

## CARACTERIZACIÓN OSTEOMÉTRICA DE LA GARZA GANADERA (*BUBULCUS IBIS*) Y COMPARACIÓN CON OTRAS ESPECIES DE LA FAMILIA ARDEIDAE

DENNIS DENIS ÁVILA<sup>1</sup> Y YADILEY ESTÉVEZ RODRÍGUEZ

Facultad de Biología, Universidad de la Habana, Calle 25 entre J e I, Vedado, Habana, Cuba;

<sup>1</sup>e-mail: dda@fbio.uh.cu

**Resumen:** En la actualidad son poco frecuentes los artículos de osteología de aves acuáticas y los valores de referencia son muy escasos, aún para especies comunes. En el presente trabajo se describe osteométricamente el esqueleto de la Garza Ganadera (*Bubulcus ibis*) a partir de 64 variables del cráneo y 11 huesos postcraneales, medidas en 15 individuos colectados en Cuba. Con fines comparativos se tomaron las mismas mediciones en representantes de otras ocho especies de garzas y se realizó un Análisis de Componentes Principales, con las variables relativizadas en función del peso corporal. El primer componente, obtenido con los huesos postcraneales, explicó el 94,9 % de las diferencias interespecíficas, mientras que con las dimensiones relativas del cráneo se explica un 59 %. Se discute la necesidad de estudios cuantitativos en este campo con técnicas analíticas modernas.

**Palabras clave:** Ardeidae, *Bubulcus ibis*, Cuba, Garza Ganadera, osteología

**Abstract:** OSTEOLOGICAL CHARACTERIZATION OF THE CATTLE EGRET (*BUBULCUS IBIS*) AND A COMPARISON WITH OTHER SPECIES OF THE FAMILY ARDEIDAE. Osteological studies on waterbirds are rarely published and published measurements are difficult to find, even for common species. In this paper we describe the skeletal osteology of the Cattle Egret (*Bubulcus ibis*) using 64 measurements of the skull and 11 postcranial bones, measured from 15 individuals collected in Cuba. Comparative measurements were taken in representatives of eight species of egrets and herons. Principal component analyses were conducted with values standardized to body weight. The first principal component, based on postcranial bones, explained 94.9% of the interspecific differences, whereas the relative dimensions of the skull explained 59%. We discuss the need for quantitative studies of this subject using modern analytical techniques.

**Key words:** Ardeidae, *Bubulcus ibis*, Cattle Egret, Cuba, osteology

**Résumé :** CARACTERISATION OSTEOMETRIQUE DU HERON GARDE-BOEUF (*BUBULCUS IBIS*) EN COMPARAISON AVEC D'AUTRES ESPECES D'ARDEIDES. Peu d'études ostéologiques sur les oiseaux d'eau sont actuellement publiées et il est difficile de trouver des valeurs de référence sur ce sujet, même pour des espèces communes. Cet article présente une description ostéométrique du squelette du Héron garde-boeuf (*Bubulcus ibis*) à partir de 64 variables relevées sur le crâne et sur 11 os postcrâniens de 15 individus collectés à Cuba. Des mesures comparatives ont été relevées sur des représentants de huit espèces d'aigrettes et de hérons. Une analyse en composantes principales a été conduite avec des variables pondérées en fonction de la masse corporelle. La première composante principale obtenue avec les os postcrâniens, explique 94,9% des différences interspécifiques, alors qu'avec les mesures du crâne elle en explique 59%. Le besoin d'études quantitatives sur ce sujet et utilisant des techniques d'analyses modernes est ensuite discuté.

**Mots clés :** Ardeidae, *Bubulcus ibis*, Cuba, Héron garde-boeuf, ostéologie

Es impresionante la escasez de literatura reciente acerca de la osteología de las aves acuáticas. A mediados del pasado siglo, varios autores condujeron estudios evaluativos de adaptaciones óseas en aves (ej., Fisher 1944 en catártidos, Goodman y Fisher 1962, en patos) generalmente enfocados a sus relaciones con la dieta y la partición de recursos. Un trabajo clásico de referencia es el de Adams (1955) sobre la osteología comparada de las garzas nocturnas. Este autor describe 47 mediciones en estas especies para apoyar la separación de los géneros *Nycticorax* y *Nyctanassa* y señala que existe una

gran variación en la conformación del esqueleto en la subfamilia Ardeinae, que hace necesarias más investigaciones acerca de sus relaciones con la biología del grupo.

