

**IDENTIFICACIÓN DE LOS EVENTOS DE MUDA Y REPRODUCCIÓN EN AVES
PASSERIFORMES Y SU RELACIÓN CON LAS ÉPOCAS CLIMÁTICAS, EN EL
BOSQUE SECO TROPICAL DEL NORTE DEL TOLIMA**

NORVEY ALLENDY VEGA CORTÉS

**Trabajo de grado presentado como requisito para obtener el título de
Biólogo**

Director

SERGIO LOSADA PRADO

Doctor en biodiversidad y conservación

Codirector

MIGUEL CESAR MORENO PALACIOS

Magister en Ciencias Biológicas

UNIVERSIDAD DEL TOLIMA

FACULTAD DE CIENCIAS

PROGRAMA DE BIOLOGÍA

IBAGUÉ-TOLIMA

2017



FACULTAD DE CIENCIAS
PROGRAMA DE BIOLOGÍA

ACTA DE SUSTENTACIÓN DE TRABAJO DE GRADO

TÍTULO IDENTIFICACIÓN DE LOS EVENTOS DE MUDA Y REPRODUCCIÓN
EN AVES PASSERIFORMES Y SU RELACIÓN CON LAS ÉPOCAS
CLIMÁTICAS, EN EL BOSQUE SECO TROPICAL DEL NORTE DEL TOLIMA

AUTORES Norvey Allendy Vega Cortés (070100252011)

DIRECTOR Sergio Losada Prado
CO-DIRECTOR Miguel César Moreno Palacios

JURADOS: Gustavo Fabián Pacheco Vargas (Universidad del Tolima)
Héctor Fabio Cruz (Universidad Nacional de Colombia)

CALIFICACIÓN 4.7

APROBADO

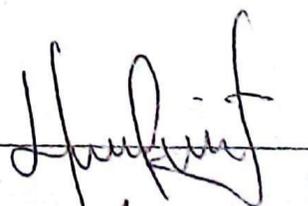
REPROBADO

OBSERVACIONES _____

FIRMAS



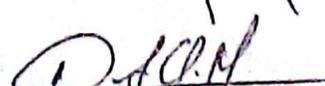
JURADO 1.



JURADO 2.



Director del trabajo



Director del Programa (ad hoc)

Ciudad y fecha: Ibagué, 10 de noviembre de 2017

AGRADECIMIENTOS

Primero que todo agradezco a mi Padre por ser quien me ha dado la oportunidad de estudio y por ser mi apoyo constante. A mi madre y hermanas porque siempre han contribuido a formarme como persona y como profesional responsable.

Agradezco cordialmente a todo el personal del Laboratorio de Investigación en Zoología de la Universidad del Tolima, por permitirme ingresar y hacer parte de su grupo de trabajo. Gracias a la profesora Gladys Reinoso, máxima autoridad del laboratorio, por su calidad humana y profesional, al profesor Sergio Losada Prado, director de tesis, por su tiempo y consejos empleados para llevar a cabo este trabajo.

También agradezco al profesor Miguel Moreno Palacios, profesor de la Universidad de Ibagué y codirector del presente trabajo, por sus correcciones y consejos a la hora de escribir. Además, por facilitarme el suficiente material bibliográfico para poder discutir mis resultados.

Un especial agradecimiento a la magister Azucena Ramírez por sus directrices a la hora de realizar el taller de socialización en colegios de Armero Guayabal. También al profesor Jorge García por facilitarme material fotográfico para completar uno de los objetivos del presente trabajo.

Agradezco a la Institución Educativa Técnica Instituto Armero, a su coordinador académico, a la profesora Argenis Contreras directora del grado sexto por permitirme realizar el taller de socialización de aves con sus alumnos.

RESUMEN

La muda y la reproducción son eventos importantes en la vida de un ave y demandan una alta cantidad de energía para ser desarrollados. La relación de ambos eventos aún es desconocida para gran parte de las aves tropicales pero se sabe que pueden solaparse y a su vez coincidir con las temporadas donde el alimento abunda en el ambiente. En este trabajo se busca identificar la relación que existe entre los eventos de muda con los ciclos reproductivos de aves Passeriformes del bosque seco tropical en el norte del Tolima, durante las temporadas secas y lluviosas. Se instalaron 10 redes de niebla en el Centro Universitario Regional del Norte de la Universidad del Tolima, ubicado en el municipio de Armero-Guayabal. Se realizaron varios muestreos en época seca y época lluviosa, cada uno abarcando tres días consecutivos logrando un esfuerzo de 150 horas/red por muestreo.

Se buscó parches de incubación y protuberancias cloacales en individuos capturados, asignándose una categoría específica según el grado de desarrollo. Además, se buscaron cañones en los grupos de plumas corporales categorizándose cada individuo desde muda ausente hasta muda alta. Adicionalmente, se revisaron y fotografiaron las plumas de vuelo para otorgar una edad aproximada a cada individuo. Se encontró que las aves presentan periodos reproductivos prolongados, iniciándose entre los meses de septiembre y octubre hasta marzo o mayo en algunas especies. Fueron pocos los individuos capturados que tuvieron muda en plumas de vuelo. Sólo se encontró solapamiento en tres especies asociado a las épocas más lluviosas del año.

Palabras clave: muda, aves neotropicales, Bosque Seco Tropical, parche de incubación, protuberancia cloacal.

ABSTRACT

Molt and breeding are very important events in a bird's life and both of them spend big amounts of energy to be developed. The relation of these events is not completely understood in tropical birds, but it is known that both events can be overlapped, even more when food sources are available in the zone. The goal of this study is to identify the relation between molt events and breeding cycles of some Passeriformes living in the dry tropical forest in the north of Tolima, in both dry and wet seasons. To make it possible, 10 mist nets were installed inside the 'Centro Universitario Regional del Norte de la Universidad del Tolima' which is located in the village called Armero-Guayabal. Dates were collected in dry and wet periods, each one including three consecutive days to reach a total of 150 hours/web by trip.

Breeding patch was looked for females and cloacal protuberance in males, each individual was categorized according the grade of development of the breeding character. Every group of feathers in the body was reviewed in order to find new feathers emerging, according to the amount of new feathers individuals were categorized as no molt till high molt. Additionally, flight feathers were revised to find new feathers growing, some photos were taken in both wings to be able to age every individual. As a matter of results, it was found that birds present extended breeding periods, mainly started in September and October till March or May in some species. In case of flight molt, there were just a few individuals caught while molting flight feathers, no more than two or three individuals per species. Finally, the relation between body molt and breeding periods showed important overlapping in three species, all of them linked to rainy months in the year.

Keywords: Molt, Neotropical birds, Dry tropical forest, Breeding patch, Cloacal protuberance.

CONTENIDO

	Pág.
INTRODUCCIÓN	17
1. OBJETIVOS	17
1.1 OBJETIVO GENERAL.....	17
1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	17
2. MARCO TEÓRICO	18
2.1 EL CICLO ANUAL EN LAS AVES	18
2.2 ¿EN QUÉ CONSISTE LA MUDA?	18
2.3 ESTUDIO DE LA MUDA: DISCUSION DE CONCEPTOS Y SUS USOS ACTUALES	19
2.3.1 Variables estudiadas en una muda.....	23
2.4 MUDA REPORTADA EN PASSERIFORMES	25
2.5 RELACIÓN DE MUDA Y PERIODOS DE REPRODUCCIÓN EN EL CICLO ANUAL DE LAS AVES	25
2.6 ANTECEDENTES: SITUACIÓN ACTUAL DEL ESTUDIO DE LA MUDA Y REPRODUCCIÓN EN AVES NEOTROPICALES	27
3. METODOLOGÍA	30
3.1 ÁREA DE ESTUDIO.....	30
3.2 CAPTURA Y PROCESAMIENTO DE AVES	31
3.2.1 Observación de caracteres reproductivos.....	32
3.2.2 Determinación de las épocas de muda.....	32
3.2.3 Relación entre la muda y los eventos reproductivos.....	34
3.3 DATOS DE PRECIPITACIÓN	34
3.4 ANÁLISIS DE LOS DATOS.....	35
3.5 ESPECIES FOCALES.....	32
3.6 TALLERES DE EDUCACIÓN Y CARTILLA DE AVES	36

4. RESULTADOS	39
4.1 OBSERVACIÓN DE LOS CARACTERES REPRODUCTIVOS	39
4.1.1 Caracteres reproductivos por familia	39
4.1.2 Caracteres reproductivos agrupados por categoría ecológica	46
4.1.3 Caracteres reproductivos agrupados por gremio trófico	50
4.2 EVENTOS DE MUDA.....	53
4.2.1 Muda corporal: Estacionalidad de muda.....	54
4.2.2 Muda en plumas de vuelo y edad	55
4.3 RELACIÓN ENTRE MUDA Y REPRODUCCIÓN.....	100
5. DISCUSIÓN	131
5.1 OBSERVACIÓN DE LOS CARACTERES REPRODUCTIVOS	131
5.2 EVENTOS DE MUDA.....	136
5.3 RELACIÓN ENTRE MUDA Y REPRODUCCIÓN.....	145
6. CONCLUSIONES	149
RECOMENDACIONES	150
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	155
ANEXOS	158

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa del área de estudio ubicada en el municipio de Armero-Guayabal (Tolima).....	30
Figura 2. Eventos reproductivos de la especie perteneciente a la familia Parulidae. Protuberancia cloacal (PC), parche de incubación (PI). Los números que aparecen en la parte superior de cada barra, corresponden al número total de individuos capturados por mes.	40
Figura 3. Eventos reproductivos de la especie perteneciente a la familia Vireonidae. Protuberancia cloacal (PC), parche de incubación (PI). Los números que aparecen en la parte superior de cada barra, corresponden al número total de individuos capturados por mes.	41
Figura 4. Eventos reproductivos de las especies pertenecientes a la familia Thamnophilidae. Protuberancia cloacal (PC), parche de incubación (PI). Los números que aparecen en la parte superior de cada barra, corresponden al número total de individuos capturados por mes.....	42
Figura 5. Eventos reproductivos de las especies pertenecientes a la familia Pipridae. Protuberancia cloacal (PC), parche de incubación (PI). Los números que aparecen en la parte superior de cada barra, corresponden al número total de individuos capturados por mes.	43
Figura 6. Eventos reproductivos de las especies pertenecientes a la familia Tyrannidae. Protuberancia cloacal (PC), parche de incubación (PI). Los números que aparecen en la parte superior de cada barra, corresponden al número total de individuos capturados por mes.	44
Figura 7. Eventos reproductivos de las especies pertenecientes a la familia Thraupidae. A) Parche de incubación; B) Protuberancia cloacal. Los números que aparecen en la parte superior de cada barra, corresponden al número total de individuos capturados por mes.	45
Figura 8. Comparación de los eventos reproductivos entre las especies pertenecientes a la Categoría Ecológica II. A) Parche de incubación; B) Protuberancia cloacal. Los	

números que aparecen en la parte superior de cada barra, corresponden al número total de individuos capturados por mes..... 47

Figura 9. Comparación de los eventos reproductivos entre las especies pertenecientes a la Categoría Ecológica III. A) Parche de incubación; B) Protuberancia cloacal. Los números que aparecen en la parte superior de cada barra, corresponden al número total de individuos capturados por mes..... 49

Figura 10. Comparación de los eventos reproductivos entre las especies pertenecientes al gremio frugívoro. Protuberancia cloacal (PC), parche de incubación (PI). Los números que aparecen en la parte superior de cada barra, corresponden al número total de individuos capturados por mes..... 50

Figura 11. Comparación de los eventos reproductivos entre las especies pertenecientes al gremio granívoro. A) Parche de incubación; B) Protuberancia cloacal. Los números que aparecen en la parte superior de cada barra, corresponden al número total de individuos capturados por mes..... 51

Figura 12. Comparación de los eventos reproductivos entre las especies pertenecientes al gremio insectívoro. A) Parche de incubación; B) Protuberancia cloacal. Los números que aparecen en la parte superior de cada barra, corresponden al número total de individuos capturados por mes..... 52

Figura 13. Comparación de los eventos reproductivos entre las especies pertenecientes al gremio omnívoro. Protuberancia cloacal (PC), parche de incubación (PI). Los números que aparecen en la parte superior de cada barra, corresponden al número total de individuos capturados por mes..... 53

Figura 14. Comparación de la muda corporal entre juveniles y adultos para las 16 especies evaluadas en el bosque seco tropical de Tolima. Se incluye la curva de precipitación mensual de la zona obtenida con los datos de los últimos 30 años. 54

Figura 15. Individuos de *B. rufifrons* realizando la segunda muda prebásica, ambos capturados en agosto de 2016. A) Individuo mudando primarias y B) Individuo con muda preformativa más avanzada. En ambos se señalan las plumas juveniles retenidas. 56

Figura 16. Individuos de *B. ruffifrons* capturados en agosto de 2016. Plumaje formativo, aves de primer ciclo (FCF). En la imagen se señalan las plumas grises en la cabeza. 58

Figura 17. Ala derecha de un individuo juvenil de <i>H. flavipes</i> luciendo su primer plumaje básico. Ave capturada en agosto de 2016	60
Figura 18. Individuos adultos de <i>H. flavipes</i> capturados en agosto de 2016. A) Ala derecha de un ave con plumaje formativo y B) Ala derecha de adulto haciendo su segunda muda prebásica, se señalan las secundarias retenidas.	61
Figura 19. Plumas de vuelo del ala derecha en dos machos de <i>F. grisea</i> capturados durante el mes de marzo (2016). Las flechas indican plumas retenidas.....	64
Figura 20. Plumas de vuelo del ala derecha en una hembra de <i>F. grisea</i> capturada durante el mes de marzo (2016). Las plumas reemplazadas están señaladas en rojo. 65	65
Figura 21. Ala derecha e izquierda de una hembra adulta capturada en agosto de 2016. Las rémiges mudadas son señaladas con flechas.	66
Figura 22. Plumas de vuelo del ala derecha de una hembra de <i>T. doliatus</i> . Capturada en mayo (2016). Coberteras mayores internas emergiendo	68
Figura 23. Individuo de <i>T. doliatus</i> luciendo un plumaje formativo capturado en agosto (2016). A) Plumaje corporal en posición lateral; B) plumas de vuelo del ala derecha... 69	69
Figura 24. Ala derecha de un individuo macho de <i>T. doliatus</i> capturado en el mes de agosto (2016). Nótese la ausencia de gran parte de las coberteras mayores.....	71
Figura 25. Ala derecha de dos individuos de <i>T. doliatus</i> capturados en septiembre de 2015. Hembra y macho respectivamente.....	71
Figura 26. Individuos de <i>C. lanceolata</i> capturados en octubre 2015. A) Ala derecha de un macho adulto mostrando cañones en crecimiento en las coberteras mayores (muda prebásica definitiva); B) macho con plumaje formativo	74
Figura 27. Individuos de <i>C. lanceolata</i> capturados en 2016: A) Macho adulto marzo; B) Hembra adulta marzo y C) macho adulto mayo	75
Figura 28. Ala derecha de dos individuos de <i>M. manacus</i> capturados en marzo y mayo (2016). A) Hembra adulta con código DCB; B) Macho adulto con código DCB.....	77
Figura 29. Ala derecha de un macho juvenil de <i>M. manacus</i> mudando sus plumas de vuelo (primarias internas y coberteras mayores). Muda preformativa. Individuo capturado en marzo (2015).....	78
Figura 30. Ala izquierda de una hembra de <i>M. manacus</i> capturada en septiembre 2015. Ciclo definitivo	79

Figura 31. Ala derecha e izquierda de un individuo de *C. fuscatus* capturado en agosto 2016 llevando a cabo una muda preformativa. Abajo se indican las plumas que aún no han sido mudadas. 80

Figura 32. Ala derecha de dos individuos de *C. fuscatus* capturados en marzo de 2016. Ambos son aves luciendo su plumaje formativo. En la imagen se señalan las plumas juveniles retenidas..... 82

Figura 33. Individuos de *P. murina* capturados durante los muestreos realizados en marzo y mayo de 2016. A) Ala derecha individuo en plumaje formativo; B) Ala derecha de un individuo con plumaje definitivo desconocido; C) Ala izquierda de un individuo con plumaje básico definitivo; D) Alas derecha e izquierda de un individuo con muda preformativa. En cada imagen se señalan las plumas retenidas (si las hay). 85

Figura 34. Ala derecha de varios individuos de *P. murina* capturados en agosto de 2016. En el individuo C, las plumas retenidas están señaladas..... 88

Figura 35. Ala derecha de dos Individuos juveniles de *C. pileatus* capturados en mayo de 2016. Plumaje juvenil, con algunas plumas grises en las coberteras mayores (flechas).
..... 91

Figura 36. Ala derecha de una hembra de *C. pileatus* capturada en marzo de 2016 mostrando plumas de diferentes generaciones. En la imagen se señalan las plumas más recientes..... 92

Figura 37. Ala derecha de un macho de *C. pileatus* mostrando su plumaje básico definitivo capturado en marzo de 2016. S5 y S6 aún faltan por mudarse. 93

Figura 38. Ala derecha de un macho de *R. dimidiatus* capturado en marzo de 2016. Todas las plumas de vuelo son de una misma generación, excepto una de las coberteras primarias (Flecha). 95

Figura 39. Ala derecha de una hembra de *R. dimidiatus* capturada en agosto de 2016. En la imagen se señalan las plumas formativas..... 96

Figura 40. Ala derecha de macho de *R. dimidiatus* capturado en mayo de 2016. Muda en coberteras mayores y rémiges primarias..... 97

Figura 41. Alas derecha e izquierda de un macho de *R. dimidiatus* capturado en agosto de 2016. Muda simétrica. Las flechas indican las plumas que aún no han sido mudadas.
..... 98

Figura 42. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en <i>Basileuterus rufifrons</i>	102
Figura 43. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en <i>Hylophilus flavipes</i>	103
Figura 44. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en <i>Formicivora grisea</i>	106
Figura 45. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en <i>Thamnophilus doliatus</i>	107
Figura 46. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en <i>Chiroxiphia lanceolata</i>	110
Figura 47. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en <i>Manacus manacus</i>	111
Figura 48. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en <i>Cnemotriccus fuscatus</i>	114
Figura 49. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en <i>Phaeomyias murina</i>	115
Figura 50. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en <i>Coryphospingus pileatus</i>	119
Figura 51. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en <i>Ramphocelus dimidiatus</i>	120
Figura 52. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en <i>Saltator striatipectus</i>	121
Figura 53. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en <i>Sporophila funerea</i>	126
Figura 54. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en <i>Sporophila intermedia</i>	127
Figura 55. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en <i>Sporophila minuta</i>	128
Figura 56. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en <i>Sporophila schistacea</i>	129

Figura 57. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en *Volatinia jacarina*..... 130

LISTA DE ANEXOS

Anexo A. Formato de captura para el procesamiento de aves capturadas en campo.	160
Anexo B. Listado de especímenes revisados en la Colección Zoológica de la Universidad del Tolima.....	161
Anexo C. Portada y ficha técnica general usada para cada especie contemplada en la cartilla realizada en el marco del presente estudio.....	163
Anexo D. Taller de socialización realizado en la Institución Educativa Técnica Instituto Armero.	164
Anexo E. Fotografías tomadas durante la realización del taller 'EL MARAVILLOSO MUNDO DE LAS AVES' en la Institución Educativa Técnica Instituto Armero.....	173

INTRODUCCION

Las plumas de las aves son estructuras que necesitan reemplazarse continuamente, esto debido a que constantemente se enfrentan a fenómenos como la abrasión o los rayos UV que las van desgastando (Jenni & Winkler, 1994). Todas las aves deben realizar varias mudas a lo largo de su vida, constituyendo un proceso cíclico que exige una alta cantidad de energía, por lo que el ave requiere alimento suficiente para poder desarrollarlo (Howell, 2000). Además es importante porque mantiene el plumaje en condiciones óptimas y permite diferenciar cohortes y determinar edades dentro de las poblaciones (Jenni & Winkler, 1994; Moreno et al., 2013). Por lo anterior, el estudio de la muda en las aves aporta una idea sobre la edad aproximada de los individuos, lo cual repercute directamente en la elaboración de censos confiables de las poblaciones, aunque aún carecen de datos concisos acerca de sus estrategias y mecanismos de muda (Ryder & Wolfe, 2009).

En aves de regiones templadas, como Europa y Norteamérica, los ciclos de muda han sido ampliamente estudiados; por lo tanto, cuentan con información suficiente y precisa para determinar la edad de las poblaciones (Pyle et al., 1987; Pyle, 1997; Ryder & Wolfe, 2009). Lo anterior debe inspirar a los ornitólogos de países neotropicales como Colombia a plantear y desarrollar más estudios que involucren aspectos de muda y ciclo reproductivo de las especies nativas. Se sabe que las aves de regiones tropicales tienen estrategias diferentes de historia de vida, lo que podría influir en que los eventos de muda varíen respecto a los grupos de zonas templadas (Silveira & Marini, 2012; Svensson & Hedenström 1999; Wolfe et al., 2009).

Por otra parte, los aspectos reproductivos también requieren mayor comprensión en aves neotropicales. Las etapas reproductivas pueden llegar a superponerse con los eventos de muda generalmente en los machos pero es poco común en hembras (Jenny & Winkler, 1994). Sin embargo, son escasas las investigaciones acerca de los efectos que trae para el ave dicha superposición de eventos, aunque si es conocido que ambos eventos ocurran cuando la disponibilidad de alimento es mayor durante el año (Gill, 1986). En consecuencia, la delimitación de los periodos reproductivos en aves del

Neotrópico todavía es superficial, aun así se presume que dichos periodos son distintos respecto a los de aves templadas (Guilarte et al., 2009). Con base en lo anterior, el objetivo de este estudio es dar respuesta al interrogante ¿cómo se relacionan los eventos de muda de aves Passeriformes con sus ciclos reproductivos, en el Bosque Seco Tropical del Norte del Tolima?, teniendo en cuenta las épocas climáticas que presenta esta zona a lo largo del año.

2 OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GENERAL

Identificar la relación existente entre los eventos de muda y ciclos reproductivos de aves Passeriformes durante la época seca y lluviosa en el bosque seco tropical del norte del departamento del Tolima.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Identificar el periodo de reproducción de aves Passeriformes del bosque seco tropical en el norte del departamento del Tolima.

Determinar el ciclo anual de muda a partir de observaciones de muda corporal y descripciones sobre la extensión de muda en especies de aves Passeriformes del bosque seco tropical en el norte del Departamento del Tolima.

Evaluar la relación existente por especie, entre la muda y reproducción de aves Passeriformes del bosque seco tropical en el norte del departamento del Tolima.

Elaborar una cartilla ilustrativa con las aves presentes en el Bosque Seco Tropical del Tolima, en el marco de este estudio.

3 MARCO TEÓRICO

3.1 EL CICLO ANUAL EN LAS AVES.

En aves de zonas tropicales, los ciclos de reproducción y de muda pueden durar más de un año calendario o menos, según sea la especie. Cabe destacar que un ciclo –en términos de muda y plumaje- es el intervalo de tiempo que hay entre el comienzo de un plumaje o muda hasta que este vuelva a aparecer (Humphrey & Parkes, 1959). El ciclo de muda básico en un ave puede ser definido como el tiempo en el cual ocurren las mudas prebásicas (Howell et al., 2003). Por lo anterior, se usa como base las mudas prebásicas, ya que a menudo son anuales y están limitadas a periodos bien definidos incluso para especies tropicales. Para identificar un ciclo de muda, es importante conocer e identificar los límites de muda y las características especiales del plumaje como la forma o el color (Wolfe et al., 2010).

El ciclo de muda se ha estudiado basándose en aves adultas, sin embargo, es posible definir un ciclo reuniendo datos de una especie o población de aves cuyos miembros coincidan en la etapa reproductiva (Humphrey & Parkes, 1959).

3.2 ¿EN QUÉ CONSISTE LA MUDA?

Las plumas, al ser estructuras no permanentes en el cuerpo de las aves, necesitan ser renovadas cada cierto tiempo, para lograrlo, las aves recurren a la muda, un proceso mediante el cual todas las aves renuevan constantemente su plumaje, independientemente si es adulto o juvenil, ya que las plumas sufren un desgaste constante y necesitan ser reparadas (Howell, 2000). Esta nueva generación de plumas surge sin importar el tipo de plumas involucradas ni el tiempo requerido para tal proceso (Humphrey & Parkes, 1959). Para poder identificar si un individuo está mudando de plumaje, se recurre a observar características de las plumas como su textura, forma, color y desgaste (Pyle, 1997). Por eso, la muda es la transición que sufre el ave entre un

plumaje y el siguiente, que puede estar compuesto de una o varias generaciones de plumas, cuya coloración puede diferenciar entre juveniles y adultos. Las características de la muda varían según la edad, el sexo, origen geográfico y está influenciada también por factores ambientales (Humphrey & Parkes, 1959).

El reemplazo de las plumas presenta elevados costos para el ave, estos dependen del número de plumas que van creciendo sincronizadamente (Howell, 2000; Jenni & Winkler, 1994). El ave debe adaptarse fisiológica y comportamentalmente durante el tiempo que dura este proceso, además de tener las suficientes fuentes de alimentación para poder llevar a cabo exitosamente la muda. La muda tiende a disminuir durante los periodos reproductivos porque el ave necesita invertir energía en actividades de copulación, búsqueda de pareja y defensa de territorio (Humphrey & Parkes, 1959). Además, la muda está subordinada también a fenómenos de migración y alimentación (Howell et al., 2003).

3.3 ESTUDIO DE LA MUDA: DISCUSION DE CONCEPTOS Y SUS USOS ACTUALES.

El estudio de la muda en las aves, ha ido tomando fuerza en los últimos años. Muchos autores han tratado de unificar conceptos aplicables para todos los grupos de aves, por lo que han surgido terminologías y nomenclaturas nuevas basadas en otras más antiguas para lograr tal objetivo. A principios del siglo XX, destacan los trabajos realizados por Dwight sobre la relación entre mudas y plumajes y la secuencia de los mismos en aves Passeriformes de los Estados Unidos. Este autor hace alusión a que las aves presentan un plumaje simple y un plumaje compuesto, siendo el primero un producto de muda completa y el segundo el resultado de una muda parcial (Dwight, 1900). Por otra parte, también se refiere a un “plumaje nupcial” que según él, es común en todas las aves adultas y es reemplazado por una “muda postnupcial” directamente después de la época reproductiva.

Respecto a lo anteriormente planteado, Humphrey & Parkes (1959), buscan una manera de recopilar la información conseguida hasta el momento, para formular una

nomenclatura aplicable para las aves en general. Explican que se debe evitar nombrar mudas o plumajes basándose en los factores presentes en la historia de vida de las aves, ya que una terminología independiente aclararía las diferencias entre los ciclos de plumajes. Por otra parte, también recalcan la importancia en nombrar las mudas en torno al plumaje que producen en vez de el que se reemplaza. La nomenclatura propuesta por Humphrey & Parkes relaciona eventos de muda con plumajes, cosa que antes no se había hecho por haber considerado las estaciones como un factor de peso. Estos autores sugieren el empleo de ciertas características para lograr una terminología universal:

- Los términos empleados deben ser independientes a otras terminologías aplicadas en las aves.
- Se deben basar en homologías
- La terminología debe ser adaptable a todas las estrategias de muda
- Debe ser simple y concreta

En la literatura más antigua (Dwight, 1900), la denominación de plumajes y mudas suele hablar de plumajes juveniles, nupciales y no nupciales, refiriéndose a las estaciones que presentan las regiones templadas. Más adelante con los trabajos de Humphrey & Parkes (1959), se reorganizan estas denominaciones con el fin de evitar ambigüedades en los conceptos. Aunque se sigue utilizando el termino de 'plumaje juvenil' para el primer grupo de plumas y 'muda postjuvenil' para nombrar la muda por la cual es reemplazado dicho plumaje, autores como Howell (2000) o Howell et al (2003) agregan nuevos conceptos como se muestra a continuación:

- a. Plumaje básico: es el plumaje que resulta del cambio total de plumas a partir del plumaje juvenil.
- b. Muda prebásica: es la muda por la cual desaparece el plumaje juvenil dando lugar al plumaje básico.
- c. Plumaje alterno: es un tipo de plumaje que presentan algunas aves, el cual sigue después del plumaje básico.

- d. Muda prealterna: tipo de muda por la que se reemplazan parcialmente las plumas del plumaje básico, dando lugar al nuevo plumaje alterno.

Cabe destacar que la muda alterna y su respectivo plumaje, se presentan en aves con dos plumajes por ciclo. Al entender cómo funcionan los plumajes básicos y alternos, es posible conocer y profundizar en las estrategias de muda que tienen las aves (Howell, 2000). El plumaje básico, se reemplaza cada año completamente, mientras que los plumajes alternos, aparecen en aves que están expuestas a factores ambientales que afectan el funcionamiento de sus plumas, por lo tanto, necesitan mudar más veces en un ciclo. Según Howell (2000), existen tres tipos de mudas prealternas:

- a. Mudas prealternas facultativas: cuya extensión varía ampliamente, puede ocurrir en rectrices, plumas de la cabeza y las plumas terciarias.
- b. Mudas prealternas obligadas: las plumas nuevas son diferentes en color y textura en comparación con las reemplazadas.
- c. Mudas prealternas ornamentales: es un subconjunto de mudas prealternas obligadas, las plumas nuevas son diferentes en estructura pero no en color o patrón. Pueden llegar a no tener un equivalente con las plumas de las mudas prebásicas.

Como se ha venido diciendo, el reemplazo de plumas se lleva a cabo por una serie de secuencias alternas entre mudas y plumajes, con las que puede determinarse la edad de los individuos, dichas secuencias fueron propuestas por Howell et al (2003) a partir de descripciones previas hechas por Humphrey & Parkes (1959), descrito anteriormente. Primero el ave sufre una primera muda prebásica que da lugar al primer plumaje básico o juvenil, después el individuo tiene una muda preformativa que puede ser parcial o incompleta y surge un nuevo plumaje llamado plumaje formativo. Posteriormente tiene lugar una primera muda prealterna que produce un primer plumaje alterno, y en muchas especies puede ser parcial. Después aparece una segunda muda prebásica, de la cual surge el segundo plumaje básico o definitivo, que incluye las rémiges y las rectrices. Finalmente el ave sufre una segunda muda prealterna que origina el segundo plumaje alterno, el cual es parcial en algunas especies.

Adicionalmente, Howell et al (2003) identificaron varios tipos de estrategia de muda que puede emplear un ave durante su vida, estas son basadas en las variadas historias de vida y pueden ser:

- a. Estrategia básica simple: Consiste de solo un plumaje por ciclo. La mayoría de los individuos de las especies que presentan esta estrategia, no se reproducen durante su primer año. Además, la segunda muda básica empieza más temprano que en adultos reproductivos.
- b. Estrategia básica compleja: Presente en especies que tienen una o dos mudas de más en el primer ciclo, pero las mudas homologas suceden en ciclos subsecuentes. Son encontrados en bastantes grupos de aves, quizás debido a que el plumaje juvenil crece durante la estación de reproducción mientras que las mudas prebásicas definitivas siguen dicha estación.

El primer ciclo es usualmente más largo que los ciclos definitivos. El plumaje de la cabeza y cuerpo es de menor calidad que el de los ciclos subsecuentes. La razón es que el polluelo al ser susceptible a la depredación necesita tener un plumaje juvenil funcional con el cual pueda alejarse del nido y del peligro. Después sufren una muda con extensión variable para fortalecer sus plumas y que los protege hasta la muda prebásica secundaria. Generalmente la muda inserta en el primer ciclo solo involucra plumas del cuerpo y la cabeza. Se ha notado que la aparición usual de diferencias fenotípicas entre mudas adicionadas al primer ciclo y mudas prebásicas definitivas son evidencia de que tienen orígenes diferentes y por lo tanto no pueden ser homólogas.

- c. Estrategia alterna simple: Estas aves adicionan un plumaje único al primer ciclo y otro es adicionado al ciclo definitivo. La muda insertada en el primer ciclo parece ser homóloga con la muda prealterna del ciclo definitivo. La muda adicionada al primer ciclo ayuda al ave a llegar hasta el ciclo definitivo, esta puede variar ampliamente de su extensión.

- d. Estrategia alterna compleja: Se adicionan dos plumajes al ciclo primario, pero generalmente se agrega uno sólo al ciclo definitivo. Raramente las mudas insertas son completas y son similares a la muda prebásica definitiva. El segundo plumaje inserto ha sido denominado plumaje alterno primario. El plumaje alterno definitivo y el segundo plumaje inserto en el primer ciclo, son homólogos como en los Passeriformes.

3.3.1 Variables estudiadas en una muda: La muda es un proceso que debe ser medido teniendo en cuenta varias características del plumaje, para ello se han determinado ciertas variables que facilitan el estudio en todos los grupos de aves. Una particularidad reportada por Rohwer et al (2009), supone que a medida que el tamaño corporal del ave se incrementa, así mismo aumentará la muda completa de sus plumas. A causa de esto, las plumas mudan de manera diferente entre las aves, así, el estudio de la muda se hace analizando variables como la intensidad, la extensión, la duración, tasa de crecimiento y secuencia de reemplazo, todas ellas permiten definir el patrón de muda que presenta un determinado taxón (Jenni & Winkler, 1994; Moreno-Palacios et al., 2013; Pyle, 1997).

A continuación se hará una breve descripción de cada una de las variables mencionadas anteriormente, resaltando la 'Extensión' que es clave para el desarrollo del presente trabajo.

3.3.1.1 Secuencia de reemplazo: En las alas de las aves se pueden distinguir varios grupos de plumas, los cuales tienen su propia dirección de reemplazo que puede ser distal o proximal (Ginn & Merville, 1983). Las series de muda son inferidas por la dirección en la cual el reemplazamiento de plumas procede, por el reemplazamiento entre pares de plumas vecinas, o la identificación de plumas que marcan el comienzo o el final de una serie de reemplazamiento (Rohwer, 2008).

3.3.1.2 Intensidad de muda: Según Rohwer (2008), las primarias son mudadas como una serie simple en los Passeriformes. La pérdida de P1 marca el inicio de la muda, la primaria más externa usualmente vuelve a crecer después o un poco antes de que las secundarias y rectrices terminen su crecimiento. La intensidad de muda es muy variable dentro de las especies, lo cual la convierte en una variable clave de estudio.

3.3.1.3 Extensión de muda: La extensión de la muda hace referencia a los grupos de plumas que se reemplazan durante cierta muda (Pyle, 1997). Este autor, recomienda usar los límites de muda, que son límites que se aprecian entre las plumas reemplazadas y las plumas retenidas en el plumaje del ave. Con base a los grupos de plumas que se reemplazan en cada muda, se han determinado varios tipos de muda según su extensión, las cuales son mostradas en la Tabla 1:

Tabla 1. Tipo y extensión de la muda según Pyle (1997). Tomado de Moreno-Palacios et al, (2013).

TIPO DE MUDA	PLUMAS DEL CUERPO	PLUMAS DE VUELO
Ausente	Ninguna	Ninguna
Limitada	Algunas pero no todas	Ninguna
Parcial	La mayoría o todas	Ninguna o terciarias/ rectrices centrales
Incompleta	Todas	Algunas
Completa	Todas	Todas

Las mudas básicas usualmente cambian todas sus plumas, es decir, son completas en su extensión, por lo tanto Pyle habla de una sola generación de plumas. Por otra parte, hay aves en las que se aprecian plumas de distintos plumajes (dos generaciones de plumas), esto se debe a que algunas mudas suplementarias son parciales o incompletas. Es en esta situación, donde son útiles los límites de muda para poder otorgar una edad aproximada a las aves (Jenny & Winkler, 1994).

3.4 MUDA REPORTADA EN PASSERIFORMES.

Según los datos obtenidos por Yuri y Rohwer (1997), la muda completa de los Passeriformes del trópico es similar entre las familias, teniendo en cuenta que la mayoría de las especies de este orden presentan 10 plumas primarias y que la muda comienza casi siempre desde la P1 hasta la P10 (Sick, 1997 citado en Silveira, 2011). El primer plumaje que adquieren las aves juveniles aun estando en el nido se denomina plumaje juvenil, el cual es resultado de una muda completa de las plumas. En individuos adultos, la muda puede ser prenupcial o postnupcial, y puede involucrar todas las plumas del cuerpo o tan solo algunas (Sick, 1997 citado en Silveira, 2011). En la mayoría de las especies de aves Paseriformes, los adultos suelen mudar todas las plumas anualmente, por el contrario, los juveniles renuevan durante su primer año de vida solo una parte del plumaje juvenil generado en el nido, llevando a cabo lo que se denomina una muda parcial postjuvenil (Jenni & Winkler, 1994).

3.5 RELACIÓN DE MUDA Y PERIODOS DE REPRODUCCIÓN EN EL CICLO ANUAL DE LAS AVES.

Los eventos de muda en el plumaje de las aves son aspectos fenológicos muy importantes en el ciclo de vida de estos organismos, ya que interviene directamente en la dinámica temporal de los mismos (Howell et al., 2003). El ave al renovar su plumaje constantemente, adquiere plumas nuevas más resistentes que le protegen de la radiación solar, el agua o los impactos mecánicos y mejora su capacidad de vuelo (Jenni & Winkler, 1994). Además, el estudio de los patrones de muda aporta una idea de la filogenia en los distintos grupos de aves (Humphrey & Parkes, 1959) y se ha convertido en un método generalizado y fiable mediante el cual es posible establecer la edad de los individuos de una población (Jenni & Winkler, 1994; Moreno-Palacios et al., 2013; Moreno-Palacios, 2013; Mulvihill, 1993; Svensson, 1996).

Junto con la muda, otros procesos como la reproducción y el forrajeo, son de vital importancia en la biología de las aves, por eso las temporadas de reproducción y de muda están definidas de tal forma que coincidan con los meses de mayor disponibilidad

y variedad de alimentos en la región donde habitan (Amico & Aizen, 2005; Gill, 1986; Mallet-Rodrigues, 2005). Es así como se entiende que la temporada de ambos eventos fisiológicos en las aves se ajustan mutuamente, es decir, la reproducción afecta la muda y viceversa (Mârini & Durães, 2001). A su vez, los eventos reproductivos están afectados por dos tipos de factores, por una parte están aquellos que tienen como fin mejorar el éxito reproductivo de las especies, por lo que actúan ejerciendo una presión evolutiva sobre las mismas, estos son llamados los factores últimos. El otro tipo de factores son aquellos que utilizan las aves para 'predecir' la mejor temporada en la cual pueden reproducirse y son denominados factores próximos (Dawson et al., 2001 citado en Echeverry-Galvis & Córdoba-Córdoba, 2008).

Hay que tener en cuenta que los periodos de reproducción en aves del Neotrópico pueden ser temporalmente definidos dentro del ciclo de vida de los individuos, o no tener unos límites claros dentro del mismo, todo depende de la estrategia propia de cada especie (Stutchbury & Morton, 2001 citado en Echeverry-Galvis & Córdoba-Córdoba, 2008).

Así, se habla de fenología cuando se relacionan los ciclos de muda anual con la reproducción durante las épocas climáticas. La importancia de ello, radica en analizar las preferencias y disponibilidad de alimentos para los distintos gremios aviares, en especial en las regiones tropicales como el bosque seco tropical, donde se alternan periodos de altas precipitaciones con épocas secas (Poulin et al., 1992; Snow, 1981).

Aunque es bien sabido que la relación muda-reproducción es de suma importancia en la historia de vida de las aves, la información acerca de ello para aves neotropicales es aun limitada. Lo anterior se debe a que solo se ha adaptado la información obtenida de especies templadas, pero no existen los suficientes datos tomados en especies concretas de la zona tropical (Echeverry-Galvis & Córdoba-Córdoba, 2008; Moreno-Palacios et al., 2013; Moreno-Palacios, 2013). Según estos mismos autores, cada especie ha evolucionado frente a factores ambientales y determinar en qué momento empezar a realizar procesos tan complejos como la muda y la reproducción.

En muchas especies el solapamiento de la muda y la reproducción puede ser causa de un alto grado de depredación sobre los nidos que conlleva a nidadas pequeñas y un tiempo de cría largo, lo cual ocurre en gran parte de las aves del Neotrópico. Hemborg & Lundberg (2001) señalan que el solapamiento es dado a un comportamiento oportunista de las aves hacia temporadas específicas cuando abundan las fuentes de alimento. Foster (1974), apunta a que el solapamiento es la respuesta de las aves a una gran oferta de fuentes alimenticias por lo que el solapar ambos eventos, es ventajoso para prolongar la reproducción y decrecer la tasa de crecimiento de las plumas. Sin embargo autores como Moreno (2004), explican que una de las incidencias en el solapamiento de dos procesos tan importantes y costosos en las aves, obedece a la mayor incidencia de parásitos y agentes dañinos que obliga a las aves a tener una respuesta para combatirlos. Así es posible ver diferentes puntos de vista sobre el problema que plantea tal fenómeno en las aves.

3.6 ANTECEDENTES: SITUACIÓN ACTUAL DEL ESTUDIO DE LA MUDA Y REPRODUCCIÓN EN AVES NEOTROPICALES.

Los patrones de muda presentes en aves neotropicales, no han sido completamente estudiados, en comparación con las aves de regiones templadas (Echeverry–Gálvis & Córdoba–Córdoba, 2008; Ryder & Wolfe, 2009; Wolfe et al., 2009), donde se destacan estudios completos sobre la muda y la edad de Passeriformes europeos llevados a cabo por Jenni y Winkler (1994) o por Pyle (1997) en Norteamérica, donde se aprecian las estrategias de muda de aves adultas a lo largo de las estaciones y así mismo se reporta la secuencia y tiempo de duración en diferentes aves. La relación muda-reproducción, ha sido estudiada por Hemborg et al (2001) usando como modelo el ave migratoria *Ficedula hypoleuca* presente en Europa a diferentes latitudes, su estudio se basó en el análisis del tiempo de muda de machos y hembras en relación con el éxito reproductivo, hallando costos considerables de reproducción durante la muda postnupcial pero que variaban según las latitudes de las poblaciones, así mismo demostraron bajo éxito reproductivo en las parejas donde los machos estaban mudando.

