

UNA VISIÓN GENERAL DE LA REPRODUCCIÓN Y MUDA DE AVES EN EL NEOTRÓPICO

Maria Ángela Echeverry-Galvis¹ & Sergio Córdoba-Córdoba

Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Básicas, Pontificia Universidad Javeriana, Carrera 7 No. 40-32, Bogotá, Colombia

Abstract. – A brief overview on reproduction and molt in Neotropical birds. – The published literature considers Neotropical birds as reproductive year round, in contrast to what is known for temperate birds that have restricted reproductive periods according to several environmental factors. Molt in temperate zone birds is almost always timed to occur after reproduction. However, we have very little information regarding the interrelationships of molt and breeding periods for the majority of Neotropical birds. We present a review of the up to date information available for both reproduction and molt in the Neotropics, with emphasis on montane populations.

Resumen. – Muchas investigaciones consideran que las aves tropicales se reproducen todo el año contrario a las de zonas templadas que presentan periodos reproductivos restringidos y concordantes con diferentes factores ambientales, mientras que la muda ocurre casi siempre posterior a la reproducción en aves de zonas templadas. Sin embargo, es poco lo que se conoce de los periodos de reproducción y muda del plumaje de muchas aves en el Neotrópico. Se presenta un recuento de estudios a la fecha que tratan sobre muda y reproducción para las zonas Neotrópicas, con especial énfasis en aquellos presentes en las zonas de montaña. *Aceptado el 20 de Octubre de 2007.*

Kew words: Reproduction, molt, Neotropics, ultimate and proximate factors.

INTRODUCCIÓN

La reproducción y la muda del plumaje son eventos muy importantes dentro del ciclo de vida de las aves, y cada uno de ellos determina procesos vitales para el mantenimiento a nivel individual y específico (Piratelli *et al.* 2000). Ambos son dinámicos y requieren de gran cantidad de energía para llevarse a cabo (Hemborg 1998), por lo cual no es posible

determinar cual de ellos sería el único evento clave en el ciclo de vida de las aves.

A pesar del costo fisiológico que puede representar cada uno de estos eventos, se ha registrado solapamiento entre éstos para especies en zonas templadas (Hemborg & Lundberg 1998, Siikamaki 1998, Vega-Rivera *et al.* 1998, Hemborg 1999) y para algunas especies en zonas bajas del trópico (Snow & Snow 1964, Foster 1975). En este contexto, Hahn *et al.* (1992) plantean que el traslape entre reproducción y muda puede verse como un continuo entre eventos excluyentes y eventos de sobre posición total. Dependiendo de la oportunidad de satisfacer los requerimientos individuales y de cuales y cómo se responda a

¹*Dirección actual:* Asociación Bogotana de Ornitología, Calle 127D #58-32, 2 piso, Bogotá, Colombia & Department of Ecology and Evolutionary Biology, Princeton University, Princeton, New Jersey 08544-1003, USA. *E-mail:* mayayito@yahoo.com

las condiciones ambientales, los individuos podrán ser catalogados en un punto de este intervalo.

Se han postulado dos hipótesis principales para explicar este traslapamiento: 1) la existencia de recurso alimenticio-energético limitado y efímero típico de zonas boreales (Hemborg 1999), o 2) el surgimiento de ventajas evolutivas, en especies con nidadas pequeñas y bajo éxito por nidada, al prolongar el periodo reproductivo habilitando la posibilidad de segundas nidadas (Foster 1974), principalmente en el trópico.

Sin embargo, la mayoría de modelos y explicaciones de las historias de vida se basan en información para zonas templadas o boreales, extrapolando datos a las zonas tropicales sin que exista información puntual para muchas especies. La información sobre la biología básica y la historia natural es escasa, desconociéndose para muchas especies los periodos de reproducción y de muda del plumaje, así como, entre otros, los requerimientos específicos de hábitat y alimentación (Stutchbury & Morton 2001).