Dubale y Mansuri (1969) hacen un análisis comparativo de los elementos óseos del aparato trófico (pico y mandíbula) de tres especies: *Egretta garzetta*, *Ardeola grayi*, y *Bubulcus ibis* (subespecie *B. i. coromandus*), en la India ( $n = 6$  ejemplares), enfocado hacia sus diferencias interespecíficas relacionadas con la dieta. A la luz de la polémica sistemática en las aves, Payne y Risley (1976) sugieren un

sistema de clasificación dentro de la familia Ardeidae basado en caracteres simplesiomórficos osteológicos (33 caracteres no métricos) además de plumaje y caracteres conductuales, con un enfoque cladístico. Estas características osteológicas han sido reiteradamente utilizadas como argumentos en los análisis filogenéticos posteriores, basados en técnicas moleculares (Sheldon 1987, McCracken y Sheldon 1998). Sin embargo, en las últimas décadas los trabajos de osteología parecen estar en vías de extinción. A esto deben contribuir las restricciones ético legales asociadas a la colecta de animales y la escasez de material en colecciones en muchos lugares. Sin embargo, aun a riesgo de regresar a las etapas tempranas de la zoología y la historia natural, el reanálisis de muchas de las descripciones iniciales hechas por los naturalistas clásicos, a la luz de los modernos métodos de análisis de datos, puede arrojar mucha más luz sobre fenómenos y procesos evolutivos y ecológicos.

Varios trabajos se han realizado en especies muy carismáticas o polémicas desde el punto de vista sistemático, como es el caso del *Cochlearius cochlearius* (Cracraft 1967, Dickerman 1971), pero en el resto del grupo las informaciones actualizadas son prácticamente nulas. Algunas características óseas de *Egretta caerulea* fueron presentadas por Feduccia (1976) en su análisis de las afinidades entre flamencos y limícolas. Browder (1973) estudió 17 caracteres esqueléticos y los relacionó con la ecología trófica. Boev (1989) analizó desde un punto de vista morfoecológico las adaptaciones de varias especies de garzas relacionadas con la obtención de alimento. En el grupo de las vadeadoras pequeñas Barbosa (1993) y Barbosa y Moreno (1999) analizaron la segregación del uso del hábitat teniendo en cuenta los elementos óseos de las extremidades inferiores. Algunos trabajos paleontológicos describen los fósiles del grupo utilizando caracteres diagnósticos óseos (ej., Becker 1985).

En Cuba se han realizado numerosas investigaciones que relacionan la morfología externa de las zancudas con la segregación del subnicho trófico (Acosta *et al.* 1990, 1994, 2002, 2003); pero no existen trabajos en relación con estudios osteológicos.

Teniendo en cuenta estos antecedentes, en el presente trabajo se presenta una caracterización osteométrica preliminar de la Garza Ganadera (*Bubulcus ibis*), a partir de un grupo de ejemplares colectados en las arroceras de Sur del Jíbaro, Sancti Spiritus, Cuba, y se compara brevemente con otras especies de la familia.

#### MATERIALES Y MÉTODOS

Se utilizaron 18 esqueletos de Garza Ganadera, 15 provenientes de ejemplares capturados entre 1999–2001 en Sur del Jíbaro, Sancti Spiritus, y tres depositados en la colección del IES, provenientes de Santiago de las Vegas. La muestra estaba formada por cuatro hembras, seis machos y el resto carecía de registro del sexo. Con fines comparativos, se midieron de uno a cuatro individuos (y se tomó el valor promedio en los casos donde hubo varios) de otros representantes de la familia Ardeidae: Garza Azul (*Egretta caerulea*), Garza de Vientre Blanco (*Egretta tricolor*), Garza de Rizos (*Egretta thula*), Garzón (*Ardea alba*), Aguaitacaimán (*Butorides virescens*), Guanabá de la Florida (*Nycticorax nycticorax*), Guanabá Real (*Nyctanassa violacea*) y Garcita (*Ixobrychus exilis*), tomados en esqueletos depositados en la colección de referencia (I.E.S.) (Anexo I).

La limpieza del material osteológico de los individuos colectados se realizó por maceración en frío luego de retirar las vísceras y descarnar manualmente. En los casos en que fue posible se identificó el sexo mediante la observación de las gónadas. Los huesos fueron colocados en frascos con agua durante 21 días aproximadamente, a los cuales se le cambió el agua cada cinco días, eliminando a cada paso las partes blandas residuales. Los ejemplares limpios procesados fueron entregados a la colección del Instituto de Ecología y Sistemática.

Se midieron 10 variables en el cráneo y 54 variables en 11 huesos post-craneales: escápula, coracoides, esternón, húmero, ulna, radio, carpo-metacarpo, pelvis, fémur, tibiotarso y tarsometatarso, para un total de 63 medidas (Figs. 1–2). Todas las mediciones fueron realizadas con un pie de rey de 0,01 mm de precisión. La nomenclatura osteológica se tomó de varias fuentes (Adams 1955, Cohen y Serjeantson 1996).