En el Neotrópico, se han hecho investigaciones como la realizada por Hau et al (2008) donde se analizan los mecanismos fisiológicos que presentan las aves durante su periodo de reproducción, y cómo afectan las condiciones del ambiente en esta etapa de la vida del ave, evidenciando que el tiempo justo para la reproducción de cualquier ave depende de complejos sistemas fisiológicos según las variaciones ambientales y así se regula el estado reproductivo.

En algunos estudios sobre reproducción de aves en el trópico, se ha encontrado una alta relación entre la disponibilidad alimenticia y los periodos reproductivos de las aves (Piratelli et al., 2000). Pues en muchos lugares, las aves frugívoras aumentan su capacidad reproductiva justo cuando la proporción de frutos incrementa después del paso de la época seca o en caso de los insectívoros la reproducción se beneficia del aumento de insectos en los periodos lluviosos. Sin embargo, lo anterior no quiere decir que las aves sólo se reproduzcan en una época determinada del año, pues en general, la estación reproductiva en aves neotropicales es prolongada (Wikelski et al., 2013).

En Brasil sobresalen dos estudios: el primero realizado por Mallet-Rodrigues (2005) sobre muda y reproducción de aves Passeriformes en bosques del sureste de Brasil, reflejando mayor intensidad de muda durante los periodos de lluvias, atribuyéndose a las aves omnívoras e insectívoras un patrón de muda diferente al de otros gremios tróficos. Resultados similares muestra el estudio realizado por Silveira y Marini (2012) sobre muda en plumas de vuelo de ocho especies de aves de una estación ecológica en Brasil. En Venezuela, Guilarte et al (2009) estudiaron los periodos de muda y reproducción de varias familias de Passeriformes durante los periodos de lluvia en un bosque premontano, demostrando cierto solapamiento entre muda y periodos reproductivos, debido a la alta cantidad de alimento que ofrece el ambiente.

En la Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia) Botero-Delgadillo et al (2012), estudiaron los patrones de muda y secuencia de plumajes en *Diglossa albilatera*, demostrando que presenta una estrategia compleja-básica con mudas prejuvenil y preformativa parciales en el primer ciclo de muda y una muda prebásica completa a partir del segundo ciclo.

Gómez et al (2012), examinaron las estrategias de muda de 80 especies de diferentes familias de aves Paseriformes que habitan en la Sierra y concluyeron ausencia de patrones de muda para algunas especies al compararlas con otros estudios previos.

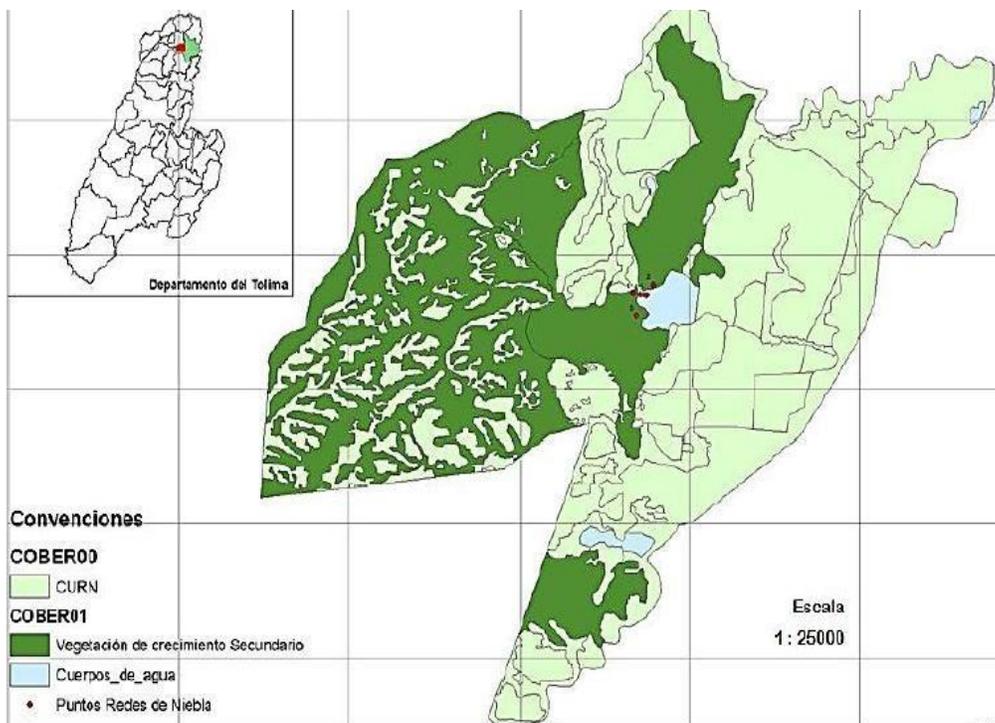
En matorrales del bosque seco tropical del Tolima, Moreno-Palacios et al (2013) y Moreno-Palacios (2013), estudiaron los patrones de muda y el ciclo anual de reproducción en dos especies de la familia Thraupidae: *Sporophila intermedia* y *Volatinia jacarina*, definiendo periodos reproductivos entre seis y siete meses para ambas especies y la ausencia de adultos reproductivos en muda activa. En caso del aspecto reproductivo, se han llevado a cabo estudios en bosques andinos de Colombia, encontrándose periodos reproductivos muy prolongados pero con una clara acumulación en meses donde abunda la cantidad de insectos (Echeverry, 2001).

4 METODOLOGÍA

4.1 ÁREA DE ESTUDIO.

Este estudio fue realizado en el Centro Universitario Regional del Norte (CURDN, La Granja) de la Universidad del Tolima, ubicado en el municipio de Armero Guayabal en el departamento del Tolima (Figura 1). Tiene una extensión aproximada de 700 ha, y cuenta con zonas de vegetación en regeneración, fragmentos de bosque y zonas cultivadas. Las coordenadas del sitio son: 05°00'3.50"N, 74°28'32.00"W.

Figura 1. Mapa del área de estudio ubicada en el municipio de Armero-Guayabal (Tolima).



Fuente: Ortiz-Buitrago, 2013.

El CURDN se halla dentro de la zona de vida de bosque seco tropical, a una altura entre los 330 y 340 msnm. Presenta una temperatura promedio de 24 a 32 °C, manteniendo

un régimen bimodal de precipitaciones anuales que oscilan entre 600 y 1800 mm (Murphy & Lugo, 1986), el primer periodo de invierno ocurre de marzo a mayo y el segundo, entre octubre y diciembre, alcanzando un promedio de 1450 mm/año, la humedad relativa oscila entre 58 y 76,4% (García & Rivera, 2000).

A causa de estas características, la vegetación del bosque seco tropical limita la productividad primaria de las plantas por lo que estas son de menor altura en comparación con bosques más húmedos. Muchas suelen ser caducifolias, perdiendo sus hojas durante la época seca, pero no en la época lluviosa (Pennington et al., 2000; Pizano & García, 2014). Además, muchas plantas espinosas se han adaptado a dichas condiciones, floreciendo y produciendo frutos ya sea en la época seca o en la lluviosa.

4.2 CAPTURA Y PROCESAMIENTO DE AVES.

Se realizaron varias salidas de campo para la captura de las aves dispuestas en los siguientes meses: septiembre y octubre de 2015; marzo, mayo y agosto de 2016. Las salidas abarcaron periodos de lluvias y periodos secos. Cabe resaltar que dichos muestreos son parte del Programa de Monitoreo de Aves iniciado por el Laboratorio de Zoología de la Universidad del Tolima desde el año 2010. Por lo que dichos datos fueron revisados e incluidos en este estudio para fortalecerlo con mayor cantidad de datos. Los formatos con todos los datos consignados reposan en la base de datos del área de Ornitología del Grupo de Investigación en Zoología de la Universidad del Tolima. Aunque los datos biométricos y demás datos consignados en los formatos de PMA fueron tomados para todos los individuos capturados, cabe destacar que las aves escogidas para realizar este estudio, fueron aquellas que tenían suficientes datos de muda y/o reproducción para poder alcanzar los objetivos propuestos.

Por otra parte, para capturar los individuos se instalaron 10 redes de niebla (12 x 2.5 m, 36 mm de ojo de malla) repartidas en sitios estratégicos de la zona y a una distancia prudencial de la estación de trabajo. Se operaron redes de 6:00-11:00 h y de 15:00-17:00 h, durante tres días consecutivos por cada viaje, para obtener un esfuerzo por

salida de 150 horas/red. Las redes se revisaron cada 30 minutos y los individuos se extrajeron como lo sugiere Ralph et al (1996), haciendo uso de la técnica de 'patas primero'. Luego fueron llevados en bolsas de tela hasta el lugar de toma de datos, donde cada individuo nuevo colectado fue marcado con anillos de colores colocados en su tarso derecho, y debidamente procesados de acuerdo a la información del formato de PMA, donde se consignó información biométrica y de condición física.

4.2.1 Observación de caracteres reproductivos: Para saber el estado reproductivo de los individuos capturados, se sostuvo el ave en posición del anillador y se soplaron las plumas del abdomen para poder observar el parche de incubación en las hembras y la protuberancia cloacal en los machos, como sugiere Ralph et al (1996). Para esta parte, se tuvieron en cuenta todos los datos reproductivos consignados en los formatos de PMA de muestreos realizados desde el año 2010, incluyendo los cinco muestreos concernientes a este trabajo.

4.2.1.1 *Parche de incubación en hembras:* El parche de incubación se desarrolla poco después de que la hembra coloca un huevo, iniciándose la pérdida de plumas y un aumento en la vascularización. De acuerdo a lo anterior, esta característica se categorizó de la siguiente manera: 0 que indica ausencia de parche; 1 para parches parcialmente desarrollados; 2 indica parche vascularizado; 3 cuando el parche se halla arrugado y finalmente 4 cuando aparecen plumas emergiendo, sugiriendo que la incubación a finalizado.

4.2.1.2 *Protuberancia cloacal en machos:* Durante la época reproductora, los machos almacenan esperma en la cloaca para facilitar la cópula, lo cual hace que esta se hinche y sobre salga en la parte baja del abdomen. De acuerdo al tamaño de tal protuberancia, se puede clasificar en las siguientes categorías: 0 cuando la protuberancia cloacal está ausente; 1 cuando es pequeña; 2 cuando es mediana y 3 cuando es particularmente grande.

4.2.2 Determinación de las épocas de muda.

4.2.2.1 *Muda corporal:* Para determinar si los individuos capturados están mudando de plumaje, se buscaron cañones de plumas nuevas en los diferentes grupos de plumas, y con base a ello se asignaron a una de las siguientes categorías del formato PMA: 0 cuando la muda es ausente; 1 cuando se aprecian indicios de la muda; 2 o leve, cuando se aprecia más de un cañón visible; 3 que indica una muda media y 4 cuando la muda es alta y se evidencian cañones en varios grupos de plumas. Se incluyeron todos los datos de muda corporal que se tienen desde el año 2010.

4.2.2.2 *Muda de plumas de vuelo:* Para saber si los individuos estaban mudando, se extendieron ambas alas con el fin de exponer todas las plumas de vuelo. Adicionalmente se tomaron fotografías con una cámara digital compacta marca Samsung 5X para registrar las características de muda de cada individuo, teniendo en cuenta datos como el sexo, la especie y la fecha de captura. Estas fotografías también ponen en evidencia límites de muda que son de importancia vital para este trabajo: en esta parte, solo se trabajó con datos de individuos capturados en los muestreos de los años 2015 y 2016.

4.2.2.3 *Medición de la extensión de la muda:* Para medir la extensión de la muda, se tuvo en cuenta la edad del ave y el tipo de muda que presentaba, la cual puede ser: ausente, limitada, parcial, incompleta y completa. Para tal fin, se utilizaron los límites de muda, como lo describe Pyle (1997). Para identificar la edad por medio de los límites de muda, fue necesario analizar la textura, forma y coloración de las plumas, puesto que dichos rasgos permiten establecer diferencias entre plumas juveniles y adultas, para ello se usó la nomenclatura propuesta por Wolfe et al (2010) mostrada en la Tabla 2. Para esta parte del trabajo también se revisaron especímenes depositados en la Colección Zoológica de la Universidad del Tolima. Las pieles revisadas corresponden tanto al sitio de muestreo como a diferentes municipios del Tolima con características climáticas similares a las presentes en el municipio de Armero-Guayabal, por lo tanto no fueron incluidas dentro de las líneas de tiempo.

4.2.3 Relación entre la muda y los eventos reproductivos: Para dilucidar una posible relación entre eventos de muda y eventos reproductivos, se procedió a realizar una línea de tiempo para cada especie. Así, se ubicó cada categoría de parche de incubación y de protuberancia cloacal en la parte inferior del gráfico, mientras que en la parte superior, se colocaron los datos relacionados con muda corporal y muda en las plumas de vuelo. Para cada individuo se indicó el año en el cual fue capturado.

4.3 DATOS DE PRECIPITACIÓN.

Los datos de precipitación de la zona, es decir, de la estación 21255090 ARMERO GJA fueron solicitados al IDEAM por medio de su página web. Para realizar la curva de precipitación, se utilizaron los promedios mensuales obtenidos en los últimos 30 años. Meses con un promedio de precipitación mayor a 130 mm, fueron considerados como periodos lluviosos y meses con promedio de precipitación menor a 130 mm se consideraron periodos secos (decisión personal).

Tabla 2. Definición de los códigos del sistema de clasificación de edades basado en ciclos de muda (WRP) (Wolfe et al., 2010). Tomado de Moreno-Palacios et al (2013).

Código WRP	Significado en español
FPJ	Primer ciclo muda prejuvenil
FCJ	Primer ciclo plumaje juvenil
FPF	Primer ciclo muda preformativa
FCF	Primer ciclo plumaje formativo
FPA	Primer ciclo muda prealterna
FCA	Primer ciclo plumaje alterno
SPB	Segundo ciclo muda prebásica
SCB	Segundo ciclo plumaje básico
SPA	Segundo ciclo muda prealterna
SCA	Segundo ciclo plumaje alterno
DPB	Ciclo definitivo muda prebásica

Código WRP	Significado en español
DCB	Ciclo definitivo plumaje básico
DPA	Ciclo definitivo muda prealterna
DCA	Ciclo definitivo plumaje alterno
DCU	Ciclo definitivo plumaje desconocido
FCU	Primer ciclo plumaje desconocido

4.4 ANÁLISIS DE LOS DATOS.

Los datos de reproducción, fueron analizados separadamente utilizando estadísticas descriptivas y gráficas comparativas. Se realizaron varias gráficas agrupando a las especies por familia, por gremio trófico y por categoría ecológica (Losada-Prado & Molina-Martínez, 2011) y para cada gráfica se realizó un test no paramétrico de Wilcoxon para determinar si existe una relación entre eventos reproductivos con las épocas climáticas (esto se hizo ara cada agrupación). Cabe destacar que a estos datos se sumaron aquellos ya contenidos en los formatos de PMA del Laboratorio de Zoología que se ha realizado desde el año 2010, para fortalecer la información y obtener mejores conclusiones al respecto. Las gráficas se realizaron con discriminación de sexos en barras apiladas y solamente se tuvo en cuenta las categorías 2 y 3 tanto en parche de incubación como en protuberancia cloacal, puesto que muestran mejor la actividad reproductiva. En cada gráfica se incluyó la curva de precipitación promedio mensual que incluye datos de los últimos 30 años.

Por otro lado, se ejecutó un análisis de correlación de Spearman con datos de muda corporal en juveniles y adultos y su respectiva relación con las épocas climáticas. Adicionalmente, se realizó un análisis estadístico lineal con datos generalizados para encontrar correlaciones entre las variables estudiadas con factores como la temperatura o la precipitación (ambas variables solicitadas al IDEAM). También se realizaron tablas de contingencia y pruebas de asociación utilizando la medida del Chi-cuadrado para identificar solapamiento en cada una de las especies estudiadas con respecto a las

épocas climáticas de la zona. Para estos últimos análisis solo se tuvieron en cuenta los individuos adultos. Las pruebas de Wilcoxon, Spearman y de X^2 se consideraron significativas cuando el valor de la probabilidad (p) fue menor a 0.05. Todas las pruebas estadísticas se realizaron utilizando el programa InfoStat®.

4.5 ESPECIES FOCALES.

Durante el estudio se capturaron 49 especies de aves Passeriformes, de las cuales se escogieron tan sólo 16, pues presentaron una frecuencia de captura más amplia y con datos más dicientes, incluyendo aquellos ya contenidos en los formatos del PMA desde el año 2010. Las especies escogidas fueron las siguientes: *Basileuterus rufifrons* (familia Parulidae), *Hylophilus flavipes* (familia Vireonidae), *Formicivora grisea* y *Thamnophilus doliatus* (familia Thamnophilidae), *Chiroxiphia lanceolata* y *Manacus manacus* (familia Pipridae), *Cnemotriccus fuscatus* y *Phaeomyias murina* (familia Tyrannidae) y por último *Coryphospingus pileatus*, *Ramphocelus dimidiatus*, *Saltator striatipectus*, *Sporophila intermedia*, *Sporophila minuta*, *Sporophila funerea*, *Sporophila schistacea* y *Volatinia jacarina* (familia Thraupidae).

4.6 TALLERES DE EDUCACIÓN Y CARTILLA DE AVES.

Adicionalmente al trabajo realizado en campo, también se llevó a cabo un taller alusivo a la conservación de las aves y generalidades de las mismas. El taller fue impartido a alumnos de sexto grado de un colegio de la zona urbana del municipio de Armero Guayabal llamado 'Institución Educativa Técnica Instituto Armero. Primero se realizó un pretest con algunas preguntas para conocer el grado de información de los niños acerca de las aves, a continuación se procedió a realizar el taller como tal. La unidad didáctica se dividió en varios temas como anatomía, taxonomía, alimentación, hábitat y demás temas relacionados con las aves, cada tema fue explicado de forma didáctica incluyendo actividades recreativas que fortalecieran el aprendizaje. Para finalizar el taller y evaluar los resultados, se realizó un postest con nuevas preguntas, con el fin de saber cuan

efectivo fue el taller y si hubo algún cambio en cuanto los conocimientos de los participantes.

Por otra parte, se realizó una recopilación de fotos e información de todas las especies aves capturadas hasta ahora en el Programa de Monitoreo de Aves. Lo anterior se hizo con el fin de plasmar dicha información en una cartilla que servirá como guía y mostrará la alta diversidad de aves que se encuentra en el bosque seco tropical del norte del departamento del Tolima. Para conocer el total de especies registradas, se revisaron todos los formatos de avistamiento y condición física y se hizo el listado con las especies de aves avistadas desde el año 2010.

Una vez conocida la cantidad de especies, se procedió a realizar la cartilla con las siguientes secciones:

- a. Sección preliminar: la cual integra el prólogo, la tabla de contenido y un índice con los nombres comunes de cada especie.
- b. Sección informativa: en esta sección se contemplaron partes como el glosario, una pequeña introducción al mundo de las aves, con información general acerca de la biología de dichos animales. Además se incluyó una página a manera de ficha, donde se explica el tipo de información contemplada para cada ave y por último se adicionó información básica sobre las partes externas de un ave.
- c. Fichas técnicas: la sección más extensa ya que para cada especie se dedicó una página completa en la cual se realizó una descripción general, teniendo en cuenta morfología, hábitos ecológicos, categoría de amenaza y estatus. Todas las especies se ubicaron en orden filogenético a lo largo de la cartilla, adicionalmente se incluyó una página para cada orden, en la cual se resaltaron las características más importantes de cada uno. Toda la información presentada en la cartilla se obtuvo tanto de fuentes online como de guías de campo, especialmente el libro de Aves de Colombia elaborado por Hilty & Brown.

- d. Sección final: al final se colocaron las referencias bibliográficas consultadas durante el proceso de realización de la cartilla y también se agregó un índice de especies con los nombres científicos.

La cartilla fue elaborada usando el programa Publisher de Windows 7. Algunas de las fotografías que aparecen en ella son parte del Laboratorio de Investigación en Zoología de la Universidad del Tolima producto de registros en diferentes muestreos, sin embargo, también incluyó varias fotografías obtenidas de la página www.Neotropicalbirds.com.

5 RESULTADOS

5.1 OBSERVACIÓN DE LOS CARACTERES REPRODUCTIVOS.

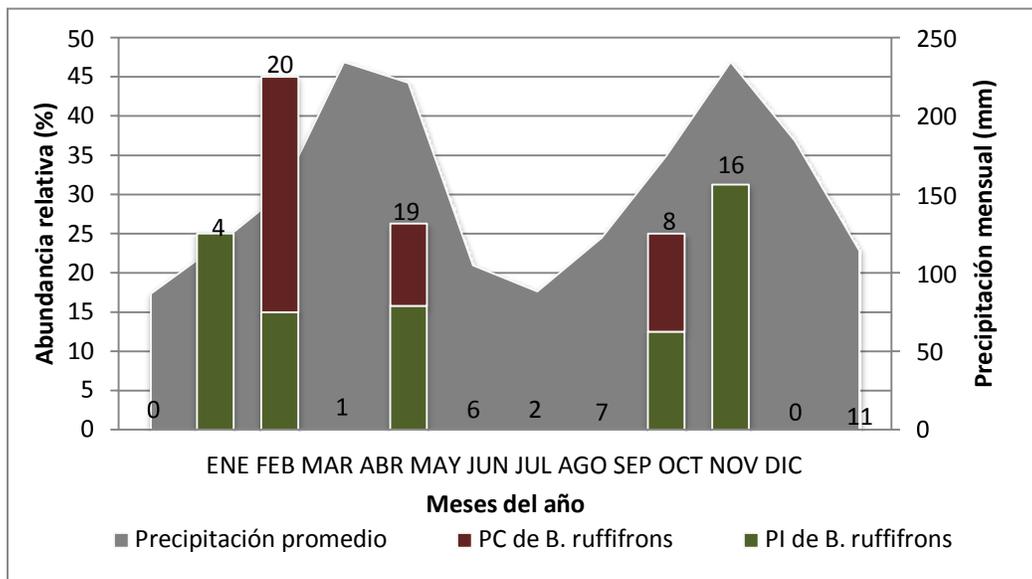
Se capturó un total de 176 individuos de las especies escogidas, repartidas de la siguiente manera: 24 *V. jacarina* (13.6%), 20 *B. ruffifrons* (11.3%), 16 *C. pileatus* (9.09%), 14 *P. murina* (7.95%), 11 *H. flavipes* (6.25%), 11 *S. intermedia* (6.25%), 11 *S. schistacea* (6.25%), 10 *C. fuscatus* (5.68%), 9 *C. lanceolata* (5.11%), 9 *M. manacus* (5.11%), 9 *R. dimidiatus* (5.11%), 8 *T. doliatus* (4.54%), 7 *F. grisea* (3.97%), 7 *S. funérea* (3.97%), 6 *S. striatipectus* (3.40%) y 4 *S. minuta* (2.27%). Del total de individuos capturados, tan solo 65 (36.93%) presentaban caracteres reproductivos evidentes, la gran mayoría con parches de incubación entre las categorías 1 y 2. Las especies que más mostraron estas características fueron *B. ruffifrons* con 9 individuos y *C. pileatus*, *S. intermedia* y *V. jacarina* con 6 individuos. Por otra parte, ningún ejemplar de *S. minuta* presentó caracteres reproductivos y tan solo un individuo de *R. dimidiatus* mostró parche de incubación. El resto de especies osciló entre 2 y 5 individuos en pleno estado de reproducción (categoría 3).

5.1.1 Caracteres reproductivos por familia: Familia Parulidae: la especie *Basileuterus ruffifrons* recogió más cantidad de individuos en marzo y mayo, con 20 y 19 aves respectivamente (Figura 2). En marzo, casi la mitad de los capturados presentaron caracteres reproductivos, especialmente protuberancias cloacales. Por otra parte, el porcentaje de aves reproductivas en mayo fue casi dos veces menor. El carácter reproductivo más encontrado fue el parche de incubación desarrollado, muy evidente en individuos de octubre, aunque también en meses de principios de año pero con baja frecuencia.

Familia Vireonidae: La especie *H. flavipes* registró un número mayor de capturas en febrero, marzo y agosto, aunque con poca evidencia de caracteres reproductivos (Figura 3). Solo se capturó un macho con protuberancia cloacal desarrollada en marzo. En la

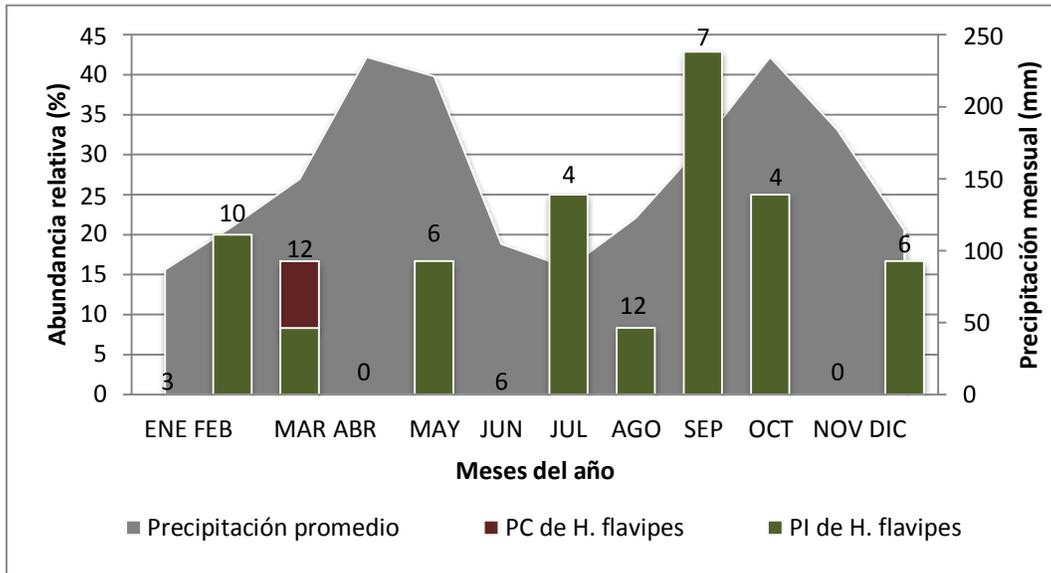
mayoría de meses se registró al menos a un individuo con parche de incubación, destacándose septiembre y febrero con 20% y 40% de individuos en periodo reproductivo con relación al número total de capturas. En enero y junio se capturaron 3 y 6 individuos respectivamente, pero ninguno mostró señales de estar reproduciéndose para la fecha.

Figura 2. Eventos reproductivos de la especie perteneciente a la familia Parulidae. Protuberancia cloacal (PC), parche de incubación (PI). Los números que aparecen en la parte superior de cada barra, corresponden al número total de individuos capturados por mes.



Fuente: Autor

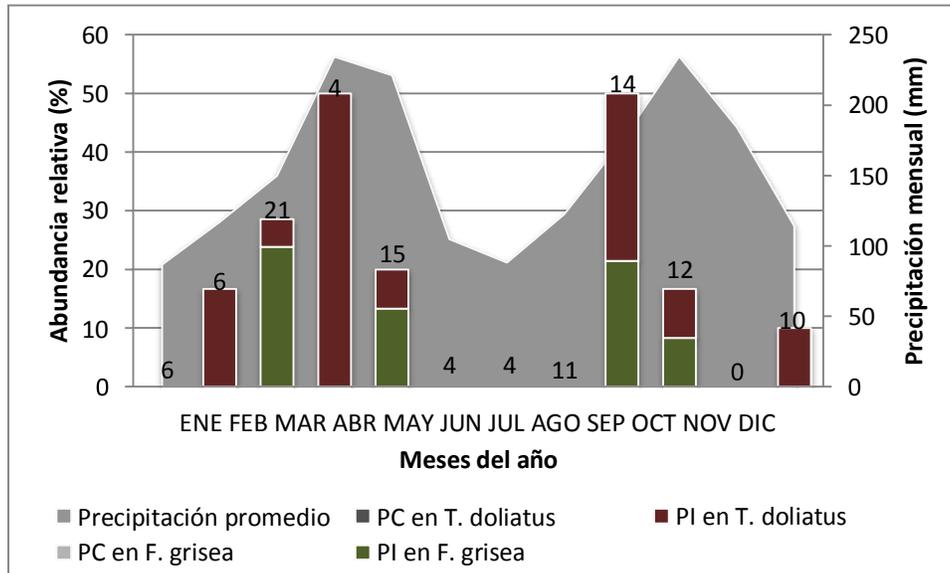
Figura 3. Eventos reproductivos de la especie perteneciente a la familia Vireonidae. Protuberancia cloacal (PC), parche de incubación (PI). Los números que aparecen en la parte superior de cada barra, corresponden al número total de individuos capturados por mes.



Fuente: Autor

Familia Thamnophilidae: En la figura 4, se ilustra la actividad reproductiva de *F. grisea* y *T. doliatus*. No se evidenciaron protuberancias cloacales desarrolladas en ningún macho. Por otra parte, sí hubo varias hembras con parche de incubación en casi todo el año. Los meses con mayor tamaño muestral fueron marzo, mayo y septiembre, así mismo, fueron los que más aves presentaron en periodo reproductivo. En esta familia, el comienzo de la temporada reproductiva estaría ligado al mes de septiembre prolongándose hasta marzo y posiblemente mayo. Aparentemente, entre junio y agosto, meses muy secos, no tiene lugar ningún evento reproductivo para estas especies.

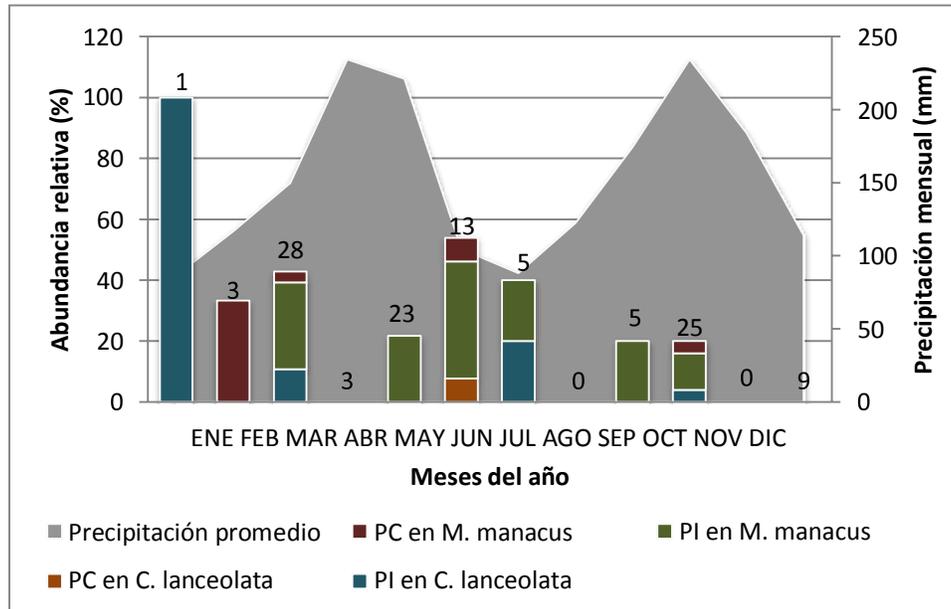
Figura 4. Eventos reproductivos de las especies pertenecientes a la familia *Thamnophilidae*. Protuberancia cloacal (PC), parche de incubación (PI). Los números que aparecen en la parte superior de cada barra, corresponden al número total de individuos capturados por mes.



Fuente: Autor

Familia Pipridae: la captura de *C. lanceolata* y *M. manacus* se concentró en los meses de marzo, octubre y mayo con más de 20 aves cada uno. Machos con evidente desarrollo cloacal solo se capturaron en cuatro meses: marzo, mayo, octubre y junio, siendo este último el mes más representativo. En general fue poco el porcentaje total de individuos que mostraron señales de estar reproduciéndose en el momento de la captura. Sin embargo, al tenerse evidencia de parches desarrollados en varios meses, las especies de esta familia también presentarían temporadas reproductivas extensas que abarcan los últimos meses del año y los primeros meses del otro. Es notable aclarar que los momentos en los cuales hubo mayores capturas, son meses básicamente lluviosos, es decir marzo y octubre.

Figura 5. Eventos reproductivos de las especies pertenecientes a la familia Pipridae. Protuberancia cloacal (PC), parche de incubación (PI). Los números que aparecen en la parte superior de cada barra, corresponden al número total de individuos capturados por mes.

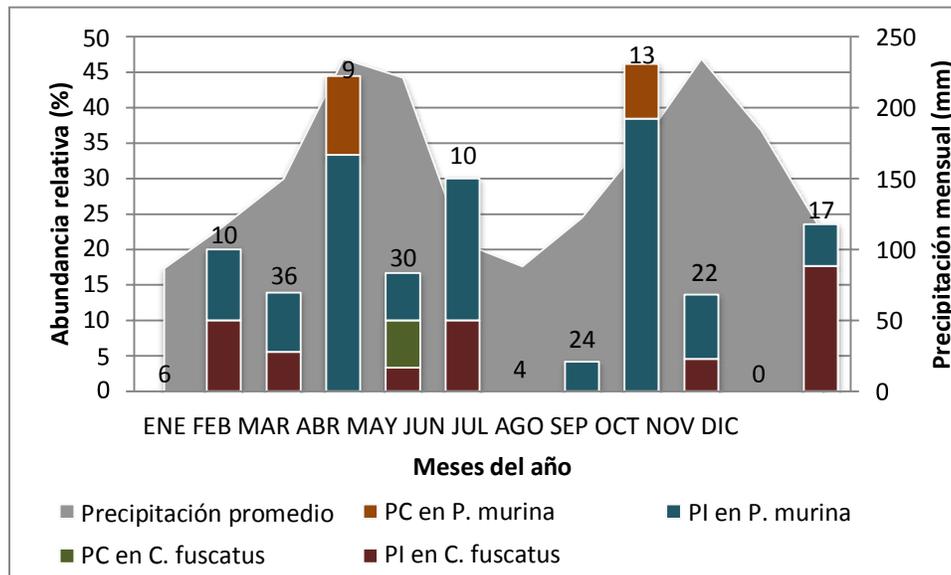


Fuente: Autor

Familia Tyrannidae: representada por las especies *C. fuscatus* y *P. murina* (figura 6), presentó un comportamiento reproductivo similar a los ya explicados, con marzo y mayo como los meses en los que más aves fueron capturadas. La gran mayoría de individuos reproductivos capturados fueron hembras con parches de incubación y solo algunos machos reproductivos en abril, mayo y septiembre. En agosto se observa una cantidad importante de individuos capturados pero con la frecuencia relativa más baja de aves reproductivas.

Parece haber una concentración mucho mayor de aves reproduciéndose a principios del año, exceptuando enero, mes del cual solo se tienen datos de un muestreo.

Figura 6. Eventos reproductivos de las especies pertenecientes a la familia Tyrannidae. Protuberancia cloacal (PC), parche de incubación (PI). Los números que aparecen en la parte superior de cada barra, corresponden al número total de individuos capturados por mes.

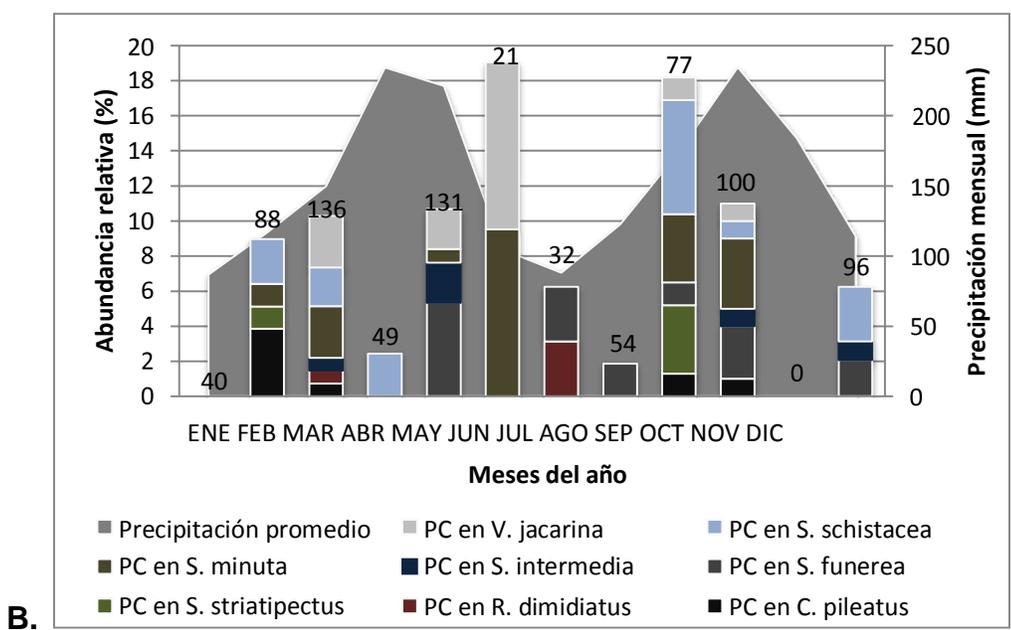
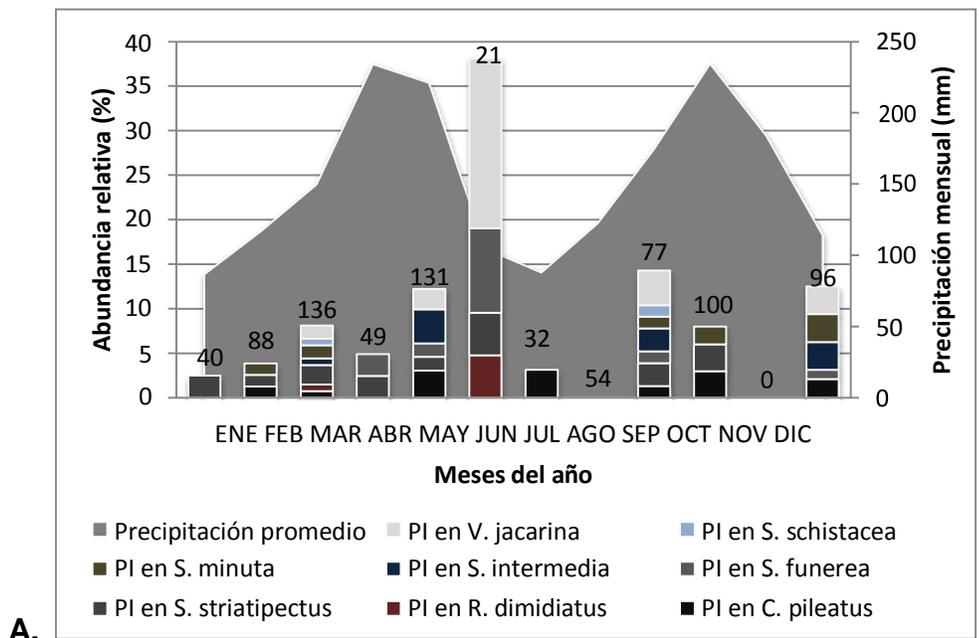


Fuente: Autor

Familia Thraupidae: representada por ocho especies (figura 7). La parte A refleja la actividad reproductiva anual concerniente a las hembras y su parche de incubación. Marzo y septiembre fueron los meses que presentaron al menos un individuo con señal reproductiva de cada especie. A grandes rasgos, el comportamiento es similar a los ya plantados anteriormente, con aves desarrollando su parche de incubación entre septiembre y octubre, dando inicio a su temporada reproductiva la cual se alarga hasta mayo en algunos individuos. Una vez más, agosto muestra un número importante de capturas pero ningún ave mostrando señales de reproducción.

La anterior situación queda igualmente representada en la parte B, donde se grafica la frecuencia de los machos con protuberancia cloacal grande. Se destaca la particularidad de que en varias de las especies de esta familia, el carácter reproductivo más encontrado fue la protuberancia cloacal a contrario de las anteriores familias, donde primaron los parches de incubación.

Figura 7. Eventos reproductivos de las especies pertenecientes a la familia Thraupidae. A) Parche de incubación; B) Protuberancia cloacal. Los números que aparecen en la parte superior de cada barra, corresponden al número total de individuos capturados por mes.