Definir los periodos de reproducción y muda, desde sus demandas energéticas, es importante si se tiene en cuenta que estos requerimientos deben ser suplidos en un entorno que desaparece día a día en todo el Neotrópico, alterando la diversidad de comunidades y procesos de las aves (Dhondt *et al.* 1992). El presente estudio presenta un panorama general de la información que se conoce para el Neotrópico respecto a los procesos de reproducción, muda y la relación entre estos, y sobre posibles campos a explorar en estas áreas.

REPRODUCCIÓN EN EL NEOTRÓPICO

Los periodos reproductivos de cada especie están delimitados por factores últimos y

próximos (Wolf 1969). Los factores últimos son aquellos que realizan una presión de selección evolutiva para determinar la ocurrencia para cada especie, con el fin de obtener un mayor éxito reproductivo (Wolf 1969), mientras que los próximos son todos los datos ambientales y sociales que las aves utilizan para predecir las mejores condiciones reproductivas, y así obtener claves más puntuales respecto a la regulación y ocurrencia para asegurar un mayor éxito.

El fotoperiodo es el factor próximo mejor conocido y más estudiado en la regulación de la reproducción (Hemborg 1998, Wikelski *et al.* 2000; Dawson *et al.* 2001), inclusive en zonas donde la variación de horas luz a lo largo del año es mínima, como ocurre cerca de la línea ecuatorial (Snow & Snow 1964, Wikelski *et al.* 2000). La influencia del fotoperiodo en la reproducción ha sido ampliamente estudiada en zonas templadas y boreales (Farner *et al.* 1980, Stutchbury & Morton 2001). Sin embargo, son pocos los estudios a nivel Neotropical sobre los mecanismos que influyen en la reproducción y que incluyen mediciones del fotoperiodo (Hau *et al.* 1998, Wikelski *et al.* 2000, 2003; Chandola-Saklani *et al.* 2004). En estos estudios se encontró que incluso cambios en cuestión de minutos en latitudes muy cercanas al ecuador pueden ser detectados por las aves, generando modificaciones comportamentales y fisiológicas importantes en algunas especies.

Por su parte, la depredación y la abundancia de alimento, entre otros (Morton 1971, Murphy 1986), han sido los factores últimos más estudiados, donde el alimento ha sido el que más atención ha recibido. Martín *et al.* (2000) demostraron que en el trópico el alimento es un factor limitante para la reproducción, al necesitar suplir actividades energéticamente demandantes como cortejo, construcción de nido, defensa de territorios, y los requerimientos alimenticios de los polluelos.

De manera que cuando se presenta una abundancia de recurso alimenticio, y al parecer principalmente de insectos, se registran mayores concentraciones de individuos reproductivos (Saether 1994, Martin *et al.* 2000, Echeverry 2001).

Para el Neotrópico, los periodos reproductivos no siempre han podido ser delimitados. Un estudio extensivo de la época reproductiva de la comunidad de aves en Trinidad y Tobago por medio del registro de nidos a lo largo de cuatro años, encontró una intensificación de la reproducción durante el periodo de abundancia de alimento (Snow & Snow 1964) aunque, a nivel poblacional, se presenta una repartición temporal. En zonas bajas de Costa Rica, los periodos reproductivos de la comunidad se determinaron mediante el estudio del desarrollo gonadal en ejemplares colectados (Foster 1975), encontrando periodos reproductivos prolongados para diferentes especies. Datos similares han sido obtenidos en Brasil, donde el estudio de la comunidad de aves de Mato Grosso arrojó un aumento de la actividad reproductiva en periodos de abundancia de recursos (Piratelli *et al.* 2000), aunque presentándose reproducción de especies a lo largo de todo el año. Stiles (1980) reporta periodos reproductivos delimitados y concordantes con época de abundancia de flores para la comunidad de colibríes de zonas bajas de Costa Rica. Miller (1954) realizó un estudio con varias especies de Passeriformes en la región sur del valle del río Magdalena en Colombia, donde encontró que la mayoría de las especies se reprodujeron a lo largo de todo el año, presentando a nivel individual ciclos determinados. En las sabanas estacionales de Venezuela, Bosque *et al.* (2000) encontraron periodos de desarrollo testicular para tres especies de palomas, con muy poca evidencia de relación con fotoperiodo o época de lluvias.