Esqueleto axial:

A) Esternón: longitud de la carina esternal (LCE); ancho entre procesos esterno-coracoidales (APec); ancho medio (AM).

B) Escápula: ancho mínimo del cuello (AMC); ancho proximal (AP); profundidad de la foceta glenoidea (PFG).

C) Pelvis: longitud total (LT); ancho infraacetabular (AIA); ancho en la unión de la cresta (AUC); longitud del escudo pelviano (LC); longitud de la fenestra ilio-izquiática (LFII); altura ilio-izquiática (AIIZ).

D) Cráneo: largo total (LT); largo del pico (LP); largo craneal (LC); Largo ocular (LO); ancho poste-

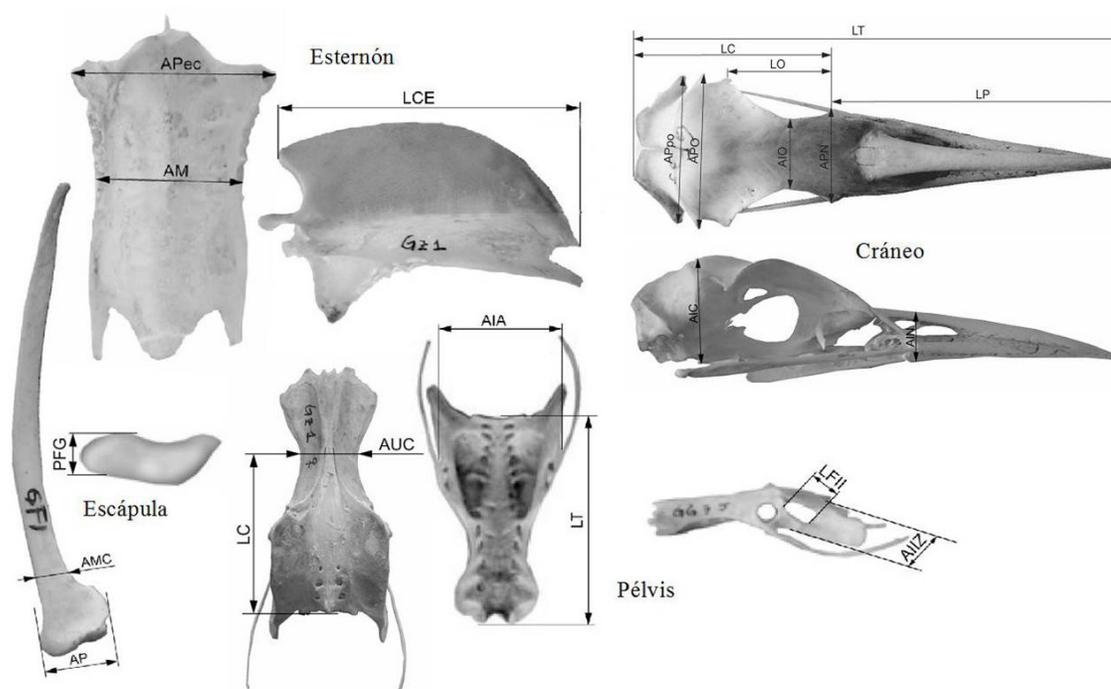


Fig. 1. Variables osteométricas del esqueleto axial tomadas en las especies de garzas (Ardeidae) incluidas en el presente estudio (los huesos del esquema corresponden a varias especies de garzas).

rior de las narinas (APN); ancho interorbital (AIO); ancho postorbital (APO); ancho paraoccipital (APpo); altura del cráneo (AIC); altura de la narina (AIN).

Esqueleto apendicular:

A) Coracoides: ancho del extremo esternal (AEE); profundidad en el punto medio (PPM).

B) Húmero: ancho distal (AD); profundidad distal (PD); longitud total (LT); ancho mínimo de la diáfisis (AMD); profundidad mínima de la diáfisis (PMD); ancho proximal (AP); longitud de la cresta deltoidea (LCD).

C) Ulna: largo total (LT); ancho mínimo de la diáfisis (AMD); ancho proximal (AP); profundidad proximal (PP); ancho distal (AD); profundidad distal (PD).

D) Radio: ancho mínimo de la diáfisis (AMD); profundidad mínima de la diáfisis (PMD); ancho distal (AD); ancho proximal (AP); profundidad proximal (PP).

E) Carpometacarpo: longitud total (LT); profundidad proximal (PP).

F) Fémur: ancho mínimo de la diáfisis (AMD); longitud total (LT); ancho proximal (AP); ancho distal (AD); profundidad del cóndilo externo (PCE); profundidad del cóndilo interno (PCI); profundidad

proximal (PP).

G) Tibiotarso: longitud total (LT); longitud de la cresta cnemial (LCC); ancho mínimo de la diáfisis (AMD); ancho distal (AD); ancho proximal (AP); profundidad del cóndilo externo (PCE); profundidad del cóndilo interno (PCI).