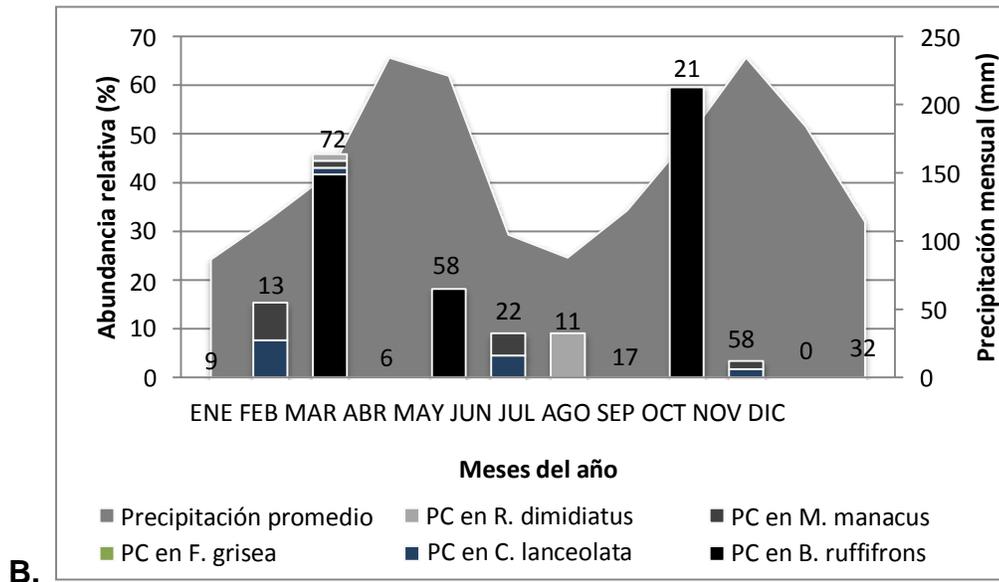
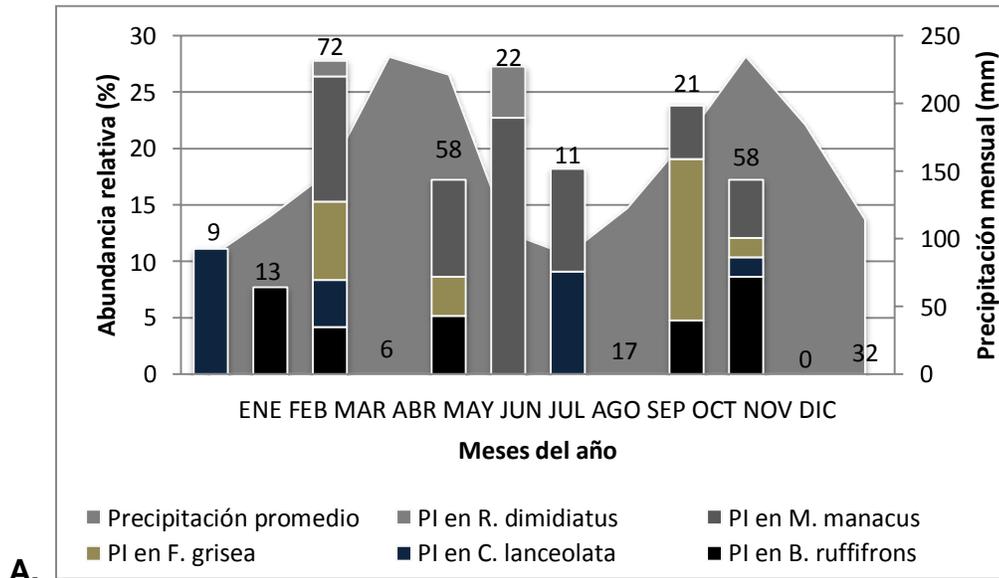
Fuente: Autor

Adicionalmente, el test no paramétrico Wilcoxon realizado con el total de especies sin discriminar por familias, arrojó diferencias significativas en la abundancia de individuos en estado reproductivo con respecto a las épocas climáticas ($z= 3.37$; $p= 0.0001$).

5.1.2 Caracteres reproductivos agrupados por categoría ecológica: Para las especies de la categoría II, es decir, aquellas que habitan bordes de bosque y bosques de crecimiento secundario, es interesante destacar que todas muestran mayor cantidad de individuos con caracteres reproductivos evidentes en el mes de marzo. Además, es el único mes en el que cada especie evaluada aporta datos de todas las especies representadas. También representa el mayor número de aves en reproducción con respecto al número total de individuos capturados (Figura 8).

En relación a las protuberancias cloacales, la situación no es clara, ya que la cantidad de machos con desarrollo evidente en su cloaca, fue baja para las especies de esta categoría. Sin embargo, marzo parece concentrar un número mayor de machos reproductivos en relación a los demás meses.

Figura 8. Comparación de los eventos reproductivos entre las especies pertenecientes a la Categoría Ecológica II. A) Parche de incubación; B) Protuberancia cloacal. Los números que aparecen en la parte superior de cada barra, corresponden al número total de individuos capturados por mes.

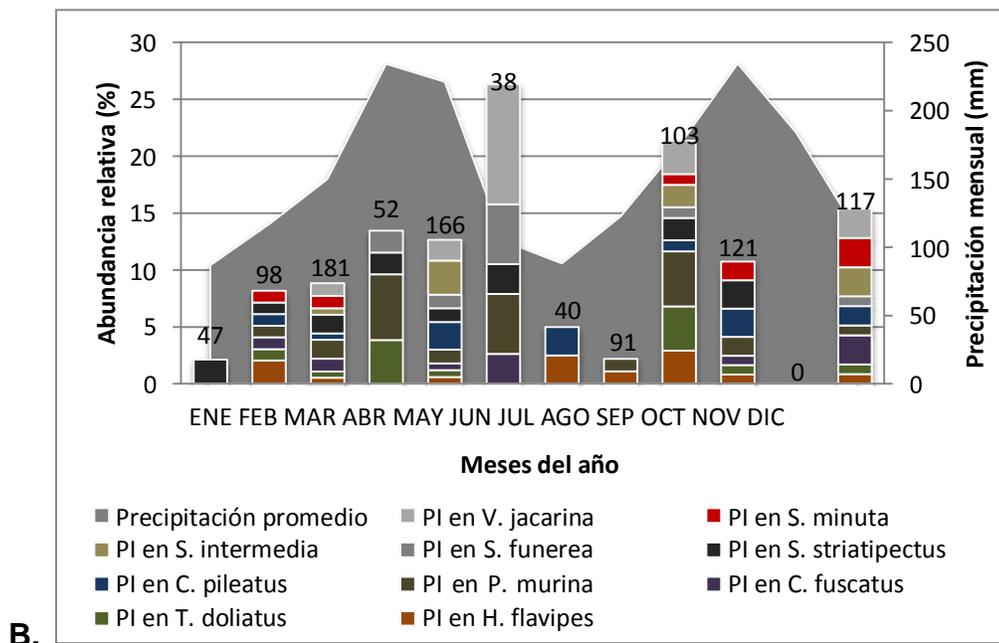
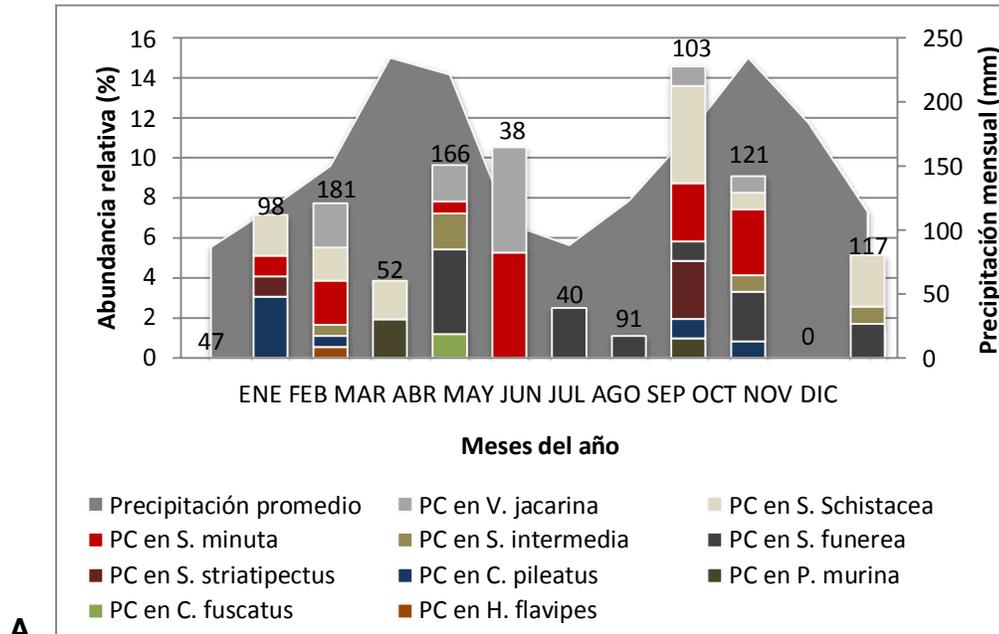


Fuente: Autor

Con las especies de la categoría III (Figura 9) que son aves que frecuentan áreas abiertas, se ve una relación coincidente entre los parches de incubación y las protuberancias cloacales, es decir, ambas gráficas muestran un comportamiento reproductivo muy similar en las aves de esta categoría. No es extraño que los meses con mayor cantidad de datos sean marzo, mayo y octubre, y por consiguiente también reflejan una cantidad importante de aves en periodo reproductivo.

Las pruebas estadísticas de Wilcoxon no mostraron diferencias significativas entre las especies de la categoría ecológica II ($z= 1.22$; $p= 0.1916$), sin embargo, si se aprecian diferencias significativas para las especies de la categoría ecológica III entre las abundancias de individuos reproductivos con respecto a las épocas climáticas ($z= 2.94$; $p= 0.0001$).

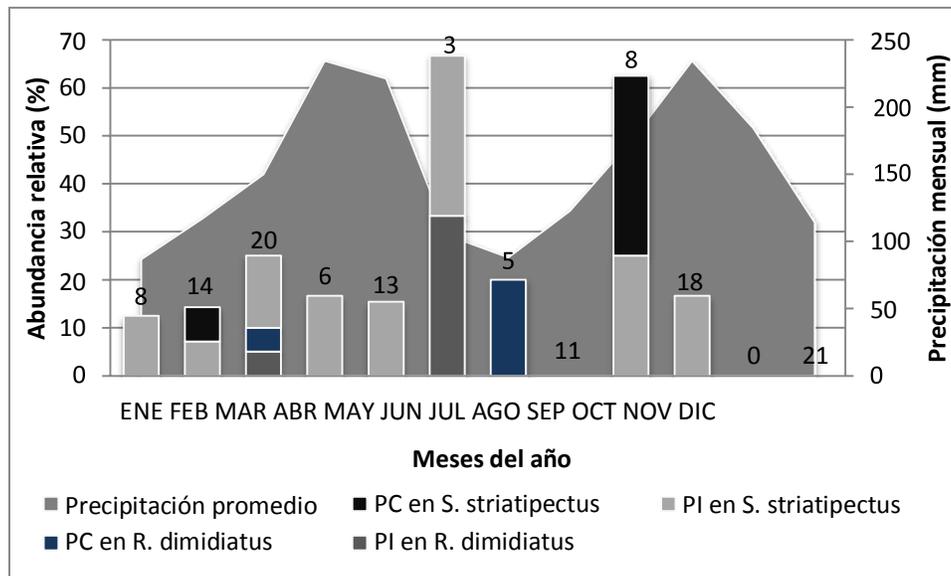
Figura 9. Comparación de los eventos reproductivos entre las especies pertenecientes a la Categoría Ecológica III. A) Parche de incubación; B) Protuberancia cloacal. Los números que aparecen en la parte superior de cada barra, corresponden al número total de individuos capturados por mes.



Fuente: Autor

5.1.3 Caracteres reproductivos agrupados por gremio trófico: De las especies focales tan solo dos son frugívoras especialistas (Figura 10), tres más son omnívoras (Figura 11), cinco se alimentan de diferentes variedades de granos (Figura 12) y los seis restantes se agrupan bajo el gremio insectívoro (Figura 13).

Figura 10. Comparación de los eventos reproductivos entre las especies pertenecientes al gremio frugívoro. Protuberancia cloacal (PC), parche de incubación (PI). Los números que aparecen en la parte superior de cada barra, corresponden al número total de individuos capturados por mes.

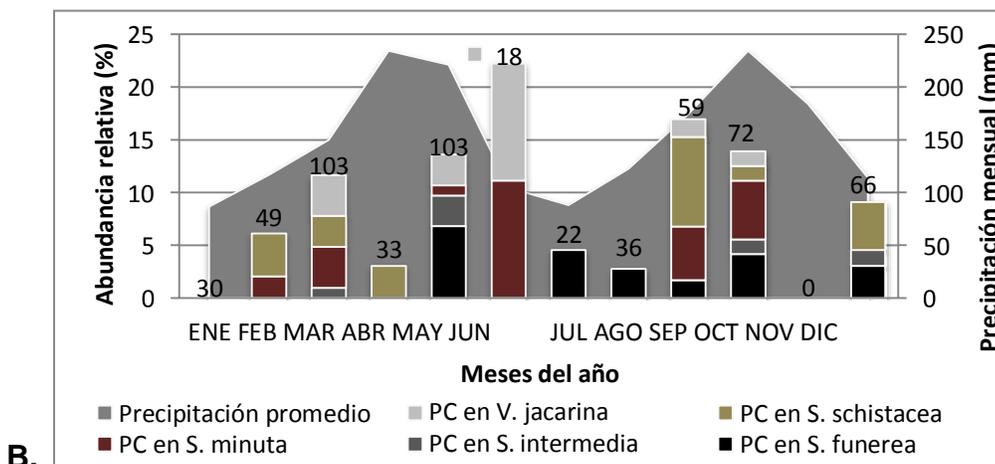
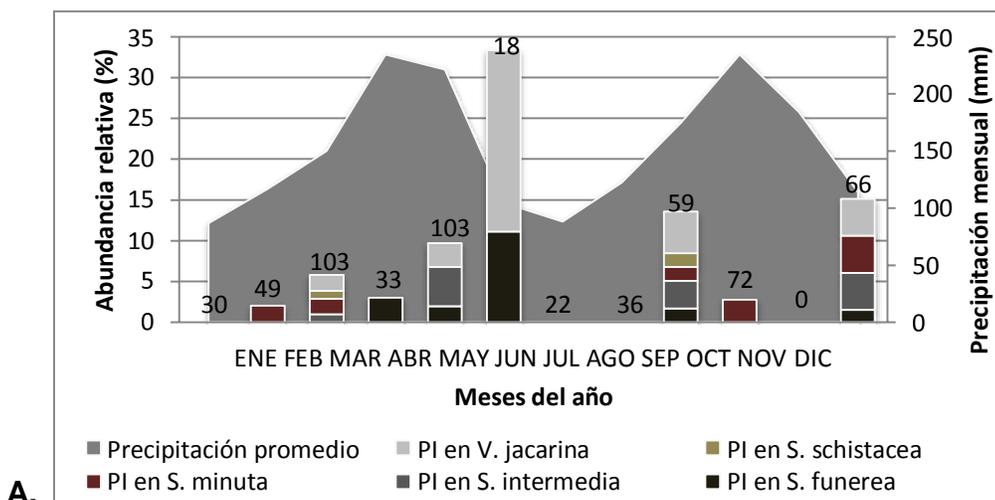


Fuente: Autor

De acuerdo con lo que se ve en las gráficas, los gremios tróficos que menos individuos con caracteres reproductivos y especies registraron fueron los frugívoros y los omnívoros. Por otra parte, granívoros e insectívoros presentaron gran cantidad de individuos capturados, especialmente concentrados en marzo y mayo. El patrón general que se muestra es igual al que se ha venido viendo en las demás gráficas, es decir, temporadas reproductivas asociadas a los meses de septiembre y octubre y prolongándose hasta marzo o mayo.

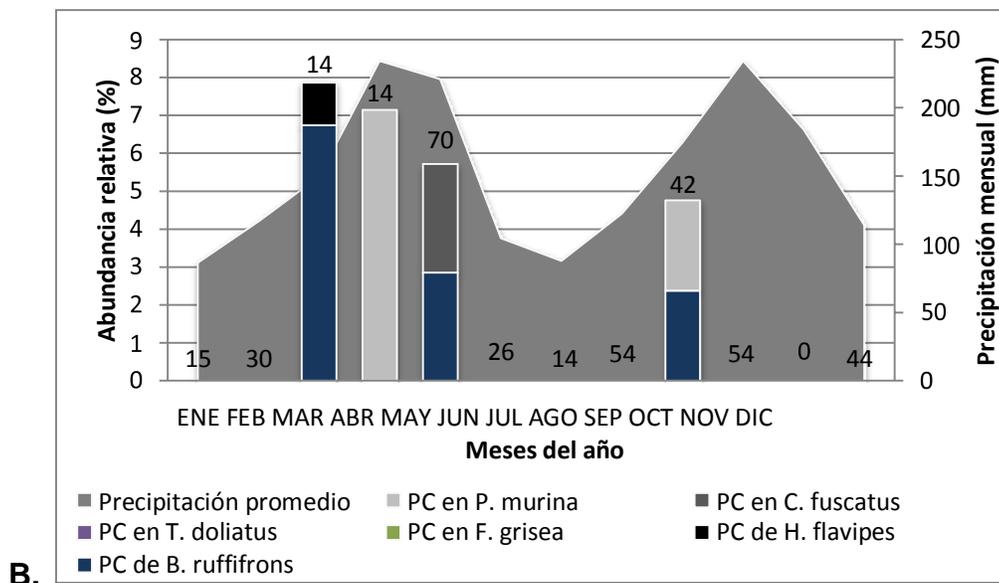
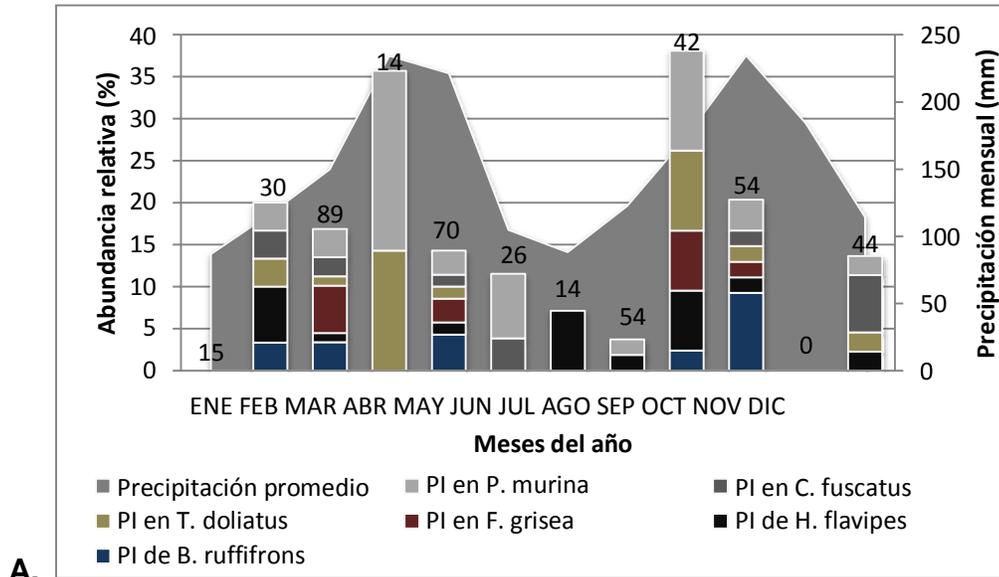
En varias gráficas también es notorio un porcentaje importante de individuos reproductivos en junio con respecto al número total de capturas de dicho mes. Generalmente son machos que presentaron un desarrollo visible en su protuberancia cloacal y por lo tanto muestran cierto grado de diferencia reproductiva entre las hembras y machos dentro de cada gremio.

Figura 11. Comparación de los eventos reproductivos entre las especies pertenecientes al gremio granívoro. A) Parche de incubación; B) Protuberancia cloacal. Los números que aparecen en la parte superior de cada barra, corresponden al número total de individuos capturados por mes.



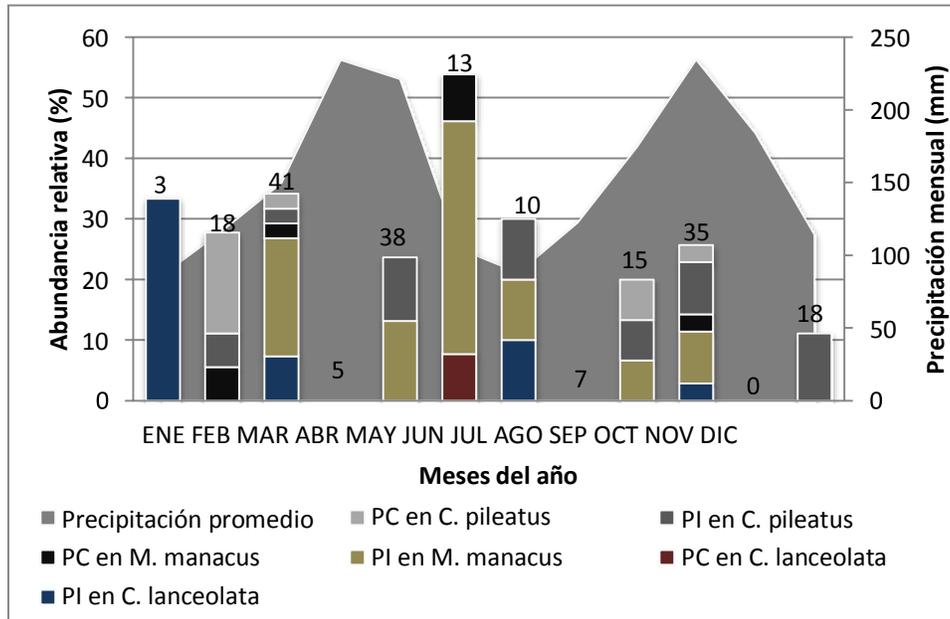
Fuente: Autor

Figura 12. Comparación de los eventos reproductivos entre las especies pertenecientes al gremio insectívoro. A) Parche de incubación; B) Protuberancia cloacal. Los números que aparecen en la parte superior de cada barra, corresponden al número total de individuos capturados por mes.



Fuente: Autor

Figura 13. Comparación de los eventos reproductivos entre las especies pertenecientes al gremio omnívoro. Protuberancia cloacal (PC), parche de incubación (PI). Los números que aparecen en la parte superior de cada barra, corresponden al número total de individuos capturados por mes.



Fuente: Autor

Al momento de aplicar la prueba estadística (Wilcoxon) discriminando por gremios tróficos, se unieron las especies frugívoras y omnívoras, que por sí solas presentan 2 y 3 especies respectivamente, datos insuficientes para realizar pruebas independientes. En dichos gremios tróficos no se encontraron diferencias significativas entre las abundancias de aves activas reproductivamente y las épocas climáticas ($z= 1.22$; $p= 0.1022$). Sin embargo, para las especies insectívoras hubo diferencias significativas entre las variables ($z=2.20$; $p= 0.0058$), igualmente los resultados estadísticos concernientes a las especies granívoras, también mostraron diferencias significativas ($z= 2.03$; $p= 0.0122$).

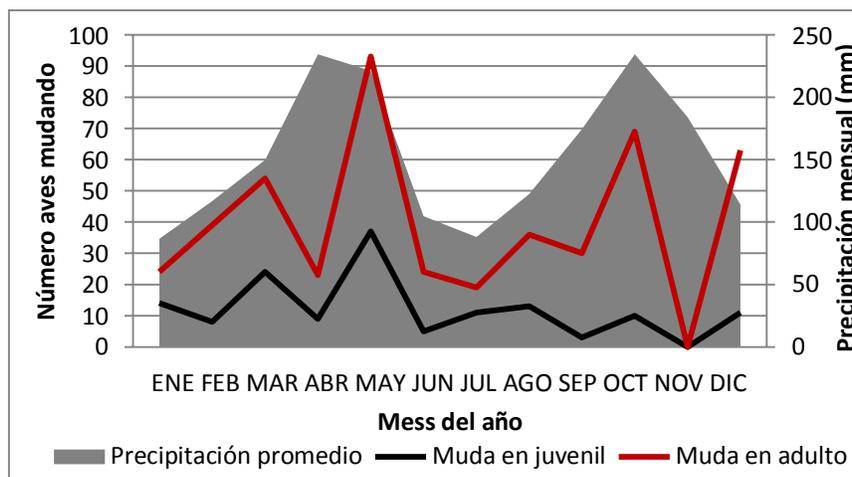
5.2 EVENTOS DE MUDA.

5.2.1 Muda corporal, estacionalidad de muda: De un total de 172 individuos capturados durante los cinco muestreos, el 82% de ellas, no presentó muda. Cerca del 9% presentó indicios de muda, la gran mayoría en los muestreos llevados a cabo en el año 2015. Una pequeña parte (7%) tan solo mostró muda corporal moderada y solo el 2% de individuos capturados tenía muda corporal avanzada.

Gran parte de las aves adultas y juveniles comienzan la muda del plumaje corporal entre marzo y mayo, siendo más evidente en este último mes (Figura 14). En caso de los adultos, también presentan otra época importante de muda corporal en el mes de agosto incrementándose en octubre.

Es de resaltar que los dos picos más importantes vistos en la gráfica, mayo y octubre, son los meses donde la precipitación es mayor. Sin embargo, el análisis de correlación de Spearman no arrojó diferencias significativas entre el número de juveniles mudando a través de las dos épocas climáticas ($n=11$; $r= 0,01$; $p= 0,9786$), ni tampoco se encontraron diferencias significativas entre el número de adultos mudando a través de las épocas climáticas ($n=11$; $r=0,47$; $p= 0,1410$).

Figura 14. Comparación de la muda corporal entre juveniles y adultos para las 16 especies evaluadas en el bosque seco tropical de Tolima. Se incluye la curva de precipitación mensual de la zona obtenida con los datos de los últimos 30 años.



Fuente: Autor

5.2.2 Muda en plumas de vuelo y edad: Para esta parte de los resultados, sólo se tomaron en cuenta los individuos capturados con muda en plumas de vuelo durante los cinco muestreos realizados en 2015 y 2016. Aunque fueron pocos los individuos que evidenciaron reemplazamiento en alguna de sus rémiges, se abordó este fenómeno para cada especie, identificando los límites de muda y el plumaje en general para otorgar una categoría de edad a cada ave capturada. Adicionalmente, se dará una idea sobre las épocas más importantes a nivel general para llevar a cabo este complejo proceso. Seis de las especies estudiadas no fueron consideradas en esta parte de resultados por falta de evidencia (*S. striatipectus*, *S. funerea*, *S. intermedia*, *S. minuta*, *S. schistacea*, *V. jacarina*).

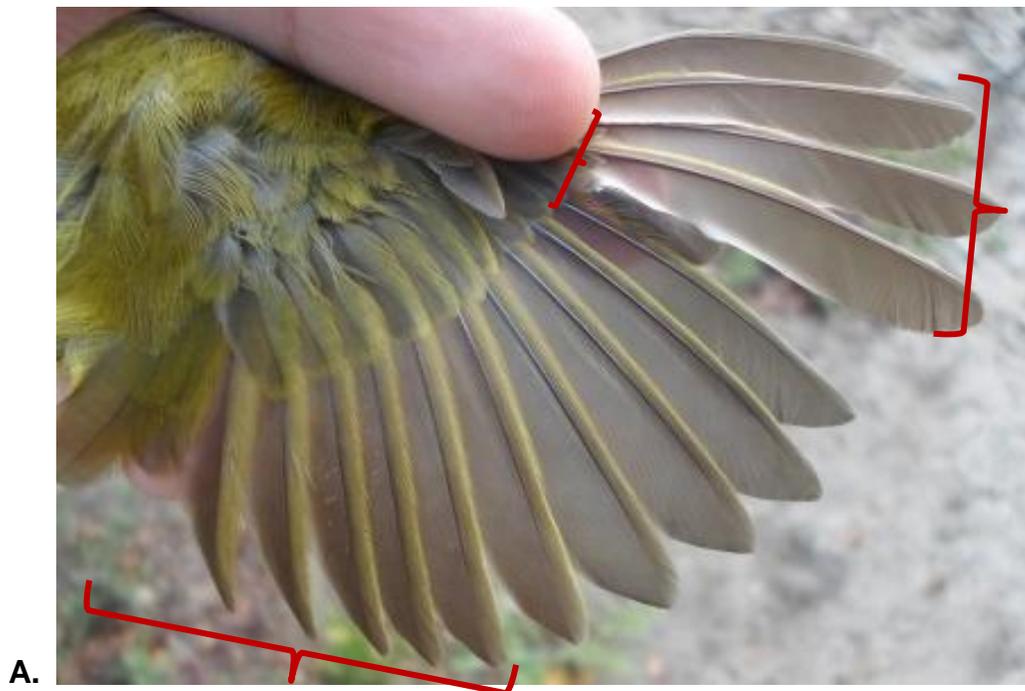
5.2.2.1 *Familia Parulidae.*

5.2.2.1.1 *Basileuterus rufifrons*: Para esta especie, se obtuvo dos capturas de individuos adultos con muda activa en sus plumas de vuelo, y dos más con límites de muda. La captura de las cuatro aves fue en el mes de agosto de 2016. En la Figura 15-individuo A, se puede observar la secuencia de muda típica en primarias, estando la P5 en crecimiento, mientras P1-P4 ya habían sido reemplazadas, pues presentaron coloración distinta al resto de primarias, además de poco desgaste en sus bordes. Por su parte, las primarias más externas mostraron una coloración más opaca. De igual forma, se apreció una muda simétrica entre cada primaria con su respectiva cobertera. En el caso de las secundarias, ninguna estaba en crecimiento, tampoco se reportó muda en las coberteras mayores, medias o menores.

El individuo B, por su lado, presentó reemplazamiento completo en todas las primarias y sus respectivas coberteras, las cuales ya tienen forma truncada en la punta. En caso de las secundarias, la S1 luce una apariencia reciente y S2 se encuentra en crecimiento, con un tamaño ligeramente mayor a la mitad de su tamaño final. En este individuo tampoco se reportó muda en ningún grupo de las coberteras.

La muda llevada a cabo por ambas aves parece ser una segunda muda prebásica, la cual involucra todas las plumas de vuelo. De acuerdo a lo encontrado, dicha muda en esta especie empieza al ser reemplazadas todas las primarias y sus respectivas coberteras (individuo A), para después continuar mudando todo el grupo de secundarias hasta completar todo el conjunto de remeras, como se observa en el individuo B. Por todo lo anterior, estos individuos fueron categorizados como aves adultas SPB.

Figura 15. Individuos de *B. rufifrons* realizando la segunda muda prebásica, ambos capturados en agosto de 2016. A) Individuo mudando primarias y B) Individuo con muda preformativa más avanzada. En ambos se señalan las plumas juveniles retenidas.





B.

Fuente: Autor

Los otros dos individuos capturados sin muda, mostraron plumajes recientes sin signos de desgaste. Son aves inmaduras de primer ciclo, debido a que la coloración de la corona aún no había alcanzado el color rufo característico de los adultos de la especie, pues ambas aves presentaron varias plumas de color gris en la zona mencionada (Figura 16). En ambos individuos se aprecian contrastes de coloración entre las coberteras mayores y medias, estas últimas con mayor tinte oliva y raquis más oscuros. También se ven límites de muda entre las coberteras primarias y el resto de coberteras, haciéndose evidente por la coloración chocolate de las coberteras primarias, sobretodo en el segundo individuo. También en el segundo individuo se aprecia un claro contraste de coloración entre el álula y sus coberteras. Todas las características descritas apuntan a individuos dentro de la categoría etaria FCF, luciendo plumajes formativos producto de una muda preformativa parcial.

En mayo y en marzo de 2016, se capturaron cuatro individuos adultos sin muda corporal ni de plumas de vuelo, osificación completa, y algunos evidenciando caracteres reproductivos. Todos ellos poseían plumajes con desgaste leve en rémiges, exceptuando

el adulto capturado en marzo, cuyo plumaje estaba muy desgastado, pero no se encontraron indicios de muda.

Figura 16. Individuos de *B. ruffifrons* capturados en agosto de 2016. Plumaje formativo, aves de primer ciclo (FCF). En la imagen se señalan las plumas grises en la cabeza.



Fuente: Autor

En los especímenes revisados en la colección zoológica de la Universidad del Tolima, se encontraron 7 individuos en plumaje formativo (FCF), con las mismas características descritas en las aves capturadas. También se revisó un adulto con muda alta en el cuerpo y en las coberteras mayores, pero sin límites de muda en las remeras. Se trataba de un ave realizando su segunda muda prebásica en proceso (SPB). El resto de especímenes (17) se identificaron como aves adultas con plumaje básico definitivo.

5.2.2.2 *Familia Vireonidae.*

5.2.2.2.1 *Hylophilus flavipes*: Se capturaron siete individuos en las salidas programadas, principalmente fueron registrados en los muestreos del 2016. En agosto de dicho año, se capturaron dos aves juveniles que presentaron un plumaje con ausencia casi total de desgaste. Todas las plumas observadas en ambos individuos pertenecían a una misma generación, o sea, fueron producto de una muda prebásica completa. De acuerdo al estado del conjunto de plumas de vuelo, se dedujo que el plumaje había sido mudado muy pocos días antes de la captura de los individuos, puesto que no demostraban signos de desgaste. Dichas aves, también mostraron unas comisuras muy blandas y de color crema, osificación craneana de entre 50% y 70%, además el iris presentaba un tono violeta cremoso. Lo anterior confirma la edad juvenil de las aves, por lo que fueron codificadas como aves FCJ.

Cabe decir que todas las plumas fueron mudadas al mismo tiempo, incluyendo las plumas del cuerpo, por lo tanto la muda fue completa (Figura 17).

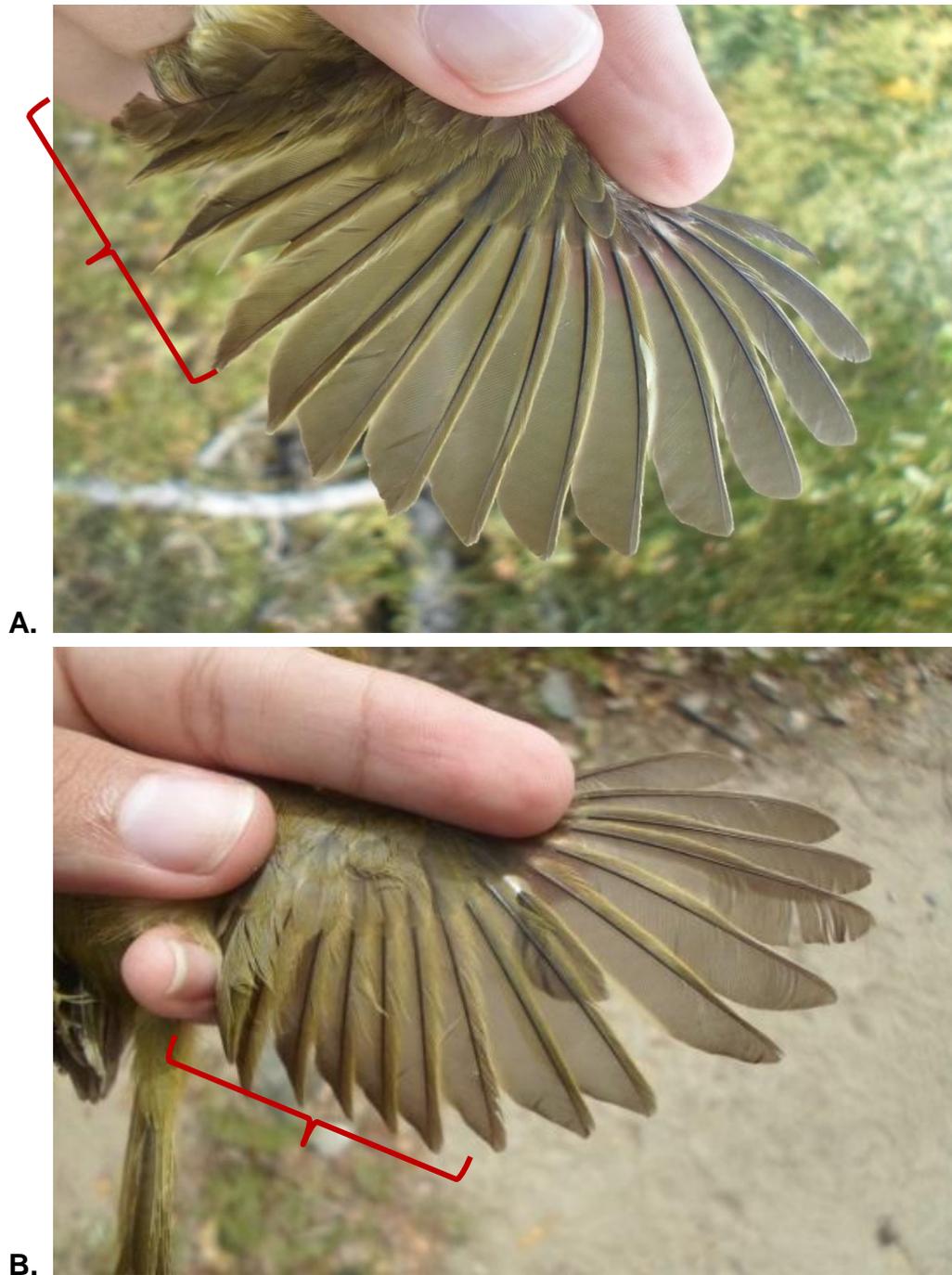
Figura 17. Ala derecha de un individuo juvenil de *H. flavipes* luciendo su primer plumaje básico. Ave capturada en agosto de 2016.



Fuente: Autor.

A parte de las aves anteriormente descritas, también fueron capturados dos individuos adultos en agosto, uno de ellos en plena muda activa de sus primarias. En el individuo A de la figura 18, se observa el ala de un adulto sin muda, aunque es posible apreciar tenues cambios de coloración y desgaste en las primarias, pues, aquellas más internas muestran un color más brillante y menor desgaste en los bordes, en comparación con las primarias más externas (P6-P9). En el caso de las secundarias S1 y S2 parecen ser plumas más recientes al igual que las coberteras mayores, mientras que la textura de las coberteras de las primarias se evidencia frágil y de coloración más opaca que el resto. Adicionalmente, hay claros límites de muda entre las coberteras mayores y las coberteras de las primarias, presentando estas últimas una apariencia de plumas juveniles retenidas. Con base en lo anterior, el individuo A estaría luciendo un plumaje formativo producto de una muda preformativa parcial y sería categorizado como un ave FCF.

Figura 18. Individuos adultos de *H. flavipes* capturados en agosto de 2016. A) Ala derecha de un ave con plumaje formativo y B) Ala derecha de adulto haciendo su segunda muda prebásica, se señalan las secundarias retenidas.



Fuente: Autor.

Por otro lado, el individuo B si mostró muda en sus primarias, específicamente la P3 estaba en crecimiento, mientras que P1 y P2 ya habían sido mudadas. Al ser un individuo con osificación completa, iris amarillo crema y sin comisuras notorias, se podría decir que el ave adelanta su segunda muda prebásica, la cual es completa. Por consiguiente, es de esperar que una vez hayan sido mudadas gran parte de las primarias, las secundarias por su parte, empezarían a reemplazarse también. Así pues, se trata de un ave con código SPB.

En marzo y en octubre se capturaron tres aves adultas en ciclo definitivo y plumaje desconocido por ausencia de límites de muda (Individuos DCU). Las dos aves capturadas en marzo mostraron un plumaje más desgastado en comparación con el adulto registrado en octubre. En las pieles analizadas en colección, no se observaron límites de muda en la gran mayoría de especímenes, aunque si se halló un individuo juvenil con plumas altamente desgastadas (FCJ). También se encontró un adulto con muda moderada en el cuerpo pero sin signos de muda en plumas de vuelo y otro adulto más terminando su segunda muda prebásica (SPB).

5.2.2.3 *Familia Thamnophilidae.*

5.2.2.3.1 *Formicivora grisea*: No se encontró ningún cañón de pluma emergiendo en las remeras de ninguna de las aves capturadas, aunque si se identificaron límites de muda en varios individuos. De los dos muestreos realizados durante el primer semestre del año (marzo y mayo de 2016), solo se capturaron tres individuos en marzo, dos machos y una hembra. Mayo no registró ninguna captura. Las tres aves presentaron límites de muda tanto en coberteras como en remeras, especialmente las primarias (Figuras 19 y 20).

El primero de ellos muestra una textura y coloración uniforme en todas las primarias así como en las dos plumas secundarias más adyacentes. Es decir, que este individuo primero mudó todo el conjunto de primarias y luego continuó reemplazando las secundarias desde la más alejada del cuerpo hasta la más cercana. El otro individuo

presentó un patrón interesante de muda, puesto que la mayoría de plumas primarias ya han sido mudadas (P9-P3) compartiendo un mismo tono y textura, sin embargo, P2 y P1 aún no habían sido reemplazadas. También es notoria la falta de coberteras en las primarias P1 y P2, lo que sugiere un reemplazamiento simultáneo de primarias con sus respectivas coberteras. También se aprecia el hecho de que la S1 fue reemplazada antes de la muda completa de las primarias. El resto de plumas secundarias aún poseen textura desgastada y coloración marrón a diferencia de las plumas nuevas que son negras. Debido a la ausencia de límites de muda entre coberteras mayores y coberteras de las primarias, ambos machos se categorizaron como aves adultas, el primero de ellos con código SCB y el segundo como DPB.

Para el caso de la hembra, esta mostró varias primarias nuevas (P9-P5), y el resto de plumas con apariencia desgastada y vieja, incluyendo secundarias, terciarias y gran parte de las cobertoras mayores. Esto puede ser debido a que el ave pudo haber pausado la muda de varias plumas, causando así los contrastes de coloración y desgaste. No se registró ningún límite de muda entre las coberteras mayores y las coberteras primarias, por lo cual se descarta que sea un ave con plumaje formativo. Así pues, la hembra fue categorizada como un ave en su ciclo definitivo, es decir, DCB.

Figura 19. Plumas de vuelo del ala derecha en dos machos de *F. grisea* capturados durante el mes de marzo (2016). Las flechas indican plumas retenidas.



Fuente: Autor.

Figura 20. Plumas de vuelo del ala derecha en una hembra de *F. grisea* capturada durante el mes de marzo (2016). Las plumas reemplazadas están señaladas en rojo.



Fuente: Autor.

La hembra registrada en agosto presentó las primarias P1 y P2 de color diferente al resto, y con una longitud ligeramente menor que las demás primarias. Lo anterior indica que el ave mudó ambas plumas algunos días antes de la captura, y posiblemente el resto de primarias continuaron mudándose después. No se evidenciaron cañones emergiendo en las coberteras ni muda corporal (Figura 21).

La muda en las primarias está siguiendo la secuencia típica, siendo reemplazadas primero las primarias más internas, en este caso P1 y P2 ya aparecen como plumas nuevas. El resto, aunque son plumas ya usadas, no muestran una textura tan frágil como para ser definidas como plumas juveniles. De hecho, el ave presentó osificación craneana completa, para ser definido como un adulto. Con base a lo anterior, el ave mostraba su segundo plumaje básico. Individuo con código etario SCB.

Las aves capturadas en septiembre de 2015, dos hembras y un macho, no presentaron límites de muda en sus plumas de vuelo, luciendo un plumaje definitivo y por lo tanto

fueron codificadas como individuos con código DCU. En la revisión de pieles de colección se pudo identificar una hembra con plumaje formativo (FCF), apreciándose contrastes muy evidentes entre las plumas juveniles retenidas (coberteras de las primarias y las plumas formativas nuevas (coberteras mayores, medias y menores). El resto de pieles revisadas pertenecían a aves adultas en su ciclo definitivo (DCB).