En las zonas montañosas del Neotrópico, se tienen datos casi anecdóticos de periodos

de reproducción para 110 especies de aves de la reserva de San Antonio a 1800–2100 m de altitud en Colombia (Miller 1963) donde, en los primeros meses del año, se presentó la concentración reproductiva de la comunidad. Echeverry (2001) encontró periodos delimitados para 30 especies a lo largo de un año para zonas de bosque alto andino en Colombia entre 2700 y 2900 m de altitud. A nivel de la comunidad, los periodos reproductivos se encontraron repartidos a lo largo del año con una concentración general en épocas de abundancia de insectos.

En la costa de Perú, Davis (1971) estudió el patrón reproductivo del Copetón común (*Zonotrichia capensis*), encontrándolo delimitado por cambios de temperatura y abundancia de alimento. Miller & Miller (1968) estudiaron exhaustivamente la historia natural del Copetón común en una zona de montaña (1800–2100 m s.n.m.) en Colombia, donde pudieron determinar que dicha población se reprodujo todo el año, presentando nidadas múltiples para la misma pareja, contrario a lo hallado para una población de la misma especie en Costa Rica a altitudes similares, donde Wolf (1969) encontró un periodo reproductivo definido entre Enero y Febrero. Por su parte la Mirla parda (*Turdus grayi*), presentó en Costa Rica periodos de reproducción concordantes con la época de menor probabilidad de depredación del nido, a pesar de ser la época con relativa escasez de alimento (Morton 1971).

El control fisiológico del proceso reproductivo en las aves del trópico es aun más desconocido, aunque algunos de los estudios muestran que no es similar al que se ha determinado para zonas templadas o boreales (Wingfield com. pers.). Moore *et al.* (2004) hallaron que un incremento en testosterona no induce un comportamiento agresivo, ni de intensificación de canto en machos para poblaciones del Copetón común en las mon-

tañas de los Andes ecuatoriales, contrario a lo que ocurre en zonas templadas donde, a medida que se genera un mayor desarrollo gonadal, la concentración de testosterona aumenta, generando una mayor agresividad representada en una activa defensa del territorio y mayores tasas de canto (Farner *et al.* 1980).

Podemos entonces agrupar los resultados obtenidos a la fecha sobre reproducción en Neotrópico en: 1) aquellos donde las comunidades y las especies parecen carecer de periodos definidos temporalmente, y 2) aquellos donde se evidencian límites claros a la actividad reproductiva dentro del ciclo de vida de las aves. Sin embargo, no es posible aun determinar los factores próximos y últimos que determinan cada una de estas estrategias (Stutchbury & Morton 2001).

Adicionalmente a esta variedad de resultados hasta ahora encontrados, es necesario tener en cuenta la diversidad de técnicas o métodos empleados para el estudio de periodos reproductivos. Se ha analizado información a partir de la recopilación sistemática de datos de desarrollo gonadal y actividad reproductiva en pieles depositadas en museos o de estudios histológicos a partir de ejemplares en los mismos, observaciones en campo a nidos (Hemborg 1998, 1999) y/o individuos (Avery 1980), y a partir de la presencia de parches de incubación y protuberancias cloacales en ejemplares capturados en campo. Sin embargo, no se tiene consenso respecto a la confiabilidad de estos indicadores morfológicos (parches de incubación y protuberancias cloacales) o reproductivos (Maridon & Halcomb 1971, Quay 1986, Echeverry 2001). Pocos estudios han recurrido a laparotomías (pequeñas cirugías) para detectar los periodos de desarrollo gonadal que permitan evaluar detalladamente los periodos reproductivos desde una óptica más amplia (Pearson & Rohwer 1997, Wikelski *et al.* 2000, Echeverry 2001).