H) Tarsometatarso: longitud total (LT); ancho mínimo de la diáfisis (AMD); ancho distal (AD); ancho proximal (AP); ancho de la cótila interna (ACTI).

A cada medida osteométrica se le calcularon los estadísticos descriptivos y se realizó un análisis de componentes principales con las variables craneales y de las extremidades entre las nueve especies para determinar cuales pueden tener más importancia en la diferenciación específica. Para eliminar el efecto de las marcadas diferencias en talla de las especies sobre el análisis morfométrico de los huesos, el ordenamiento por ACP se realizó con los datos relativizados con los pesos corporales de las especies, tomadas de Acosta *et al.* (1990, 1994) y, en el caso del Guanabá Real, el valor promedio entre sexos reportado por Hartman (1955). El procesamiento de los datos fue realizado en el programa Statistica Versión 6,0.

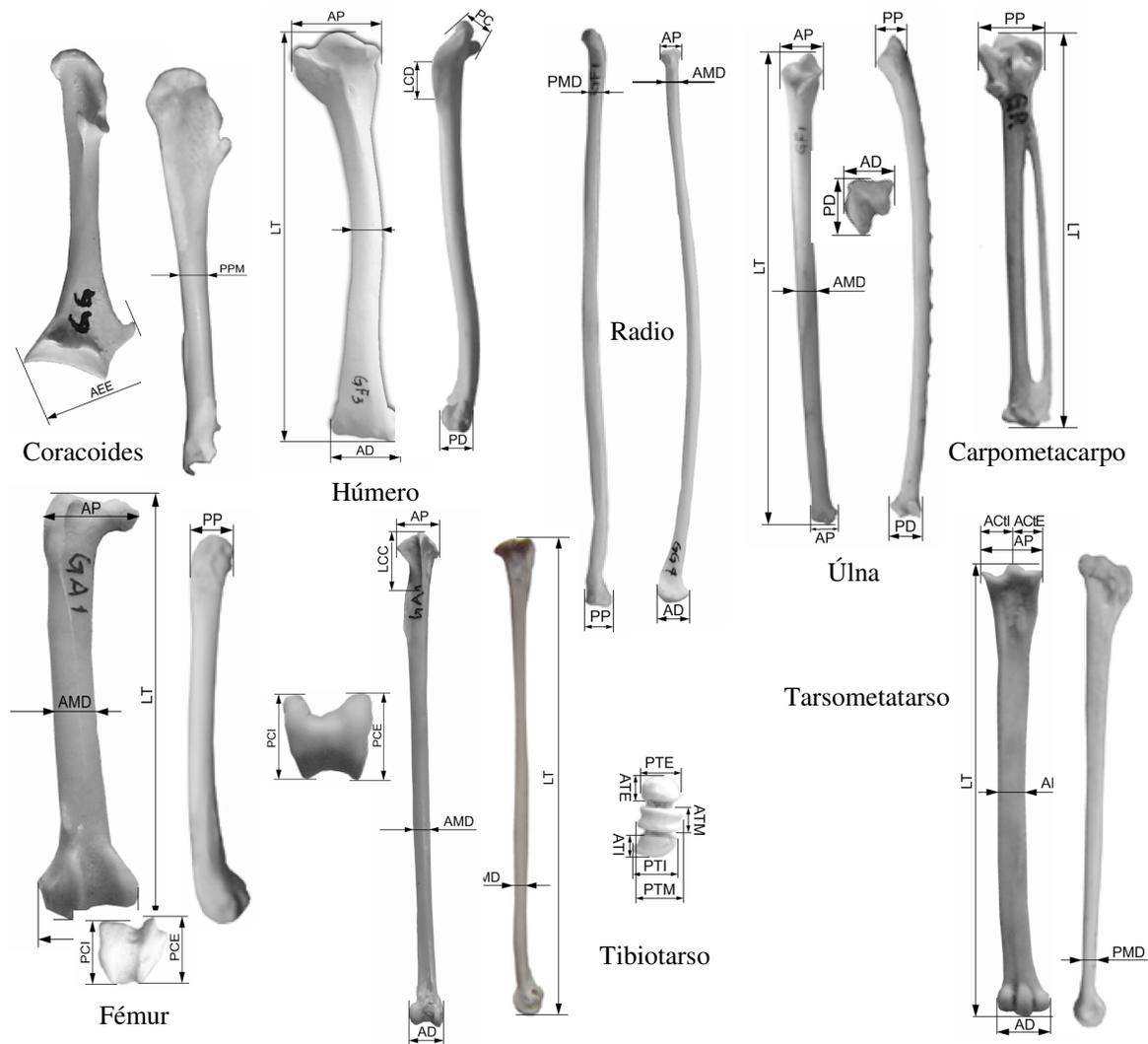


Fig. 2: Variables osteométricas del esqueleto apendicular tomadas en las especies de garzas (*Ardeidae*) incluidas en el presente estudio.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los valores obtenidos para cada variable osteométrica se muestran en las tablas 1–2. Los resultados para la longitud total del cráneo, la caja craneana y el pico son consistentemente inferiores a los registrados por Dubale y Mansuri (1969) en la India, posiblemente como reflejo de las diferencias subspecíficas entre la subespecie nominal y *B. ibis coromandus* que es la que aparece en la región asiática suroriental y Australia.

