984 + 0,5676 * V$	0,33	12,9
WHIB	$P_h = 18,693 + 0,6078 * V$	0,49	4,7
LOHE	$P_h = -2,761 + 0,9942 * V$	0,59	10,6
Todas	$P_h = -6,336 + 1,1489 * V$	0,93	6,5

Tabla 6. Análisis de varianza de la masa del huevo, la densidad y el contenido de agua en cinco especies de zancudas (Ciconiiformes) en la ciénaga de Birama, Cuba.

	Efecto			Error			F	P
	SC	gl	CM	SC	gl	CM		
Masa del huevo (g)	15932,3	6	2655,4	1186,5	122	9,7	273,0	0,00
Densidad (g/cm ³)	0,6	4	0,2	1,0	107	0,0	15,7	0,00
Contenido de agua (%)	50,4	4	12,6	882,7	114	7,7	1,6	0,17

mente la misma proporción. La densidad del huevo también fue similar entre las especies medianas (*Egretta* spp. y *Bubulcus* sp.) y superior en las mayores (*Nycticorax* sp. y *Eudocimus* sp.), en todos los casos cercana a la unidad, por el efecto aligerante de la cavidad de aire o por el contenido lipídico.

El contenido de agua depende directamente del tamaño del huevo, pero cuando se relativiza, eliminando este efecto (Fig. 1) varía entre el 71 y el 73 % del contenido. El contenido de agua difiere entre los componentes del huevo de 50 % en el albumen a 20 % en la yema de forma similar entre especies (Fig. 2), excepto el Guanabá de La Florida y el Coco Blanco para el albumen y la yema, respectivamente. Sin embargo, es muy posible que estas diferencias se deban a diferencias en la composición lipídica del huevo más que al agua en si misma.

La proporción de agua en el albumen es relativamente constante (85-90%) entre especies, pero la cantidad de agua en la yema varía entre 57 - 66 % en huevos altriciales y un 43-50 % en especies pre-

sociales (Carey 1996). Estas diferencias en el contenido de agua entre los diferentes grupos de desarrollo son mantenidas durante la incubación y son acompañadas por diferencias equivalentes en el contenido de agua en los embriones (Ricklefs *et al.* 1978). Se ha propuesto que el relativamente alto contenido de agua en los huevos de las especies altriciales provee de una reserva extra de agua para los pichones que pueden ser alimentados con comida seca (Ar y Yom-Tov 1978). En general, se plantea que al final de la incubación se ha perdido cerca de 15% del contenido de agua inicial del huevo (Gill 1990).

La variación intraespecífica en la cantidad de agua y demás componentes no solo refleja el estado fisiológico de la hembra previo a la puesta de cada huevo, sino también tiene importantes consecuencias para la supervivencia diferencial de los juveniles (Howe 1976, Ricklefs, 1984). Relacionado con el orden de puesta dentro de la nidada, Ricklefs (1984) encontró en el Estornino Europeo (*Sturnus vulgaris*) que el porcentaje de agua tiende a dismi-

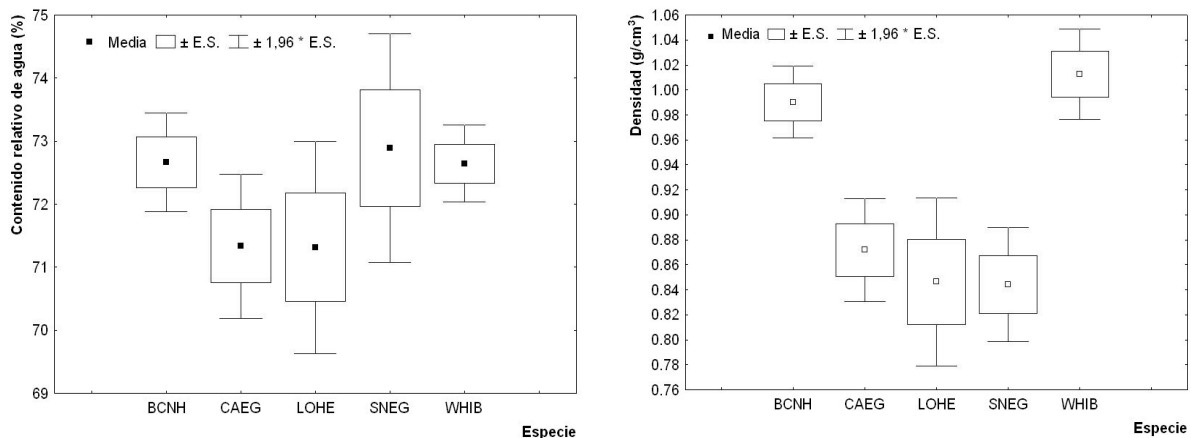


Fig. 1. Densidad y contenido relativo de agua en los huevos de cinco especies de zancudas (Ciconiiformes) en la ciénaga de Birama, Cuba.