MUDA DEL PLUMAJE EN EL NEOTRÓPICO

Palmer (1972) definió la muda como “el proceso natural de pérdida y reemplazo de las plumas, acompañado del reemplazo del integumento”. Las plumas, además de estar involucradas en el vuelo, ayudan a procesos como aislamiento térmico, impermeabilidad, cortejo, entre otros, que generan la abrasión del plumaje, junto con otros factores abióticos.

Algunos de los factores próximos hasta ahora estudiados que definen el periodo de muda del plumaje son la abundancia de alimento, cambios de temperatura y humedad, y cambios hormonales (Hahn *et al.* 1992). La alimentación ha sido el factor más ampliamente estudiado, ya que la muda requiere de fuentes alimenticias abundantes, principalmente de insectos (Hemborg 1999, Wikelski *et al.* 2000). Adicionalmente, ya que la muda implica pérdida en la eficiencia de vuelo y maniobrabilidad (Lindström *et al.* 1993), es importante llevarla a cabo en periodos donde esta pérdida no incremente la posibilidad de depredación (Snow 1976, Slagsvold & Dale 1996). Sin embargo, se desconoce cual es la influencia de este factor en la regulación de la muda, ya que la depredación de nidos e individuos en el Neotrópico parece ser mayor que en zonas templadas (Martin 1995).

A nivel fisiológico, el mecanismo de regulación de la muda en aves de zonas templadas parece estar mucho más definido, aunque no totalmente comprendido para todas las especies (Palmer 1972, Farner *et al.* 1980, pero ver Dawson & Sharp 1998, Wilson & Reinert 1996); no es así para las aves tropicales en las cuales se desconoce en su mayoría el papel de cada una de las hormonas (Payne 1972). Se ha encontrado que para zonas templadas, altas concentraciones de andrógenos y estrógenos inhiben la muda, mientras que las hormonas tiroideas potencian este proceso; no siendo aun posible determinar el papel exacto de

hormonas como la prolactina, la cual parece inhibir el proceso de muda activa pero favorece la caída de plumas en la región cloacal para la formación del parche de incubación durante el periodo reproductivo. En la actualidad se conoce muy bien el proceso de muda del plumaje para algunas especies puntuales en determinadas zonas donde se ha delimitado el mecanismo, la duración y patrón de reemplazo de plumas.

Para los trópicos los estudios descriptivos de muda son escasos. Se conoce que la muda es suspendida para dar paso a la reproducción en el Azulejo Común (*Thraupis episcopus*) en Costa Rica (Foster 1975) y el Copetón común zonas bajas de Argentina (King 1972), al igual que en la costa de Perú (Davis 1971). Para esta última especie en Costa Rica, Wolf (1969) encontró que la muda es relegada a periodos donde la reproducción no sería exitosa. Zerda *et al.* (1989), en la Cordillera Oriental de Colombia, encontró para el Copetón común dos periodos de muda posteriores a respectivos periodos de reproducción, con algunos individuos solapando la muda con la reproducción, similar a lo encontrado por Miller (1961) para la misma especie en la Cordillera Occidental, quien señaló dos periodos de muda completa sin solapamiento con la reproducción. Echeverry (2001), trabajando entre 2700 y 2900 m en Colombia, encontró para 52 especies la muda delimitada temporalmente a 2 o 3 meses, de manera muy similar a lo presentado en zonas templadas.

La información sobre los patrones y procesos de muda del plumaje en las aves del Neotrópico es casi inexistente (Stutchbury & Morton 2001). Sin embargo, es posible que para muchas especies de aves la muda del plumaje se presente luego de la reproducción o exista un solapamiento parcial, pero luego de empezar la misma. Sin embargo los factores que influyen en el patrón y la duración de la muda pueden ser diferentes entre individuos

de una misma especie que habite zonas bajas o zonas de montaña. Es importante anotar que existen otros factores que pueden estar influyendo en la tasa y los procesos de muda del plumaje como, por ejemplo, el compromiso inmunológico que es necesario tener en cuenta ya que conlleva también un costo energético elevado (Martín 2005), sin que hayan sido evaluados extensamente. Sin embargo, no es posible aun determinar los factores próximos y últimos que influyen en la secuencia, tasa y duración de la muda como proceso en aves del Neotrópico.

