

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

Miguel Moreno-Palacios¹, Sergio Losada-Prado¹, & María Ángela Echeverry-Galvis^{2,3}

¹Grupo de Investigación en Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia. *E-mail*: mmorenop@ut.edu.co

²Department of Ecology and Evolutionary Biology, Princeton University, New Jersey, USA.

³*Dirección actual*: Departamento de Ecología y Desarrollo Territorial, Facultad de Estudios Ambientales y Rurales, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia. *E-mail*: ma.echeverryg@javeriana.edu.co

Abstract. – Breeding and molt cycles in the Blue-black Grassquit (*Volatinia jacarina*) and the Gray Seedeater (*Sporophila intermedia*) (Passeriformes: Thraupidae) in secondary scrub of northern Tolima, Colombia. – Information on breeding and molt for most Neotropical birds present several knowledge gaps, like temporal dynamics of age structure, which are necessary for a better assessment of ecological pressures. The aim of this study was to describe the reproduction and molting cycle of Blue-black Grassquit and Gray Seedeater, in a secondary scrub of tropical dry forest, upper Magdalena valley, Tolima-Colombia. The molt and plumage terminology by Humphey & Parkes (1959) and Howell *et al.* (2003) were used, while age classification system followed Wolfe *et al.* (2010). We use temporal dynamics of relative abundance of captured birds and age structure to analyze the annual cycle for both species. Breeding season was extended for both species ranging from six to seven months, with no evidence of individual birds overlapping breeding and molt, although breeding and molting seasons overlap at the population level. Differences in individual and population life-cycle regulation could be due to a marked seasonality in food supply, promoted by the bimodal rainfall that characterizes this ecosystem. Such population overlap of molt and reproduction could be due to individual variation within species. We found evidence of suspended prebasic and preformative molts in both species, thus promoting an overlap with prealternate molt when they restart. These are the first descriptions of the breeding and molting cycles for Blue-black Grassquit and Gray Seedeater in northern South America.

Resumen. – Los ciclos de reproducción y muda de la mayoría de aves neotropicales son aún desconocidos. Los vacíos de conocimiento incluyen la dinámica temporal de la estructura etaria, la cual permite una mejor evaluación de las presiones ecológicas que enfrentan las especies. El objetivo de este estudio fue describir el ciclo anual de reproducción y muda en el Volatinero Negro y el Semillero Gris, en un matorral secundario del bosque seco tropical del alto valle del río Magdalena, Tolima, Colombia. Seguimos la terminología de mudas y plumajes de Humphey & Parkes (1959) y Howell *et al.* (2003) y el sistema de edades propuesto por Wolfe *et al.* (2010). Utilizamos la dinámica temporal de la abundancia relativa y la estructura etaria, para analizar el ciclo de vida de las dos especies. Encontramos que los periodos reproductivos en ambas especies se extienden entre seis y siete meses, por lo cual promueven la asincronía poblacional; sin embargo, no encontramos evidencia de adultos reproductivos en muda activa. Aunque las temporadas de muda y reproducción se encuentran solapadas a nivel de la población, los procesos son mutuamente excluyentes a nivel de los individuos.

Esto podría deberse a la marcada estacionalidad en la oferta de alimento, promovida por el régimen bimodal de lluvias que caracterizan este ecosistema. Mientras que el solapamiento poblacional de la muda y la reproducción podría ser consecuencia de la variación individual dentro de las especies. Adicionalmente, encontramos evidencia de suspensión de las mudas prebásica y preformativa en las dos especies, lo cual resulta en un solapamiento con la muda prealterna en ambos casos. Estas son las primeras descripciones de los ciclos de reproducción y muda del Volatinero Negro y el Semillero Gris en el norte de Sudamérica. *Aceptado el 15 de febrero de 2014.*

Key words: Blue-Black Grassquit, *Volatinia jacarina*, Gray Seedeater, *Sporophila intermedia*, age structure, breeding season, molt cycle, tropical dry forest, Colombia, Magdalena valley.

INTRODUCCIÓN

Un ciclo biológico es definido como una secuencia de eventos naturales fundamentales en la vida de un individuo, los cuales ocurren durante estaciones específicas (Mallet-Rodrigues 2005). En aves, uno de estos eventos es la muda del plumaje. Este proceso estacional demandante de energía, influye junto con la reproducción, en la organización temporal del ciclo de vida de especies residentes (Pyle 1997a, Howell 2000). Por efecto de los requerimientos energéticos, estos procesos se realizan cuando existe suficiente disponibilidad de recursos (Howell 2000, Mallet-Rodrigues 2005), por lo que tienden a no co-ocurrir o solaparse entre sí (Pyle 1997a, Hoye & Buttemer 2011). No obstante, existen evidencias de aves de latitudes altas (Ralph & Fancy 1994, Pérez-Tris *et al.* 2001) y bajas (Foster 1975, Moreno 2004, Echeverry-Galvis & Hau 2013) que muestran solapamiento de estos procesos a nivel de individuos, lo cual podría explicarse como una estrategia evolutiva para sobrellevar presiones ambientales (Merilä 1997, Hemborg *et al.* 1998).