El ordenamiento exploratorio de las especies a partir de las medidas craneales absolutas muestra que los tres primeros factores explican más del 80 % de la variación pero la mayor parte de ellos están

relacionados con medidas lineales que dependen estrechamente del tamaño de la especie. Si se emplean los huesos de las extremidades (patas y alas) se obtiene un patrón similar con diferentes orientaciones (Fig. 3). Las variables que más aportan a la diferenciación son aquellas longitudes lineales directamente relacionadas a la talla de las especies (Tabla 3).

El cráneo es la estructura donde aparecen las más evidentes diferencias interespecíficas. Esta es una de las regiones del esqueleto más importantes para los estudios filogenéticos y ecomorfológicos ya que refleja marcadamente las diferencias relacionadas con la ecología trófica, el desarrollo del cerebro y

Tabla 1 Estadísticos descriptivos de las variables osteométricas (mm) medidas en el cráneo y esqueleto axial de la Garza Ganadera (*Bubulcus ibis*) ( $n = 18$ ).

Hueso	Medida	Media	Rango	ES	Hueso	Medida	Media	Rango	ES
Cráneo y esqueleto axial					Extremidades anteriores (cont.)				
Pelvis	LT	45,54	40,20–51,40	0,649	Radio	AMD	2,24	2,05–2,45	0,02
	AIA	18,76	17,05–20,15	0,207		PMD	1,80	1,60–2,10	0,03
	AUC	11,46	10,65–12,70	0,129		AP	3,84	3,35–4,20	0,05
	LC	28,56	25,45–31,50	0,429		PP	4,09	3,80–4,50	0,05
	LFII	8,74	7,70–9,80	0,135		AD	6,11	5,70–6,60	0,05
	AIIZ	8,83	7,80–9,75	0,120		Carpo- meta- carpo	LT	47,53	43,45–52,20
Cráneo	AIC	21,60	20,60–22,80	0,14	PP		9,22	8,55–10,10	0,08
	AIN	11,74	7,35–70,60	3,46	Extremidades posteriores				
	LP	59,24	51,25–101,00	2,70	Fémur	LT	52,82	48,60–56,00	0,41
	LC	39,60	37,05–41,80	0,38		AP	8,73	8,00–9,40	0,09
	LO	15,12	13,75–16,55	0,18		AMD	4,04	3,70–4,70	0,05
	APN	11,17	10,50–11,90	0,11		AD	8,56	8,05–9,05	0,07
	AIO	13,76	12,10–15,65	0,24		PP	5,97	5,15–7,15	0,11
	APO	22,38	21,15–23,85	0,18		PCE	7,94	7,45–8,80	0,09
	APpo	23,87	22,90–25,10	0,13	PCI	6,87	5,85–7,60	0,11	
	LT	99,06	88,45–141,75	3,03	Tibio- tarso	LT	114,43	106,35–134,20	1,59
Esternón	LCE	50,95	44,35–57,95	0,88		PMD	3,41	3,00–4,40	0,09
	APec	27,16	25,50–29,20	0,29		AMD	3,94	3,50–4,30	0,05
	AM	20,69	19,45–22,30	0,23		AP	7,42	6,90–7,80	0,27
Escápula	AP	7,45	6,75–8,20	0,09		LCC	14,06	10,95–16,65	0,39
	AMC	3,13	2,85–3,45	0,04		AD	7,48	6,90–8,05	0,07
	PFG	2,01	1,80–2,20	0,02	PCE	7,50	6,80–8,55	0,10	
Cora- coides	AEE	15,10	13,60–16,35	0,18	PCI	7,64	7,10–8,45	0,10	
	PPM	2,76	2,45–3,10	0,04	Tarso- meta- tarso	LT	79,02	71,60–95,95	1,22
Extremidades anteriores						AP	8,56	8,05–9,20	0,08
Húmero	LT	90,78	81,35–95,30	0,79		AD	8,83	8,35–9,60	0,09
	AMD	5,59	4,90–6,70	0,09		AMD	20,58	3,20–307,00	16,85
	PMD	4,79	4,40–5,20	0,05		ACtE	4,22	3,85–4,65	0,06
	AD	12,24	11,20–13,30	0,12		ACtI	4,37	3,90–5,00	0,07
	PD	6,70	6,15–7,64	0,09		PMD	2,74	2,45–3,40	0,05
	AP	14,30	13,10–15,30	0,12		ATM	2,55	2,30–2,85	0,04
	PC	4,53	3,95–8,60	0,25		PTM	4,68	4,20–5,05	0,06
	LCD	15,04	13,40–16,85	0,21		ATI	2,62	2,30–3,30	0,06
Ulna	LT	104,33	94,90–111,75	1,02	PTI	4,50	4,15–4,95	0,05	
	AMD	4,08	3,60–4,80	0,06	ATE	2,61	2,10–3,30	0,07	
	AP	8,45	7,75–9,00	0,08	PTE	4,62	4,30–4,95	0,05	
	PP	6,67	6,10–7,40	0,08					
	AD	6,00	5,30–7,00	0,10					
	PD	6,42	5,80–7,00	0,09					