Figura 21. Ala derecha e izquierda de una hembra adulta capturada en agosto de 2016. Las rémiges mudadas son señaladas con flechas.





Fuente: Autor

5.2.2.3.2 *Thamnophilus doliatus*: Se capturó un total de siete individuos durante los cinco muestreos entre 2015-2016, tres hembras adultas, tres machos adultos y un macho inmaduro. En los muestreos correspondientes a marzo y mayo, se capturó un macho y una hembra respectivamente. No fue posible tomar fotografías del ala del macho debido a que escapó, sin embargo, en la hembra capturada en mayo se aprecian algunos cañones emergiendo entre las coberteras de las secundarias (Figura 22).

La hembra presentó ausencia de muda corporal. Aunque si se apreciaron cañones emergiendo del grupo de coberteras mayores más internas. Las plumas de vuelo mostraron coloración uniforme y se observó más desgaste en las secundarias que en las primarias, principalmente en el borde superior de las plumas. Las coberteras primarias no presentan desgaste evidente, aunque este si se refleja mejor en las coberteras secundarias, incluso, se nota la ausencia de algunas plumas y también algunas plumas nuevas en crecimiento.

Todas esas características apuntan a una hembra adulta en su ciclo definitivo, la cual estaría terminando una muda prebásica definitiva (Individuo DPB).

Figura 22. Plumas de vuelo del ala derecha de una hembra de *T. doliatus*. Capturada en mayo (2016). Coberteras mayores internas emergiendo.



Fuente: Autor.

El resto de individuos se registraron durante el segundo semestre anual. Destaca claramente un individuo en plumaje formativo capturado en agosto del 2016 (Figura 23), el cual presentó plumaje de color amarillo ocre en cabeza, dorso y alas con manchas de color negro en toda la parte superior del cuerpo, incluyendo alas y cola. La parte inferior del cuerpo mostró una coloración anteaada suave aunque más blanquecino hacia la garganta y la parte central del abdomen, se aprecian algunas estrías oscuras en el plumaje mucho menos evidentes que en el dorso. El individuo además presentó las comisuras del pico de color blanco crema muy notorias, iris de color violeta pálido y osificación craneana entre 50 y 70%.

El ave en plumaje formativo no presentó muda en ningún grupo de plumas, adicionalmente las plumas de vuelo tanto de las alas como de la cola no mostraron

desgaste importante y la coloración de las mismas fue uniforme. El plumaje fue el resultado de una muda preformativa incompleta sufrida por el individuo, como lo demuestra el límite de muda entre las coberteras mayores y las coberteras de las primarias, por lo tanto este sería categorizado como un ave inmadura FCF.

Figura 23. Individuo de *T. doliatus* luciendo un plumaje formativo capturado en agosto (2016). A) Plumaje corporal en posición lateral; B) plumas de vuelo del ala derecha.



Fuente: Autor.

En agosto también se capturó un macho adulto, con muda en las coberteras mayores. Las secundarias más internas al igual que las terciarias, parecen haber sido mudadas pocos días antes de capturarse, pues reflejaron un tono más oscuro y uniforme, las barbas no presentaron desgaste y la calidad de las puntas mostraron menos uso en comparación con las primarias (Figura 24). Sin embargo, pudo haber ocurrido la muda de primarias y luego haber empezado el reemplazo de las secundarias, durante la fecha en que se realizó la captura, por lo cual las rémiges primarias ya habían sido usadas mucho más tiempo mientras iban mudándose las secundarias, lo que explica el menor desgaste en estas últimas. Por otra parte, gran parte de las coberteras mayores de las secundarias están ausentes, aunque no se observan cañones de plumas nuevas. De acuerdo a las características del plumaje, este individuo puede categorizarse con el código DPB, o sea, un ave adulta con muda prebásica definitiva.

El resto de individuos capturados fueron aves adultas de ciclo definitivo pero plumaje desconocido (DCB). En la figura 25 se puede apreciar una hembra y un macho capturados en septiembre de 2015. Se revisaron cinco pieles de colección de los cuales una pertenecía a un ave con plumaje formativo con las mismas características del individuo capturado durante los muestreos (FCF). El resto de aves eran adultos con plumajes definitivos (DCB).

Figura 24. Ala derecha de un individuo macho de *T. doliatus* capturado en el mes de agosto (2016). Nótese la ausencia de gran parte de las coberteras mayores.



Fuente: Autor.

Figura 25. Ala derecha de dos individuos de *T. doliatus* capturados en septiembre de 2015. Hembra y macho respectivamente.





Fuente: Autor.

5.2.2.4 *Familia Pipridae.*

5.2.2.4.1 *Chiroxiphia lanceolata*: La mayoría de individuos capturados de esta especie, fueron aves adultas con plumajes definitivos. Se registraron dos capturas interesantes en el mes de octubre: un macho adulto mudando todas las coberteras de las plumas de vuelo (código DPB) y un macho con plumaje formativo (código FCF).

En la figura 26-A se observa el ala derecha de un macho adulto, y se aprecia claramente gran cantidad de nuevas plumas emergiendo tanto en las coberteras primarias como en las coberteras mayores. Gran parte de las coberteras mayores antiguas ya se han caído porque son muchos los espacios que se observan en la topografía alar. En el momento de captura, ninguna de las rémiges estaba mudando, todas estaban presentes aunque con evidente desgaste en ambos bordes de la pluma y los ápices. Indudablemente se trata de un individuo en su ciclo definitivo, ejecutando su segunda muda prebásica.

La imagen B corresponde a un macho con plumaje formativo, el cual es muy similar al de la hembra, de un color verde oliva en casi todo el cuerpo aunque más intenso en la espalda, cabeza y garganta. Las plumas de las alas son de color marrón claro con bordes verde oliva. Este individuo presenta en la parte alta de la cabeza, un parche incompleto de color rojo intenso característico de los machos y en la frente se alcanza a apreciar plumas de coloración más oscura acercándose al tono negro. No fue posible fotografiar las plumas de vuelo por escape del individuo, por lo tanto no se pudo observar concretamente la extensión de la muda preformativa sufrida.

Los ejemplares capturados en los muestreos de marzo y mayo 2016, se muestran en la figura 27. Ninguno presentó muda corporal o muda en las plumas de vuelo, sin embargo estas mostraron varios grados de desgaste, siendo más importante en las secundarias de ambos machos. No se notó ausencia de coberteras.

Los individuos machos mostrados en la imagen son adultos luciendo su plumaje básico definitivo, es decir, son categorizados como aves DCB. En caso de la hembra, se observan límites de muda entre las coberteras mayores y las coberteras de las primarias y el álula, puesto que estas últimas plumas mostraron menos pigmentación oliva en sus bordes, confirmando ser plumas retenidas. Dado lo anterior el individuo hembra se categorizó como FCF, o sea, mostraba un plumaje formativo producto de una muda preformativa incompleta.

Figura 26. Individuos de *C. lanceolata* capturados en octubre 2015. A) Ala derecha de un macho adulto mostrando cañones en crecimiento en las coberteras mayores (muda prebásica definitiva); B) macho con plumaje formativo.



A.



B.

Fuente: Autor.

Figura 27. Individuos de *C. lanceolata* capturados en 2016: A) Macho adulto marzo; B) Hembra adulta marzo y C) macho adulto mayo.



Fuente: Autor.

La totalidad de los individuos almacenados en la colección zoológica de la Universidad del Tolima son adultos en su ciclo definitivo (DCB).

5.2.2.4.2 *Manacus manacus*: Casi la totalidad de individuos capturados de esta especie fueron hembras, solo se capturó un macho en el muestreo hecho en marzo. Ninguno de los ejemplares presentó muda en plumas de vuelo. Las aves que se capturaron en los muestreos de marzo y mayo, mostraron una coloración uniforme en sus rémiges, sin indicios de cañones nuevos emergiendo, pero con varios grados de desgaste en los ápices y bordes (Figura 28). Todas las aves capturadas estaban en su ciclo definitivo y se categorizaron como aves DCB.

Se capturó un individuo en marzo del 2015, muestreo que hace parte del programa de monitoreo de aves del laboratorio de zoología de la Universidad del Tolima (Figura 29). Se incluyó en estos resultados porque brinda una mejor idea de cómo sucede la muda de rémiges en la especie. En este caso es un macho juvenil y se ve perfectamente las tres primarias más internas en crecimiento, con una longitud ligeramente superior a la mitad de las plumas adyacentes. Las coberteras primarias de dichas remeras también han sido mudadas simultáneamente. Además, se distinguen todas las cobertoras mayores en crecimiento, como lo evidenciaron varios cañones emergiendo a lo largo de dicho grupo de plumas. Las plumas antiguas muestran grave desgaste tanto en sus bordes como en sus puntas y su color es café opaco, lo cual es un claro contraste entre plumas retenidas y plumas reemplazadas, que mostraron una coloración oscura. No se observaron secundarias en crecimiento, por lo que estas deben emerger una vez se haya completado la muda de todas las primarias y de las coberteras. Se deduce así que el ave adelantaba su primera muda prebásica completa.

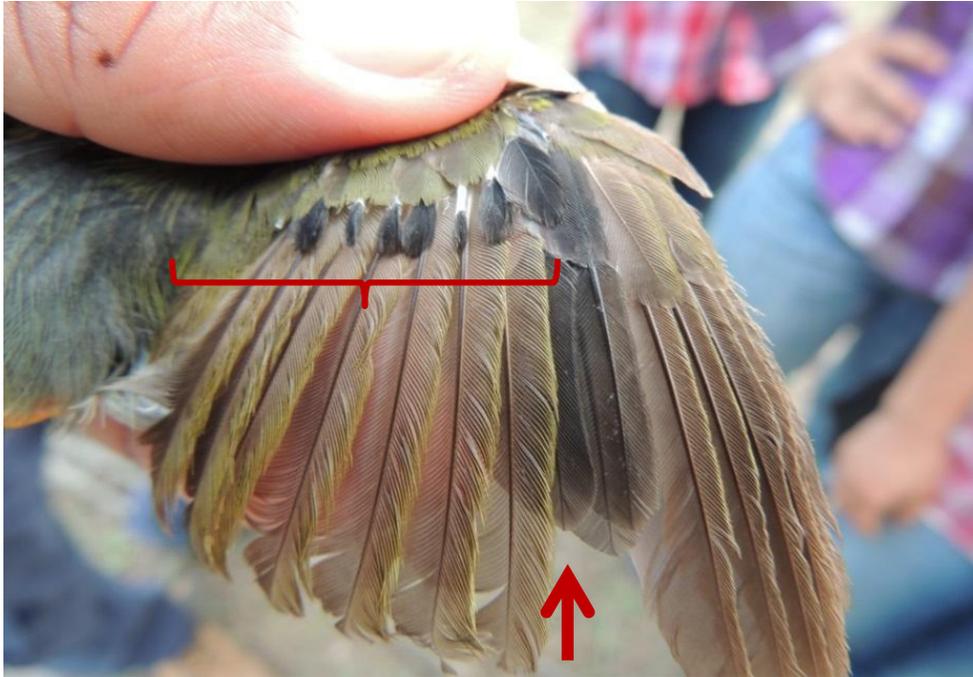
La dirección de reemplazamiento de las primarias es distal, es decir, el ave mostró una secuencia de reemplazamiento típica en las plumas primarias, lo cual, sumado a las características del plumaje, indica que se trata de una muda preformativa completa. Por consiguiente el individuo fue asignado al código de edad FPF.

Figura 28. Ala derecha de dos individuos de *M. manacus* capturados en marzo y mayo (2016). A) Hembra adulta con código DCB; B) Macho adulto con código DCB.



Fuente: Autor.

Figura 29. Ala derecha de un macho juvenil de *M. manacus* mudando sus plumas de vuelo (primarias internas y coberteras mayores). Muda preformativa. Individuo capturado en marzo (2015).



Fuente: Losada Prado.

En los muestreos llevados a cabo en el segundo semestre del año, solo se capturó una hembra cuyas primarias y sus respectivas coberteras parecían haber sido reemplazadas días antes del muestreo, puesto que no presentaban ningún tipo de desgaste (Figura 30). De manera similar, las secundarias y las coberteras de las secundarias presentaron una calidad aceptable con solo algunos indicios de desgaste en los bordes superiores. Por tal motivo, se trataría de una hembra adulta con ciclo definitivo y plumaje no conocido (DCB). La gran mayoría de pieles conservadas en la colección zoológica de la Universidad del Tolima son machos y hembras de ciclo definitivo (DCB), ninguno con muda o límites de muda visibles. Sólo se distinguieron dos hembras con límites de muda entre las coberteras de las primarias y las coberteras mayores, las primeras siendo retenidas, en caso de las remeras, todas se parecían de una misma generación. Lo anterior muestra un patrón incompleto de muda preformativa en la especie. Dichas hembras se categorizaron como aves FCF.

Figura 30. Ala izquierda de una hembra de *M. manacus* capturada en septiembre 2015. Ciclo definitivo.



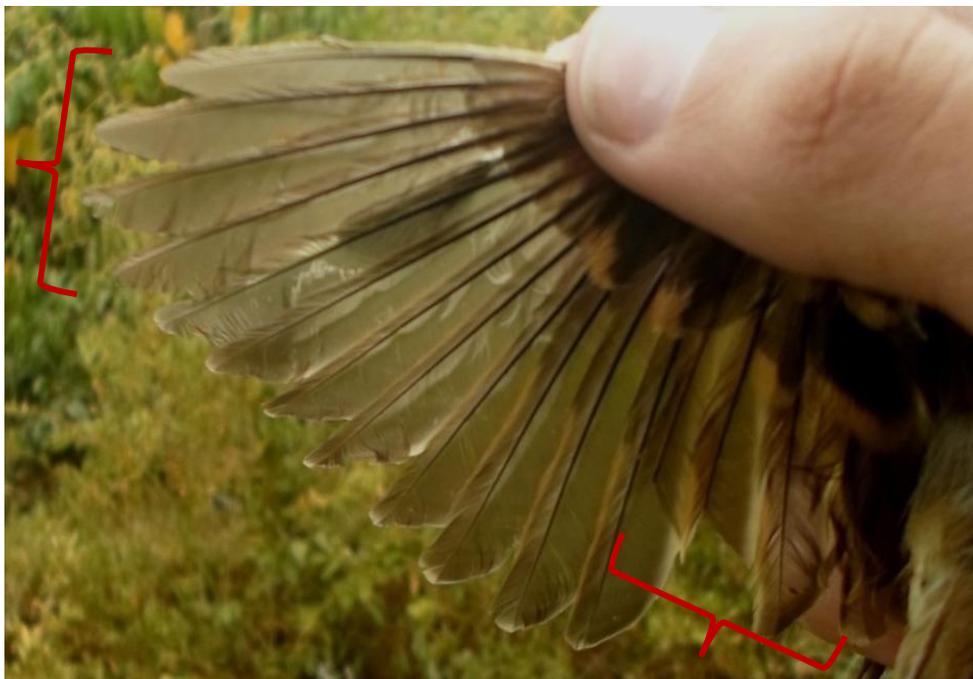
Fuente: Autor.

5.2.2.5 *Familia Tyrannidae.*

5.2.2.5.1 *Cnemotriccus fuscatus*: De esta especie fueron capturados siete individuos, de los cuales solo dos mostraron pruebas de estar mudando en el momento de la captura, aunque en varios se pudo diferenciar claros límites de muda. En agosto, por ejemplo, se efectuó la captura de un individuo llevando a cabo su muda preformativa incompleta en secuencia típica (Figura 31). Ambas alas presentaron crecimiento de P6 simultáneamente, pero solo el ala derecha estaba mudando S3, la cual ya se había desarrollado en el ala izquierda. Es posible observar los límites de muda entre las coberteras mayores y las coberteras de las primarias, estas últimas siendo retenidas. En caso de las remeras, las primarias más internas y las secundarias externas presentan apariencia más reciente, menos desgaste, coloración más brillante y puntas truncadas, en comparación con las plumas adyacentes que conservan su punta redondeada y apariencia juvenil. Este individuo claramente puede ser categorizado como un ave FPF.

Figura 31. Ala derecha e izquierda de un individuo de *C. fuscatus* capturado en agosto 2016 llevando a cabo una muda preformativa. Abajo se indican las plumas que aún no han sido mudadas.



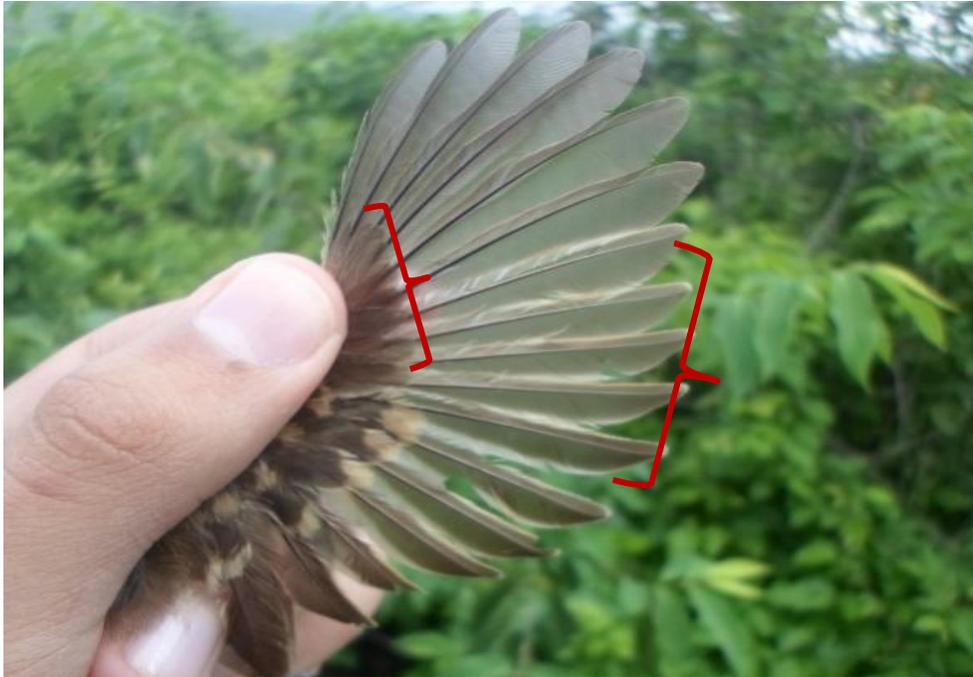


Fuente: Autor.

Para el mes de marzo fueron capturados dos individuos con plumas de diferente generación en sus alas (Figura 32). Ambos mostraron plumas nuevas en las primarias externas y plumas viejas aparentemente retenidas en las primarias internas y en varias secundarias. Las coberteras mayores y medias parecían haber sido mudadas recientemente, pero las coberteras de las primarias aún conservaban características de plumas básicas retenidas: forma aguzada, color café opaco y un tenue borde blanquecino.

Las anteriores características indican que ambos individuos estaban luciendo un plumaje formativo, producto de una muda preformativa incompleta, la cual involucró solo algunas plumas de vuelo. La causa de que algunas remeras se vieran de color y textura más reciente, se debe a una posible suspensión de la muda, por lo que las plumas reemplazadas primero se deterioraron durante el tiempo en que la muda fue pausada, adquiriendo así una apariencia de ser plumas retenidas, sin realmente serlo. En consecuencia, el código de edad correspondiente a ambas aves es FCF, es decir, aves de primer ciclo con plumaje formativo.

Figura 32. Ala derecha de dos individuos de *C. fuscatus* capturados en marzo de 2016. Ambos son aves luciendo su plumaje formativo. En la imagen se señalan las plumas juveniles retenidas.



Fuente: Autor.

Por último, en septiembre y octubre de 2015 se capturaron cuatro adultos pero no mostraron muda en sus plumas de vuelo, las cuales no presentaban situación grave de desgaste y su coloración era uniforme (plumas de una misma generación). Al carecer de límites de muda, no se logró determinar el tipo de plumaje de dichas aves, pero teniendo en cuenta las características del plumaje, la osificación craneana y la presencia de caracteres reproductivos en algunos de ellos, se asignaron al código de edad DCU. No se encontraron individuos mudando ni mostrando límites de muda en los especímenes revisados en la colección, es decir, todos tenían plumajes definitivos (DCU).

5.2.2.5.2 *Phaeomyias murina*: Esta especie fue la que mejores datos mostró en cuanto muda de remeras. En muestreos realizados durante los meses de marzo y mayo, se capturaron varios individuos con muda activa en sus plumas de vuelo (Figura 33).

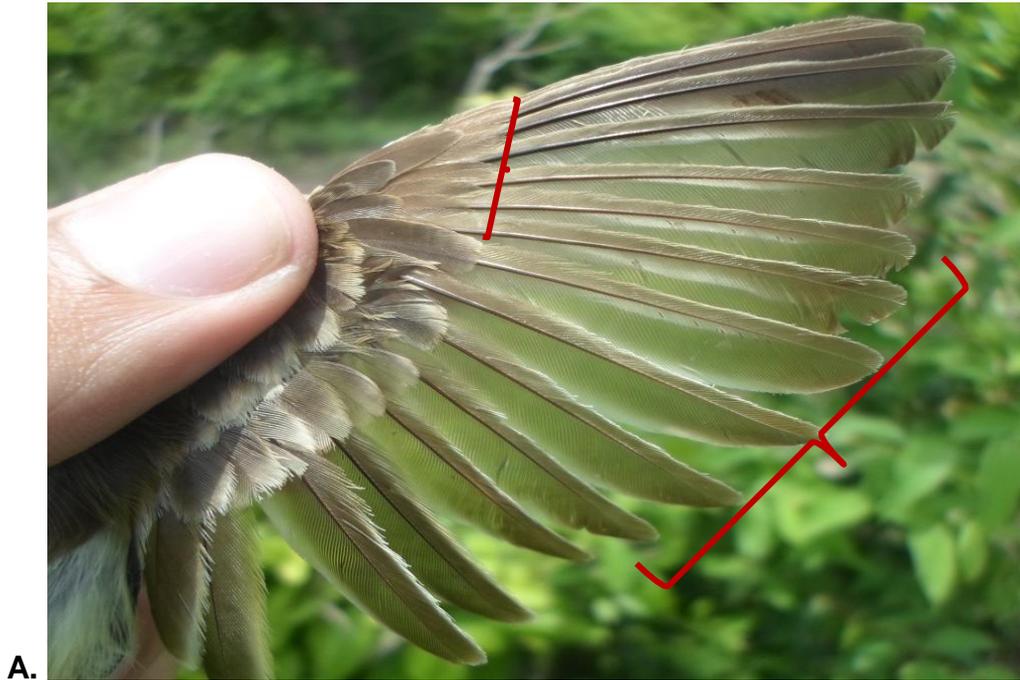
Individuo A: presentó un plumaje formativo producto de una muda preformativa incompleta. En dicho plumaje se advirtieron las coberteras primarias de baja calidad, puntiagudas, alto desgaste y color muy opaco (plumas juveniles retenidas), en comparación con las coberteras del álula y coberteras mayores que se apreciaron de color café brillante y desgaste casi ausente, indicando una muda reciente de las mismas. Varias de las plumas primarias más externas fueron recientemente mudadas, el resto, aparentemente retenidas como lo demuestra su coloración opaca y alto desgaste en los bordes, fueron mudadas primero para luego ser suspendida la muda. No se observaron espacios ni cañones emergentes entre los grupos de coberteras. Categorización: ave inmadura FCF.

Individuo B: presentó todas las plumas de una misma generación, posiblemente sea un individuo adulto de ciclo definitivo. No presento muda activa en ningún grupo de plumas del ala. Todas las rémiges y coberteras mostraron una estructura, textura y coloración similar y con desgaste leve. Las coberteras de las primarias mostraron una forma redondeada que indica plumas adultas. Categorización: ave adulta DCU.

Individuo C: El ala izquierda que se muestra en la imagen, refleja el buen estado y calidad que presentaron todas las plumas de vuelo de este individuo. No se evidenció desgaste grave en ningún grupo de plumas de vuelo, todas mostraron coloración uniforme. Parece tratarse de un plumaje recientemente mudado por parte de un ave adulta de ciclo definitivo, posiblemente se trata de un ave con su plumaje básico definitivo. Categorización: ave adulta DCB.

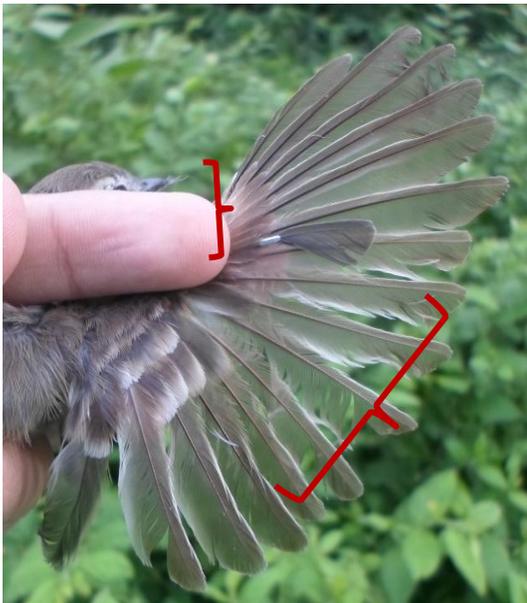
Individuo D: Fue registrado en el mes de mayo. Este individuo presentó muda activa en primarias, ya que la P4 estaba en crecimiento en ambas alas. Las primarias después de la P4 ya habían sido mudadas, por lo tanto el ave evidenció una secuencia excéntrica de muda. Tanto las primarias más internas, todas las secundarias, terciarias y coberteras de las primarias fueron plumas juveniles retenidas, como se puede notar en su coloración opaca, forma aguzada y desgaste alto por uso. Dado lo anterior, dicha ave adelantaba una muda preformativa incompleta que incluyó coberteras mayores, medias y menores, además de varias rémiges primarias. Categorización: ave inmadura FPF.

Figura 33. Individuos de *P. murina* capturados durante los muestreos realizados en marzo y mayo de 2016. A) Ala derecha individuo en plumaje formativo; B) Ala derecha de un individuo con plumaje definitivo desconocido; C) Ala izquierda de un individuo con plumaje básico definitivo; D) Alas derecha e izquierda de un individuo con muda preformativa. En cada imagen se señalan las plumas retenidas (si las hay).





C.



D.

Fuente: Autor.

En la figura 34 se muestran varios individuos capturados en agosto de 2016, dos de ellos (A y B) parecen individuos adultos de ciclo definitivo, pues todas sus plumas son de una misma generación y no se encontraron límites de muda. Ninguno presentaba muda de cuerpo al momento de ser capturados y como se puede apreciar en las imágenes, el

desgaste de las plumas es casi inexistente. Por lo tanto dichos individuos son aves DCU, es decir, muestran un plumaje desconocido pero ya están en su ciclo definitivo.

Por su parte, el ave de la figura C, muestra una serie de plumas ya reemplazadas en su ala, pero en secuencia un tanto excéntrica. Las cuatro primarias más internas se aprecian ya mudadas junto con sus respectivas coberteras primarias, sin embargo, el resto de rémiges primarias aún tienen una apariencia desgastada y su coloración es más opaca. Sumado a ello, las coberteras primarias externas también muestran una forma, textura y coloración de plumas viejas, pues presentan forma aguzada en comparación con las coberteras ya reemplazadas, que son redondeadas. La parte excéntrica de la muda se observa en las secundarias, de las cuales solo la S2 y la S3 se han retenido mientras que el resto incluyendo terciarias y todas las cobertoras medias y mayores han sido reemplazadas. Observando estos patrones de muda es posible decir que se trata de un ave luciendo su plumaje formativo, producto de una muda preformativa incompleta, por lo tanto es un ave FCF de primer año.

El individuo D, por su parte, muestra su primer plumaje básico, con plumas redondeadas y recientemente mudadas, como se puede deducir por la casi ausencia de desgaste y color brillante de las mismas. En las coberteras de las primarias no se aprecian límites de muda, pero si se atisba un leve color blanquecino en los bordes. Por tales razones, se otorgó la categoría etaria FCJ a dicho individuo.

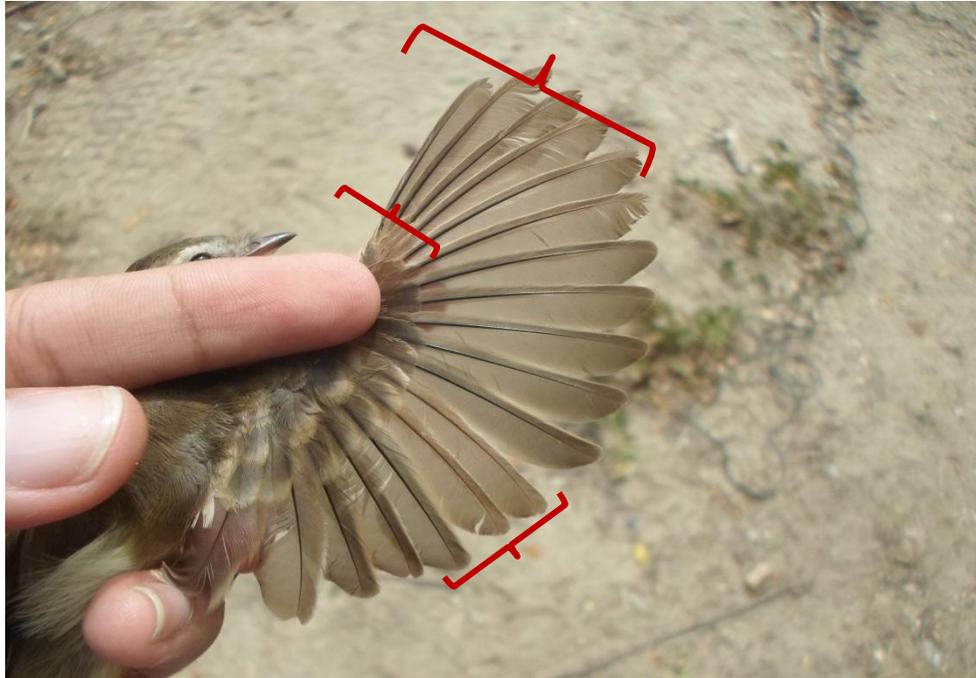
Figura 34. Ala derecha de varios individuos de *P. murina* capturados en agosto de 2016. En el individuo C, las plumas retenidas están señaladas.



A.



B.



C.



D.

Fuente: Autor.

De los seis especímenes presentes en la colección zoológica de la Universidad del Tolima, sólo uno mostró las características de tener un plumaje formativo, con claros contrastes entre las coberteras mayores y las coberteras de las primarias (FCF). El resto

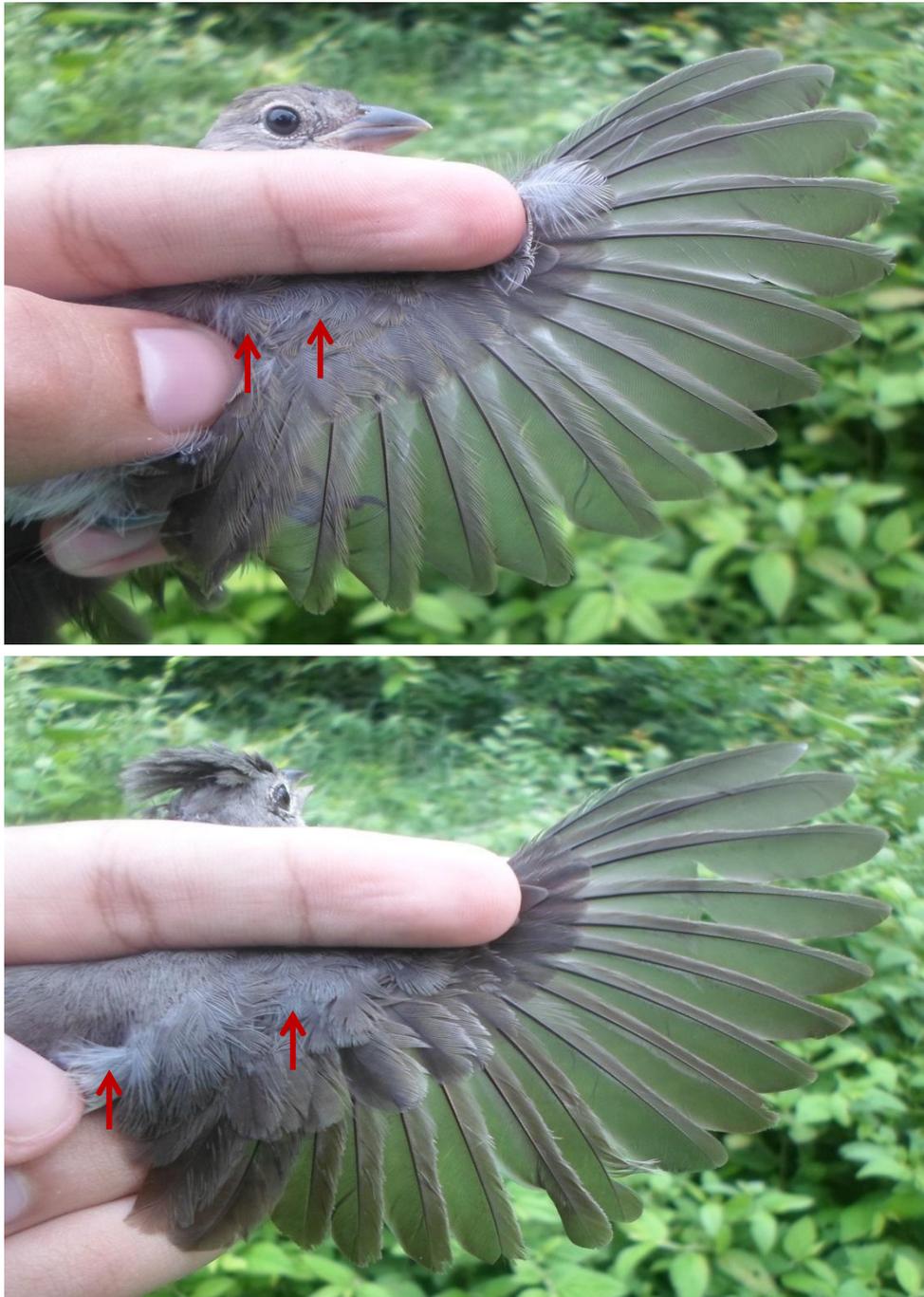
eran individuos adultos dos de los cuales presentaban varios grupos de plumas corporales mudando, pero sin mudar plumas de vuelo. Podría tratarse de mudas basales.

5.2.2.6 *Familia Thraupidae.*

5.2.2.6.1 *Coryphospingus pileatus:* Para esta especie con dimorfismo sexual, no se consiguieron capturas de individuos que estuvieran mudando plumas en sus alas, ni en machos ni en hembras. Tampoco se observaron cañones emergentes entre los grupos de coberteras alares.

Varios tipos de plumajes fueron identificados en distintas aves a lo largo de los muestreos realizados. En mayo de 2016 se capturaron dos aves con plumaje juvenil, posiblemente machos, los cuales presentaron comisuras de color crema y osificación incompleta (Figura 35). En ambos individuos se asoman algunas plumas grises en las coberteras mayores, lo cual podría indicar un posible comienzo de muda, en cuanto al cuerpo, aun no se distingue el característico parche rojo que se esconde en la coronilla. Se trata de individuos con código FCJ.

Figura 35. Ala derecha de dos Individuos juveniles de *C. pileatus* capturados en mayo de 2016. Plumaje juvenil, con algunas plumas grises en las coberteras mayores (flechas).



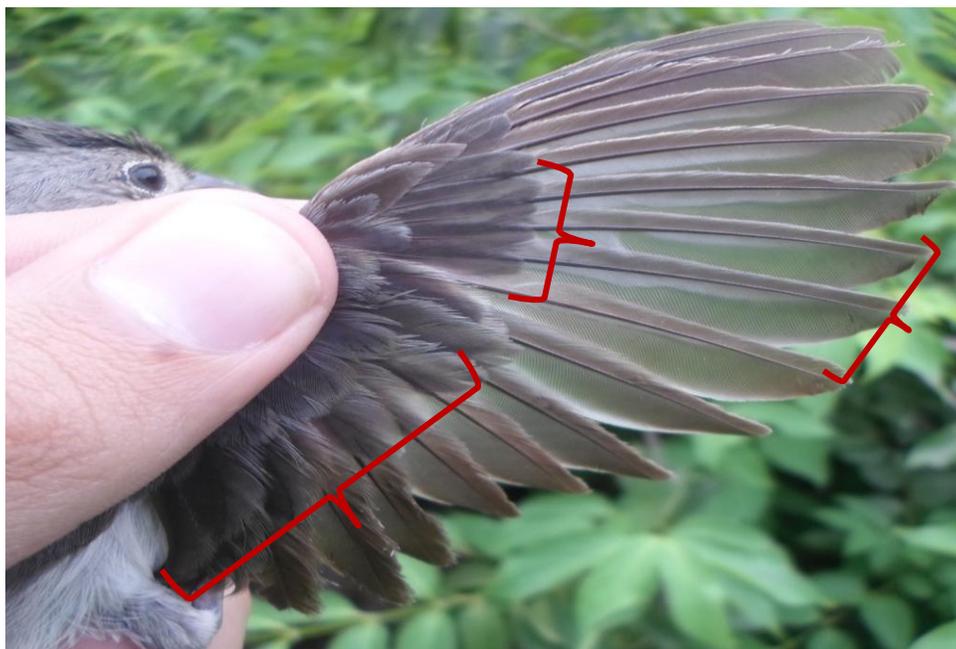
Fuente: Autor.

En marzo de 2016, se capturó una hembra cuyo plumaje mostró todas las coberteras de las primarias ya reemplazadas. Además también se observó algunas plumas de vuelo más recientes que otras, en especial las primarias centrales más internas. El resto de

remeras mostraron evidentes signos de desgaste y coloración opaca, además el raquis de dichas plumas era frágil y de color café opaco (Figura 36). Ante estas características se puede tratar de un individuo adulto que ha suspendido la muda en algún momento, por lo cual se aprecian los contrastes de textura y coloración entre varias plumas. El ave se categorizó como DCU.

También en marzo, se capturó un macho adulto con su plumaje básico definitivo, pues todas las plumas (excepto las secundarias internas) parecían ser de una misma generación. Las plumas no presentaron desgaste importante y la coloración fue similar en la gran mayoría. La extensión de la segunda muda prebásica fue completa aunque aún faltaban por mudar S5 y S6 (Figura 37) plumas que sí tuvieron desgaste evidente y un color más opaco que las plumas adyacentes. No se encontraron límites de muda entre las coberteras ni cañones nuevos emergiendo. El ave fue categorizada con el código etario DCB.

Figura 36. Ala derecha de una hembra de *C. pileatus* capturada en marzo de 2016 mostrando plumas de diferentes generaciones. En la imagen se señalan las plumas más recientes.



Fuente: Autor.

Figura 37. Ala derecha de un macho de *C. pileatus* mostrando su plumaje básico definitivo capturado en marzo de 2016. S5 y S6 aún faltan por mudarse.



Fuente: Autor.

Tres aves más fueron capturadas en los distintos muestreos, sin embargo no se encontraron límites de muda entre sus plumas de vuelo. Por lo tanto, todas fueron asignadas a la categoría DCU, ya que eran individuos adultos con osificación completa y en ciclo definitivo, aunque de plumaje desconocido. En la colección se revisaron nueve especímenes, todos adultos, de los cuales sólo en dos se identificaron signos de muda, que por su extensión se trataba de la segunda muda prebásica (SPB). El resto de pieles mostraban un plumaje sin límites de muda por lo que se categorizaron como aves DCB.

5.2.2.6.2 *Ramphocelus dimidiatus*: Aunque fueron pocos los ejemplares registrados durante los muestreos realizados, se obtuvieron datos muy interesantes de esta especie. Principalmente se capturaron machos, los cuales son de plumaje rojo más intenso que en las hembras y a su vez el pico es más plateado en su base. En total se capturaron 9 individuos y varios de ellos con señales de muda i límites de muda claros en sus plumas de vuelo.

En marzo se captura un macho inmaduro, que aún no ha comenzado la muda de las plumas grandes de vuelo (Figura 38). Sin embargo, como se ha señalado en la imagen, las coberteras primarias ya han empezado a mudarse, puesto que se advierte una pluma nueva de color negro en las coberteras primarias internas. Se aprecia claramente el contraste de coloración y textura entre dicha pluma con las demás coberteras adyacentes. No se encontraron cañones emergentes en la topografía del ala. Por otra parte, el conjunto de primarias y secundarias mostraron una coloración marrón pálido con desgaste moderado y puntas quebradizas. El individuo no presentó muda en sus plumas de cuerpo. El ave parece ser lucir un plumaje juvenil a punto de ser reemplazado, por lo tanto se le asigna el código etario FCJ.

Siguiendo los resultados, solo se capturaron dos hembras, de las cuales una presentó plumaje formativo y fue capturada en agosto (Figura 39). Dicha ave se categorizó como un individuo de segundo año con plumaje formativo (FCF). La hembra presentó secuencia excéntrica en el reemplazamiento de primarias y secundarias, habiendo sido reemplazados P4 hasta P9 en primarias y el resto retenidas, mientras en las secundarias se mantenían retenidas S1 y S2. Adicionalmente, también presentó plumas retenidas en las coberteras de las primarias. Lo anterior muestra que el ave sufrió una muda preformativa incompleta.

Figura 38. Ala derecha de un macho de *R. dimidiatus* capturado en marzo de 2016. Todas las plumas de vuelo son de una misma generación, excepto una de las coberteras primarias (Flecha).



Fuente: Autor.

Figura 39. Ala derecha de una hembra de *R. dimidiatus* capturada en agosto de 2016. En la imagen se señalan las plumas formativas.