INTERACCIÓN REPRODUCCIÓN-MUDA

A pesar del costo fisiológico de llevar a cabo simultáneamente la reproducción y la muda, se han registrado varios casos con diferente grado de solapamiento entre estos procesos en diferentes regiones y con diferentes resultados. En algunos casos se ha encontrado solapamiento diferencial de acuerdo al sexo, a las condiciones ambientales, o simplemente un solapamiento continuo y constante de estos dos procesos. Inclusive en el estudio de Vega-Rivera *et al.* (1998), se encontró un solapamiento entre reproducción y la muda, y entre migración y cambio de plumaje, implicando un gran costo energético y un alto grado de sincronización entre los diferentes procesos.

En las zonas boreales, parece ser común el solapamiento debido al corto periodo de abundancia alimenticia y de condiciones favorables (Deviche 2000). En zonas templadas, muy pocas especies presentan solapamiento de estos procesos, sincronizando la crianza de polluelos con la muda y, en ocasiones, con la migración (Vega-Rivera *et al.* 1998). Sin embargo la mayoría de especies estudiadas en las zonas templadas mantienen estos dos procesos separados, al parecer determinado desde una incompatibilidad fisiológica.

En el Neotrópico, Foster (1975) encontró 10% de individuos de 20% de las especies examinadas en Costa Rica solapando estos dos procesos. El Copetón común presenta en Costa Rica un leve traslape (Wolf 1969) mientras que, en las costas de Perú, la misma especie se encuentra con un amplio traslape (Davis 1971). A mayor altitud en Colombia, Miller (1961) y Miller & Miller (1968) encontraron que, en dicha especie, ambos eventos son excluyentes. Wikelski *et al.* (2000) encuentran que, para individuos del Hormigurero collarero (*Hylophylax naevioides*) de Panamá, no hay solapamiento, mientras que a nivel poblacional sí se evidencia. Al examinar 775 individuos de 54 especies en la Cordillera Oriental colombiana, Echeverry (2001) halló solapamiento en 46% de las especies y 28% de los individuos, teniendo en cuenta el tamaño gonadal y la muda activa en plumas de vuelo y cuerpo, con algunas diferencias a nivel intersexual. Estos registros contrastarían con lo propuesto por Jacobs & Wingfield (2000), en donde algunos “super-estados” de solapamiento se presentarían por periodos muy cortos hacia el final de alguno de los dos procesos. Sería entonces de estudiar al interior de cada uno de los procesos como se lleva a cabo la subdivisión de eventos y cuales de estos se encuentran realmente super puestos, de manera que sea mayor la ventaja que el costo energético y fisiológico de sobreponer la totalidad de procesos (Wingfield 2005).

Existen dos hipótesis contrastantes que afrontan el problema planteado por este solapamiento entre reproducción y muda. La primera plantea que el recurso es limitante y que este solapamiento se presenta cuando hay una explosión corta y abundante de alimento, tiempo durante el cual las aves deben aprovechar al máximo el recurso disponible para ambas actividades (Hemborg & Lundberg 1998), siendo oportunistas del recurso (Hahn *et al.* 1992). La segunda propone que los recursos se encuentran disponibles constante-

mente y en buenas cantidades y que, por lo tanto, el traslapar los dos eventos trae ventajas al poder prolongar el período de reproducción y disminuir la tasa de crecimiento de cada pluma y los intervalos entre plumas (Foster 1974), de manera que el estrés fisiológico y energético sería mínimo. Esta segunda hipótesis es la visión que ha predominado en el Neotrópico, pero al parecer los recursos no son constantemente abundantes para las especies Neotropicales (Stutchbury & Morton 2001). Es necesario realizar más estudios para diferentes especies, tanto en zonas bajas como de altura, que relacionen la abundancia de recursos con la reproducción y la muda.