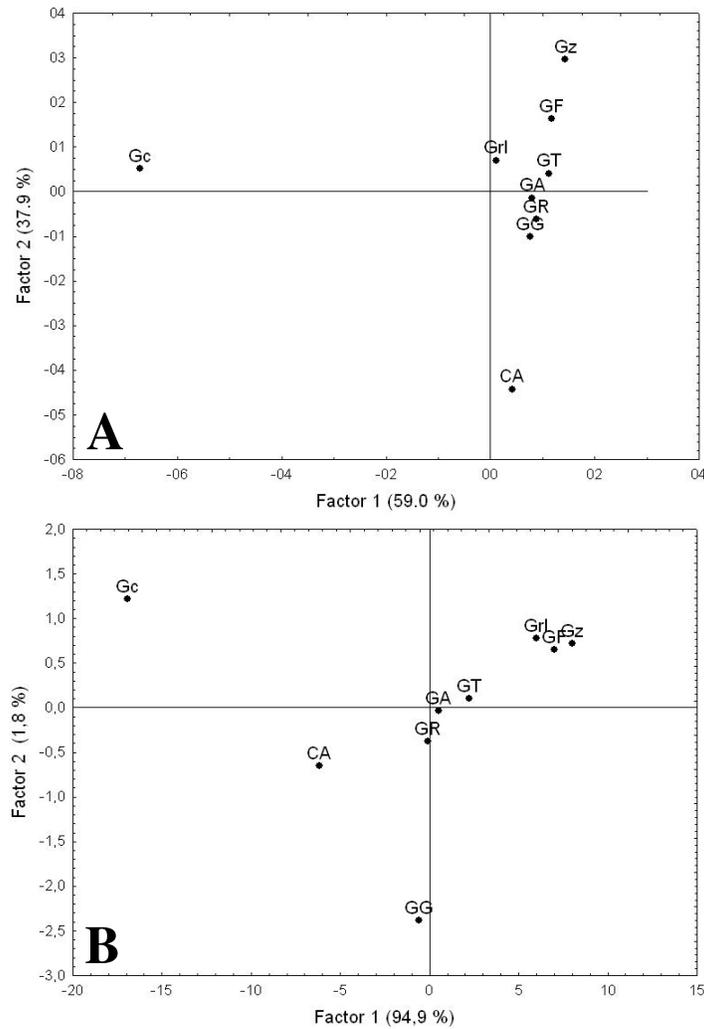


Fig. 3. Resultado del ordenamiento realizado entre nueve especies de garzas (Ardeidae) a partir de diez variables craneanas (A) y 49 variables de las extremidades (B) relativizadas en función del peso promedio de la especie (GA: *E. caerulea*, GT: *E. tricolor*, GR: *E. thula*, Gz: *A. alba*, CA: *B. virescens*, GF: *N. nycticorax*, Grl: *N. violácea*, y Gc: *I. exilis*).

los principales órganos de los sentidos (Hanken y Throrogood 1993). La forma de los picos de las garzas medianas (Garza de Vientre Blanco, Garza de Rizos, y Garza Azul) son semejantes. En el Guanabá de la Florida tanto la maxila como la rama mandibular inferior son más robustos y el ancho de la caja encefálica es mayor comparado con el resto de las garzas. Estas características ya habían sido señaladas por Adams (1955) en un estudio morfométrico de la especie a partir de la medida de las dimensiones osteológicas del pico.