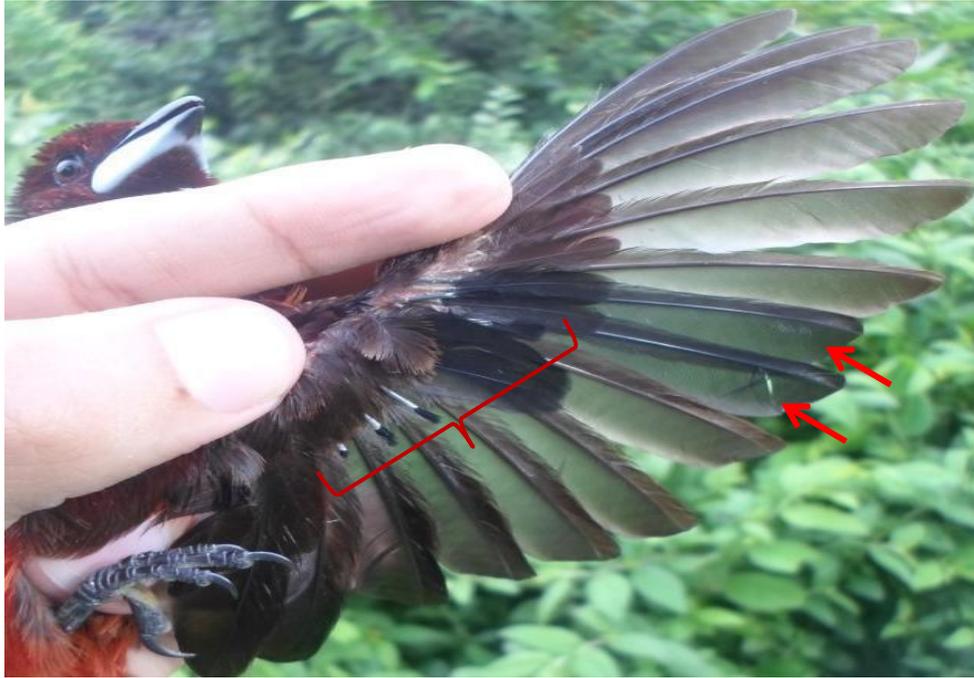


Fuente: Autor.

En el muestreo realizado en mayo de 2016, se capturó un macho con muda excéntrica en las primarias, puesto que tan solo P2 y P3 presentaron apariencia nueva, como coloración negra, ausencia de desgaste y forma redondeada. El resto de primarias incluyendo P1, fueron plumas retenidas con coloración opaca, desgaste evidente y formas más aguzadas. También se apreció muda activa en las coberteras mayores, con algunas plumas ya reemplazadas y una serie de cañones en crecimiento. Por su parte, las coberteras de las primarias permanecieron retenidas en su mayoría, exceptuando las coberteras que cubren las primarias P2 y P3 (Figura 40). En el caso de las remeras secundarias, aún no se evidencia ninguna pluma nueva o plumas en crecimiento.

Se trata de un individuo en su ciclo definitivo, llevando a cabo una muda prebásica cuya extensión parece ser completa, por tales motivos el ave fue categorizada como DPB.

Figura 40. Ala derecha de macho de *R. dimidiatus* capturado en mayo de 2016. Muda en coberteras mayores y rémiges primarias.



Fuente: Autor.

El individuo mostrado en la figura 41, estaba sufriendo una muda completa y gran parte de las plumas de vuelo ya habían sido reemplazadas. El ave ya es adulta, por su plumaje, grado de osificación y desarrollo plateado de la mandíbula inferior y la muda que se encontraba realizando era la segunda muda prebásica, la cual es completa. Se puede ver que la secuencia de reemplazamiento es la típica tanto para primarias como para secundarias, casi todas ya mudadas. Todas las coberteras mayores, medias y pequeñas habían sido reemplazadas días antes de la captura. Aunque parece ser que las coberteras de las primarias aún se mantenían retenidas. En general el ave puede ser un individuo de código DPB y está en un estado de muda más avanzado que el ave anteriormente descrita.

El resto de individuos capturados fueron aves adultas con plumajes definitivos que no pudieron ser determinados exactamente, debido a la ausencia de límites de muda. Por lo tanto fueron categorizados como aves adultas DCU, de acuerdo a los códigos técnicos de clasificación de edades. En colección se revisaron tres individuos formativos con el

mismo patrón de muda registrado en los individuos capturados durante los muestreos (FCF). Además, dos aves adultas presentaban muda en las plumas de vuelo como coberteras mayores y varios cañones emergiendo en las primarias, tratándose de aves en su segunda muda prebásica (SPB).

Figura 41. Alas derecha e izquierda de un macho de *R. dimidiatus* capturado en agosto de 2016. Muda simétrica. Las flechas indican las plumas que aún no han sido mudadas.





Fuente: Autor.

En una vista general de todas las aves juntas, se puede observar que los individuos de primer año, es decir, individuos con mudas o plumajes juveniles y formativos, fueron más abundantes en agosto, con 10 individuos capturados. Por su parte en los muestreos de marzo y mayo se capturaron 9 aves formativas y juveniles. En los muestreos de septiembre y octubre sólo se registró un ave inmadura. Mientras que los adultos son más dispersos a lo largo del año, capturándose en frecuencias muy similares en cada muestreo realizado.

Para el caso de las especies que no están representadas con fotografías, sólo se revisaron los especímenes presentes en la colección, sin embargo, en algunas de ellas no se apreciaron patrones de muda. En caso de *S. minuta* y *S. striatipectus* no se encontraron especímenes con muda ni límites de muda, todos eran adultos en su ciclo definitivo (DCU). Se identificaron individuos con plumaje formativo (FCF) en *S. schistacea* (1), *S. intermedia* (2) y *V. jacarina* (3). En todos los seis individuos se encontraron límites de muda entre las coberteras mayores y las coberteras de las primarias, estas últimas siendo retenidas, como se pudo apreciar en su coloración, forma y textura. Además se trataba de aves con cráneo incompleto y la coloración del plumaje

presentaba tanto plumas juveniles como plumas formativas. Por otra parte, de *S. funerea* se identificaron 3 individuos adultos con signos de haber estado mudando las remeras y sus coberteras en secuencia típica, tratándose de aves SPB. En todas ellas se observaron las dos o tres primarias externas retenidas junto a sus coberteras mientras el resto ya habían sido reemplazadas. No se observó muda en las coberteras mayores o medias.

5.3 RELACIÓN ENTRE MUDA Y REPRODUCCIÓN.

El Análisis Lineal Generalizado mostró diferencias significativas entre los eventos reproductivos con respecto a los eventos de muda ($F= 5,90$; $p= 0,0001$), adicionalmente los análisis estadísticos de Spearman muestran una correlación positiva entre dichas variables ($r= 0,46$; $p= 0,0001$). Con respecto a la temperatura, también hubo diferencias significativas ($F= 6,90$; $p= 0,009$) pero en este caso la correlación es negativa ($r= -0,29$; $p= 0,0001$). Finalmente, en caso de la precipitación, se aprecian diferencias significativas ($F= 20,18$; $p= 0,0001$) y la correlación es positiva ($r= 0,23$; $p= 0,0014$). Por otra parte, a continuación, se mostrará cada una de las líneas de tiempo por especie, y se hará una breve explicación por cada familia. Los datos de muda que aparecen en negrilla pertenecen a individuos adultos, aquellos que aparecen normales son individuos juveniles. Los asteriscos en algunas líneas de tiempo hacen alusión al mismo individuo.

Para empezar, en *B. ruffifrons* (Familia Parulidae) se puede apreciar una mayor cantidad de individuos mudando el cuerpo durante el primer semestre del año, especialmente aves adultas (Figura 42). Los individuos con muda más avanzada se concentran principalmente en el mes de mayo, que hace parte de uno de los picos de lluvias de la zona. Los pocos juveniles capturados realizando muda, se distribuyeron entre marzo y junio. En el mes de agosto se capturó el único individuo con muda en sus plumas de vuelo.

En cuanto al esquema reproductivo, gran parte de los individuos que mostraron caracteres reproductivos, se ubicaron también en el primer semestre del año, con

especial concentración en marzo y en mayo. Por las razones anteriores, se podría pensar en un alto grado de solapamiento de ambos eventos. Sin embargo tanto para la época lluviosa ($n= 54$; $X^2_{1, 0.05} = 0.5409$; $p = 0.46$) como para la época seca ($n= 27$; $X^2_{1, 0.05} = 3.2481$; $p = 0.07$) no se percibe ningún grado de relación entre la muda y la reproducción. Por lo tanto, los solapamientos solo ocurren esporádicamente en algunos individuos.

Para el caso de *H. flavipes* (Familia Vireonidae), se evidencia que esta especie está en constante muda todo el año, con frecuencias muy similares en ambas épocas climáticas (Figura 43). Es apreciable identificar varios individuos con muda corporal avanzada en la mayoría de los meses del año, lo que da una idea de que no existen épocas específicas para llevar a cabo la muda corporal. También se pueden observar varios individuos de primer año mudando, muy probablemente llevando a cabo una muda preformativa, especialmente durante el primer semestre. Solo se tiene registro de tres aves mudando las plumas de vuelo, uno en febrero, otro en marzo y uno más en el mes de agosto del último muestreo realizado. Todos ellos individuos adultos de los cuales dos también adelantaban una muda corporal moderada.

Los caracteres reproductivos al igual que la muda, han sido registrados en distintos periodos del año, la mayoría fueron hembras con parche de incubación. Algunos machos presentaron protuberancia cloacal con cierto grado de desarrollo principalmente entre los meses de diciembre y mayo, confirmando un periodo reproductivo prolongado. De los 60 individuos mostrados en la gráfica, solo 15 mostraron solapamiento en los eventos de muda y reproducción, y de ellos 8 durante la época lluviosa. Al realizar los respectivos análisis no se encontró relación existente entre ambos eventos para ninguna época del año ($n= 23$; $X^2_{1, 0.05} = 0.3814$; $p = 0.53$ para lluvias y $n= 31$; $X^2_{1, 0.05} = 0.3917$; $p = 0.53$ para época seca).

Figura 42. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en *Basileuterus rufifrons*.

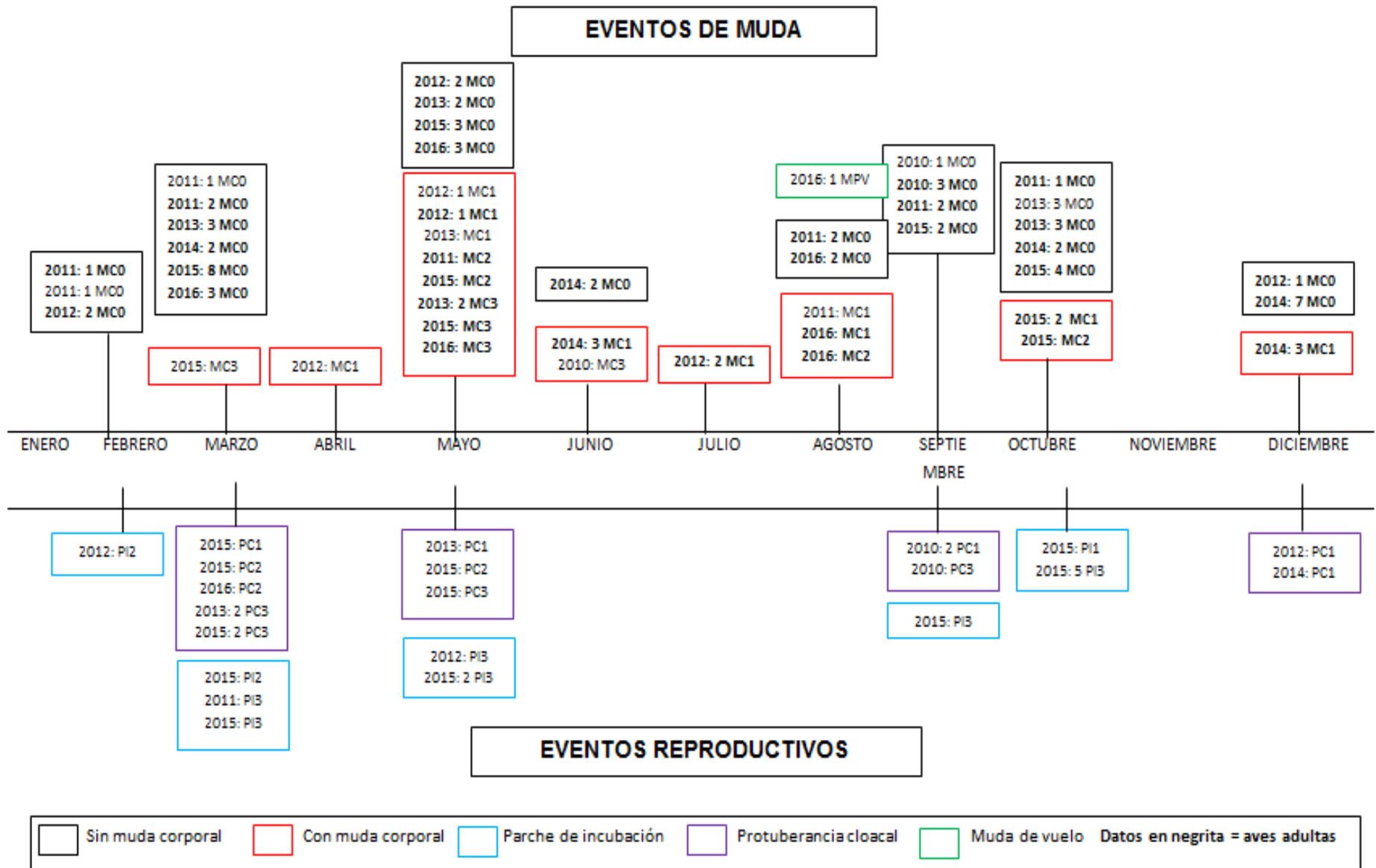
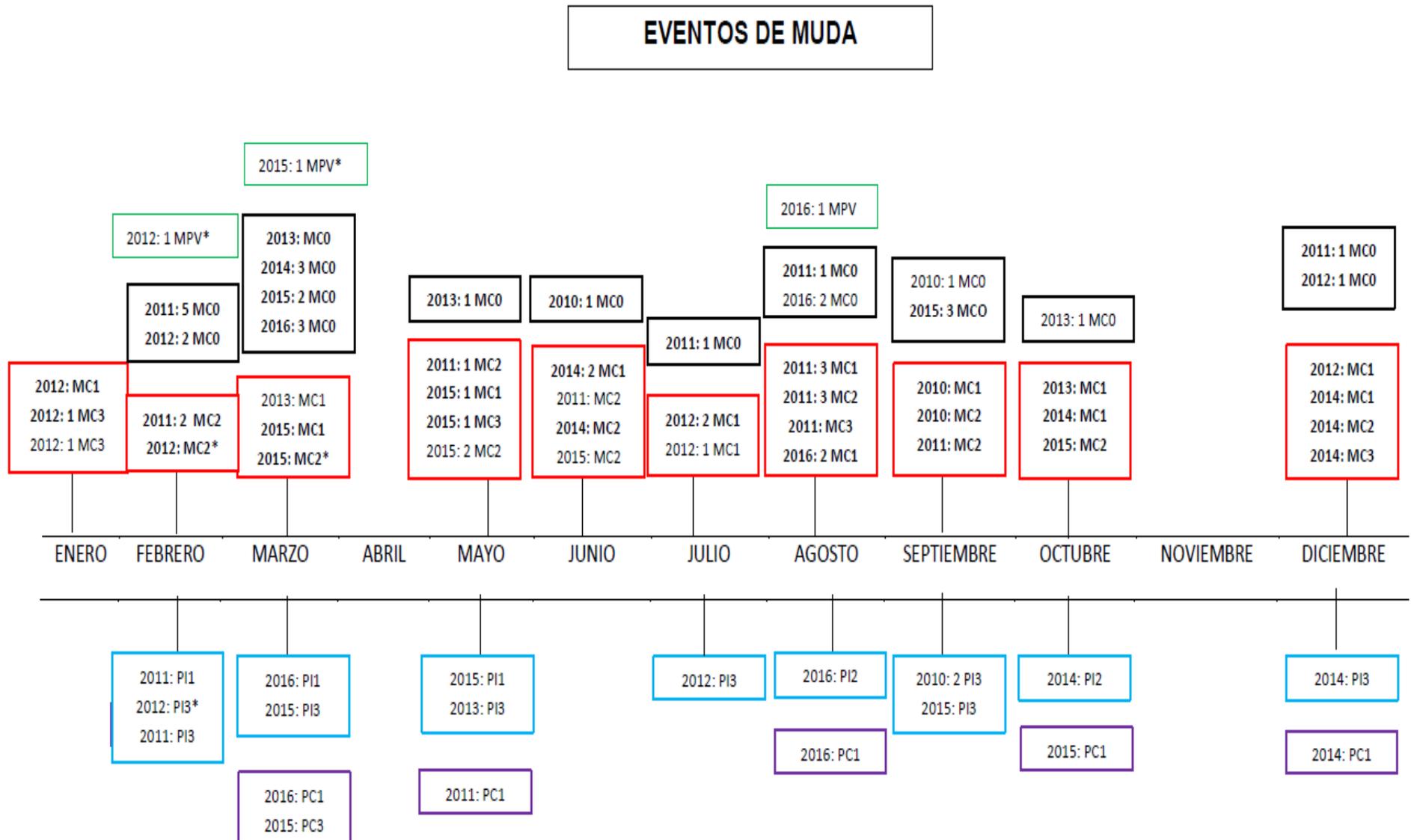


Figura 43. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en *Hylophilus flavipes*



Los individuos capturados de la familia *Thamnophilidae*, representada en este estudio por las especies *F. grisea* y *T. doliatus*, presentaron en su mayoría ausencia de muda.

En el caso de *F. grisea* se puede ver a grandes rasgos como puede llegar a ser la temporada de muda de esta especie, la cual presenta una cierta cantidad de individuos mudando principalmente en los meses de octubre, diciembre y enero (Figura 44). Fueron pocos los individuos juveniles capturados mientras hacían muda. Por otro lado, *T. doliatus* parece tener un periodo de muda más concentrado en los primeros meses del año, destacándose abril como el mes con más ejemplares en muda (Figura 45). Cabe destacar, que en esta especie no hubo registro de ningún juvenil mudando. Gran parte de las mudas registradas para ambas aves correspondieron a los meses más lluviosos. En cuanto la muda de remeras, solo se observó en tres individuos, dos *Thamnophilus* de los cuales uno se capturó en febrero y el otro en marzo ambos con indicios de muda corporal y un *Formicivora*, con reemplazo de plumas de vuelo en junio, pero sin muda corporal.

El aspecto reproductivo principalmente encontrado en ambas especies fue el parche de incubación. En las figuras correspondientes se puede evidenciar un periodo reproductivo prolongado para *T. doliatus* ya que todos los individuos presentaron un parche vascularizado. Por otra parte, los individuos con caracteres reproductivos de *F. grisea* se hallaron solamente en los meses de marzo, mayo, septiembre y octubre, lo cual muestra que la especie presenta dos temporadas concretas para reproducción y anidación. Sin embargo, al no haber sido registradas protuberancias cloacales suficientes para ninguna de las dos especies, se desconoce si los machos desarrollan caracteres reproductivos en periodos prolongados o en meses específicos. Aun así, el único macho reproductivo registrado para cada especie, se ubica en marzo y abril, o sea, en periodos lluviosos.

Al revisar si se presentaba solapamiento de eventos reproductivos y mudas en alguna de las especies, se encontró que solo 4 individuos de *F. grisea* y 6 más de *T. doliatus*, poseían dicho fenómeno, de un total de 65 y 34 aves capturadas respectivamente. En cuanto los análisis estadísticos, no se encontraron diferencias significativas para ninguna

de las dos especies en ninguna de las épocas climáticas: para meses lluviosos $X^2_{1, 0.05} = 0.0337$; $p = 0.85$ en *F. grisea* y $X^2_{1, 0.05} = 0.90$; $p = 0.34$ en el caso de *T. doliatus*; y para meses secos $X^2_{1, 0.05} = 0.9545$; $p = 0.32$ en *F. grisea* y $X^2_{1, 0.05} = 2.2857$; $p = 0.13$ correspondiente a *T. doliatus*.

Figura 44. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en *Formicivora grisea*

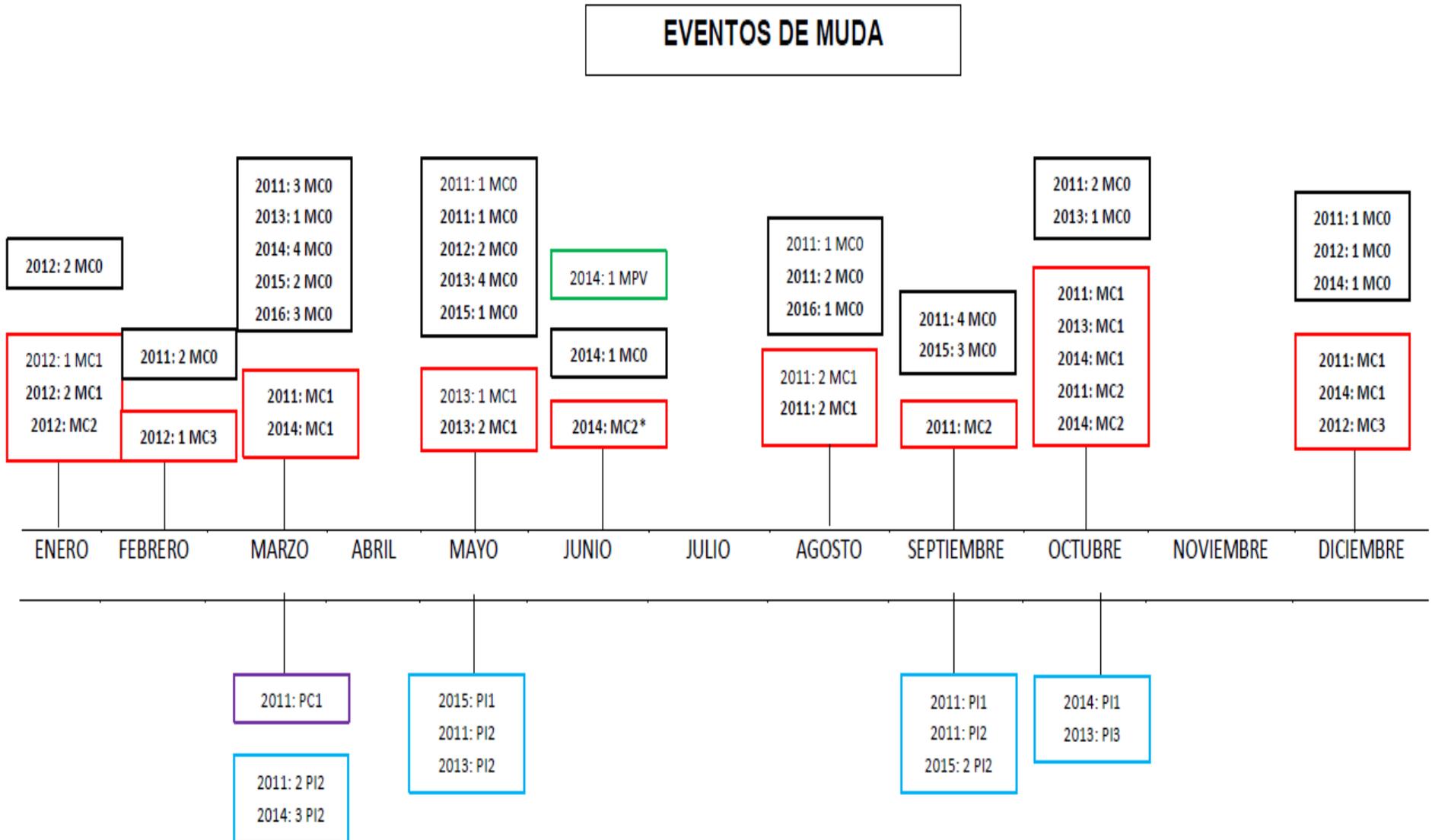
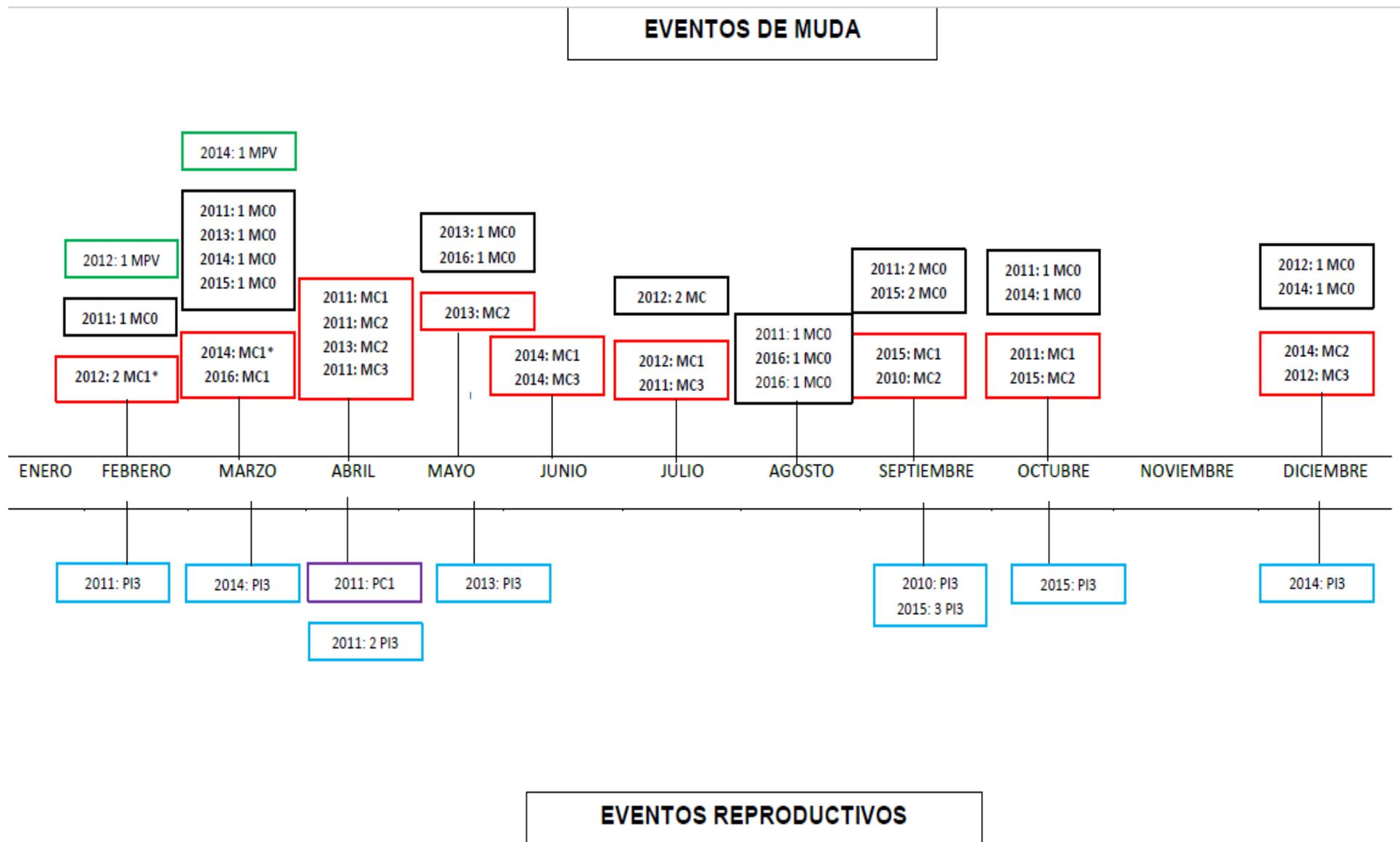


Figura 45. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en *Thamnophilus doliatus*



Las especies de la familia Pipridae, *C. lanceolata* y *M. manacus* están representadas en las figuras 46 y 47 respectivamente. En la primera de ellas, no se tienen demasiados datos que den una idea exacta sobre la época de muda. A pesar de lo anterior, por tres años consecutivos se capturaron individuos adultos con muda alta del cuerpo al igual que gran parte de las plumas de vuelo reemplazándose. Todos fueron capturados en los muestreos de octubre. El individuo capturado en el año 2014 también presentó un parche de incubación bien desarrollado, por lo cual se puede decir que existe solapamiento de muda y reproducción en algunos ejemplares dentro de la especie. Para la segunda especie, la situación es diferente, pues aunque se observan varios individuos mudando en el mes de octubre, también se aprecia un gran número de aves adultas con distintos grados de muda corporal en el primer semestre del año, aportando una idea más extendida en el reemplazo de plumas en *M. manacus*. Adicionalmente, fue en marzo cuando se capturaron las dos únicas aves con muda de plumas de vuelo. Ambas con muda corporal alta, pero sin caracteres reproductivos desarrollados. En relación a individuos juveniles mudando, fueron registrados solamente en el mes de octubre para *C. lanceolata* pero *M. manacus* no presentó ningún juvenil en ese mes, aunque si hubo varios en marzo y en mayo.

En cuanto el aspecto reproductivo, *C. lanceolata* registró pocos individuos con parche o protuberancia cloacal en comparación con *M. manacus*, especie de la cual se registraron varios ejemplares reproductivos a lo largo de todo el año, manifestando periodos de reproducción prolongados. Algo que coincide en ambas especies, es que en marzo se refleja mayor comportamiento reproductivo, pues se registraron 7 y 13 aves respectivamente con caracteres reproductivos desarrollados, especialmente parches de incubación. Machos con protuberancia cloacal fueron más abundantes en *M. manacus*. Conociendo lo anterior, tampoco es elocuente considerar este mes como clave para la reproducción, teniendo en cuenta que algunos individuos siguen presentando parche o protuberancia en casi todos los meses del año en *M. manacus* y para *C. lanceolata* aun hacen falta más registros que ilustren mejor su actividad reproductiva.

Al analizar individuos con solapamiento de muda y reproducción, solo fue presentado por un ejemplar de *C. lanceolata* en los meses lluviosos de un total de 19 individuos, por cual solo se puede decir que fue un caso esporádico de solapamiento, puesto que el análisis no arrojó diferencias significativas entre las variables ($\chi^2_{1, 0.05} = 3.5188$; $p = 0.06$). Por otro lado, en los meses con clima seco solo se capturaron 6 individuos con presencia de parche de incubación, por lo que no fue posible realizar un análisis al carecer de datos contundentes.

Para el caso de *M. manacus* la situación fue totalmente diferente, pues el número de individuos adultos registrados fue de 79 con poco más del 70% de individuos capturados en época lluviosa, 4 de ellos con solapamiento muda/reproducción, 17 con solo muda y 18 con solo caracteres reproductivos. El análisis de variables arrojó una relación entre ambos eventos para los meses lluviosos ($n=54$; $\chi^2_{1, 0.05} = 6.6982$; $p = 0.009$). De acuerdo a lo anterior, aunque el número de individuos solapados fue solamente de 4, es razonable esperar que las aves registradas solo con desarrollo de uno de los dos eventos hayan desarrollado poco tiempo después el evento faltante, aumentando así la tasa de solapamiento en la población. Para la temporada seca solo hubo 2 individuos con solapamiento y los análisis estadísticos no mostraron diferencias significativas entre las variables muda y reproducción ($n=25$; $\chi^2_{1, 0.05} = 0.1959$; $p = 0.65$).

Figura 46. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en *Chiroxiphia lanceolata*

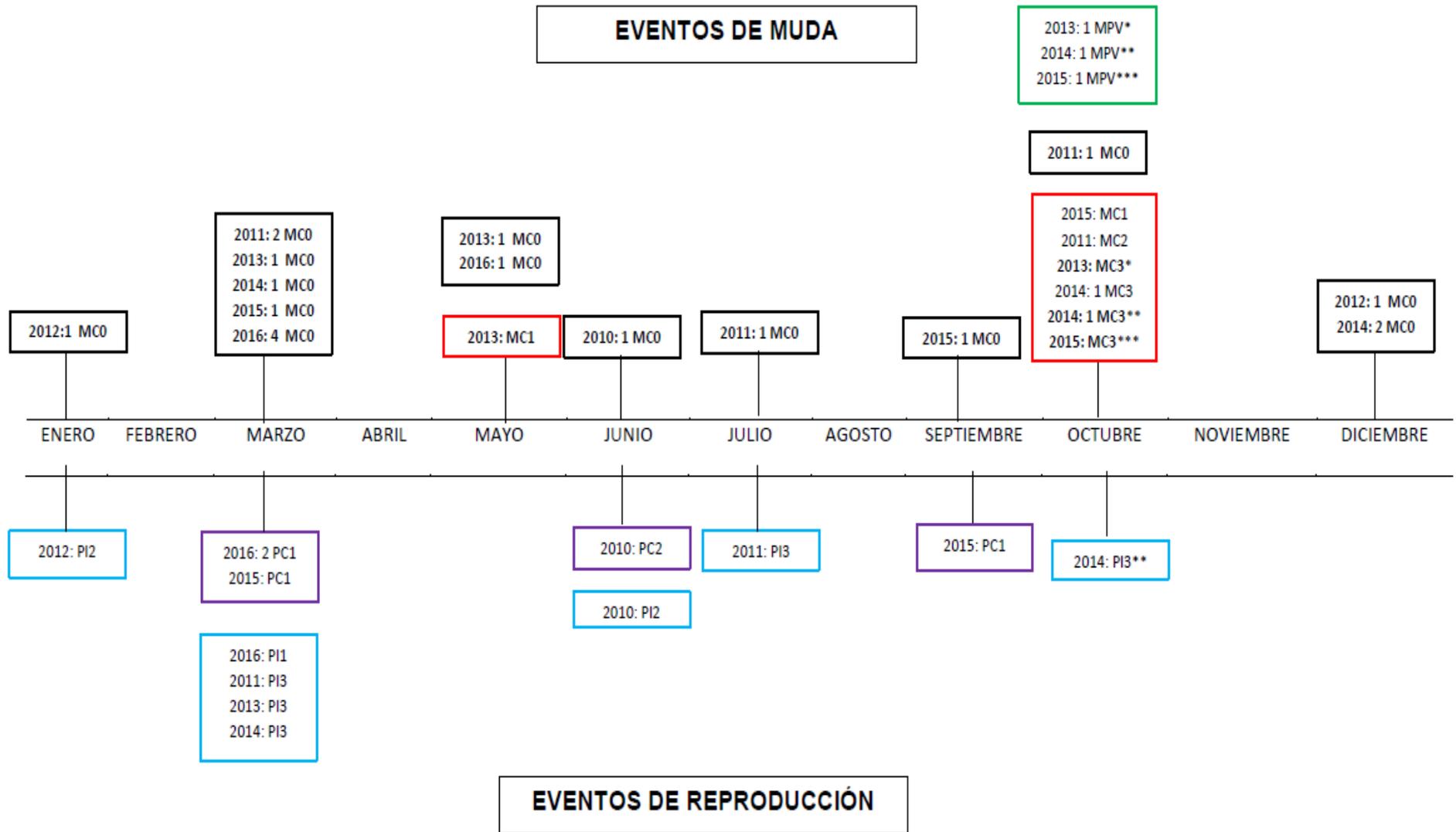
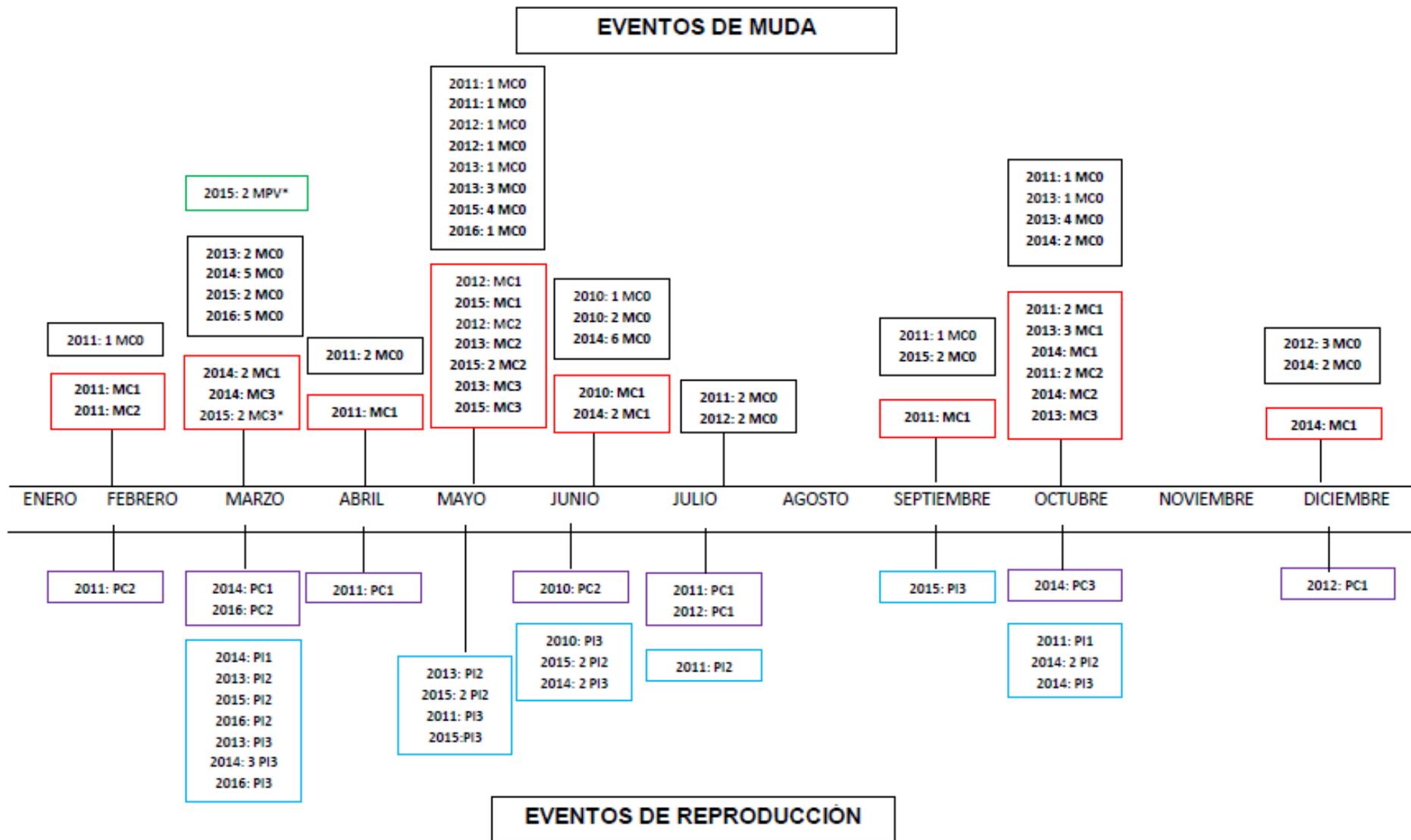


Figura 47. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en *Manacus manacus*



En caso de ambas especies de tiránidos, se asoma una mayor cantidad de individuos con muda corporal en el mes de mayo. Además, dos de los ejemplares de *P. murina* fueron capturados mientras mudaban sus plumas de vuelo en mayo y otros dos más en junio (Figura 49). Por su parte, *C. fuscatus* registró ejemplares con muda de rémiges en los meses de agosto y octubre (Figura 48), pero sin indicios de muda corporal, como si se advirtió en *P. murina*, con muda corporal moderada y alta. Es muy probable que las dos especies muden a lo largo de todo el año, pues los datos consignados en las líneas de tiempo así lo indican, aunque continúa la incertidumbre en el caso de *C. fuscatus* por la menor cantidad de aves capturadas frente a *P. murina*. En caso de esta última especie, fue posible capturar varios individuos juveniles mudando el cuerpo, muchos de los cuales se concentraron en el mes de mayo al igual que sucedió con los adultos. Con estos datos, supone pensar que el primer pico de lluvias en la zona es aprovechado por distintas cohortes de la población para llevar a cabo este importante evento. Con respecto a *C. fuscatus* solo se tomó datos de muda corporal pertenecientes a dos juveniles en febrero y en marzo.

La temporada reproductiva parece ser extensa en ambas especies, debido a que la gran mayoría de individuos capturados con parche de incubación lo presentaba bien desarrollado y gran parte de ellos vascularizado, especialmente en *P. murina*. Lo anterior da a entender que estas aves presentan varias puestas a lo largo del año y al igual que todas las aves analizadas hasta ahora, prolongan por varios meses su periodo reproductivo. Contrastando con la cantidad de ejemplares con parche de incubación, se evidenciaron muy pocas protuberancias cloacales, más escasas en *C. fuscatus* que en *P. murina*, pero aun así registradas en diversas épocas del año.

Tan solo 3 (4.7%) individuos de *C. fuscatus* y 10 (16.3%) de *P. murina* han sido registrados con solapamiento muda-reproducción, de un total de 63 y 98 aves respectivamente. Ambas especies fueron más abundantes en periodos lluviosos que en los periodos secos y por ello muchas de las aves capturadas también presentaron solo uno de los eventos en meses con mayor pluviosidad. Al hacer los análisis estadísticos, no se encontraron diferencias significativas, por lo tanto el solapamiento es raro en estas

dos especies y se presenta tan solo en algunos individuos de la población, aunque más frecuente en *P. murina*. Para épocas con mayor precipitación se obtuvo: $\chi^2_{1, 0.05} = 0.3140$; $p = 0.57$ correspondiente a *C. fuscatus* y $\chi^2_{1, 0.05} = 1.1696$; $p = 0.27$ en caso de *P. murina*, es decir que ambos eventos son excluyentes entre sí la mayoría de las ocasiones. Un resultado similar se evidenció para la época seca $\chi^2_{1, 0.05} = 0.008$; $p = 0.92$ para *C. fuscatus* y $\chi^2_{1, 0.05} = 1.6597$; $p = 0.19$ para *P. murina*.