COMENTARIOS FINALES

Bajo este panorama, el conocimiento de los ciclos de vida, su regulación y su determinación para las aves de zonas tropicales continúan siendo muy limitados (Stutchbury & Morton 2001). Muchos de los trabajos desarrollados a la fecha constituyen aportes valiosos y puntuales que plantean preguntas más amplias respecto al conocimiento de patrones de eventos importantes para las aves (Wingfield en prensa). Persisten aun grandes incógnitas respecto a diferentes aspectos de la biología, de la ecología e historia natural, y del comportamiento de las aves tropicales tales como el control hormonal y fisiológico de los procesos vitales para el mantenimiento individual y específico y, más aun, respecto a la interacción que se presenta entre ambos. De la misma manera es importante continuar explorando los factores últimos y próximos que determinan los eventos dentro del ciclo de vida de las aves (Moreno 2004, Martín 2005), no solo como factores aislados, sino como conjunto. Resulta importante determinar no solo el grado de solapamiento entre eventos, sino las modificaciones que se deben llevar a cabo ante determinados factores, como por ejemplo, la abundancia o escasez de alimento.

Podríamos entonces, pensar en diferentes estrategias de vida en donde, al solapar eventos alterando determinados parámetros como la tasas de muda, se pueda mantener y aun más mejorar el costo energético, manteniéndose aptos para llevar a cabo su ciclo de vida.

Al parecer, cada especie presenta gran plasticidad para detectar, evaluar y regular sus procesos de acuerdo a las condiciones ambientales particulares en las que viven, de manera que se desarrollen bajo niveles fisiológicos y ecológicos óptimos dentro del ciclo de vida. De ser así, sería posible que cada especie o grupo de especies respondiera de manera diferencial a su hábitat, y no de manera automática o genéticamente determinada, ampliando la diversidad de estrategias e historias de vida, posibilitando de esta manera la mayor diversificación de especies en el Neotrópico. Teniendo en cuenta que la región Neotropical presenta gran complejidad geográfica, es importante entender cada proceso dentro del área de cada especie, y no extrapolar conclusiones para todo el Neotrópico, ya que podemos estar enmascarando la complejidad de historias de vida. Es importante realizar estudios en los diferentes ecosistemas existentes, incluyendo estudios altitudinales y latitudinales, que nos brinden información sobre similitudes y diferencias en estos procesos y su interacción. De la misma manera, poder entender los requerimientos puntuales de las aves a lo largo del ciclo de vida de manera cuantitativa arrojará parámetros concretos para lograr programas de conservación efectivos y específicos (Stutchbury & Morton 2001).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a John Wingfield por la invitación a participar en un simposio del VIII^{vo} NOC en Maturín, y a los demás participantes del mismo por las interesantes discusiones. Agradecemos igualmente a J. Wingfield,

Michaela Hau y Lynn Martin por el apoyo con bibliografía y aportes al manuscrito, así como a un examinador anónimo por comentarios al manuscrito.

REFERENCIAS

- Avery, M. 1980. Diet and breeding seasonally among a population of Sharp-tailed Munias, *Lonchura striata*, in Malaysia. *Auk* 97: 160–166.
- Bosque, C., M. A. Pacheco, & M. A. Garcia-Amado. 2004. The annual cycle of *Columbina* ground-doves in seasonal savannas of Venezuela. *J. Field Ornithol.* 75: 1–17.
- Chandola-Saklani, A., A. Thapliyal, K. Negi, S. C. Diyundi, & B. Choudhary. 2004. Daily increments of light hours near vernal equinox synchronize circannual testicular cycle of tropical Spotted Munia. *Chronobiol. Int.* 21: 553–569.
- Davis, D. 1971. Breeding and molt schedules of the Rufous-collared Sparrow in coastal Peru. *Condor* 73: 127–136.
- Dawson, A., & P. J. Sharp. 1998. The role of prolactin in the development of reproductive photorefractoriness and postnuptial molt in the European Starling (*Sturnus vulgaris*). *Endocrinology* 139: 485–490.
- Dawson, A., V. M. King, G. E. Bentley, & G. F. Ball. 2001. Photoperiodic control of seasonality in birds. *J. Biol. Rhythms* 16: 365–380.
- Deviche, P. 2000. Timing, pattern and extent of first prebasic molt of White-winged Crossbills in Alaska. *J. Field Ornithol.* 71: 217–226.
- Dhondt, A., B. Kempenaers, & F. Adriaensen. 1992. Density-dependent clutch size caused by habitat heterogeneity. *J. Anim. Ecol.* 61: 643–648.
- Echeverry-Galvis, M. A. 2001. Patrones reproductivos y procesos de muda en aves de bosque alto andino del flanco sur occidental de la Sabana de Bogotá. Tesis Biología, Pontificia Univ. Javeriana, Bogotá, Colombia.
- Farner, D. S., R. S. Donham, M. C. Moore, & R. A. Lewis. 1980. The temporal relationship between the cycle of testicular development and molt in the White-crowned Sparrow, *Zonotrichia leucophrys gambelli*. *Auk* 97: 63–75.
- Foster, M. 1974. A model to explain molt-breeding overlap and clutch size in some tropical birds. *Evolution* 28: 182–190.