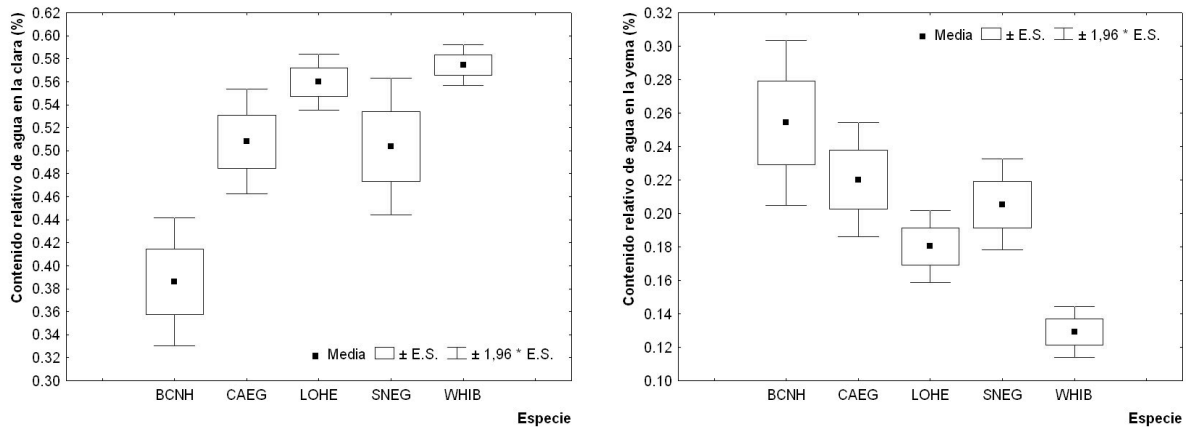


Fig. 2. Densidad y contenido relativo de agua en los huevos de cinco especies de zancudas (Ciconiiformes) en la ciénaga de Birama, Cuba.

nuir ligeramente del primero al último huevo, lo cual no fue detectado en la muestra analizada.

El contenido de sólidos en el huevo varió entre 19 y 22,8 %, sin diferencias interespecíficas. Según Carey (1996) los sólidos forman 15 % del huevo en las especies altriciales y alrededor de 25 % en las precociales, así que los valores obtenidos en este trabajo se corresponden con el de especies semialtriciales.

La proporción del albumen en relación al peso del huevo se encuentra entre 23 y 44 %. En general, los valores en todos los casos están dentro del rango propuesto para las especies semialtriciales por Ricklefs (1977) y Carey (1996). La baja cantidad

de yema en estas especies se relaciona con su modo de desarrollo. Las especies altriciales 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. El tamaño relativo y la composición de la yema de los huevos varía grandemente entre especies, principalmente de acuerdo a la precocidad del neonato (Romanoff y Romanoff 1949, Nice 1962, Ar y Yom-Tov 1978, Carey *et al.* 1980).

La yema, expresada como parte del contenido fresco de los huevos, varía alrededor de 24% en especies altriciales, a 65% en las precociales (Carey 1996). Los porcentajes de yema en los huevos de especies semiprecociales y semialtriciales se encuentran entre esos extremos (Ricklefs 1977, Carey 1996). No obstante, existen excepciones a este patrón general; como es el caso de ciertos procelariiformes y gaviotas, semiprecociales ambos, donde la cantidad relativa de yema es mayor que lo predicho sobre la base de la precocidad de sus juveniles (Nice 1962, Sotherland y Rahn 1987). Lo mismo ocurre en individuos pertenecientes al género *Zenaidra* (altriciales), cuyos huevos tienen hasta 35% de yema, valor superior a los de otros miembros de su propia familia (Carey *et al.* 1980).

El porcentaje de albumen en el contenido del huevo varía inversamente con el contenido de yema. Debido a que el contenido de agua, lípidos y proteínas difieren entre el albumen y la yema, la proporción de estos compuestos varía con los contenidos relativos de yema y albumen.