Figura 48. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en *Cnemotriccus fuscatus*

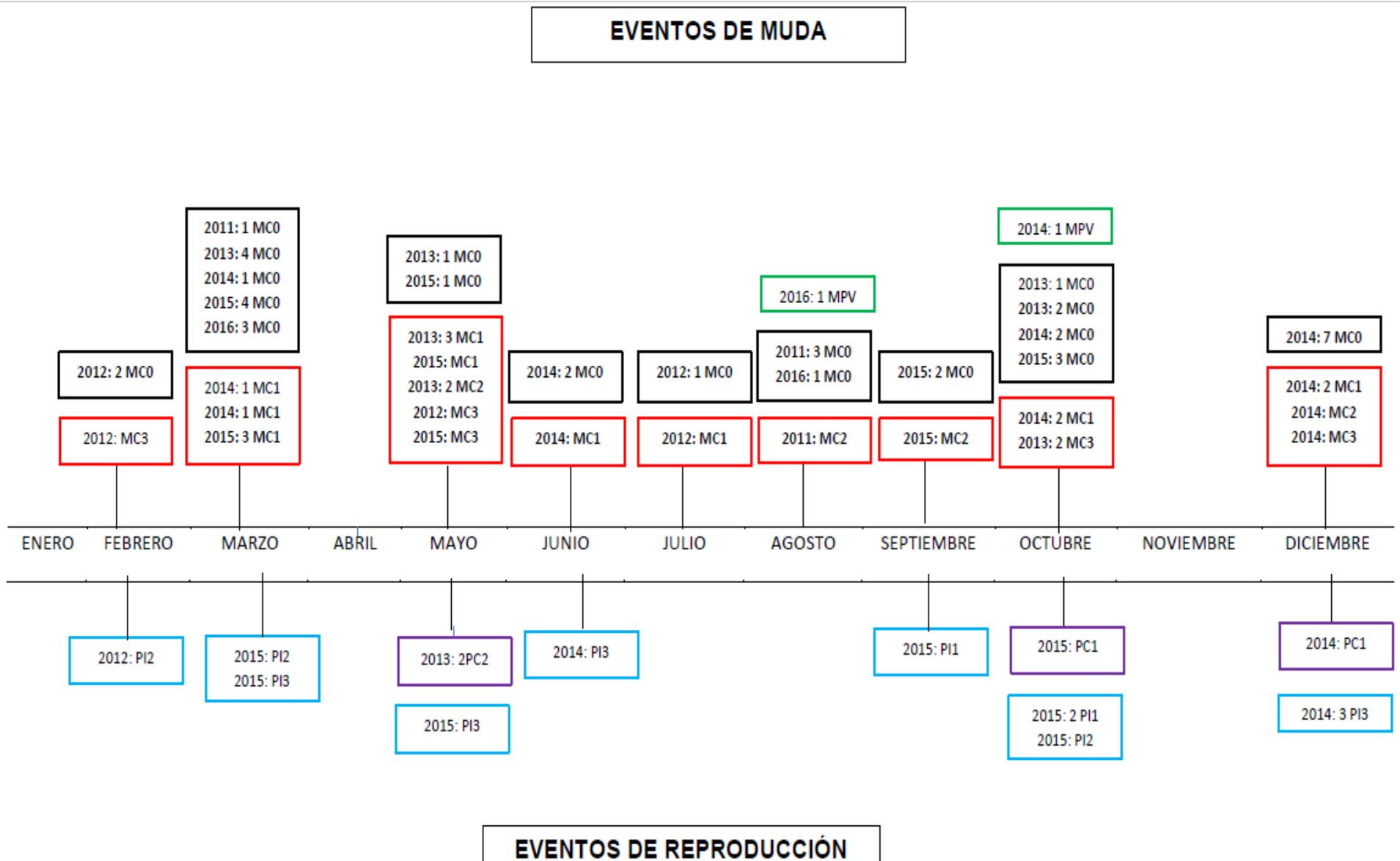
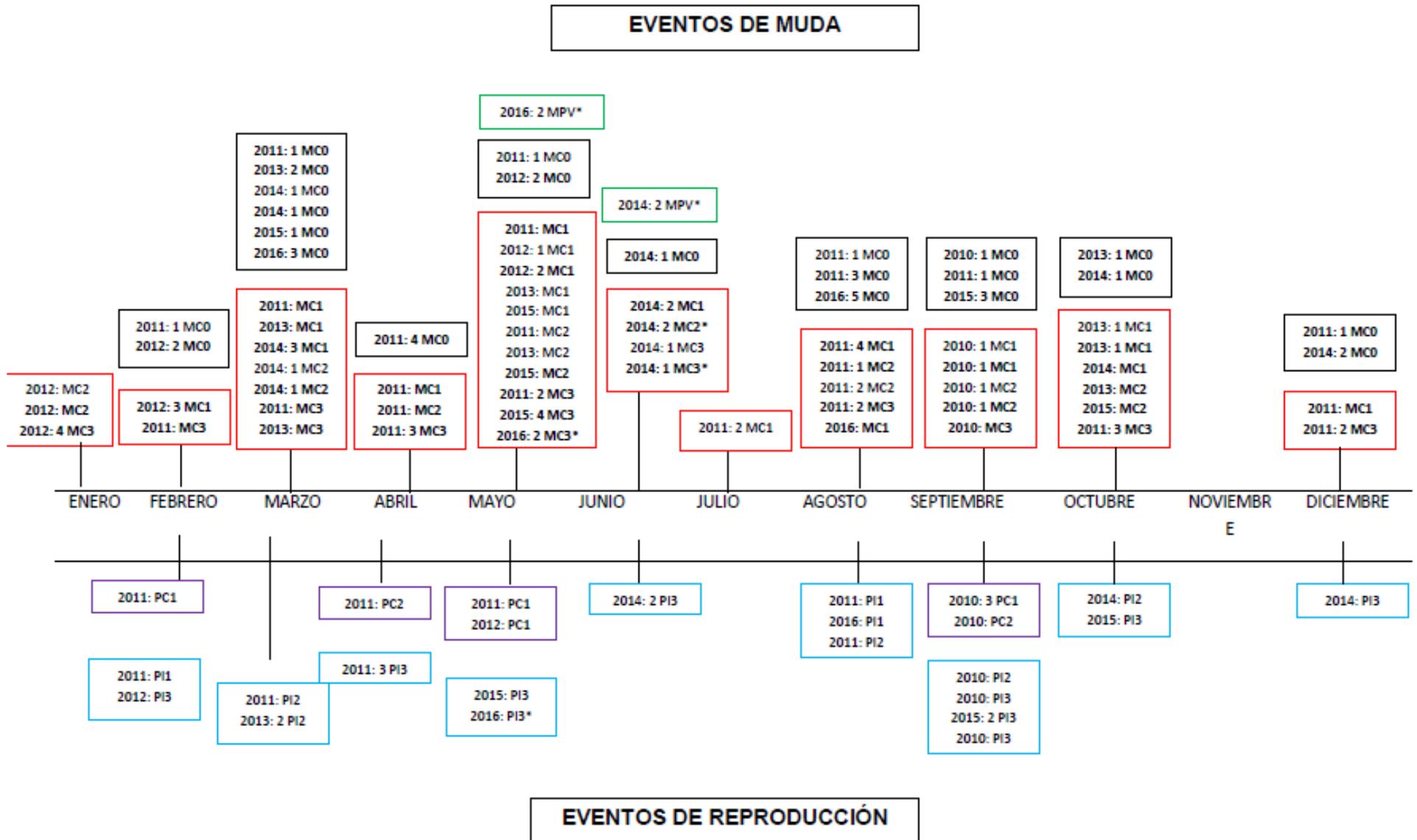


Figura 49. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en *Phaeomyias murina*



Las figuras que van desde la número 50 hasta la número 57 corresponden a varias especies englobadas en la familia Thraupidae. A continuación se analizarán tres de ellas.

C. pileatus es una especie cuyas poblaciones pueden presentar muda corporal a lo largo de todo el año, pero con un notable incremento de individuos en muda moderada y alta en los meses de diciembre, enero y febrero (Figura 50). Pues, los datos colectados muestran una mayor incidencia de adultos mudando en este intervalo, aunque también se observan algunos juveniles. No se capturaron ejemplares con muda en plumas de vuelo. Es de notar que en septiembre se tomaron datos de 10 individuos capturados en diferentes años pero todos con ausencia total de muda. Por otra parte, se evidencia una mayor aparición de individuos con muda hacia los meses más lluviosos o en transición como lo es febrero.

El aspecto reproductivo presenta una actividad prolongada durante todo el año, de acuerdo a la figura se deduce que la temporada reproductiva abarca los primeros meses del año con la aparición de protuberancias cloacales desarrolladas encontradas en varios individuos entre febrero y marzo. Lo anterior aduce que es aquí cuando empiezan los periodos de cópula. Por otra parte, los parches de incubación aparecen fortuitamente en algunos individuos en casi todos los meses, pero llama la atención que hubo mayor número de individuos con parche desarrollado en el mes de mayo, indicando periodo de incubación y concordando con el comportamiento reproductivo ocurrido en marzo por los machos de la especie.

A la hora de analizar los individuos con solapamiento, se encontró que de un total de 77 individuos adultos registrados solo 6 mostraron simultaneidad en muda y reproducción. Los análisis estadísticos, por tanto, no muestran diferencias significativas entre las variables ni para meses lluviosos ($n=43$; $\chi^2_{1, 0.05} = 0.0018$; $p = 0.96$) ni para meses cálidos ($n=34$; $\chi^2_{1, 0.05} = 0.9411$; $p = 0.33$). Esto refleja que el solapamiento solo se presenta fortuitamente en algunos individuos de la población.

Para el caso de *R. dimidiatus*, son más dicientes los datos de muda, puesto que no se encontraron suficientes caracteres reproductivos para poder estimar una temporada reproductiva (Figura 51). Gran parte de los individuos capturados muestran que la muda es llevada a cabo durante todo el año en la población de esta especie, siendo más evidente entre los meses de marzo y agosto. En mayo se capturó un individuo con muda en plumas de vuelo y muda de cuerpo moderada, sin embargo, este individuo no presentó ningún carácter reproductivo.

La situación reproductiva de esta especie es aun escasa, pues solamente se pudo evidenciar indicadores reproductivos en 7 individuos, muy pocos para poder identificar si existe alguna tendencia a reproducirse en determinado mes o cuando ocurre son más frecuentes las actividades de incubación.

Como es de esperarse, de solo 40 adultos capturados, solo 2 presentaron solapamiento de eventos, uno en época lluviosa y otro más en los meses más secos. No hubo diferencias significativas en ninguna de las épocas climáticas. Para la época lluviosa ($n=24$; $\chi^2_{1, 0.05} = 0.32$; $p = 0.57$); para la época seca ($n=16$; $\chi^2_{1, 0.05} = 0.0074$; $p = 0.37$).

La figura 52 muestra los eventos de muda y de reproducción concernientes a *S. striatipectus* especie a la cual no ha sido asignada una familia específica, por lo que permanece en estado *Incertae sedis*. En ella, parece que ambos eventos se presentan durante todo el año, por lo tanto no es fácil determinar una época reproductiva específica ni tampoco un periodo de muda fijo, lo que da lugar a detectar que ambos eventos son prolongados. En la figura se observa a varios individuos con muda moderadamente alta y alta entre los meses de diciembre y marzo, aumentando un poco la cantidad de individuos juveniles en este último mes. También se notan algunos juveniles mudando a finales del año y en enero. En marzo se capturaron los únicos dos individuos que estaban mudando sus plumas de vuelo, uno juvenil y otro adulto. Por otra parte, entre agosto y octubre también se encontraron varios individuos con muda moderada y alta, por lo tanto se podría pensar que los individuos de esta especie mudan a lo largo de todo el año independientemente de las circunstancias climáticas.

Una situación similar acontece con la reproducción, puesto que se hallaron individuos principalmente con parche de incubación entre 2 y 3 en casi todos los meses, indicando un prolongado periodo de reproducción y por consiguiente varias puestas en el año. Adicionalmente, varios machos presentaron protuberancia cloacal desarrollada tanto al inicio, mitad y fin de año. De los 57 individuos registrados en los muestreos, 12 presentaron solapamiento de eventos, 9 en meses lluviosos y 3 en meses secos. Aun así, ambos eventos resultaron excluyentes entre la población de la especie como lo indicaron las pruebas estadísticas ($n= 32$; $\chi^2_{1, 0.05} = 0.0045$; $p = 0.94$ para lluvias y $n= 25$; $\chi^2_{1, 0.05} = 3.381$; $p = 0.06$ para época seca).

Figura 50. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en *Coryphospingus pileatus*

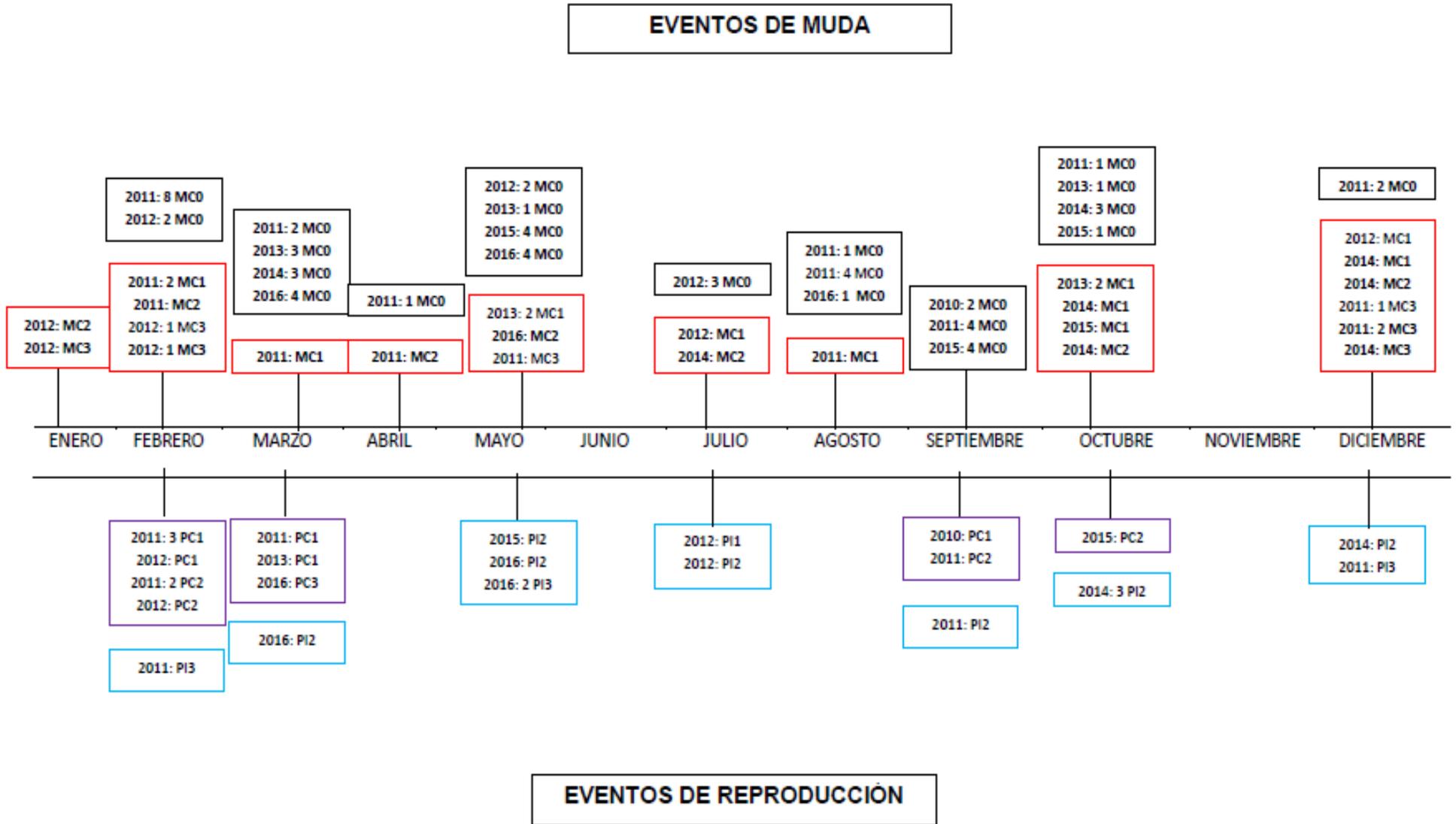
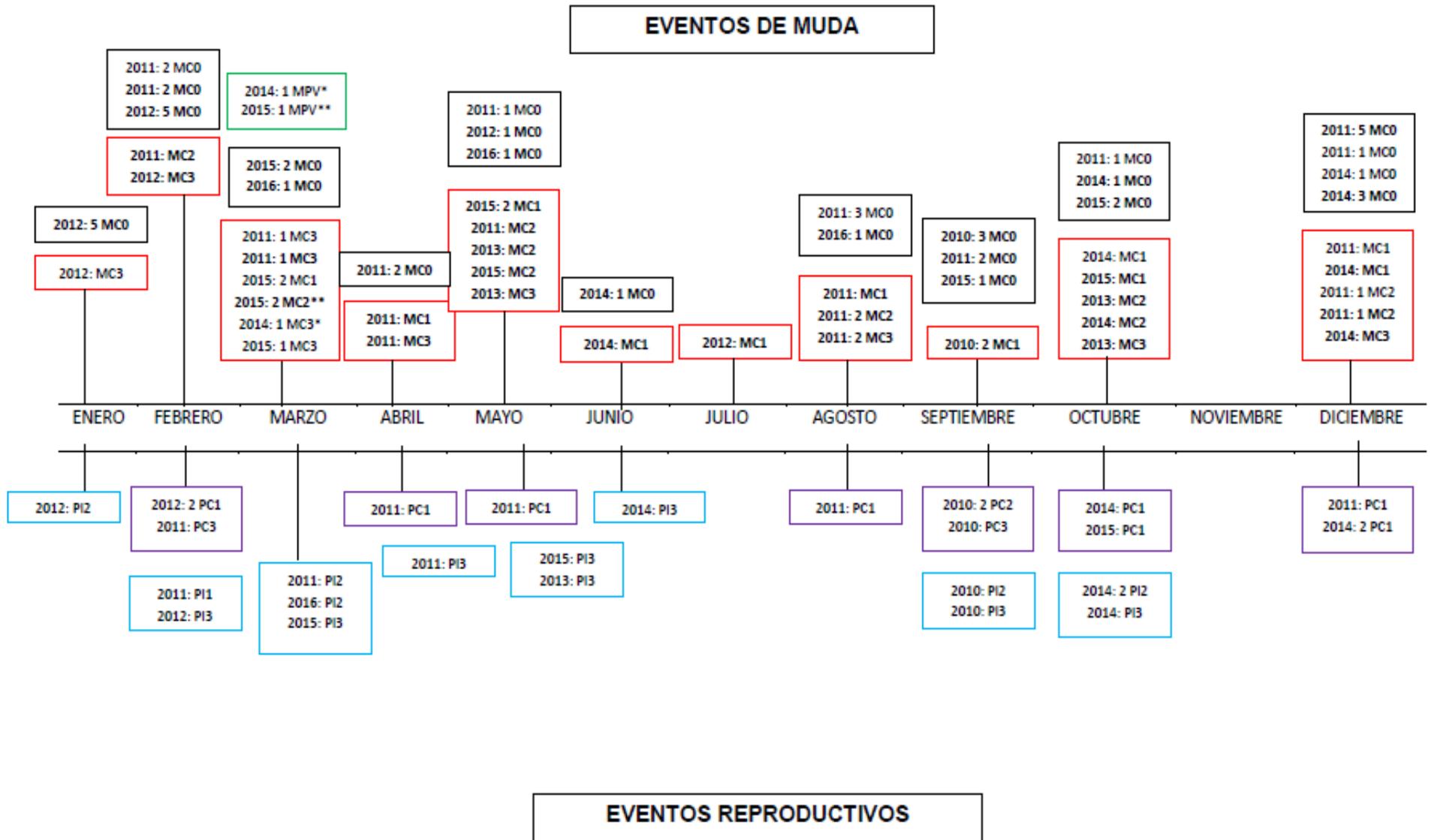


Figura 51. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en *Ramphocelus dimidiatus*



Figura 52. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en *Saltator striatipectus*



Se capturaron muchos individuos de *S. funerea* mudando a lo largo del año, gran parte en mayo y con muda alta. Hubo registro de 11 individuos juveniles con muda corporal, sin embargo, esta estuvo más presente en adultos. También se hallaron más aves con muda corporal avanzada en otros momentos del año y sumado a ello, en diciembre, enero y marzo algunos ejemplares estaban reemplazando sus rémiges, acompañados con muda corporal alta (Figura 53). Mayo también mostró la mayor cantidad de aves con rasgos reproductivos, en especial protuberancias cloacales en categorías 2 y 3. Algo interesante sucede con los parches de incubación, que también se presentaron más en el primer semestre del año, aportando alguna idea de que en estos meses se llevan a cabo eventos de incubación.

A pesar de que algunos individuos presentaron solapamiento de ambos eventos, no se encontraron diferencias significativas entre muda y reproducción para ninguna de las dos épocas climáticas. En meses lluviosos se capturaron 62 individuos de los cuales solo 8 (12.9%) mostraron solapamiento, pero no fue un número significativo para afirmar que este fenómeno sucede constantemente ($\chi^2_{1, 0.05} = 0.7949$; $p = 0.37$). Por otra parte, en los meses más secos se capturó un total de 36 ejemplares entre ellos 2 individuos (5.5%) con solapamiento. El análisis estadístico arrojó independencia de las variables ($\chi^2_{1, 0.05} = 3.5944$; $p = 0.06$).

En la especie *S. intermedia* se distinguen tres meses importantes para llevar a cabo la muda corporal. No hubo captura de aves mudando sus plumas de vuelo (Figura 54). La gran cantidad de ejemplares con indicios de muda en mayo, puede indicar un punto de inicio en dichos eventos para la población de esta especie. Por su parte, diciembre, enero y febrero acumulan individuos con mudas más avanzadas involucrando diferentes grupos de plumas en el cuerpo. En estos tres meses también destacan varios juveniles reemplazando su plumaje corporal. No hubo captura alguna de *S. intermedia* por tres meses consecutivos, por lo que se ignora parte del comportamiento reproductivo y de muda en épocas importantes del año.

La aparición de caracteres reproductivos es evidente en diciembre y mayo coincidiendo con los meses de mayor muda corporal, convirtiéndolos en dos momentos importantes en el ciclo de vida anual de esta especie. El número de aves con protuberancia cloacal es muy similar al número de aves con parche de cría, la gran mayoría de estos indicadores reproductivos presentaron un alto grado de desarrollo. Es decir, la especie se reproduce en varios momentos del año. Solo se encontraron 8 aves con solapamiento muda/reproducción pero debido al bajo número de capturas (43 aves), no son datos suficientes para suponer que este fenómeno sea frecuente en la población de esta especie. Sin embargo, casi todas las aves con solapamiento de eventos se registraron en meses de alta pluviosidad pero sin presentar diferencias significativas entre sus variables ($n= 23$; $\chi^2_{1, 0.05} = 0.3062$; $p = 0.58$). Para meses considerados secos tampoco se encontraron diferencias estadísticas ($n= 20$; $\chi^2_{1, 0.05} = 0.6228$; $p = 0.42$).

En el caso de las poblaciones de *S. minuta* (Figura 55), la muda corporal se produce a lo largo de todo el año, con meses focales similares a las dos especies descritas anteriormente. Mayo y diciembre reflejan la época de muda corporal más alta. No se capturaron individuos con muda en sus plumas de vuelo. Debido a que casi todos los meses se presentaron aves con indicios de muda, se constata que los individuos de esta especie mudan en cualquier época del año y que en un año es posible encontrar varias cohortes diferentes, puesto que desde enero hasta octubre se registraron juveniles con muda activa.

La figura muestra que entre septiembre y octubre aumenta la actividad reproductiva de los machos, al desarrollarse la protuberancia cloacal. Una situación similar ocurre en marzo, donde también se observaron individuos con diferentes categorías de parche de incubación. En octubre y diciembre se aprecian más ejemplares con parche desarrollado, entonces es posible que para estos meses se pongan en marcha los eventos de puesta de huevos e incubación de los mismos. De un total de 82 individuos adultos mostrados en la gráfica, el 50% fueron capturados en meses lluviosos, 15 fueron individuos con solo muda, 20 más figuraban como aves en estado reproductivo y tan solo 4 aves mostraron solapamiento. Las pruebas estadísticas mostraron una fuerte asociación de las variables

con periodos lluviosos ($n= 41$; $\chi^2_{1, 0.05} = 50.498$; $p = 0.0006$), por tanto al haber una asociación de eventos de muda y reproducción de la población de *S. minuta* en determinados momentos del año, habría mayor probabilidad de que existiera solapamiento en un número importante de sus individuos. Caso contrario sucede con los meses secos, para los cuales no se encontró ninguna correlación entre las variables ($n=41$; $\chi^2_{1, 0.05} = 0.0817$; $p = 0.77$).

Para *Sporophila schistacea* (Figura 56), se percibe un patrón de muda similar al que mostraron las tres especies anteriores, con mudas corporales altas en diciembre y mayo, además de individuos con indicios en repetidas ocasiones del año. Se obtuvo registro de gran cantidad de juveniles mudando su plumaje corporal entre febrero y agosto en distintos años. No hubo registro de aves con plumas de vuelo mudando, dejando así un vacío de información. Lo anterior refleja periodos continuos de muda y presencia de individuos de distintas edades en casi todos los meses del año. Al contrario de lo que se registró en varias especies de este estudio, *S. schistacea* fue la especie que más machos reproductivos presentó en cantidades similares durante ambos semestres del año, por ende se deduce una temporada reproductiva continua en la especie. Por otra parte, fueron pocos los parches de incubación encontrados, la gran mayoría estaban en proceso de desarrollo entre septiembre y octubre. El parche vascularizado registrado en marzo es prueba de que hay anidación e incubación al principio del año, aunque no son datos suficientes para confirmar una época importante en el comportamiento reproductivo de la especie. En total se consignaron datos de 57 individuos adultos con mayor número de registros en periodos lluviosos. Hubo registro de 5 individuos con solapamiento en meses lluviosos, pero no se encontraron diferencias significativas entre las variables ($n=33$; $\chi^2_{1, 0.05} = 1.1456$; $p = 0.28$). Tampoco hubo diferencias significativas en las pruebas estadísticas aplicadas para la época seca ($n=24$; $\chi^2_{1, 0.05} = 2.5175$; $p = 0.11$).

Para terminar, la figura 57 representa el ciclo anual de la especie *V. jacarina* y refleja la constante actividad de muda que llevan a cabo las poblaciones de esta especie a lo largo del año. Los eventos de muda son más evidentes la primera mitad del año, siendo marzo y mayo meses con alta tasa de reemplazo de plumas del cuerpo. En la segunda mitad

del año, destacan octubre y diciembre con mayor cantidad de individuos mudando. Cada mes también mostró juveniles mudando, registrándose indicios de muda octubre y diciembre y mudas corporales avanzadas entre marzo y mayo.

En *V. jacarina*, se capturaron suficientes machos en época reproductiva siendo marzo, mayo y junio los meses en los cuales las aves evidenciaron un mayor desarrollo de su protuberancia cloacal. De igual forma, aquellos individuos con parche de incubación en categoría 2 se concentraron más en los meses de mayo y junio. Con base a lo anterior se deduce que en un mismo momento del año puede coincidir el inicio de comportamientos reproductivos simultáneamente con periodos de incubación y anidamiento. Adicionalmente, la línea de tiempo de la especie deja ver temporadas reproductivas prolongadas abarcando intervalos de lluvias e intervalos secos.

De esta especie se capturaron 152 individuos adultos, 106 (72.3%) en épocas lluviosas del año, gran parte de estas aves evidenciaban uno u otro evento desarrollándose, y 9 individuos presentaron solapamiento. Solo el 22% no mostró ningún desarrollo reproductivo o de muda. Ante estos datos, el análisis estadístico arrojó diferencias significativas entre las variables tanto en épocas lluviosas ($n= 106$; $X^2_{1, 0.05} = 5.499$; $p = 0.019$), como en periodos secos ($n= 46$; $X^2_{1, 0.05} = 6.1333$; $p = 0.013$).

Figura 53. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en *Sporophila funerea*

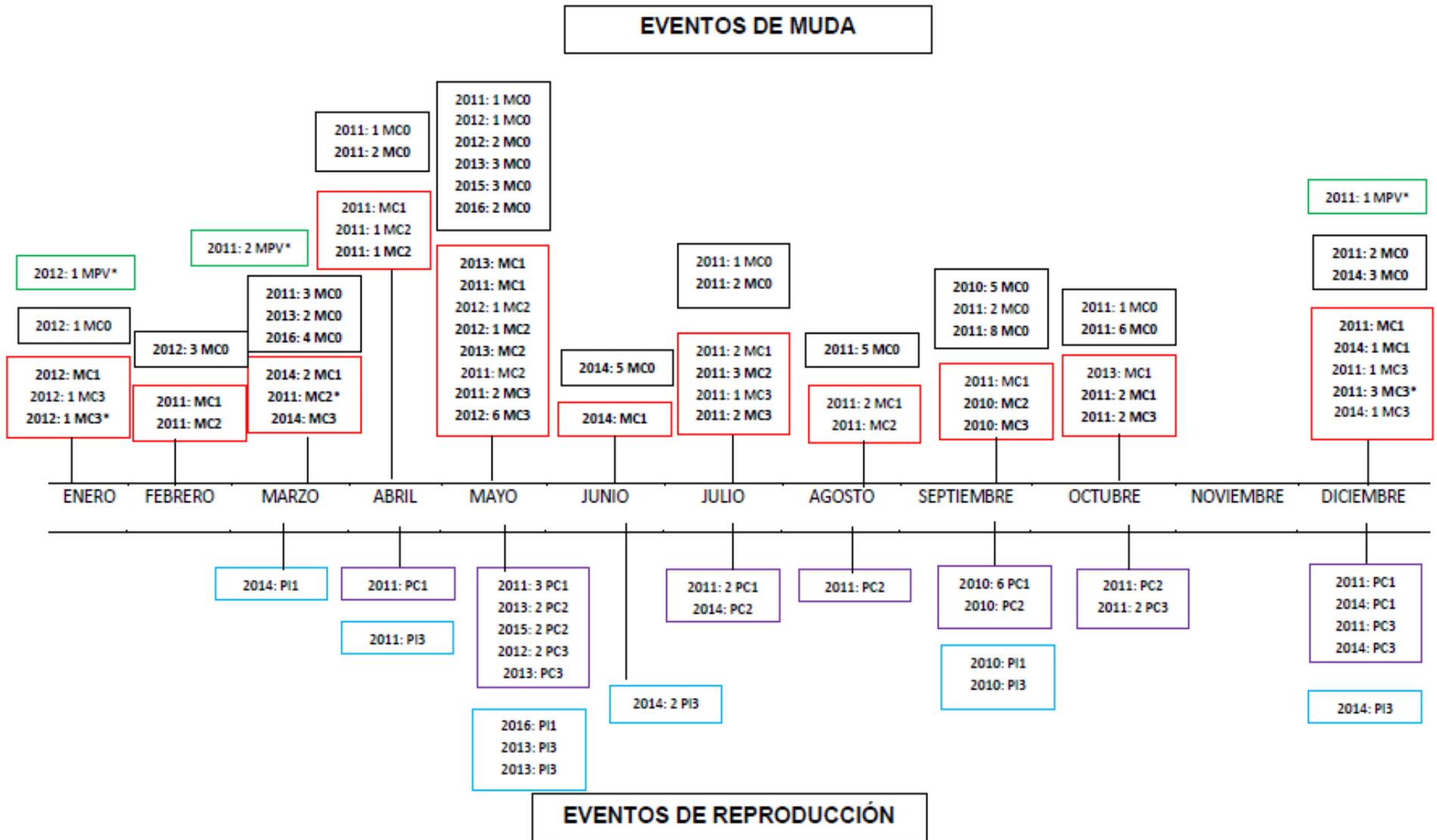


Figura 54. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en *Sporophila intermedia*

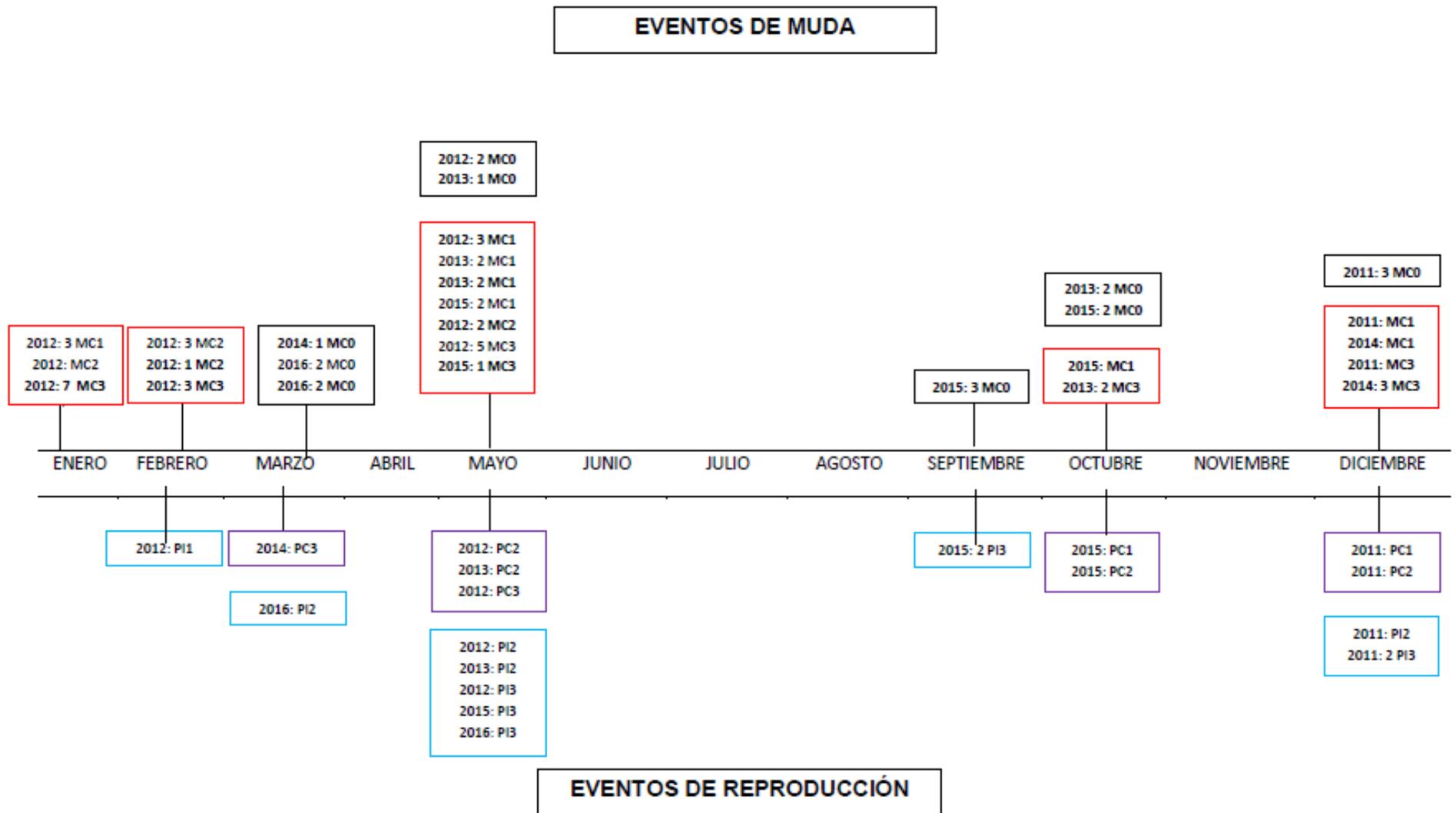


Figura 55. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en *Sporophila minuta*

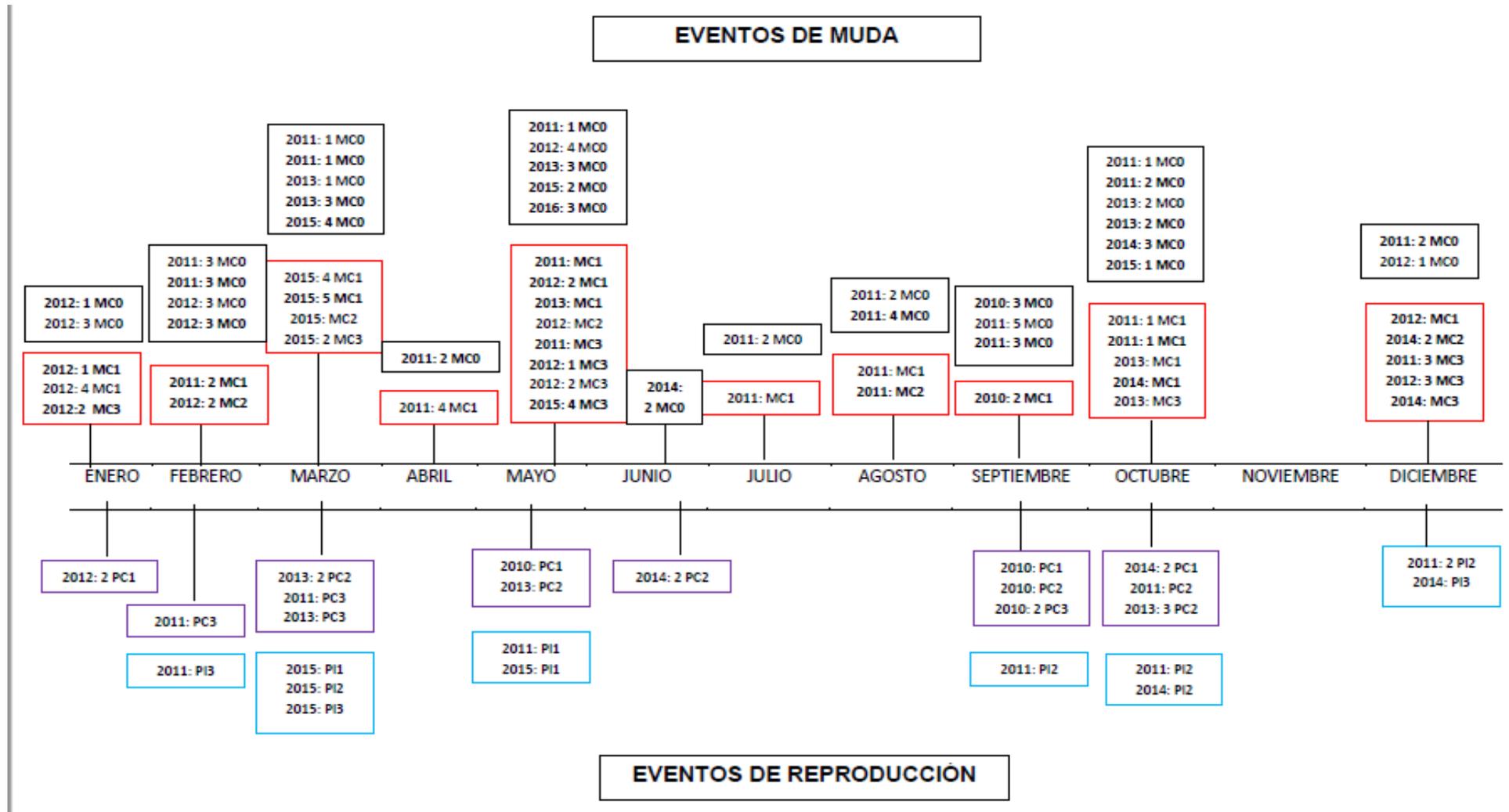


Figura 56. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en *Sporophila schistacea*

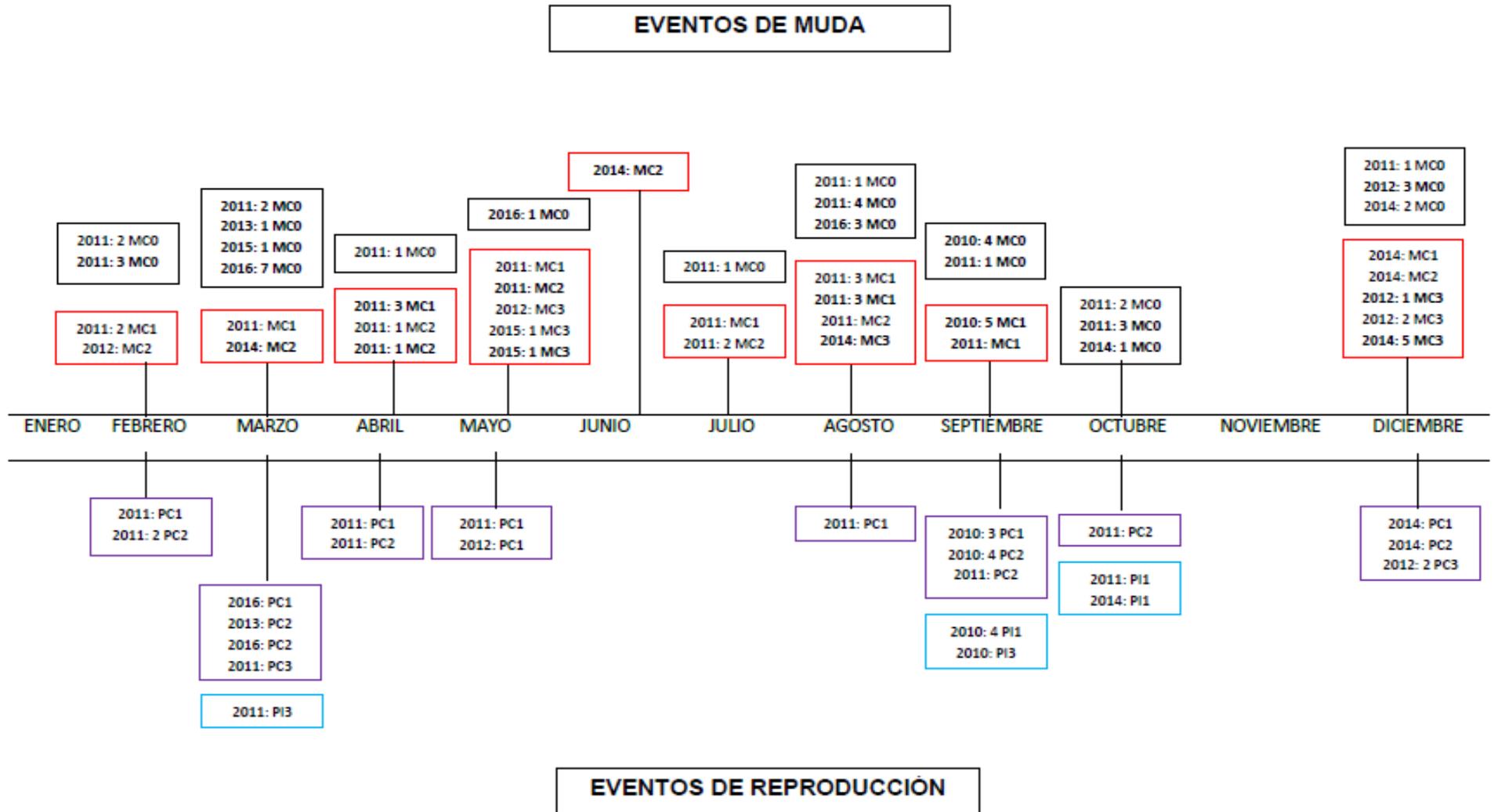
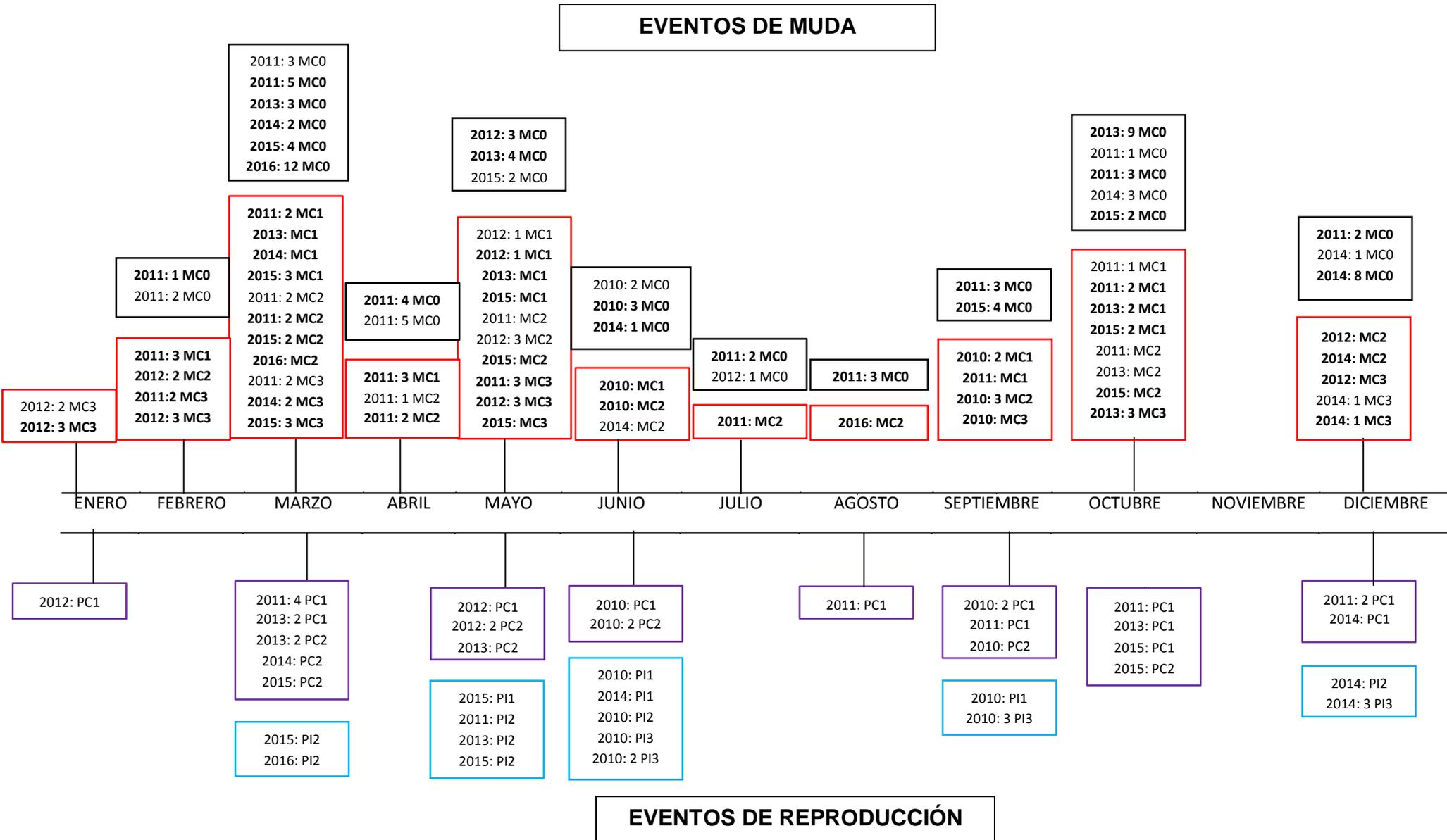


Figura 57. Línea de tiempo para los eventos de muda y reproducción en *Volatinia jacarina*



6 DISCUSIÓN

6.1 OBSERVACIÓN DE LOS CARACTERES REPRODUCTIVOS.

En la literatura se encuentran varios estudios que han mostrado cómo se comportan reproductivamente las especies neotropicales a lo largo del año y se ha llegado a pensar que en el Neotrópico la gran mayoría de las aves pueden no presentar periodos específicos para reproducirse (Moore et al., 2005; Piratelli et al., 2000; Wolfe et al., 2009). En caso de algunas especies, la actividad reproductiva durante su ciclo de vida se ve limitada por factores evolutivos, ambientales y sociales que afectan directamente la supervivencia y éxito reproductivo de las aves (Echeverry-Galvis & Córdoba-Córdoba, 2008).