- Foster, M. 1975. The overlap of molting and breeding in some tropical birds. *Condor* 77: 304–314.
- Hahn, T. P., J. Swingle, J. C. Wingfield, & M. Ramenofsky. 1992. Adjustment of the prebasic molt schedule in birds. *Ornis Scand.* 23: 314–321.
- Hau, M., M. Wikelski, & J. C. Wingfield. 1998. A Neotropical bird can measure the slight changes in tropical photoperiod. *Proc. Soc. Lond. B* 265: 89–95.
- Hemborg, C. 1998. Sexual differences in the control of postnuptial moult in the Pied Flycatcher. *Anim. Behav.* 56: 1221–1227.
- Hemborg, C. 1999. Sexual differences in moult-breeding overlap and female reproductive cost in Pied Flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *J. Anim. Ecol.* 68: 429–436.
- Hemborg, C., & A. Lundberg. 1998. Cost of overlapping reproduction and moult in passerine birds: an experiment with the Pied Flycatcher. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 43: 19–23.
- Jacobs, J. D., & J. C. Wingfield. 2000. Endocrine control of life-cycle stages: A constraint on response to the environment? *Condor* 102: 35–51.
- King, J. R. 1972. Postnuptial and post juvenal molt in Rufous-collared Sparrow in northwestern Argentina. *Condor* 74: 5–16.
- Lindström, Å., G. Henk Visser, & S. Daan. 1993. The energetic cost of feather synthesis in proportional to basal metabolic rate. *Physiol. Zool.* 66: 490–510.
- Maridon, B., & L. C. Holcomb. 1971. No evidence for incubation patch changes in mourning doves throughout reproduction. *Condor* 73: 374–375.
- Martin, L. II. 2005. Trade-off between molt and immune activity in two populations of House Sparrows (*Passer domesticus*). *Can. J. Zool.* 83: 780–787.
- Martin, T. E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecol. Monogr.* 65: 101–107.
- Martin, T. E., P. R. Martin, A. R. Olson, B. J. Heidinger, & J. J. Fontaine. 2000. Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science* 287: 1482–1485.
- Miller, A. H. 1954. Breeding cycles in a constant equatorial environment in Colombia, South America. *Acta Congr. Int. Ornithol.* 11: 495–503.
- Miller, A. H. 1961. Molt cycles in equatorial Andean Sparrows. *Condor* 63: 143–161.
- Miller, A. H. 1963. Seasonal activity and ecology of the avifauna of an American equatorial cloud forest. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 66: 1–78.
- Miller, A. H., & V. D. Miller. 1968. The behavioral, ecology and breeding biology of the Andean Sparrow, *Zonotrichia capensis*. *Caldasia* 10: 83–154.
- Moore, I., H. Wada, N. Perfito, S. Busch, T. Hahn, & J. Wingfield. 2004. Territoriality and testosterone in an equatorial population of Rufous-collared Sparrow, *Zonotrichia capensis*. *Anim. Behav.* 67: 411–420.
- Moreno, J. 2004. Moulting-breeding overlap and fecundity limitation in tropical birds: A link with immunity? *Ardeola* 51: 471–476.
- Morton, E. 1971. Nest predation affecting the breeding season of the Clay-colored Robin, a tropical song bird. *Science* 181: 920–921.
- Murphy, M. T. 1986. Temporal component of reproductive variability in Eastern Kingbirds (*Tyrannus tyrannus*). *Ecology* 67: 1483–1492.
- Palmer, R. S. 1972. Patterns of molting. Pp. 65–102 in Farner, D. S., J. R. King, & K. C. Parkes (eds.). *Avian biology*. Volume 2. Academic Press, London, UK.
- Payne, R. 1972. Mechanisms and control of molt. Pp. 103–155 in Farner, D.S., J. R. King, & K. C. Parkes (eds.). *Avian biology*. Volume 2. Academic Press, London, UK.
- Pearson, S., & S. Rohwer. 1997. Determining clutch size and laying dates using ovarian follicles. *J. Field Ornithol.* 69: 587–594.
- Piratelli, A. J., M. A. Cordeiro-Siqueira, & L. O. Marcondes-Machado. 2000. Reproducao e muda de penas em aves de sub-bosque na regio lesto de Mato Grosso do Sul. *Ararajuba* 8: 99–107.
- Quay, W. B. 1986. Cloacal protuberance and cloacal sperm in passerine birds: Comparative study of quantitative relations. *Condor* 88: 160–168.
- Saether, B. E. 1994. Food provisioning in relation to reproductive strategy in altricial birds: a comparison of two hypotheses. *Evolution* 48: 1397–1406.