Volatinia jacarina Linnaeus, 1766 y *Sporophila intermedia* Cabanis, 1851 son dos especies de tráupidos comunes en las zonas bajas del norte de Suramérica. No obstante, fuera de algunas fechas mencionadas por Hilty & Brown (1986), información detallada sobre sus épocas reproductivas o temporadas de muda en el contexto del ciclo anual en esta región del continente, no se encuentra disponible. Este vacío de información es más

relevante si se reconoce que diferentes poblaciones podrían presentar dinámicas temporales distintas, a causa de las diversas condiciones climáticas y ecológicas a las que pueden estar sometidas las especies de amplia distribución (Moore *et al.* 2005, Howell 2010).

La falta de estudios sobre ciclos de vida, se debe en parte, a la necesidad de determinar clases de edad, ya que individuos de primer año están sujetos a diferentes presiones que llevan a un primer ciclo de mayor complejidad (Howell 2010). Para especies de zonas templadas, se utiliza una clasificación basada en el “año calendario” (NABC 2001), pero especies con periodos reproductivos que se solapan con el día crítico y comunidades de aves con periodos reproductivos no sincrónicos, dificultan el uso de este sistema y producen ambigüedad en los resultados. Wolfe *et al.* (2010) propusieron un nuevo sistema potencialmente útil en regiones tropicales, que aprovecha el conocimiento actual sobre la muda y el plumaje de las aves, para categorizar las edades, método que ha sido de gran utilidad en especies con ciclos de reproducción y muda fuertemente asincrónicos (Radley *et al.* 2011).

El objetivo de este estudio fue describir el ciclo reproductivo y de muda en *V. jacarina* y *S. intermedia* en un matorral secundario del bosque seco tropical (bs-T), en el alto valle del río Magdalena, Tolima-Colombia. Adicionalmente, se discute la utilidad del sistema de clasificación de edades basado en ciclos de muda WRP (Wolfe *et al.* 2010) en estas especies.

MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en la zona de vida de bs-T (Holdridge 1987) del Centro Universitario Regional del Norte CURDN de la Universidad del Tolima, Municipio de Armero-Guayabal, norte del departamento de Tolima, Colombia (05°00'N, 74°54'W; 280 m s.n.m.), presenta una temperatura anual promedio de 28°C y precipitación de 1791 mm, con régimen bimodal, con temporadas lluviosas entre marzo-mayo y octubre-diciembre (García & Rivera 2000).

La fase de campo se desarrolló entre febrero de 2011 y enero de 2012, durante este tiempo se realizaron capturas de aves en matorral secundario, a través de la instalación de 10 redes de niebla (12 x 2.5 m, 36 mm de malla) dispuestas de manera aleatoria. Las redes fueron reubicadas cada mes para asegurar que las aves no se acostumbraran a ellas. Las capturas se efectuaron entre las 06:00 y 17:00 h, durante tres días al mes, asegurando un esfuerzo mensual de 150 h/red. Los individuos de *V. jacarina* y *S. intermedia* fueron marcados con una combinación única de anillos de colores (Darvic), procesados y liberados siguiendo metodologías internacionales (NABC 2001). El estado reproductivo de los individuos capturados se definió a través de la observación del parche de incubación y la protuberancia cloacal (Pyle 1997a). Se siguió la terminología de muda de Humphrey & Parkes (1959), con las modificaciones de Howell *et al.* (2003). Se empleó la nomenclatura propuesta por Wolfe *et al.* (2010) con los cambios de Johnson *et al.* (2011) para la identificación de clases de edad en aves tropicales basadas en ciclos de muda (ver Tabla 1), utilizando los límites de muda y criterios de plumaje (Mulvihill 1993; Pyle 1997a, 1997b; Froehlich 2003). Se describió el ciclo anual de reproducción y muda observado en cada especie, teniendo en cuenta la dinámica temporal de la estructura etaria en cada una de ellas.