En las especies analizadas aquí, el estado reproductivo más evidente fue el parche de incubación, que refleja directamente la existencia de nidos activos en la zona de estudio. Este carácter morfológico ha sido ampliamente utilizado a la hora de saber si un ave está reproduciéndose en determinada época del año (Piratelli, 2012; Piratelli et al., 2000; Wikelski et al., 2000; Wolfe et al., 2009). En algunas aves como es el caso de *H. flavipes* (Familia Vireonidae), el parche de incubación puede aparecer tanto en machos como en hembras, que además no presenta dimorfismo sexual por lo que se debe ser muy cuidadoso al momento de determinar el sexo.

Por otra parte, la protuberancia cloacal es un poco más difícil de determinar debido a que el tamaño de la cloaca varía dentro de las especies, lo que podría llevar a observaciones ambiguas (Pyle, 1997). Para este estudio, la familia Thraupidae fue la que más machos con protuberancia cloacal mostró, en comparación con otras familias, además en esta familia se tiene la ventaja que algunos géneros presentan dimorfismo sexual, situación que aporta más confiabilidad a las observaciones que se realicen. Cabe decir que la experiencia de quien categorice los caracteres reproductivos en cualquier especie, es un factor de gran importancia en la confiabilidad de los datos.

Todas las familias muestreadas evidenciaron caracteres reproductivos durante todo el año pero concentrándose en octubre, marzo y abril, meses caracterizados por ser picos de lluvias en cada semestre del año. De hecho, el análisis estadístico a nivel general, mostró una correlación positiva de la abundancia de individuos reproductivos con la precipitación y a su vez una correlación negativa con la temperatura. Lo anterior puede ser un indicador de que las condiciones del lugar aportan el suficiente alimento para que las especies produzcan varias nidadas al año (Poulin et al., 1992).

Con base en estos datos, es muy posible que las especies inicien su época reproductiva a mediados del mes de octubre prolongándola hasta marzo o incluso hasta mayo. Una prueba de ello, es que entre junio y agosto no se hallaron individuos reproductivos, aun habiéndose capturado un número de aves similar o mayor a meses con evidencia de reproducción, como en caso de las familias Parulidae y Thamnophilidae. Algo parecido reportó Piratelli (2012) al estudiar la reproducción de una comunidad de aves en bosques del sur de Brasil, encontrando un inicio de eventos de incubación en agosto, intensificándose en septiembre y en algunas especies llegando hasta abril y mayo. De manera similar, Moreno-Palacios (2013) demostró que las especies *S. intermedia* y *V. jacarina* efectivamente inician sus eventos reproductivos en septiembre y octubre abarcando también los primeros meses del año siguiente.

En un estudio hecho por Tarroux & Mcneil (2003) se concluyó que en una comunidad de aves de Venezuela la temporada reproductiva se limitaba casi exclusivamente a los meses de abril-mayo y octubre-noviembre, ambos, periodos lluviosos. Aun así, existen estudios que demuestran lo complicado que es el determinar un patrón concreto de reproducción en las poblaciones de aves neotropicales debido a la amplia gama de comportamientos que pueden identificarse en las distintas especies y a la manera en que cada una de ellas aprovecha las condiciones del ambiente (Foster, 1975). Se ha reportado incluso, que las especies pueden seguir reproduciéndose aún después de haber alcanzado el máximo pico reproductivo sin necesidad de representar un gasto significativo de energía (Bosque et al., 2004).

Según otros autores, es posible que las especies eviten reproducirse en épocas secas, puesto que disminuye la producción de alimento en la zona y por ende aumentan las posibilidades de muerte de los polluelos (Martin et al., 2000; Moreno-Palacios et al., 2013). Lo anterior podría explicar la casi ausencia de individuos reproductivos entre junio y agosto, periodo caracterizado por altas temperaturas y bajas precipitaciones. Sin embargo, en especies de la familia Pipridae, como *C. lanceolata* evidenció aves con parche de incubación o protuberancia cloacal desarrollada en meses secos como junio y julio. Quizás los flexibles hábitos alimenticios le permiten llevar a cabo dichos eventos que consumen altas cantidades de energía. El resultado contrasta con lo encontrado por Araujo-Quintero et al (2015) en una población de la especie en un bosque remanente de Guanare (Venezuela), cuyo pico reproductivo abarca desde marzo hasta julio, siendo julio un mes lluvioso en esa localidad. DuVal (2005), también reportó el intervalo entre marzo y junio, como temporada reproductiva en poblaciones de *C. lanceolata* en un bosque seco tropical ubicado en Panamá. Aunque el presente estudio no se capturaron individuos reproductivos de esta especie en abril y mayo, si hubo varias capturas en marzo, sobretodo de hembras con parche vascularizado. Lo anterior indica que el periodo reproductivo de *C. lanceolata* es consistente entre varias poblaciones alejadas. Siguiendo con la actividad reproductiva de las aves muestreadas, en un estudio realizado por Sánchez-Guzmán (2015), se postularon tres estrategias de temporalidad reproductiva en especies de aves del bosque seco tropical en Armero-Guayabal (Tolima). En la primera se encuentran las especies que pueden reproducirse a lo largo de todo el año; luego aquellas, que prefieren reproducirse solamente en una época climática específica; y por último, la tercera estrategia contiene aquellas especies capaces de reproducirse tanto en temporadas secas como lluviosas pero no durante todo el año. Los resultados de este estudio coinciden con las postulaciones hechas por Sánchez-Guzmán (2015), puesto que fueron realizados en el mismo sitio de estudio. Así pues, en las gráficas se puede observar que *B. ruffifrons* y *F. grisea* se reproducen exclusivamente en la época de lluvias, es decir son especies que pertenecen a la segunda estrategia de temporalidad reproductiva, mientras que el resto de especies, se asocian más a la primera estrategia por presentar caracteres reproductivos durante todo el año. Estudios de *F. grisea* en diferentes puntos de la Amazonía brasilera, han mostrado épocas de

reproducción desde septiembre hasta febrero (Pinto, 1978), aunque algunas poblaciones podrían retardar el inicio de reproducción hasta octubre y terminar en febrero (Da Silva, 1988; Pinto, 1978). Dichos planteamientos fueron soportados por visualizaciones en campo de machos construyendo nidos y observación de polluelos. De manera opuesta, es interesante ver como *F. grisea* se reproduce todo el año en otras partes, como por ejemplo en el norte de Venezuela como lo demuestran Vereza et al (2009), lo cual señala que la estrategia de temporalidad reproductiva puede variar ampliamente entre las poblaciones, al contrario de lo planteado anteriormente con *C. lanceolata*.

Por otra parte, la agrupación de las aves por su categoría ecológica, es decir, según el criterio por el cual se asocian las especies a hábitats particulares (Stiles & Bohórquez, 2000), no mostró un patrón claro de temporada reproductiva, para el caso de Categoría II que incluye especies de borde de bosque pero que también puedan desenvolverse en áreas abiertas e interiores de bosque. Incluso, el análisis estadístico no arrojó diferencias significativas en dicha categoría. Esto puede suceder debido a la historia de vida de cada especie, puesto que pertenecen a familias diversas y además es posible predecir una falta de sincronización en los eventos reproductivos dentro de los individuos de cada especie. Autores como Wolfe et al. (2009) asignan tal variabilidad en la estacionalidad reproductiva a cambios en los eventos de precipitación, sin embargo, teniendo en cuenta el comportamiento de las aves aquí estudiada, la variabilidad puede estar más relacionada con los aspectos ecológicos propios de cada familia e incluso de cada especie.

Así mismo, la categoría II suele ser un poco artificial, puesto que al ser agrupadas especies de bordes de bosque, estas también pueden desplazarse a otros hábitats como áreas abiertas o interiores de bosque para forrajear o realizar otras actividades vitales. Adicionalmente, actividades asociadas a la reproducción como es el caso de la ejecución de leks en *M. manacus* y *C. lanceolata*, pueden presentarse a lo largo de todo el año haciendo que la aparición de caracteres reproductivos (especialmente en machos) se prolongue incluso hasta las épocas secas (DuVal, 2005; Shorey et al., 2000; Shorey, 2002). Incluso, la alta territorialidad de los machos y la construcción de nidos son

aspectos que influyen en la aparición de protuberancia cloacal. Lo anterior refleja falta de uniformidad en la agrupación y también variaciones importantes del comportamiento de las especies que conforman la categoría, resultando en estrategias reproductivas distintas. Adicionalmente, la categoría incluye especies omnívoras, quienes son generalistas en su dieta y pueden obtener energía suficiente para reproducirse en épocas donde escasean algunas fuentes alimenticias como los insectos.

En alusión a la categoría III, los análisis estadísticos son más puntuales, puesto que se hallaron diferencias significativas entre las especies de dicha categoría con respecto a los periodos climáticos. En este caso, la temporalidad climática es un factor importante que está directamente relacionado con la abundancia de individuos reproductivos en áreas abiertas. No es extraño, pues las especies que integran dicha categoría, se desenvuelven en áreas más uniformes en cuanto espacio, tipo de hábitat y oferta alimenticia. Algo para tener en cuenta es que en el mes de junio ambas categorías muestran especies en temporada reproductiva, esto es debido a que los muestreos que se efectuaron en este mes, se realizaron durante la primera semana, en la cual todavía se presentan lluvias.

Con referencia a los gremios tróficos, la temporada reproductiva suele variar entre ellos debido a la abundancia relativa de los alimentos primarios (Snow & Snow, 1971). En este estudio se encontró que la mayoría de aves empezaron a reproducirse en el inicio de las épocas lluviosas, lo que puede estar relacionado con la abundancia de fuentes alimenticias, especialmente insectos (Echeverry, 2001) y frutos carnosos, estos últimos suelen no estar presentes en épocas secas del año. Sin embargo, el hecho de que la mayoría de las especies insectívoras y omnívoras puedan reproducirse durante todo el año, puede deberse a una oferta alimenticia amplia que ofrece el lugar y a que las aves complementan su dieta con varios tipos de alimento. Por ejemplo, los omnívoros, al ser aves generalistas, presentan menos problemas para alimentarse (Tejada-Cruz & Sutherland, 2004). Por tal motivo, no se encontraron diferencias estadísticas en este gremio trófico.

Las dos especies categorizadas como frugívoras (*R. dimidiatus* y *S. striatipectus*), no presentaron gran cantidad de capturas pero si muestran algo similar a lo que encontró Piratelli (2012) en bosques de Brasil, donde la cantidad de frugívoros con parche de incubación aumentó en septiembre, mes en el cual empiezan las lluvias. Lo anterior da a entender que la maduración de frutos en épocas húmedas ayuda a que las aves de hábitos frugívoros obtengan la cantidad necesaria de energía para poder llevar a cabo sus actividades reproductivas.

La especies granívoras muestran picos reproductivos a lo largo de todo el año, pero con cierta acumulación en septiembre-octubre y marzo-mayo, algo similar a lo encontrado por Moreno-Palacios et al (2013) para las especies *S. intermedia* y *V. jacarina*. El área donde se desenvuelven estas especies granívoras es amplia y la cantidad de frutos y semillas que ofrecen también. Sin embargo, estudios han encontrado alimentos de origen animal en los contenidos estomacales de *S. intermedia* y *S. minuta*, lo cual suele considerarse una estrategia alterna de alimentación en caso de escasez de semillas, como puede suceder en épocas secas (Thomas, 1996). Esto es muy posible que ocurra con otras especies del gremio, pues como lo afirma Quilarte (2009), el consumo de proteína animal (insectos y otros artrópodos) ayuda a la maduración de gónadas y por consiguiente a elevar el éxito reproductivo.

6.2 EVENTOS DE MUDA.

La muda es uno de los eventos más importantes en el ciclo de vida de cualquier ave (Jenny & Winkler, 1994; Pyle et al., 1987), esta sucede todos los años y es necesaria para mantener el plumaje en condiciones óptimas para su uso constante. Autores como Slagsvold & Dale (1996) apuntan que la muda debe realizarse en épocas donde sea menor el riesgo de depredación y además con alta disponibilidad de alimento. En nuestro caso, al analizar la muda corporal de todo el conjunto de aves estudiadas, es evidente que durante todos los meses hay individuos mudando las plumas de contorno, es decir, las plumas del cuerpo sin incluir plumas de vuelo. Lo anterior puede ser entendido como muda basal, la cual no involucra grandes cantidades de energía y es posible verla en los

individuos a lo largo de todo el año, razón por la cual en todos los meses se tienen registros de aves mudando las plumas del cuerpo.

Los resultados presentados muestran tanto aves de primer año como adultos mudando todo el año como se ha planteado en varios estudios sobre muda de aves tropicales (Moreno, 2004; Silveira & Marini, 2012; Wilkesky et al., 2000). Adicionalmente se sabe que las condiciones ecológicas y ambientales, especialmente la precipitación, hacen muy variable el tiempo de los eventos de muda en las distintas poblaciones (Dawson et al., 2001; Newton, 2009). Esto último influiría en el tiempo total de muda de las aves en nuestra zona de muestreo, puesto que al presentarse un régimen bimodal de lluvias, las poblaciones de aves tendrían la capacidad de prolongar la temporada de muda.

Aunque se capturaron aves mudando las plumas del cuerpo en todos los meses, la presencia de mayor cantidad de individuos en mayo y octubre no es de extrañar, pues al ser meses considerados lluviosos en la zona, tienen una implicación directa en la abundancia de recursos alimenticios (Echeverry-Galvis & Córdoba-Córdoba, 2008; Piratelli, 2012). Aun así, no hubo correlación estadísticamente significativa entre la abundancia de juveniles y adultos mudando con la precipitación. Lo anterior se puede explicar por el hecho de que muchas aves presentan mudas basales en cualquier mes del año, es decir, continuamente están mudándose pequeños grupos de plumas corporales que no consumen mucha energía (Pyle, 1997). Por otro lado, los resultados correspondientes al segundo semestre coinciden con el trabajo de Guillarte et al (2009), quienes estudiaron la estacionalidad de la muda en un bosque basimontano al nororiente de Venezuela. Los mencionados autores también hallaron tasas de muda muy bajas en junio y julio, pero incrementándose en agosto hasta alcanzar un máximo en octubre, similar a lo encontrado en este estudio. Vale la pena decir, que en el estudio realizado en Venezuela se involucraron especies de otros órdenes distintos a Passeriformes. Lo interesante es que las aves (en especial Passeriformes) pueden mostrar patrones temporales casi idénticos para mudar sus plumas, incluso cuando los hábitats son muy diferentes.

Es importante aclarar, que en la mayoría de estudios tiene más protagonismo la muda de las plumas de vuelo (Botero-Delgado, 2010; Gómez et al., 2012; Guillarte et al., 2009; Wolfe et al., 2010). Esto es porque son las plumas que consumen más energía y tiempo para ser reemplazadas y tienen un efecto directo sobre la maniobrabilidad y ejecución del vuelo en el ave (Echeverry-Gálvis & Hau, 2013; Lindström et al., 1993), poniendo en riesgo la supervivencia de la misma al ser más susceptible a predadores (Jenny & Winkler, 1994). Para el caso de este estudio, se contemplaron las estaciones de muda de las aves escogidas, basándose en la muda corporal, esto debido a que se tienen datos acumulados completos de dicho evento desde el año 2010.

En cuanto a la frecuencia de muda, los meses de mayo y agosto, presentaron casi el total de aves con muda activa en sus plumas de vuelo. Johnson et al (2012) reportaron en la Amazonía un aumento de aves mudando sus plumas de vuelo en septiembre llegando incluso hasta marzo. En nuestro caso, mayo evidenció un gran número de aves con muda activa en primarias. En ambos casos, las mayores frecuencias se presentan en meses de transición entre épocas climáticas, aunque más evidentes en este estudio. En agosto también se capturaron varios individuos juveniles e inmaduros de varias especies, como lo indicaron los límites de muda encontrados en su plumaje (Pyle, 1997) y otras características como las comisuras muy evidentes, color claro del iris y osificación craneal incompleta (Pyle et al., 1987).

En un estudio ejecutado por Sainz-Borgo & Lentino (2012), en un bosque nublado al norte de Venezuela, también encontraron una mayor cantidad de individuos juveniles e inmaduros entre agosto y septiembre, especialmente de insectívoros. En nuestro estudio, los juveniles encontrados en agosto también incluyeron especies del gremio de los frugívoros, como por ejemplo *R. dimidiatus*. Aunque los ecosistemas y zonas de vida en ambos estudios son muy diferentes, el elevado número de aves de primer año (2-3 meses de edad) registradas en dicho mes, complementan la información sobre comportamiento reproductivo, épocas de anidación y por supuesto, el tiempo de muda en las poblaciones de aves. Lo anterior refleja que los polluelos eclosionan entre marzo y mayo, y en agosto empezarían a dejar los nidos.

Siguiendo con los aspectos de muda, la extensión se ha estudiado más consistentemente en las aves de regiones templadas que en las aves de zonas tropicales (Debruyne et al., 2006; Jenny & Winkler, 1994; Pyle et al., 1987; Pyle, 1997). De todas formas, algunos autores han aportado luces al entendimiento de la extensión de muda en aves neotropicales (Guallar et al., 2009; Moreno-Palacios et al., 2013; Ryder & Wolfe, 2009). En lo concerniente a este estudio, varias especies presentaron individuos con plumaje formativo como *R. dimidiatus*, *M. manacus*, *C. lanceolata*, *T. doliatus*, *H. flavipes*, *P. murina* y *C. fuscatus*. En todos ellos se identificaron los límites de muda para poder definir la extensión de la muda preformativa y el plumaje resultante.

Siguiendo lo propuesto por Pyle (1997) sobre el análisis de los límites de muda, en casi todas las especies evaluadas se llegó a la conclusión de que el plumaje formativo es producto de una muda preformativa incompleta, muy evidente en *R. dimidiatus*, *P. murina* y *C. fuscatus*, en los cuales no fueron reemplazadas las coberteras de las primarias. Esto último se evidenció también en *T. doliatus* por lo cual se deduce que la muda preformativa desarrollada por varios individuos de la especie fue incompleta al menos hasta la colecta de datos de este estudio. Semejante a lo encontrado por Wolfe et al (2009), en nuestro estudio algunos individuos de *T. doliatus* pueden presentar una muda preformativa completa, ya que la mayoría suelen retener todas las coberteras primarias o parte de las rémiges. Lo anterior fue hallado por los autores mencionados en un estudio hecho con poblaciones de la especie en Costa Rica. En dicho estudio los juveniles fueron capturados en el mes de agosto, al igual que sucedió en la presente investigación. Se ha aceptado ampliamente que en las aves que están constantemente expuestas al deterioro de su plumaje, especialmente en tierras bajas con alta radiación solar, podrían incorporar mudas insertas en su primer ciclo de muda cuya extensión varía según sea la especie (Moreno-Palacios et al., 2013; Ryder & Wolfe, 2009, Wolfe & Frey, 2011 citado en Gómez et al., 2012).

Otro miembro de la familia *Thamnophilidae* estudiado aquí fue *F. grisea* de quien sólo se capturaron individuos adultos en plumaje básico definitivo. En varios individuos se observó un número de plumas aparentemente retenidas por el contraste de coloración y

textura con plumas adyacentes, sin embargo, tal fenómeno ocurre al haberse suspendido la muda por un tiempo, quizás en épocas adversas del año, hasta volver a activarse completando así el reemplazo de las plumas faltantes, lo cual les da a estas últimas una apariencia diferente. Dichos eventos de suspensión son comunes también en aves de zonas templadas, las cuales deben suspender por unos meses la muda mientras migran o como respuesta a situaciones adversas en el ambiente que les impida continuar mudando (Pyle, 1997).

Aunque no se capturaron individuos con plumajes formativos, las mudas preformativas incompletas han sido reportadas para varios géneros de la familia *thamnophilidae*, incluyendo *Formicivora* por parte de Ryder & Wolfe (2014), no obstante *Formicivora* también puede tener especies que desarrollan mudas preformativas parciales. Estos mismos autores también advierten que es posible que haya variación de la extensión dentro de miembros de una misma especie, especialmente en los machos. Las variaciones de muda intraespecíficas también fueron reportadas por otros autores (Pyle, 1997; Jenny & Winkler, 1994), y no sólo para mudas insertas, sino también en mudas prebásicas. Las causas podrían estar relacionadas con el papel que desempeñan las hembras en el proceso reproductivo, para las cuales sería desventajoso llevar a cabo mudas que involucren gran cantidad de plumas de vuelo (Pyle, 1997).

Para complementar con más estudios, Johnson & Wolfe (2014), describieron tres tipos de muda preformativa que pueden ser realizadas por varias especies de la familia *Thamnophilidae* en la Amazonía brasilera. El primer tipo muestra una muda preformativa completa cuyo plumaje resultante es similar al del adulto; otras especies desarrollaban una muda preformativa parcial cuya extensión puede variar desde involucrar la coberteras menores hasta gran parte de las coberteras mayores y a veces terciarias; finalmente un tercer grupo desarrollaba una muda preformativa similar a la del segundo grupo, pero en este caso el plumaje formativo de los machos era similar al plumaje adulto de una hembra. Como podemos ver, la extensión de la muda en esta familia tiene una gran variabilidad lo cual la convierte en un grupo de aves de interés para analizar aspectos ecológicos de la muda.

En caso de las aves de la familia Pipridae, fue posible capturar sólo un macho de *C. lanceolata* con plumaje formativo, aunque no fue posible revisar la extensión de la muda preformativa que originó dicho plumaje. Sin embargo, basándonos en estudios realizados anteriormente en esta especie, se ha demostrado que los machos suelen lucir varios plumajes básicos antes de adquirir su plumaje definitivo (DuVal, 2005), lo que puede explicar la ausencia de comisuras claras en el individuo y la osificación casi completa. Las mudas preformativas sufridas por *C. lanceolata* son parciales y generalmente presentan límites de muda entre las coberteras mayores y las coberteras de las primarias, en otras ocasiones los límites se aprecian mejor solamente entre las coberteras mayores (Gómez et al., 2012).

La gran cantidad de mudas y plumajes presentes antes de adquirir el plumaje definitivo ha sido también documentada para otras especies de la familia Pipridae (Gómez et al., 2012; Ryder & Durães, 2005). Cada muda en estas aves también suele ser prolongada, o sea, se lleva a cabo en largos períodos de tiempo (DuVal, 2005). Lo anterior puede ser explicado por circunstancias fisiológicas relacionadas con la pigmentación del plumaje (Moreno, 2004), además de la necesidad de tener un plumaje llamativo que beneficie la selección sexual (Doucet et al., 2007; Moller et al., 2001), aspecto muy importante en los ciclos reproductivos de las aves de la familia Pipridae, cuyos machos realizan llamativos despliegues o leks para poder reproducirse (Araujo-Quintero et al., 2015; DuVal, 2007; Mercival et al., 2007; Pacheco & Laverde, 2004, Shorey, 2002). Teniendo en cuenta lo anterior, los machos adultos al presentar plumajes conspicuos en su ciclo definitivo, suelen mostrar varias coloraciones de plumaje antes de alcanzar el plumaje final, por consiguiente, cada plumaje es un buen indicador de la edad de los individuos (DuVal, 2005; Lentino, 2009).

Ahondando un poco más en el estudio de Gómez et al (2012) en la Sierra Nevada de Santa Marta, quienes estudiaron la muda de varias especies contempladas en este estudio, reportaron diferentes estrategias de muda. Para el caso de *C. lanceolata*, *M. manacus* y *B. ruffifrons*, señalaron que dichas aves presentan una muda preformativa parcial en cuyo plumaje resultante se aprecian límites de muda claros. Adicionalmente,

muestran ciclos definitivos con mudas completas y por ende plumajes resultantes con plumas de una misma generación. Algo similar reportaron Guallar et al (2016) con individuos de la especie *B. rufifrons* capturadas en México y Centroamérica, pues hallaron una muda prebásica completa y una muda preformativa típicamente parcial.

En este estudio se hallaron resultados que se asemejan a lo encontrado por los anteriores autores para *B. rufifrons*, pues se capturaron dos individuos terminando su muda preformativa, mostrando una extensión parcial de la misma. Estudios realizados en miembros migratorios de la familia Parulidae, han demostrado la presencia de mudas prealternas (Pyle, 1997; Pyle & Kayhart, 2010), pues como es conocido, muchas especies de aves mudan solo una vez por año, otras mudan dos o hasta más veces (Newton, 2009). Se ha postulado que las aves migratorias de las zonas templadas sufren mudas prealternas debido a que las plumas se encuentran en más riesgo de sufrir desgaste por los desplazamientos anuales, además porque suelen vivir en zonas más abiertas en comparación con las especies residentes. Es posible que los factores latitudinales y altitudinales puedan estar involucrados en los diferentes patrones de extensión de la muda presentados por las especies aunque aún es necesario orientar más estudios que resuelvan tal cuestión.

Por parte de la familia Tyrannidae, se han contemplado solo dos especies en nuestra investigación: *C. fuscatus* y *P. murina*. Al igual que con otras especies, se capturaron varios individuos cuyo plumaje indica que han desarrollado una muda preformativa incompleta, involucrando plumas del contorno y algunas primarias externas, habiéndose encontrado claros límites de muda entre las coberteras de las primarias y las coberteras mayores. Aunque no se encontraron estudios previos que hubiesen tratado la extensión de muda de estas dos especies, si se han hallado resultados parecidos que han sido reportados por Gómez et al (2012) para varias especies de Tiránidos en géneros tan variados como *Elaenia*, *Myiarchus*, *Myiozetetes* y *Tyrannus*. En ese mismo estudio, también se reportaron mudas preformativas parciales para otros géneros como *Myiopagis* o *Tolmomyias*.

Todo parece indicar que la extensión de la muda es ampliamente variable en esta familia (Pyle et al., 2004; Ryder & Wolfe, 2009), lo cual estaría dado por la gran cantidad de especies que la integran y sumado a ello, la amplia distribución de los mismos por distintos tipos de hábitats. De hecho, para algunas especies se han utilizado métodos distintos para determinar la edad, como en el caso de las especies del género *Mionectes* cuyos individuos jóvenes suelen tener las rémiges más redondeadas en comparación con la forma aguzada de las rémiges de los adultos (Botero-Delgadillo, 2010; Gómez et al., 2012). Esto último es un gran método para seguir profundizando en el conocimiento de la muda y así poder buscar nuevas alternativas a la hora de otorgar edad o sexo a especies aparentemente difíciles de datar.

Aunque en este estudio no se especificaron mudas prealternas, Ryder & Wolfe (2009) sí reportaron este tipo de mudas para algunos géneros, entre ellos *Myiarchus*, *Pitangus* y *Pachyramphus*. La extensión de tal muda es variable, desde parcial hasta ser casi completa en algunos individuos. Es necesario resaltar la importancia de seguir aportando información sobre mudas prealternas en aves neotropicales, pues el conocimiento actual aún es muy bajo al respecto.

Por último, la familia Thraupidae a pesar de haber presentado datos acumulados suficientes para analizar su reproducción, no fue posible determinar la extensión de muda para seis de las ocho especies elegidas aquí. Lo anterior se debió a la baja frecuencia de captura y porque los pocos individuos que fueron capturados no mostraron signos de muda ni tampoco límites claros entre los grupos de plumas, por lo tanto fueron considerados aves adultas. No obstante, la literatura científica aclara algunas dudas sobre los patrones de muda seguidos por estas aves. Para el caso de *S. intermedia* y *V. jacarina* Moreno-Palacios (2013) encontró que la extensión de la muda preformativa es completa, además también sufren una muda prealterna que no involucra las plumas de vuelo, o sea, es una muda parcial, esto también es confirmado por Ryder & Wolfe (2009) en su estudio. Sin embargo, contrasta con la investigación de Gómez et al (2012) realizada en la Sierra Nevada de Santa Marta, e integrando datos colectados de especímenes de museo, pues describen que las aves de la especie *V. jacarina* llevan a

cabo una muda preformativa incompleta la cual varía con respecto al número de primarias o secundarias reemplazadas, pero siempre retienen las coberteras primarias. Otra vez es evidente ver las diferencias entre la extensión de una muda en poblaciones alejadas de una misma especie, pues es claro que las condiciones ecológicas y ambientales son un factor clave en la historia de vida de las aves.

En el mismo estudio de Gómez et al (2012), se integraron las especies *S. funerea* y *S. striatipectus*, cuya extensión de muda tampoco fue documentada en este trabajo. A pesar de ello, los autores reportaron una estrategia de muda igual a la descrita para *V. jacarina* en el párrafo precedente. Por su parte, Wolfe et al (2009) describieron una muda preformativa parcial en la especie *S. funerea* presente en poblaciones de Costa Rica. Los individuos formativos descritos mostraron todas las plumas de vuelo retenidas y algunos pocos también retuvieron algunas coberteras mayores. Para algunas especies tales como *S. minuta* y *S. schistacea*, todavía hacen falta muchos estudios específicos que se centren en el estudio de variables como la extensión, duración, secuencia de reemplazo e intensidad de muda. Además de determinar las estrategias de muda que llevan a cabo y compararlas con otras aves de su mismo género. Por lo pronto se han ejecutado estudios muy generales sobre estacionalidad de muda como el de Veree et al (2009) que describe los meses con mayor frecuencia de muda de varias especies tropicales.

Con respecto a *R. dimidiatus* y *C. pileatus* fueron las únicas de esta familia en las cuales fue posible determinar la extensión de muda con individuos capturados en campo. Tal variable fue más clara en *R. dimidiatus* porque varios individuos o bien estaban mudando o bien presentaron límites de muda bien definidos. En algunas aves los límites de muda indicaron muda preformativa incompleta, como también fue reportado por Gómez et al (2012) en la Sierra Nevada de Santa Marta, aunque ellos también hacen mención de individuos que realizan mudas preformativas parciales, las cuales no fueron presenciadas en nuestro estudio. Wolfe et al (2009), en un estudio llevado a cabo en Costa Rica, reportó para la especie *R. passerinii* una muda preformativa parcial en algunos individuos, pero puede llegar a ser completa en otros. Por otro lado, Mallet-

Rodríguez et al (1995) describieron una muda preformativa completa para *R. bresileus* mientras que Ryder & Wolfe (2009) señala al igual que nosotros mudas preformativas incompletas en el género *Ramphocelus*. Una vez más es posible ver la variación que puede haber en la extensión de mudas insertas en especies de un mismo género, como ya se había visto antes. Otros estudios a nivel de familia han documentado la extensión de diferentes mudas en diversas especies de traupidos, Hernández (2012) encontró que en cinco especies residentes de los Andes colombianos, la gran mayoría desarrollaban mudas preformativas parciales o incompletas y solo una especie del género *Tangara* registró muda prealterna limitada o parcial. En nuestro caso no se encontraron signos de mudas prealternas en las especies analizadas, aunque cabe aclarar que el tamaño muestral no favoreció un análisis más profundo de la muda.

En caso de *C. pileatus* el individuo con plumaje preformativo claramente presentaba límites de muda en sus plumas de vuelo que apuntaba al desarrollo de una muda preformativa incompleta y de secuencia excéntrica. No se pudo comparar esta especie con ningún estudio previo, ya que solo se han estudiado a nivel de comunidad y sobretodo su época reproductiva (Sánchez et al., 2015; Tarroux & Mcneil, 2003) por lo que aún falta mucha información específica sobre la especie.

Por último, nuestro estudio contempló solo a *H. flavipes* como representante de la familia Vireonidae, uno de los individuos capturados mostró límites de muda que reflejan un plumaje formativo producto de una muda preformativa típica parcial. Un resultado similar fue reportado por Wolfe et al (2009), para *H. decurtatus*, obviamente involucrando solamente todas las coberteras, pero ninguna pluma de vuelo.

6.3 RELACIÓN ENTRE MUDA Y REPRODUCCIÓN.

El solapamiento solo ocurre esporádicamente en las poblaciones. Varios estudios realizados en el Neotrópico han mostrado bajos porcentajes de solapamiento en la comunidad de aves. Foster (1975) encontró tan solo un 10% de individuos mudando y reproduciéndose al mismo tiempo en bosques de Costa Rica. Piratelli (2012) registró solo

un 2% de la comunidad de aves presentes en Bosque Cerrado de Brasil, con muda activa y reproducción al mismo tiempo. Marini & Durães (2001) registraron solo un 4% de aves con solapamiento de un total de 1620 aves capturadas.

El fenómeno de solapamiento está más asociado con aves tropicales debido a la prolongación de sus actividades de muda y alta disponibilidad alimenticia de las zonas que habitan (Moreno, 2004), en comparación con aves de zonas templadas donde las condiciones climáticas son más estrictas. Eso es justamente lo que muestran las líneas de tiempo, aves mudando y reproduciéndose a lo largo de todo el año. Es destacable también, que el hecho de que gran parte de los individuos solapados en todas especies hayan sido capturados en las épocas lluviosas, podría deberse al aumento de los recursos alimenticios, especialmente un aumento en la abundancia de insectos que aportaría suficiente proteína para que las aves, especialmente insectívoras (Marini & Durães, 2001), puedan soportar los gastos energéticos que conlleva reproducirse y mudar al mismo tiempo (Swaddle & Witter, 1997). Por otra parte, esos mismos insectos pueden proporcionar una segunda fuente de alimento a otras especies aquí tratadas que son más generalistas y que también mostraron individuos con solapamiento.

Muchas especies de aves tropicales tienden a alargar el periodo reproductivo para generar segundas nidadas, ya que trae beneficios evolutivos en especies cuyas nidadas sean muy pequeñas (Echeverry-Galvis & Córdoba-Córdoba, 2008). En caso de este estudio, los resultados no arrojaron una relación directa entre la reproducción y la muda corporal en gran parte de las especies estudiadas. Esto porque muchas veces el solapamiento que se encuentra es insignificante, pues se trata de la coincidencia del final de la época reproductiva y el inicio de la época de muda, por lo tanto para tal fecha el parche de incubación ya estaría desapareciendo y las protuberancias cloacales habrían reducido su tamaño.

En general, parece que el solapamiento puede presentarse en cualquier especie, aunque en sea en muy pocos individuos. Esto puede verse en el estudio realizado por Johnson et al (2012) en fragmentos de bosque de la Amazonía brasileña. Pues ellos reportaron

que el solapamiento en algunas aves tropicales es en gran parte debido a que las estaciones de reproducción y muda son prolongadas y por lo tanto aumenta la probabilidad de solapamiento. Algo similar a lo visto en las líneas de tiempo de las especies tratadas aquí, pues la mayoría presentan individuos criando y mudando por largos periodos de tiempo. Sin embargo, los autores nombrados también explican que hay especies que pueden retrasar el comienzo de su estación de muda con el fin de evitar el solapamiento y así disponer de más recursos para la reproducción y cría.

En caso de *M. manacus*, *S. minuta* y *V. jacarina*, las únicas especies que presentaron relación en cuanto el solapamiento de eventos, también sucedió en el transcurso de las épocas con mayor precipitación. Los meses más involucrados en solapamiento fueron marzo y mayo, meses en los cuales la temporada reproductiva está finalizando y empieza el pico más evidente de la muda de los individuos. El hecho de que se encuentren individuos mudando todos los meses del año, demuestra que las condiciones ambientales del bosque seco permite a las aves retrasar los periodos de muda o suspenderlos en meses muy secos, para después continuar con la muda, como bien lo mencionan Moreno-Palacios et al (2013) en caso de *S. intermedia* y *V. jacarina*. Sumado a lo anterior, Wilkelski et al (2003) confirma con su estudio sobre estacionalidad reproductiva en Passeriformes tropicales, que las aves en estas zonas se reproducen todo el año gracias a que sus gónadas se mantienen en estado funcional la mayor parte del intervalo anual. Así mismo, similar a lo planteado en este estudio, también demostró solapamiento temporal a nivel poblacional en algunas especies, aunque con datos más concluyentes que involucran medición de gónadas en campo.