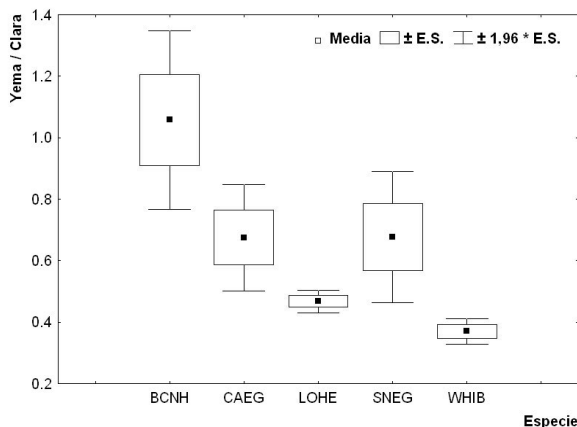


Fig. 3. Proporción entre la yema y el albumen del huevo en cinco especies de zancudas (Ciconiiformes) en la ciénaga de Birama, Cuba.

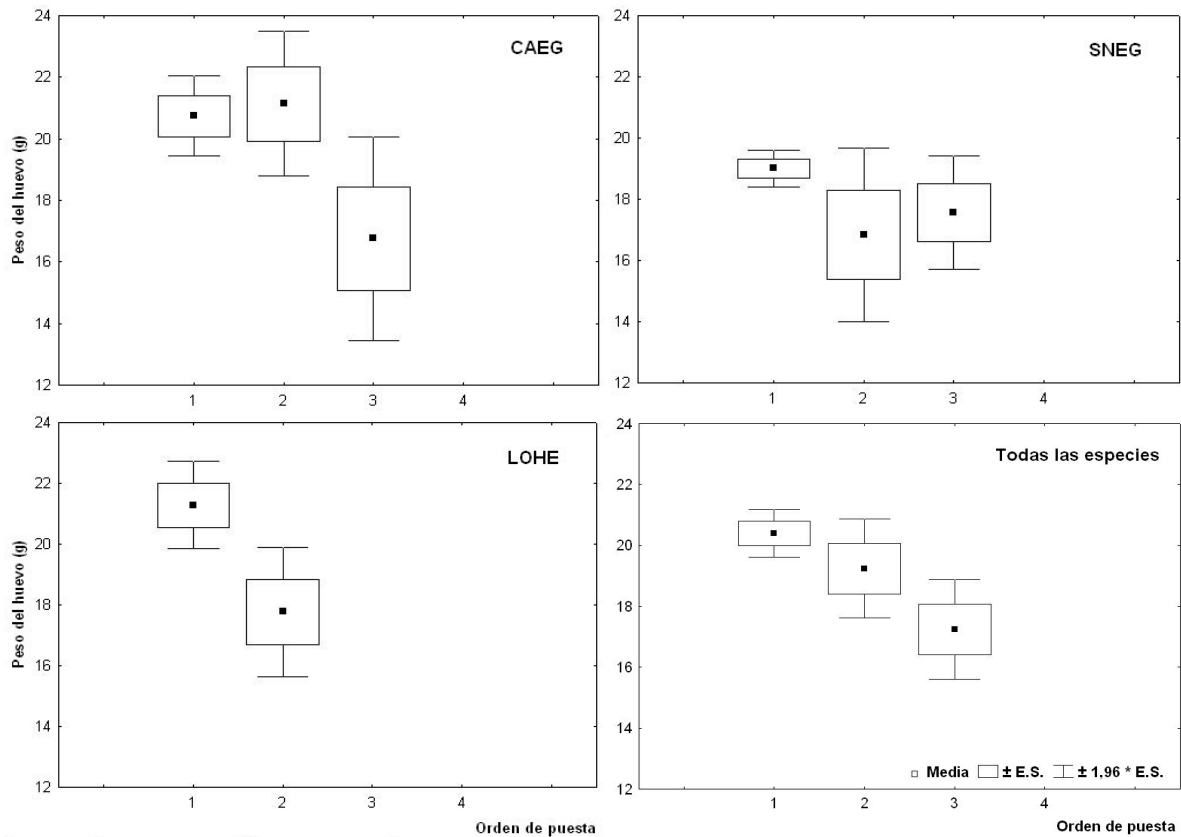


Fig. 4. Variación del peso del huevo (g) en relación con el orden de puesta en tres especies de zancudas (Ciconiiformes) en la ciénaga de Birama, Cuba .

Debido a que el albumen tiene un contenido relativamente mayor de agua que la yema, la variación en la proporción albumen/yema resulta en cambios inversos en el contenido de agua y sólidos. Los sólidos comprenden cerca del 15% del contenido del huevo en especies altriciales y cerca de 25% en las precociales (Ricklefs 1977, Carey *et al.* 1980, Sotherland y Rahn 1987).