Con base en promedios mensuales de lluvia de 20 años, de la estación CURDN del IDEAM, se elaboró la curva de precipitación para la zona de estudio. A causa de que la investigación se realizó durante un año afectado por el fenómeno de la Niña, se compararon los promedios multianuales, con aquellos obtenidos durante el año de trabajo, con el fin de establecer si las temporadas seca y lluviosa se encontraban alteradas. Sin embargo, fuera del aumento esperado en los promedios mensuales, las épocas secas y lluviosas se mantuvieron según la información histórica. Por tal motivo, se usó de la curva multi-anual para probar la relación entre el número de individuos en muda y la precipitación. Se efectuaron correlaciones de Spearman entre los datos mensuales de las variables mencionadas. Las pruebas se consideraron significativas cuando el valor de la probabilidad fue menor a 0,05.

RESULTADOS

Luego de un esfuerzo de muestreo de 1800 h/red, se logró la captura de 94 individuos de *V. jacarina* (5,2 ind./100 h), correspondientes a 52 machos, 39 hembras y tres indeterminados. Para *S. intermedia*, se capturaron 85 individuos (4,7 ind./100 h), correspondientes a 39 machos y 46 hembras.

Entre el 6–25% de los individuos de *V. jacarina* capturados entre febrero–junio, fueron hembras con parche de incubación vascularizado, lo cual establece una temporada reproductiva en el primer semestre del año (Fig. 1A). Por su parte, entre el 20–75% de las capturas fueron machos con protuberancia cloacal, que se encontraron dispersos a lo largo del estudio, con una concentración en diciembre. Un primer periodo de muda se observó entre enero y junio, con un pico en enero (FPF, DPB, FPA, DPA) y otro en mayo (FPJ, FPF, DPB). En julio no se presentaron capturas de la especie, pero ya que en junio el

TABLA 1. Definición de los códigos del sistema de clasificación de edades basado en ciclos de muda (WRP) (Wolfe *et al.* 2010), utilizados en el presente estudio.

Código WRP	Significado en inglés	Significado en español
FPJ	First Prejuvenal	Primer ciclo muda prejuvenil
FCJ	First Cycle Juvenal	Primer ciclo plumaje juvenil
FPF	First Preformative	Primer ciclo muda preformativa
FCF	First Cycle Formative	Primer ciclo plumaje formativo
FPA	First Prealternate	Primer ciclo muda prealterna
FCA	First Prealternate	Primer ciclo plumaje alterno
SPB	Second Prebasic	Segundo ciclo muda prebásica
SCB	Second Cycle Basic	Segundo ciclo plumaje básico
SPA	Second Prealternate	Segundo ciclo muda prealterna
SCA	Second Cycle Alternate	Segundo ciclo plumaje alterno
DPB	Definitive Prebasic	Ciclo definitivo muda prebásica
DCB	Definitive Cycle Basic	Ciclo definitivo plumaje básico
DPA	Definitive Prealternate	Ciclo definitivo muda prealterna
DCA	Definitive Cycle Alternate	Ciclo definitivo plumaje alterno
DCU	Definitive Cycle Unknown plumage	Ciclo definitivo plumaje desconocido
FCU	First Cycle Unknown plumage	Primer ciclo plumaje desconocido

número de aves mudando disminuyó sustancialmente, es probable que para la temporada seca de mitad de año, no se encontrarán individuos en muda activa. Un segundo periodo de muda se observó entre agosto y noviembre, con mayor proporción de individuos mudando durante el mes de octubre (DPB, FPA, DPA), el mes donde ocurre el segundo pico de lluvias en esta región. Aunque se registró una tendencia al aumento en la proporción de individuos en muda con la precipitación, esta no fue significativa (Spearman, $n = 10$, $r^2 = 0,01$, $P = 0,93$).

Se observó solapamiento entre la muda y la reproducción a nivel de la población de esta especie, que varió entre el 5% (febrero) y 100% (agosto) de los individuos, siendo agosto el mes donde se encontró igual proporción de individuos en muda (DPB) y en estado reproductivo. Sin embargo, no se registró ningún individuo reproductivo que se encontrara en muda activa simultáneamente.

Al analizar la estructura etaria en el año (Fig. 1B), se observó una mayor proporción

de individuos jóvenes (FPJ, FPF, FCF, ver Tabla 1) entre enero y junio. En estos meses, el 45–70% de la población se encontró en muda (FPF/DPB), mientras que algunos individuos (< 30%) se encontraban en reproducción. La proporción de individuos en muda descendió en junio, donde se capturaron algunas aves jóvenes en muda preformativa. La presencia de individuos FPF durante los meses de enero y febrero sugiere el inicio de la temporada reproductiva meses atrás.