- Siikamaki, P. 1998. Limitation of reproductive success by food availability and breeding time in Pied Flycatcher. *Ecology* 79: 1789–1796.
- Slagsvold, T., & Dale, S. 1996. Disappearance of female pied flycatcher in relation to breeding stage and experimentally induced molt. *Ecology* 77: 461–471.
- Snow, D. W. 1976. The relationship between climate and annual cycles in the Cotingidae. *Ibis* 118: 366–401.
- Snow, D. W., & B. K. Snow. 1964. Breeding season and annual cycles of Trinidad land-birds. *Zoologica* 49: 1–39.
- Stiles, F. G. 1980. The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. *Ibis* 122: 322–343.
- Stutchbury, B. J. M., & E. S. Morton. 2001. Behavioral ecology of tropical birds. Academic Press, New York, New York.
- Vega-Rivera, J. H., W. J. McShea, J. H. Rappole, & C. A. Haas. 1998. Pattern and chronology of prebasic molt for the Wood Thrush and its relation to reproduction and migration departure. *Wilson Bull.* 110: 384–392.
- Wikelski, M., M. Hau, & J. Wingfield. 2000. Seasonality of reproduction in a Neotropical rain forest bird. *Ecology* 81: 2458–2472.
- Wikelski, M., M. Hau, D. Robinson, & J. Wingfield. 2003. Seasonality in tropical rainforest habitats: seasonal changes in life history parameters of seven neotropical bird species. *Condor* 105: 683–695.
- Wilson, F. E., & B. D. Reinert. 1996. The timing of thyroid-dependent programming in seasonally breeding male American Tree Sparrows (*Spi-zella arborea*). *Gen. Comp. Endocrinol.* 103: 82–92.
- Wingfield, J. C. 2005. Flexibility in annual cycles of birds: implication for endocrine control mechanisms. *J. Ornithol.* 146: 291–304.
- Wingfield, J. C. en prensa. Organization of vertebrate annual cycles: implications for control mechanisms. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*
- Wolf, L. L. 1969. Breeding and molting periods in a Costa Rican population of the Andean Sparrow. *Condor* 71: 212–219.
- Zerda, E., P. Rodríguez, & D. Snow. 1986. Periodos de muda del Copetón (*Zonotrichia capensis*) en el Jardín Botánico de Bogotá, Colombia. *Perez-Arbelaezia* 1: 371–376.