En el presente caso, este estudio solo contempló solapamiento con muda corporal, puesto que no hubo datos suficientes para examinar la relación con la muda en plumas de vuelo. En este último caso, algunos estudios apuntan a que el solapamiento entre la muda de rémiges y periodos reproductivos, es más probable en los machos que en las hembras, ya que un gasto energético tan grande como requiere la muda (Echeverry-Gálvis & Hau, 2013; Jenny & Winkler, 1994), afectaría directamente la capacidad de las hembras para desarrollar huevos (Begon et al., 2006 citado en Piratelli, 2012)

Otro punto más para tener en cuenta, es que las temporadas de muda y reproducción pueden variar ligeramente año tras año (Johnson et al., 2012), y así mismo, la tasa de solapamiento en las distintas especies aumentaría o disminuiría dependiendo de varios factores directos como lluvias, temperatura y búsqueda de alimentos. Por razones similares, es que también es posible encontrar aves juveniles en casi todos los meses, pues de no haber condiciones apropiadas para alimentar polluelos, estos solo podrían desarrollarse en momentos puntuales. Una última explicación relacionada con *M. manacus*, sugiere que el solapamiento de muda en plumas del cuerpo y estación reproductiva es más común en las especies de la familia Pipridae, debido a los despliegues reproductivos y territoriales que requieren de plumas llamativas, especialmente en los machos (Piratelli et al., 2000). Lo anterior es muy posible que también suceda en la especie *C. lanceolata*, que prácticamente no presentó superposición de eventos, pero pudo haber sido debido al bajo número de individuos registrados en los muestreos, sumado a que la gran mayoría de los capturados no presentaban indicios de muda ni caracteres reproductivos desarrollados.

7 CONCLUSIONES

El estudio demostró que la muda del cuerpo es un proceso constante en las especies de aves analizadas en el bosque seco tropical del norte del Tolima. Por tal razón, es posible ver cómo varía la extensión de las distintas mudas entre las especies e incluso dentro de las poblaciones de una misma especie. La variación intraespecífica en la secuencia de reemplazamiento o el tiempo de muda de las primarias también podría ser un hecho para las aves analizadas.

El fenómeno de solapamiento entre muda y reproducción, es más evidente en algunas especies que en otras. Los meses lluviosos reúnen condiciones más adecuadas para que las aves puedan llegar a solapar dichos eventos. Sin embargo, como se vió en el estudio, el solapamiento es más común que se halle a nivel poblacional que a nivel individual. Como en otros estudios, queda demostrado que el porcentaje de aves con muda y reproducción simultánea es bajo (es decir, no supera el 10% de la población), y generalmente se presenta en épocas del año donde uno de los dos eventos está disminuyendo mientras el otro está empezando a llevarse a cabo.

RECOMENDACIONES

Una de las recomendaciones para futuros estudios, es sin duda llevar a cabo muestreos mensuales en distintos tipos de ecosistemas para obtener un mayor número de datos y conclusiones más concretas con respecto a la temporada reproductiva y eventos de muda de la comunidad de aves. Determinar variaciones poblacionales en cuanto a temporada reproductiva y época de muda relacionándolas con los factores ambientales de cada hábitat.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amico, G. & Aizen, M. (2005). Dispersión de semillas por aves en un bosque templado de Sudamérica Austral: ¿quién dispersa a quién? *Ecología Austral*, 15(1), 89-100.
- Araujo-Quintero, A.; González, M. & Fernández-Ordóñez, J.C. (2015). Datos biológicos del saltarín cola de lanza (*Chiroxiphia lanceolata*) en los Bosques de la Unellez, Guanare, Portuguesa, Venezuela. *Revista Unellez de Ciencia y Tecnología*, 33.
- Botero-Delgado, E.; Bayly, N. & Gómez-Montes, C. (2012). Ciclos de muda en *Diglossa albilatera* (Thraupidae) y evidencia de un patrón en la adquisición del dicromatismo sexual en el género *Diglossa*. *Boletín SAO*, 21(1).
- Da Silva, J.M. (1988). Aspectos da ecología e comportamento de *Formicivora grisea* (Boddaert, 1789) (Aves: Formicariidae) em ambientes amazônicos. *Revista brasileira de Biología*, 48(4):797-805.
- Dawson, A.; King, V.M.; Bentley, G.E. & Ball, G.F. (2001). Photoperiodic control of seasonality in birds. *Journal of biological rhythms*, 16 (4), 365-380.
- Debruyne, C.A.; Hughes, J.M. & Hussell, D.J. (2006). Age-related timing and patterns of prebasic body molt in wood warblers (Parulidae). *The Wilson Journal of Ornithology*, 118 (3), 374-379.
- Doucet, S.M.; McDonald, D.B.; Foster, M.S. & Clay, R.P. (2007). Plumage development and molt in Long-tailed Manakins (*Chiroxiphia linearis*): variation according to sex and age. *The Auk*, 124 (1), 29-43.
- DuVal, E. (2005). Age-based plumage changes in the Lance-tailed Manakin: A two-year delay in plumage maturation. *Condor*, 107: 915-920.
- DuVal, E.H. (2007). Cooperative display and lekking behavior of the lance-tailed manakin (*Chiroxiphia lanceolata*). *The Auk*, 124(4), 1168-1185.
- Dwight, J. (1900). The sequence of plumages and molts of the passerine birds of New York. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 13(1), 73-360.
- Echeverry-Gálvis, M.A. & Córdoba-Córdoba, S. (2008). Una visión general de la reproducción y muda en aves en el Neotrópico. *Ornitología Neotropical* 19: 197-205.

- Echeverry-Galvis, M.A. & Hau, M. (2013). Flight performance and feather quality: paying the price of overlapping molt and breeding in a tropical highland bird. *PLoS one*, 8 (5), e 61106.
- Foster, M. (1974). A model to explain molt-breeding overlap and clutch size in some tropical birds. *Evolution* 28: 182–190.
- Foster, M. S. (1975). The overlap of molting and breeding in some tropical birds. *The Condor*, 77(3), 304-314.
- García, A. & Rivera, M. (2000). *Caracterización Biofísica básica del Centro Universitario Regional del Norte CURN con base en un Sistema de Información Geográfico* (Tesis de pregrado). Facultad de Ingeniería Forestal: Universidad del Tolima, Ibagué.
- Gill, F. (1986). Ornithology. First "Edition". Freeman and Company. New York, USA.
- Ginn, H.B. & Melville, D.S. (1983). Molt in birds (BTO Guide).
- Gómez, C.; Botero-Delgadillo, E.; Bayly, N.J.; Moreno, M.I. & Páez, C.A. (2012). Documentando estrategias de muda en aves neo-tropicales: ejemplos de la sierra nevada de santa. *Ornitología neotropical*, 23, 129-138.
- Guallar, S.X.; Ruiz-Sánchez, A.; Rueda-Hernández, R. & Pyle, P.(2016). Molt strategies of ten Neotropical forest passerine species. *The Wilson Journal of Ornithology*, 128 (3), 543-555.
- Guilarte, E.; Marín, G. & Carvajal, Y. (2009). Muda y Reproducción en aves Passeriformes en un Ecotono Bosque Palustre-Bosque Basimontano Neotropical. *Saber*, 21 (3).
- Hau, M.; Perfito, N. & Moore, I.T. (2008). Timing of breeding in tropical birds: mechanisms and evolutionary implications. *Ornitología Neotropical*, 19 (suppl.), 39-59.
- Hemborg, C.; Sanz, J. & Lundberg, A. (2001). Effects of latitude on the trade-off between reproduction and molt: a long-term study with pied flycatcher. *Oecologia*, 129(2), 206-212.
- Hernández, A. (2012). Molt patterns and sex and age criteria for selected landbirds of southwest Colombia. *Ornitología Neotropical*, 23, 215-223.

- Howell, S. (2000). A basic understanding of molt. *Birders Journal*, 8 (6), 296–300.
- Howell, S.N.; Corben, C.; Pyle, P. & Rogers, D.I. (2003). The first basic problem: a review of molt and plumage homologies. *The Condor*, 105(4), 635-653.
- Humphrey, P. & Parkes, K. (1959). An approach to the study of molts and plumages. *The Auk*, 76 (1), 1–31.
- Jenni, L. & Winkler, R. (1994). Molt and ageing of European passerines. Academic Press, New York, USA.
- Johnson, E. I.; Stouffer, P.C. & Bierregaard Jr, R.O. (2012). The phenology of molting, breeding and their overlap in central Amazonian birds. *Journal of Avian Biology*, 43 (2), 141-154.
- Johnson, E.I. & Wolfe, J.D. (2014). Thamnophilidae (antbird) molt strategies in a central Amazonian rainforest. *Wilson Journal of Ornithology*, 126(3), 451- 462.
- Lentino, M. (2009). Manual de Anillado para el Paso Portachuelo, Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela. *Audubon de Venezuela. Caracas, Venezuela*.
- Lindström, Å. Visser, G.H. & Daan, S. (1993). The energetic cost of feather synthesis is proportional to basal metabolic rate. *Physiological Zoology*, 66 (4), 490-510.
- Lozada-Prado, S., & Molina-Martínez, Y. (2011). Avifauna del bosque seco tropical en el departamento del Tolima (Colombia): Análisis de la comunidad. *Caldasia*, 33(1).
- Mallet-Rodrigues, F. (2005). Molt-Breeding cycle in passerines from a foothill forest in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 13 (2), 155-160.
- Mârini, M. & Durães, R. (2001). Annual patterns of molt and reproductive activity of Passerines in south-central Brazil. *The Condor*, 103: 767-775.
- Martin, T.E.; Martin, P.R.; Olson, C.R.; Heidinger, B.J. & Fontaine, J.J. (2000). Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science*, 287 (5457), 1482-1485.
- Mercival, F.R.; Gibbs, H.L.; Galetti, M.; Lunardi, V.O. & Junior, P.G. (2007). Genetic structure in a tropical lek-breeding bird, the blue manakin (*Chiroxiphia caudata*) in the Brazilian Atlantic Forest. *Molecular Ecology*, 16 (23), 4908-4918.
- Møller, A.P., Biard, C.; Blount, J.D.; Houston, D.C.; Ninni, P.; Saino, N. & Surai, P.F. (2000). Carotenoid-dependent signals: indicators of foraging efficiency,

- immunocompetence or detoxification ability. *Avian and Poultry Biology Reviews*, 11 (3), 137-159.
- Moore, I.T.; Bonier, F. & Wingfield, J.C. (2005). Reproductive asynchrony and population divergence between two tropical bird populations. *Behavioral Ecology*, 16 (4), 755-762.
- Moreno, J. (2004). Molt-breeding overlap and fecundity limitation in tropical birds: a link with immunity. *Ardeola*, 51 (2), 471-476.
- Moreno-Palacios, M. (2013). Patrones de muda *Volatinia jacarina* y *Sporophila intermedia* (Aves: Thraupidae) en un matorral secundario del bosque seco tropical del departamento de Tolima (tesis de maestría). Universidad del Tolima, Colombia.
- Moreno-Palacios, M.; Losada-Prado, S. & Echeverry-Galvis, M.Á. (2013). Ciclos de reproducción y muda del volatinero negro (*Volatinia jacarina*) y el semillero gris (*Sporophila intermedia*) en un matorral secundario al norte del Tolima, Colombia. *Ornitología neotropical*, 24, 421-431.
- Mulvihill, R.S. (1993). Using wing molt to age Passerines. *North American Bird Bander*, 18: 1-10.
- Murphy, P.G. & Lugo, A.E. (1986). Ecology of a tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17: 67-68.
- Newton, I. (2009). Molt and plumage. *Ringing & Migration*, 24(3), 220–226.
- Ortiz-Buitrago, V. (2013). Dinámica de aves asociadas a la vegetación de crecimiento secundario en el bosque seco tropical del norte del Tolima (Tesis de pregrado). Facultad de Ciencias: Universidad del Tolima, Ibagué.
- Pacheco, A. & Laverde, O. (2004). Reproductive behavior of *Chiroxiphia lanceolata* (Pipridae: birds) in a forest of Tolima, Colombia. *Colombian Biologic Act; Vol. 9, num. 1; 47-54*.
- Pennington, R.; Prado, D.E. & Pendry, C.A. (2000). Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27 (2), 261-273.
- Pinto, O.D. (1978). Novo catálogo das aves do Brasil, primeira parte-Aves não Passeriformes e Passeriformes não Oscines, com exclusão da família Tyrannidae. *Revista dos Tribunais*.

- Piratelli, A.J.; Siqueira M.A. & Marcondes-Machado L.O. (2000). Reprodução e muda de penas em aves de sub-bosque na região leste do Mato Grosso do Sul. *Ararajuba* 8:99-107.
- Piratelli, A.J. (2012). Molt-reproduction overlaps in birds of Cerrado and Atlantic forest, Brazil. *Ornitología neotropical* 23: 141-152.
- Pizano, C. & García, H. (Editores). (2014). El Bosque Seco Tropical en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D.C., Colombia.
- Poulin, B., Lefebvre, G. & McNeil, R. (1992). Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. *Ecology*, 73 (6): 2295-2309.
- Pyle, P.; Howell, S.N.; Yunick, R.P. & De Sante, D.F. (1987). Identification guide to North American Passerines. Slate Creek Press, Bolinas.
- Pyle, P. (1997). *Identification Guide to North American Birds, Part I* (p. 732). Bolinas, California: Slate Creek Press.
- Pyle, P.; McAndrews, A.; Vélez, P.; Wilkerson, R.L.; Siegel, R.B. & De Sante, D.F. (2004). Molt patterns and age and sex determination of selected southeastern Cuban landbirds. *Journal of Field Ornithology*, 75 (2), 136-145.
- Pyle, P. & Kayhart, R. (2010). Replacement of primaries during the prealternate molt of a Yellow Warbler. *North American Bird Bander*, 35 (4).
- Quilarque, Q. (2009). Composición de la dieta, patrones de muda y aspectos reproductivos en aves passeriformes durante el período de lluvia en un ecotono palustre-premontano del Estado Sucre, Venezuela (tesis doctoral). Universidad de Oriente, Venezuela.
- Ralph, C.; Geupel, G.; Pyle, P.; Martin, T.; De Sante, D. & Milá, B. (1996). *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres* (p. 46). Albany, CA: Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture.
- Rohwer, S. (2008). A primer on summarizing molt data for flight feathers. *The Condor*, 110 (4), 799-806.

- Rohwer, S.; Ricklefs, R.E.; Rohwer, V.G. & Cople, M.M. (2009). Allometry of the duration of flight feather molt in birds. *PLoS Biology* 7:1–9.
- Ryder, T. & Durães, R. (2005). It's not easy being green: using molt and morphological criteria to age and sex green-plumage manakins (Aves: Pipridae). *Ornitologia Neotropical*, 16, 481–491.
- Ryder, T.B. & Wolfe, J.D. (2009). The current state of knowledge on molt and plumage sequences in selected Neotropical bird families: a review. *Ornitología Neotropical* 20: 1–18.
- Sainz-Borgo, C. & Lentino, M. (2012). Muda de las aves del bosque nublado de rancho grande, al norte de Venezuela. *Ornitologia neotropical*, 23, 181-192.
- Sánchez-Guzmán, J.N (2015). Índice de condición corporal y patrones reproductivos en aves paseriformes asociadas a matorrales en el bosque seco tropical del norte del Tolima (Tesis de pregrado). Universidad del Tolima, Colombia.
- Shorey, L.; Piertney, S.; Stone, J. & HoEglund, J. (2000). Fine-scale genetic structuring on *Manacus manacus* leks. *Nature*, 408 (6810), 352-353.
- Shorey, L. (2002). Mating success on white-bearded manakin (*Manacus manacus*) leks: male characteristics and relatedness. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52 (6), 451-457.
- Silveira, M.B. (2011). Período, duração e intensidade das mudas em aves do Brasil central (tesis de postgrado). Universidad de Brasilia, Brasil.
- Silveira, M.B. & Marini, M.Â. (2012). Timing, Duration, and Intensity of Molt in Birds of a Neotropical Savanna in Brazil: Tiempo, Duración e Intensidad de la Muda en Aves de una Sabana Neotropical en Brasil. *The Condor*, 114 (4), 435-448.
- Slagsvold, T. & Dale, S. (1996). Disappearance of female pied flycatchers in relation to breeding stage and experimentally induced molt. *Ecology*, 77(2), 461-471.
- Snow, D. (1981). Tropical frugivorous and their food plants: a world survey. *Biotropica*, 13 (1): 1-14.
- Snow, B. & Snow, D. (1971). The feeding ecology of tanagers and honeycreeper in Trinidad. *Auk* 88: 291-322.

- Stiles, F.G. & Bohórquez, C.I. (2000). Evaluando el estado de la biodiversidad: el caso de la avifauna de la serranía de las quinchas, Boyacá, Colombia. *Caldasia*, 22(1), 61-92
- Svensson, L. (1996). Guía para la identificación de los Passeriformes europeos. SEO/BirdLife. Madrid.
- Svensson, E. & Hedenström, A. (1999). A phylogenetic analysis of the evolution of molt strategies in Western Palearctic warblers (Aves: Sylviidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 67: 263–276.
- Swaddle, J.P. & Witter, M.S. (1994). Food, feathers and fluctuating asymmetries. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 255 (1343), 147-152.
- Tarroux, A. & McNeil, R. (2003). Influence of rain on the breeding and molting phenology of birds in a thorn woodland of northeastern Venezuela. *Neotropical Ornithology*, 14, 371-380.
- Tejeda-Cruz, C. & Sutherland, W.J. (2004). Bird responses to shade coffee production. *Animal Conservation*, 7, 169-179.
- Thomas, B. (1996). Notes on the distribution, body mass, foods and vocal mimicry of the Gray Seedeater (*Sporophila intermedia*). *Ornitología Neotropical*, 7: 165-169.
- Verea, C.; Solórzano, A.; Díaz, M.; Parra, L.; Araujo, M.A.; Antón, F. & Fernández-Badillo, A. (2009). Registros de actividad reproductora y muda en algunas aves del norte de Venezuela. *Ornitología Neotropical*, 20, 181-201.
- Wikelski, M.; Hau, M. & Wingfield, J.C. (2000). Seasonality of reproduction in a neotropical rain forest bird. *Ecology*, 81 (9), 2458-2472.
- Wikelski, M.; Hau, M.; Robinson, W.D. & Wingfield, J.C. (2003). Reproductive seasonality of seven neotropical passerine species. *The Condor*, 105(4), 683-695.
- Wolfe, J.D.; Pyle, P. & Ralph, C.J. (2009). "Breeding seasons, molt patterns, and gender and age criteria for selected northeastern Costa Rican resident landbirds." *The Wilson Journal of Ornithology* 121.3: 556-567.
- Wolfe, J.; Ryder, T.B. & Pyle, P. (2010). Using molt cycles to categorize the age of tropical birds: an integrative new system. *Field Ornithology*. 81: 186-194.

Yuri, T. & Rohwer, S. (1997). Molt and migration in the Northern Rough-winged Swallow. *The Auk*, 249-262.

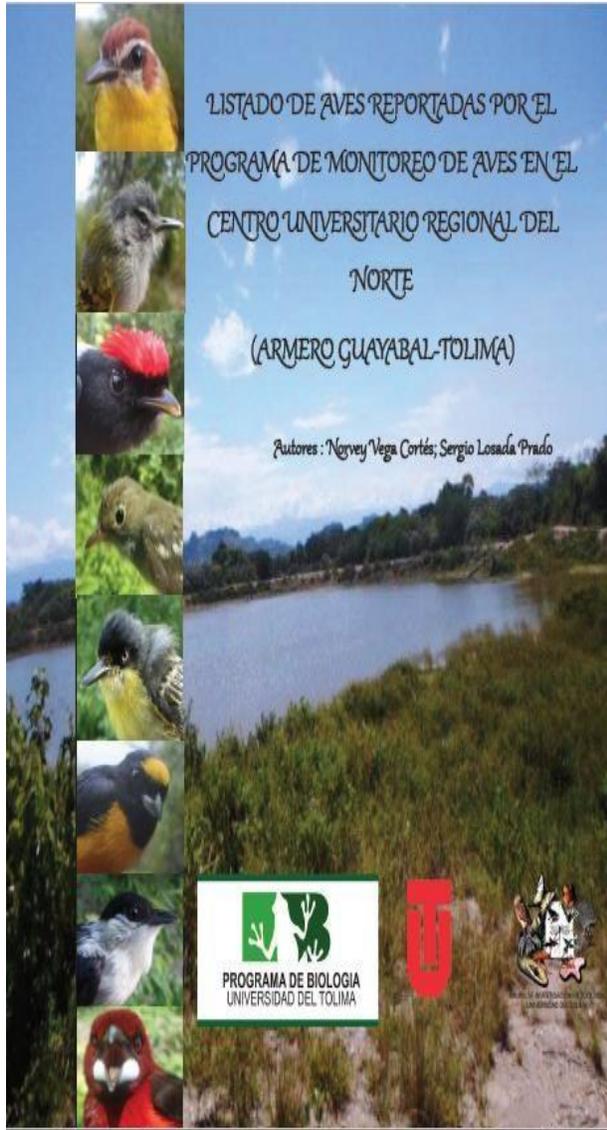
ANEXOS

Anexo B. Listado de especímenes revisados en la Colección Zoológica de la Universidad del Tolima.

ESPECIE	CÓDIGOS DE COLECCIÓN
<i>Basileuterus rufifrons</i>	CZUT-0066/CZUT-0118/CZUT-0693/CZUT-0027/ CZUT-0106/CZUT-0114/CZUT-0146/CZUT-0279/ CZUT-0515/CZUT-0194/CZUT-0607/CZUT-1465/ CZUT-0207/CZUT-1034/CZUT-0320/CZUT-0115/ CZUT-1224/CZUT-0206/CZUT-0482/CZUT-0408/ CZUT-0157/CZUT-1225/CZUT-0266/CZUT-0438/ CZUT-0143/CZUT-0144/
<i>Hylophylus flavipes</i>	CZUT-0322/CZUT-0446/CZUT-0726/CZUT-0724/ CZUT-0168/CZUT-0324/CZUT-0104/CZUT-0729/ CZUT-0832/CZUT-0369/CZUT-0444/CZUT-1134/ CZUT-1177/CZUT-1037
<i>Formicivora grisea</i>	CZUT-0358/CZUT-0963/CZUT-1305/CZUT-0817/ CZUT-0762/CZUT-0278/CZUT-0712/CZUT-0961/ CZUT-0711
<i>Thamnophilus doliatus</i>	CZUT-0959/CZUT-0867/CZUT-0938/CZUT-1308/
<i>Manacus manacus</i>	CZUT-0630/CZUT-0632/CZUT-0677/CZUT-0226/ CZUT-0692/CZUT-0228/CZUT-0265/CZUT-0730/ CZUT-1031/CZUT-0905/CZUT-0935/CZUT-1462/
<i>Cnemotricus fuscatus</i>	CZUT-1340/CZUT-1367
<i>Phaeomyias murina</i>	CZUT-0725/CZUT-0390/CZUT-0937/CZUT-0668/ CZUT-0197/CZUT-0740

<i>Coryphospingus pileatus</i>	CZUT-1468/CZUT-1042/CZUT-0935/CZUT-0739/ CZUT-0649/CZUT-0514/CZUT-0111/CZUT-0934/ CZUT-0050/
<i>Ramphocelus dimidiatus</i>	CZUT-0406/CZUT-0005/CZUT-0620/CZUT-0347/ CZUT-0026/CZUT-0208/CZUT-0065/CZUT-0329/ CZUT-0429/CZUT-0346/CZUT-1463/CZUT-0531/ CZUT-0854/CZUT-0330/CZUT-0868/CZUT-0584/ CZUT-0025/CZUT-0907/CZUT-0709/CZUT-0653/ CZUT-0955
<i>Saltator striatipectus</i>	CZUT-1466/CZUT-0771/CZUT-1011/CZUT-0673/ CZUT-0733/CZUT-0693
<i>Sporophila funerea</i>	CZUT-1487/CZUT-1050/CZUT-1293/CZUT-1040/ CZUT-0933/CZUT-1043
<i>Sporophila intermedia</i>	CZUT-1409/CZUT-1038/CZUT-0941/CZUT-0422
<i>Sporophila minuta</i>	CZUT-1459/CZUT-0407
<i>Sporophila schistacea</i>	CZUT-1368/CZUT-0947/CZUT-0965/CZUT-0968
<i>Volatinia jacarina</i>	CZUT-1126/CZUT-0327/CZUT-0264/CZUT-1437

Anexo C. Portada y ficha técnica general usada para cada especie contemplada en la cartilla realizada en el marco del presente estudio.



Anexo D. Taller de socialización realizado en la Institución Educativa Técnica Instituto Armero.

TALLER: EL MARAVILLOSO MUNDO DE LAS AVES

Primera parte

INTRODUCCIÓN

Las aves son animales que se caracterizan por tener un par de alas con las cuales pueden volar de un lado para otro. Además, también se reconocen porque tienen un pico córneo, en vez de boca, y todo su cuerpo está cubierto de unas estructuras llamadas plumas. Estas estructuras cumplen función protectora, conservan la temperatura corporal del ave y son indispensables para poder volar.

Todas las aves forman un grupo especial dentro de los vertebrados (animales con columna vertebral), donde también encontramos a mamíferos, reptiles, anfibios y peces. En caso de las aves, gracias a su capacidad de volar, han sido capaces de adecuarse a casi todo tipo de hábitats y climas, llegando a conquistar lugares muy distantes. Cabe destacar que las aves no son los únicos vertebrados alados, pues también los murciélagos han desarrollado alas para poder desplazarse por los cielos.

En esta primera parte del taller didáctico se mostrará al niño la importancia de las aves dentro de la naturaleza y el cuidado que merecen de nuestra parte. Se busca establecer un vínculo de compromiso con las especies del mundo, en especial las aves. Para ello, se impartirán los conocimientos necesarios para ampliar la perspectiva del niño con respecto al mundo de las aves. Los niños aprenderán de manera fácil e ilustrativa todo lo concerniente a la morfología, alimentación y hábitats de las aves del planeta, además podrán reforzar sus conocimientos con actividades lúdicas y manuales, que hagan más agradable el proceso de aprendizaje y retención.

OBJETIVOS

-  Aprender a reconocer a simple vista un ave identificando sus partes más importantes.
-  Incentivar el conocimiento en los niños, sobre la importancia que tiene Colombia a nivel mundial, como país biodiverso, especialmente en aves.
-  Conocer las principales partes del cuerpo de las aves, tanto morfológicas como anatómicas resaltando la importancia del esqueleto de un ave.
-  Explicar cómo funciona el vuelo en las aves de una manera sencilla y concreta.
-  Aprender conceptos relacionados con la clasificación de las aves dentro del Reino Animal diferenciando los grupos de aves de acuerdo a sus características más particulares.

ORDEN PROGRAMADO

FASE DIAGNÓSTICA

Primero que todo, se realizará un Pretest, que contiene varias preguntas básicas sobre el conocimiento que tienen los participantes del taller acerca de las aves, en este caso. Dicho Pretest, se lleva a cabo antes de empezar las explicaciones de los temas **(Duración 10 minutos)**.

FASE INTERMEDIA I

Esta fase se dividirá en dos partes: la primera, será dedicada para explicar aspectos básicos e importantes sobre las aves, como por ejemplo como identificarlas y clasificarlas dentro del reino de los animales. Esta parte se hará por medio de diapositivas con muchas imágenes para causar mayor impacto en los niños **(Duración 30 minutos)**.

La segunda parte, será llevada a cabo por medio de determinadas actividades dinámicas acerca de los distintos tópicos contemplados anteriormente. En esta fase se condensará toda la información adquirida estimulando el ingenio y la creatividad de los niños con dichas actividades, ya que esto ayuda a facilitar el aprendizaje **(Duración 60 minutos)**.

METODOLOGÍA: ACTIVIDADES LÚDICAS

Después de la explicación sobre los temas propuestos, se formarán varios equipos de 5 niños, quienes tendrán que realizar algunas actividades lúdicas:

- **Actividad 1 Manualidad con plastilina:** A cada grupo se les dará la imagen de un ave endémica de la región para que la dibujen y rellenen usando plastilina. Se usarán los formatos 01.1 y 01.2 con la figura de *Euphonia concinna* y *Myiarchus apicalis*, dos aves endémicas del Tolima. Cada grupo recibirá un trozo de cartón paja y plastilinas de diversos colores para que representen su respectiva ave de una manera creativa (20 minutos).
- **Actividad 2 Tableros de lotería:** A los mismos grupos conformados anteriormente, se les hará entrega de un tablero de lotería diferente (Formatos 01.3) con un total de 12 imágenes por tablero. Siguiendo la dinámica tradicional del juego, se irán sacando fichas al azar para ir completando las imágenes de aves plasmadas en cada lotería. Más allá de haber un ganador, los niños podrán relacionar características morfológicas y memorizar los nombres particulares de cada grupo aviar (20 minutos).
- **Actividad 3 Rompecabezas:** Los formatos 01.4, 01.5 y 01.6 presentan la morfología esquelética, morfología externa y morfología del ala respectivamente, que servirán como guía para que los niños puedan armar un rompecabezas basándose en dichas imágenes. Para esta actividad se formarán tres grupos que van a competir entre sí para armar cada uno de los tres rompecabezas. El formato guía estará señalando las partes del ave, ya sea esqueleto, partes externas o ala, por otra parte, las fichas del rompecabezas correspondiente a cada imagen estarán revueltas sobre la mesa. Para formar el rompecabezas, se seleccionará un niño de cada equipo para que encuentren determinada ficha, y así sucesivamente hasta armar la imagen completa. Gana el equipo que haya encontrado la mayor cantidad de fichas (20 minutos).

MATERIALES

- Imagen de algún ave endémica colombiana
- Plastilina
- Cartón paja
- Tableros de lotería
- Rompecabezas

TALLER: EL MARAVILLOSO MUNDO DE LAS AVES

Segunda parte

Las aves son animales de tamaños, formas y hábitos muy diversos, pues, existen aves tan pequeñas como el colibrí abeja de tan solo cinco centímetros de longitud, hasta el gran avestruz, con más de dos metros de alto. Sumado a lo anterior, el mundo de las aves está lleno de color y formas exóticas que no se repite en ningún otro grupo de animales. Gracias a los hermosos plumajes y cantos de algunas especies, el hombre se ha interesado en ellas como animales ornamentales poniendo en serio peligro la supervivencia de muchas de nuestras aves.

Pero más allá del valor económico que el ser humano coloca a las aves, éstas son de suma importancia en la naturaleza. Muchas aves se encargan de dispersar semillas de por el bosque, logrando así, reforestar zonas afectadas; los colibríes ayudan a polinizar flores distanciadas entre sí, al alimentarse del néctar de las mismas; muchas aves de presa controlan poblaciones de roedores al igual que aves pequeñas ayudan a equilibrar las poblaciones de insectos. Como vemos, las aves son criaturas maravillosas que debemos proteger para que cada ecosistema fluya de la mejor manera posible.

En complemento a los temas presentados en la primera parte, en esta segunda parte del taller se impartirán conocimientos sobre aspectos un poco más específicos dentro del mundo de las aves. Sin embargo, se utilizará un vocabulario fácil de entender y muy descriptivo para que los conceptos queden bien claros. Algunos de los tópicos que se tratarán son la migración, muda, reproducción, alimentación, hábitats de las aves y lo más importante de todo, aprenderemos sobre el cuidado y la conservación de estos hermosos seres.

OBJETIVOS

-  Identificar algunas de las funciones ecológicas que tienen las aves en la naturaleza.
-  Conocer las fuentes de alimento que ofrece la naturaleza a las aves y aprender a reconocer la dieta de un ave por medio de la forma de su pico.
-  Entender la importancia de los eventos de muda, migración y reproducción en el ciclo de vida de un ave
-  Dar a conocer los factores de riesgo que amenazan la supervivencia de las aves para concientizar a los participantes del taller sobre la importancia de proteger el medio ambiente y sus especies.

ORDEN DE LAS ACTIVIDADES

FASE DIAGNÓSTICA

Fue implementada en la primera parte del taller, o sea, haciendo uso de un pretest.

FASE INTERMEDIA II

Al igual que en la primera parte del taller, esta fase también se dividirá en dos secciones: en la primera sección los niños aprenderán a diferenciar los diferentes tipos de hábitats que frecuentan las aves y podrán conocer más sobre los ecosistemas de nuestro país. Además, se enseñará la amplia variedad de alimentos que constituye la dieta de estos animales y cómo han adaptado la morfología de sus picos para poder aprovechar dichos alimentos. Llegando al final de la charla, se estudiarán algunos conceptos relacionados con procesos de migración, muda y reproducción, con ayuda de imágenes para generar más atención e impacto en el público. Finalmente, se tocará el tema de conservación y cuidado de las aves, esto con el fin de generar conciencia en los más pequeños por medio de la enseñanza de sencillas acciones para ayudar con la protección de nuestras especies aviaras **(Duración 30 minutos)**.

METODOLOGÍA: ACTIVIDADES LÚDICAS

Las siguientes son las actividades destinadas para finalizar nuestro taller y consolidar recreativamente lo aprendido:

- **Actividad 1 Sopas de letras** (Formato 02.1), con esta actividad, se pretende repasar conceptos claves de la biología de las aves y sus hábitats. Esto ayuda a que los niños memoricen lo aprendido y además los incentiva a participar activamente y de forma divertida. La actividad se realizará en grupos de 3 niños. Los dos primeros grupos que completen la sopa de letras, obtendrán un obsequio (15 minutos).
- **Actividad 2 Relacionando picos y alimentos:** este juego consiste en relacionar distintos alimentos con algunas especies de aves, destacando los caracteres morfológicos discutidos en el taller. En esta actividad el formato se convierte en fichas individuales donde se muestran los diferentes tipos de picos que pueden presentar las aves y por otra parte, habrán más fichas donde se representan las variadas fuentes de alimentación que ofrece la naturaleza. El objetivo de esta actividad es disuadir a los niños a pensar sobre la relación existente entre la forma del pico de un ave y la alimentación de la misma. En general será una dinámica entre todos, aunque se repartirán los integrantes en cuatro grupos a los cuales se les dará un tablero guía donde dónde hallaran diversas fotos con picos de aves y su función básica. Cualquiera puede aportar ideas y hacer preguntas mientras se van relacionando todas las fichas del juego, o sea picos con alimentos específicos (20 minutos).
- **Actividad 3 Expresando mensajes de conservación:** Se hará entrega de un octavo de cartulina a cada grupo que estará conformado por 3 estudiantes quienes deberán hacer una tarjeta donde se expresen mensajes alusivos a la conservación de las aves y sus respectivos hábitats. Esta última actividad invitará a los niños a definir la importancia de proteger nuestras especies mientras lo expresan con

ideas creativas, ya sean poemas, dibujos, y todo tipo de decoración que deseen aplicar a su mensaje. Esta se desarrollará en grupos de tres (25 minutos).

Las actividades se llevarán a cabo en 60 minutos.

FASE FINAL

En esta última fase elaborará un Postest con preguntas específicas que evaluarán la recepción del mensaje que se quiso dar con los talleres y actividades. Este se comparará con el Pretest y se valorará el impacto que causó el desarrollo de la unidad en los participantes **(15 minutos)**.

A continuación, se mostrará el **Pretest** con las preguntas iniciales para saber el nivel de conocimiento de los participantes del taller, antes de iniciarlo:

1. ¿Para qué cree que sirven las aves?

- a. Para tener en las casas.
- b. Ayudan a controlar plagas.
- c. Sirven de alimento al hombre.
- d. No tienen ninguna función.

2. ¿Cómo diferencia a un ave de otros animales?

- d. Porque tienen pelo.
- b. Porque tienen escamas.
- c. Porque tienen plumas.
- d. No las reconoce.

3. ¿Qué comen las aves?

- a. Insectos y gusanos.
- b. Frutas y semillas.
- c. Carne, peces y otras aves.
- d. Depende del ave.

4. ¿Cuántas especies de aves habitan en nuestro país?

- a. Menos de 100
- b. Entre 100 y 500
- c. Entre 500 y 1000
- d. Más de 1600

5. ¿Cuál de las siguientes aves es encargada de limpiar el medio ambiente?



6. En las próximas fotografías se aprecian varias aves, ¿Cuál de ellas es el ave nacional de Colombia?



El siguiente cuestionario (**Postest**) será entregado después de realizar el taller, y permitirá evaluar el efecto del mismo en los participantes:

1. ¿Cuál de las siguientes funciones no cumplen las aves dentro de un ecosistema?

- a. Polinizadores de plantas b. Ayudan a mantener el equilibrio ecológico
b. Mantienen los depredadores alejados D. Dispersan semillas de un lado a otro

2. Escribir el nombre correspondiente a las siguientes partes que presentan las aves.



3. Nombre tres ecosistemas que se encuentren en el departamento del Tolima.

a. _____ b. _____ c. _____

4. Relacione el tipo de alimento con cada una de las aves mostradas abajo.



- a. Insectos _____
- b. Carroña _____
- c. Otras aves y mamíferos _____
- d. Frutas _____
- e. Semillas _____
- f. Peces _____
- g. Todo tipo de alimento (omnívoro) _____

5. Explique en la parte trasera de esta hoja, tres razones por las que debemos proteger las aves.

Anexo E. Fotografías tomadas durante la realización del taller 'EL MARAVILLOSO MUNDO DE LAS AVES' en la Institución Educativa Técnica Instituto Armero.



 Universidad del Tolima	PROCEDIMIENTO DE FORMACIÓN DE USUARIOS AUTORIZACIÓN DE PUBLICACIÓN EN EL REPOSITORIO INSTITUCIONAL	Página 1 de 3
		Código: GB-P04-F03
		Versión: 03
		Fecha Aprobación: 15 de Febrero de 2017

Los suscritos:

<u>NORVEY ALLENDY VEGA CORTÉS</u>	con C.C N°	<u>1.110.544.659</u>
_____	con C.C N°	_____
_____	con C.C N°	_____
_____	con C.C N°	_____
_____	con C.C N°	_____

Manifiesto (an) la voluntad de:

Autorizar

No Autorizar **Motivo:**

La consulta en físico y la virtualización de **mi OBRA**, con el fin de incluirlo en el repositorio institucional de la Universidad del Tolima. Esta autorización se hace sin ánimo de lucro, con fines académicos y no implica una cesión de derechos patrimoniales de autor.

Manifestamos que se trata de una OBRA original y como de la autoría de LA OBRA y en relación a la misma, declara que la UNIVERSIDAD DEL TOLIMA, se encuentra, en todo caso, libre de todo tipo de responsabilidad, sea civil, administrativa o penal (incluido el reclamo por plagio).

Por su parte la UNIVERSIDAD DEL TOLIMA se compromete a imponer las medidas necesarias que garanticen la conservación y custodia de la obra tanto en espacios físico como virtual, ajustándose para dicho fin a las normas fijadas en el Reglamento de Propiedad Intelectual de la Universidad, en la Ley 23 de 1982 y demás normas concordantes.

La publicación de:

Trabajo de grado	<input checked="" type="checkbox"/>	Artículo	<input type="checkbox"/>	Proyecto de Investigación	<input type="checkbox"/>
Libro	<input type="checkbox"/>	Parte de libro	<input type="checkbox"/>	Documento de conferencia	<input type="checkbox"/>
Patente	<input type="checkbox"/>	Informe técnico	<input type="checkbox"/>		
Otro: (fotografía, mapa, radiografía, película, video, entre otros)					<input type="checkbox"/>

Producto de la actividad académica/científica/cultural en la Universidad del Tolima, para que con fines académicos e investigativos, muestre al mundo la producción intelectual de la Universidad del

 Universidad del Tolima	PROCEDIMIENTO DE FORMACIÓN DE USUARIOS AUTORIZACIÓN DE PUBLICACIÓN EN EL REPOSITORIO INSTITUCIONAL	Página 2 de 3
		Código: GB-P04-F03
		Versión: 03
		Fecha Aprobación: 15 de Febrero de 2017

Tolima. Con todo, en mi condición de autor me reservo los derechos morales de la obra antes citada con arreglo al artículo 30 de la Ley 23 de 1982. En concordancia suscribo este documento en el momento mismo que hago entrega del trabajo final a la Biblioteca Rafael Parga Cortes de la Universidad del Tolima.

De conformidad con lo establecido en la Ley 23 de 1982 en los artículos 30 “...**Derechos Morales. El autor tendrá sobre su obra un derecho perpetuo, inalienable e irrenunciable**” y 37 “...**Es lícita la reproducción por cualquier medio, de una obra literaria o científica, ordenada u obtenida por el interesado en un solo ejemplar para su uso privado y sin fines de lucro**”. El artículo 11 de la Decisión Andina 351 de 1993, “**los derechos morales sobre el trabajo son propiedad de los autores**” y en su artículo 61 de la Constitución Política de Colombia.

- Identificación del documento:

Título completo: **IDENTIFICACIÓN DE LOS EVENTOS DE MUDA Y REPRODUCCIÓN EN AVES PASSERIFORMES Y SU RELACIÓN CON LAS ÉPOCAS CLIMÁTICAS, EN EL BOSQUE SECO TROPICAL DEL NORTE DEL TOLIMA.**

- Trabajo de grado presentado para optar al título de:

BIÓLOGO PROFESIONAL

- Proyecto de Investigación correspondiente al Programa (No diligenciar si es opción de grado “Trabajo de Grado”):

- Informe Técnico correspondiente al Programa (No diligenciar si es opción de grado “Trabajo de Grado”):

- Artículo publicado en revista:

- Capítulo publicado en libro:

- Conferencia a la que se presentó:

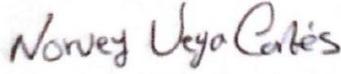
 Universidad del Tolima	PROCEDIMIENTO DE FORMACIÓN DE USUARIOS AUTORIZACIÓN DE PUBLICACIÓN EN EL REPOSITORIO INSTITUCIONAL	Página 3 de 3
		Código: GB-P04-F03
		Versión: 03
		Fecha Aprobación: 15 de Febrero de 2017

Quienes a continuación autentican con su firma la autorización para la digitalización e inclusión en el repositorio digital de la Universidad del Tolima, el:

Día: 20 Mes: Noviembre Año: 2017

Autores:

Firma

Nombre:	<u>Norvey Allendy Vega Cortés</u>		<u>1.110.544.659</u>
		C.C.	
Nombre:	<u>_____</u>	<u>_____</u>	<u>_____</u>
		C.C.	
Nombre:	<u>_____</u>	<u>_____</u>	<u>_____</u>
		C.C.	
Nombre:	<u>_____</u>	<u>_____</u>	<u>_____</u>
		C.C.	

El autor y/o autores certifican que conocen las derivadas jurídicas que se generan en aplicación de los principios del derecho de autor.