Además ha sido descrito que el tamaño de la yema parece incrementarse en proporción directa al tamaño del huevo en especies precociales, pero se plantea que está pobremente relacionado en especies altriciales (Ricklefs 1984). La mayor cantidad de yema en los huevos de las especies precociales, que se traduce en un mayor porcentaje de proteínas y lípidos, en comparación con los de los altriciales, no solo soporta los altos costos metabólicos de un período de incubación generalmente más largo que el de un huevo altricial de igual tamaño, sino que también pudiera contribuir como material para la

síntesis de plumas, músculos y otros tejidos especializados de los juveniles precociales (Ricklefs 1977, Carey 1996). Además, también provee de nutrientes necesarios para el crecimiento durante los primeros días del pichón, cuando la hembra debe dividir su tiempo entre la atención al nido y el forrajeo.

Tomando la proporción yema/albumen como un índice de “precocidad”, sólo se encontraron diferencias significativas entre el Coco Blanco y las especies de garzas (Fig. 3).

De cualquier forma debe tenerse en cuenta que el albumen puede ser un mejor indicador de la calidad del huevo que la yema, teniendo en cuenta que se consume totalmente antes de nacer. Además, algunos experimentos han demostrado que el éxito en el desarrollo embrionario se ve más comprometido cuando se extraen pequeñas porciones de albúmen que de yema, de la cual queda al nacer una reserva para el pichón en los primeros días de vida (Ruiz,

com. pers.).

Entre las garzas se manifiesta una ligera tendencia a aumentar la proporción del albumen en el huevo con el peso corporal de la especie, aunque también puede estar enmascarado por la gran variabilidad del Guanabá de la Florida.

Como ha sido establecido para las dimensiones externas, existe un patrón de variación generalizado relacionado con el orden de puesta de los huevos en los nidos de Ciconiiformes, asociado este al fenómeno de asincronía de puesta y eclosión y la estrategia reduccionista de nidada (Custer y Frederick 1990). Como existen correlaciones estrechas entre el tamaño, el peso de los huevos y las dimensiones de sus componentes internos, este patrón general también se manifiesta un patrón de variación similar con relación al orden de puesta (Fig. 4).

En las variables relativizadas (proporción de la yema y el albumen respecto a la masa total del huevo, y proporción entre ellas) el comportamiento con el orden de puesta tiende a ser inverso aunque sin alcanzar valores significativos por el pequeño tamaño de muestra. El porcentaje de agua total en el huevo permaneció constante dentro de la nidada. Resultados similares fueron encontrados por Ricklefs (1984) en el género *Sturnus*.

Los valores descritos en este trabajo para las proporciones entre los componentes del huevo aun requieren explicaciones satisfactorias para comprender a cabalidad el significado adaptativo de los patrones y diferencias observadas. Estas explicaciones se hallarán cuando se logren establecer las relaciones adecuadas entre estos resultados y el resto de los fenómenos y aspectos importantes de la biología de la reproducción de cada especie y de su historia natural.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los compañeros que participaron en las expediciones de campo a la ciénaga de Birama durante el desarrollo de este trabajo: Leandro Torrella, Ariam Jiménez, Karen Beovides, José Luis Ponce de León y en especial a Patricia Rodríguez quien, además, colaboró en el trabajo de laboratorio. Agradecemos al Dr. Xavier Ruiz, quien nos dio la idea de explorar este aspecto tan poco conocido de la reproducción de las aves acuáticas. Un especial reconocimiento a las organizaciones que financiaron los viajes de campo y proveyeron equipamiento de trabajo: Wildlife Trust, WIWD-WG e Ideawild.