El ensanchamiento del cráneo en los guanabaes probablemente esté relacionado con las grandes

dimensiones de los globos oculares como una adaptación al forrajeo nocturno. Esto también puede estar relacionado con la mayor profundidad del surco medio del hueso frontal. Según Adams (1955) el tamaño de los orificios nasales y el surco que los continúa hacia delante son remanentes de antiguos orificios nasales mucho mayores. El desarrollo de las crestas occipitales refleja el tamaño del cráneo y de las presas que ingieren, a través del desarrollo de la musculatura. En las garzas, es probable que las características osteológicas y musculares del cráneo y la cabeza se relacionen con las conductas de alimentación específicas que realizan con mayor fre-

Tabla 3. Aporte de cada variable osteométrica relativa a los factores obtenidos por la ordenación en las nueve especies de garzas (Ardeidae), incluidas en el análisis.

Carácter	Factor 1	Factor 2
Variables craneanas (todas)		
LTO	0,053	0,152
LTP	0,054	0,137
AN	0,056	0,151
ALN	0,056	0,132
AP1	0,058	0,146
AO	0,110	0,057
AP3	0,115	0,055
AP2	0,117	0,056
AF	0,118	0,049
ALC	0,130	0,035
LTC	0,133	0,030
Valor Propio	6,493	4,165
% Var	59,0	37,865
Variables de las extremidades		
PP (Ulna)	0,0167	0,001
ATE (Tarsometatarso)	0,0153	0,023
AMD (Tarsometatarso)	0,0022	0,494
AP (Radio)	0,0167	0,003
LT (Pelvis)	0,0166	0,003
PP (Húmero)	0,0162	0,024
PMD (Húmero)	0,0158	0,036
PD (Húmero)	0,0167	0,002
LT (Húmero)	0,0167	0,000
AMD (Húmero)	0,0159	0,028
AD (Húmero)	0,0167	0,002
AM (Esternón)	0,0153	0,039
Valor propio	59,809	1,161
% Var	94,9	1,843

cuencia cada especie.

Entre las especies analizadas las proporciones de cada hueso del ala respecto a la longitud total de la extremidad fueron muy constantes, con diferencias menores al 4 %. Las proporciones entre los huesos componentes de las patas mostraron mayores diferencias entre especies. El tibiotarso fue el de proporciones más constantes (33–38 %), mientras que el femur varió entre 18–28 % de la extremidad. El tarsometatarso varió en relación inversa al femur. Las especies más “primitivas”: el Guanábá de la Florida, Aguaitacaimán y Garcita, presentaron los fémures mayores, entre 26,7–28,5 de la extremidad,

relacionado a sus hábitos menos vadeadores. Katzir *et al.* (2001) comprobaron, en experimentos de equilibrio, que existía una correlación positiva entre las longitudes del tibiotarso y el tarsometatarso con la amplitud del movimiento en las perchas.

Los segmentos proximales de los huesos largos son importantes en la velocidad y características de la locomoción al ser los sitios de inserción de los músculos responsables del movimiento (Raikow 1985). La existencia de un fémur corto, significa que los músculos que mueven este hueso con respecto a la articulación, actúan a corta distancia y pueden contraer la extremidad potentemente. Un fémur corto se mueve con gran poder y oscila al resto de la extremidad, de forma que incrementa la velocidad de la carrera más eficientemente, lo cual amplía, posiblemente, el espacio de búsqueda (Hinchliffe y Johnson 1980, Barbosa 1993).

Tradicionalmente, en la etapa donde se han realizado la mayoría de los trabajos de osteología de este grupo, los estudios en este campo se desarrollaban empleando técnicas de análisis multivariados aplicadas a mediciones de distancias lineales. En la actualidad se ha desarrollado un potente aparato matemático—estadístico para la descripción de estructuras morfológicas y sus variaciones, que han dado lugar a la morfometría geométrica (i.e., Bookstein 1991, 1996, Dryden y Mardia 1998, Monteiro *et al.* 2000). Según este enfoque la configuración espacial relativa de puntos morfológicos críticos (*landmark points*) homólogos entre especies o individuos, debe proveer información más precisa de patrones morfogenéticos y evolutivos que la obtenida por medidas lineales que carecen de interrelaciones espaciales (Rohlf 2000). Un re-análisis de lo que se conoce de las características óseas de las zancudas a la luz de estas nuevas técnicas de análisis posiblemente contribuirá grandemente al esclarecimiento de la controvertida filogenia del grupo.

#### AGRADECIMIENTOS

A Martín Acosta Cruz y José Luis Ponce de León por la colecta de los ejemplares y la ayuda en su preparación. A Orlando Torres por su detallada revisión al manuscrito.

#### LITERATURA CITADA

- ACOSTA, M., L. MUGICA, Y P. MARTÍNEZ. 1990. Segregación del subnicho trófico en seis especies de ciconiformes cubanos. *Ciencias Biológicas* 23: 68–81.
- ACOSTA, M., L. MUGICA, Y S. VALDÉS. 1994. Estructura trófica de una comunidad de aves acuáticas.