LITERATURA CITADA

- ACOSTA, M., A. LÓPEZ, Y L. MUGICA. 2002. Influencia del peso corporal y la longitud del tarso en las relaciones ecológicas de la comunidad de aves acuáticas del agroecosistema arrocero. *Biología* 16:109-123.
- AR, A., Y Y. YOM-TOV. 1978. The evolution of parental care in birds. *Evolution* 32:655-669.
- BANCROFT, G. T. 1985. Nutrient content of eggs and the energetics of clutch formation in the Boat-tailed Grackle. *Auk* 102:43-48.
- BAYER, R. D. 1982. Great Blue Heron eggshell thickness at Oregon estuaries. *Wilson Bulletin* 94: 198-201.
- BENT, A. C. 1926. Life histories of North American marsh birds. United States National Museum Bulletin 135:1-392.
- BISKUP, M. L., R. W. RISEBROUGH, Y J. L. DUSI. 1978. Eggshell measurements and organochlorine residues in the Little Blue Heron. Pp. 113-116 *en* Wading birds (A. Sprunt IV, J. C. Ogden, and S. Winckler, eds.). Research report no. 7. National Audubon Society, New York, NY.
- CAREY, C. 1996. Female reproductive energetics. Pp. 324-374 *en* Avian energetics and nutritional ecology (C. Carey, ed.). Chapman and Hall, New York.
- CAREY, C., H. RAHN, Y P. PARISI. 1980. Calories, water, lipid, and yolk in avian eggs. *Condor* 82: 335-343.
- CUSTER, T. W., G. W. PENDELTON, Y R. W. ROACH. 1992. Determination of hatching date for eggs of Black-crowned Night-Herons, Snowy Egrets, and Great Egrets. *Journal of Field Ornithology* 63:145-154.
- CUSTER, T. W., Y P. C. FREDERICK. 1990. Egg size and laying order of Snowy Egrets, Great Egrets, and Black-crowned Night-Herons. *Condor* 92: 772-775.
- DENIS, D. 2002. Ecología reproductiva de siete especies de garzas (Aves: Ardeidae) en la ciénaga de Birama, Cuba. Tesis para el título de Doctor en Ciencias Biológicas. Universidad de La Habana, Cuba.
- DENIS, D. 2003. Dinámica metapoblacional en las colonias de garzas (Aves: Ardeidae) de la ciénaga de Birama, Cuba. *Journal of Caribbean Ornithology* 16:35-44.
- FINDHOLT, S. L., Y C. H. TROST. 1985. Organochlorine pollutants, eggshell thickness, and reproductive success of Black-crowned Night-Herons in Idaho, 1979. *Colonial Waterbirds* 8:32-41.
- GILL, F. B. 1990. *Ornithology*. W. H. Freeman &

- Co., New York. 660 pp.
- HAVERSCHMIDT, F., Y G. F. MEES. 1994. Birds of Surinam. Vaco Press, Paramaribo, Surinam.
- HOWE, H. F. 1976. Egg size, hatching synchrony, 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. *Auk*. 103: 613-617
- JOVER, L., X. RUIZ, Y M. GONZÁLEZ-MARTÍN. 1993. Significance of intraclutch egg size variation in the Purple Heron. *Ornis Scandinavica* 24: 127-134
- LAPORTE, P. 1982. Organochlorine residues and eggshell measurements of Great Blue Heron eggs from Quebec. *Colonial Waterbirds* 5:95-103.
- LOWE, K. W. 1983. Egg size, clutch size and breeding success of the Glossy Ibis *Plegadis falcinellus*. *Emu* 83:31-34.
- NICE, M. M. 1962. Development of behavior in precocial birds. *Transactions of the Linnaean Society of New York* 8:1-211.
- NOLAN, V. JR., Y C. F. THOMPSON. 1978. Egg volumes as a predictor of hatchling weight in the Brown-headed Cowbird. *Wilson Bulletin* 90:353-358.
- OHLENDORF, H. M., E. E. KLAAS, Y T. E. KAISER. 1979. Environmental pollutants and eggshell thickness: Anhingas and wading birds in the eastern United States. United States Fish and Wildlife Service Special Science Report—Wildlife 216:1-94.
- RAHN, H., Y A. AR. 1974. The avian egg: incubation time and water loss. *Condor* 76:147-152.
- RICKLEFS, R. E. 1977. Composition of eggs of several bird species. *Auk* 94:350-365.
- RICKLEFS, R. E. 1984. Variation in the size and composition of eggs of the European Starling. *Condor* 86:1-6.
- ROMANOFF, A. L., Y A. J. ROMANOFF. 1949. The avian egg. Wiley, New York.
- SCHIFFERLI, L. 1973. The effect of egg weight on the subsequent growth of nestling Great Tits *Parus major*. *Ibis* 115:549-558.
- SOTHERLAND, P. R., Y H. RAHN. 1987. On the composition of bird eggs. *Condor* 89:48-65.
- TELFAIR, R. C. II. 1983. The Cattle Egret: a Texas focus and world view. Kleberg Studies in Natural Resources, Texas Agricultural Experimental Station, Texas A&M University, College Station, TX.
- VLECK, C. M., D. VIECK, H. RAHN, Y C. V. PAGANELLI. 1983. Nest microclimate, water vapor conductance, and water loss in heron and tern eggs. *Auk* 100:76-83.