- cas. *Ciencias Biológicas* 27:24–44.
- ACOSTA, M., A. DE LA C. 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* 16:109–122.
- ACOSTA, M., A. DE LA C. LÓPEZ, Y L. MUGICA. 2003. Relación entre la morfología del pico y la segregación trófica de las especies en la comunidad de aves acuáticas del agroecosistema arrocero. *Biología* 17: 31–41.
- ADAMS, C. T. 1955. Comparative osteology of the Night Herons. *Condor* 57: 55–57.
- BARBOSA, A. 1993. Morphometric variation of the hindlimb of waders and its evolutionary implications. *Ardeola* 40: 65–75.
- BARBOSA, A., Y E. MORENO. 1999. Hindlimb morphology and locomotion performance in waders. An evolutionary approach. *Biological Journal of the Linnean Society* 67:313–330.
- BECKER, A. D. 1985. Fossil herons (Aves: Ardeidae) of the late Miocene and Early Pliocene of Florida. *Journal of Vertebrate Paleontology* 5:24–31.
- BOEV, Z. N. 1989. Morphometrical characteristics of the adaptation in relation to the getting of food of the Herons (Aves: Ardeidae). *Acta Zoologica Bulgarica* 37:49–62.
- BOOKSTEIN, F. L. 1991. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge University Press, London.
- BOOKSTEIN, F. L. 1996. Combining the tools of geometric morphometrics. Pp. 131–151 *en* Advances in morphometrics (L. F. Marcus, M. Corti, A. Loy, G. Naylor, y D. E. Slice, eds.). Plenum Press, New York.
- BROWDER, J. A. 1973. Studies on the feeding ecology and morphological variation of the Cattle Egret *Bubulcus ibis* (Linnaeus) (Aves: Ardeidae). Unpubl. master's thesis, University of Miami, Coral Gables, FL.
- CRACRAFT, J. 1967. On the systematic position of the Boat-billed Heron. *Auk* 84:529–533.
- COHEN, A., Y D. SERJEANTSON. 1996. A manual for the identification of bird bones from archaeological sites. Edic. revisada. Archetype Publications Ltd., London.
- DICKERMAN, R. W. 1971. Systematic position of the Boat-billed Heron. *Ardea* 59:11–16.
- DRYDEN, I. L., Y K. V. MARDIA. 1998. Statistical shape analysis. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- DUBALE, M. S., Y A. P. MANSURI. 1969. A comparative account of the dimensions of bony elements of the feeding apparatus of certain herons (Family Ardeidae). *Proceedings of the National Academy of Sciences of India* 39(B):226–232.
- FEDUCCIA, A. 1976. Osteological evidence for shorebird affinities of the flamingos. *Auk* 93:587–601.
- FISHER, H. I. 1944. The skulls of the Cathartid vultures. *Condor* 46:272–296.
- GOODMAN, D. C., Y H. I. FISHER. 1962. Functional anatomy of the feeding apparatus in waterfowl (Aves: Anatidae). Southern Illinois Press, Carbondale, IL.
- HARTMAN, F. A. 1955. Heart weight in birds. *Condor* 57:221–238.
- HANKEN, J., Y P. THOROGOOD. 1993. Evolution and development of the vertebrate skull—the role of pattern formation. *Trends in Ecology and Evolution* 8:9–15.
- HINCHLIFFE, J. R., Y D. R. JOHNSON. 1980. The development of the vertebrate limb. An approach through experiment, genetics and evolution. Clarendon Press, Oxford, UK.
- KATZIR, G., E. SCHECHTMAN, N. CARMIL, Y D. WEIHS. 2001. Head stabilization in herons. *Journal of Comparative Physiology A* 187:423–432.
- MCCRACKEN, K. G., Y F. H. SHELDON. 1998. Molecular and osteological heron phylogenies: sources of incongruence. *Auk* 115:127–141.
- MONTEIRO, L. R., B. BORDIN, Y S. F. DOS REIS. 2000. Shape distances, shape spaces, and the comparison of morphometric methods. *Trends in Ecology and Evolution* 15:217–220.
- PAYNE, R. B., Y C. J. RISLEY. 1976. Systematic and evolutionary relationships among the herons (Ardeidae). *Miscellaneous Publications of the University of Michigan Museum of Zoology* 150: 1–115.
- RAIKOW, R. J. 1985. The locomotor system. Pp. 57–147 *en* Form and function in birds (A. S. King y J. McLelland, eds.). Academic Press, London.
- ROHLF, F. J. 2000. On the use of shape spaces to compare morphometric methods. *Hystrix, Italian Journal of Mammalogy (New Series)* 11:8–24.
- SHELDON, F. H. 1987. Phylogeny of herons estimated from DNA-DNA hybridization data. *Auk* 104: 97–108.