En el mes de agosto, después de la temporada seca de julio, el 20% ($n = 4$) de los individuos presentaron suspensión en la muda (i.e., interrupción de la muda), que fue continuada entre agosto y octubre, solapándose con la muda prealterna (FPA, DPA), que ocurre entre octubre–enero. El 50% de los individuos que suspendieron la muda eran aves de primer ciclo (FPF), mientras que las restantes fueron aves adultas. Esta suspensión se realizó frecuentemente a nivel de la primera y tercera primaria (70% de los casos), y también entre la quinta y octava primaria.

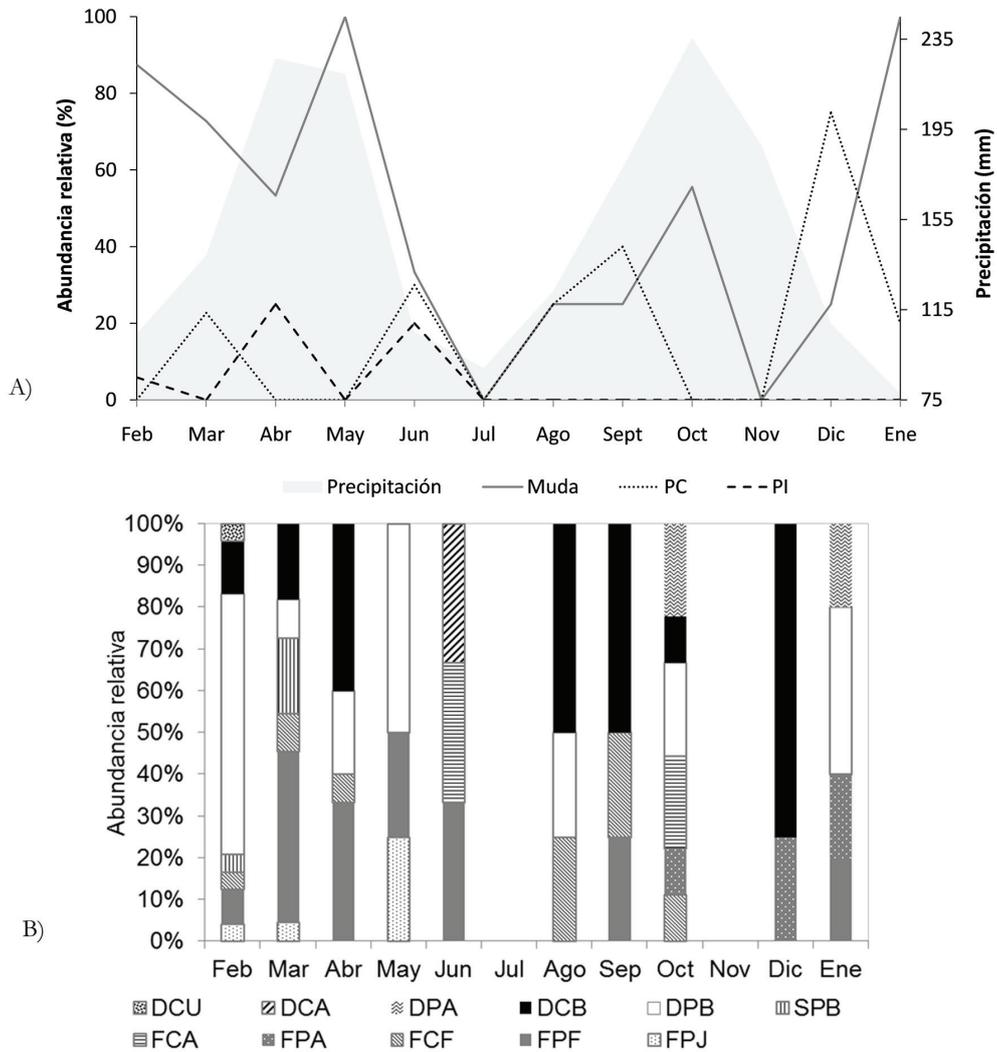


FIG. 1. A - Ciclo de vida de *V. jacarina* entre febrero de 2011 y enero de 2012. Se presentan las abundancias relativas de individuos en muda (sin discriminación de edades), aves con protuberancia cloacal (PC), parche de incubación (PI), y la precipitación mensual promedio. B - Dinámica temporal de la estructura etaria en la población de *V. jacarina*. Las clases de edad corresponden al sistema WRP (definición de siglas en Tabla 1) y se encuentran en orden cronológico con los más jóvenes en la base.

Para *S. intermedia* (Fig. 2A) se capturaron hembras con parche de incubación vascularizado y machos con protuberancia cloacal entre septiembre y abril, lo que sugiere que la temporada reproductiva podría comenzar a

mediados del mes de septiembre, durante la transición sequía-lluvias y se prolongaría durante al menos siete meses, con una interrupción en enero-febrero. Al analizar la estructura etaria (Fig. 2B) se observa la pre-

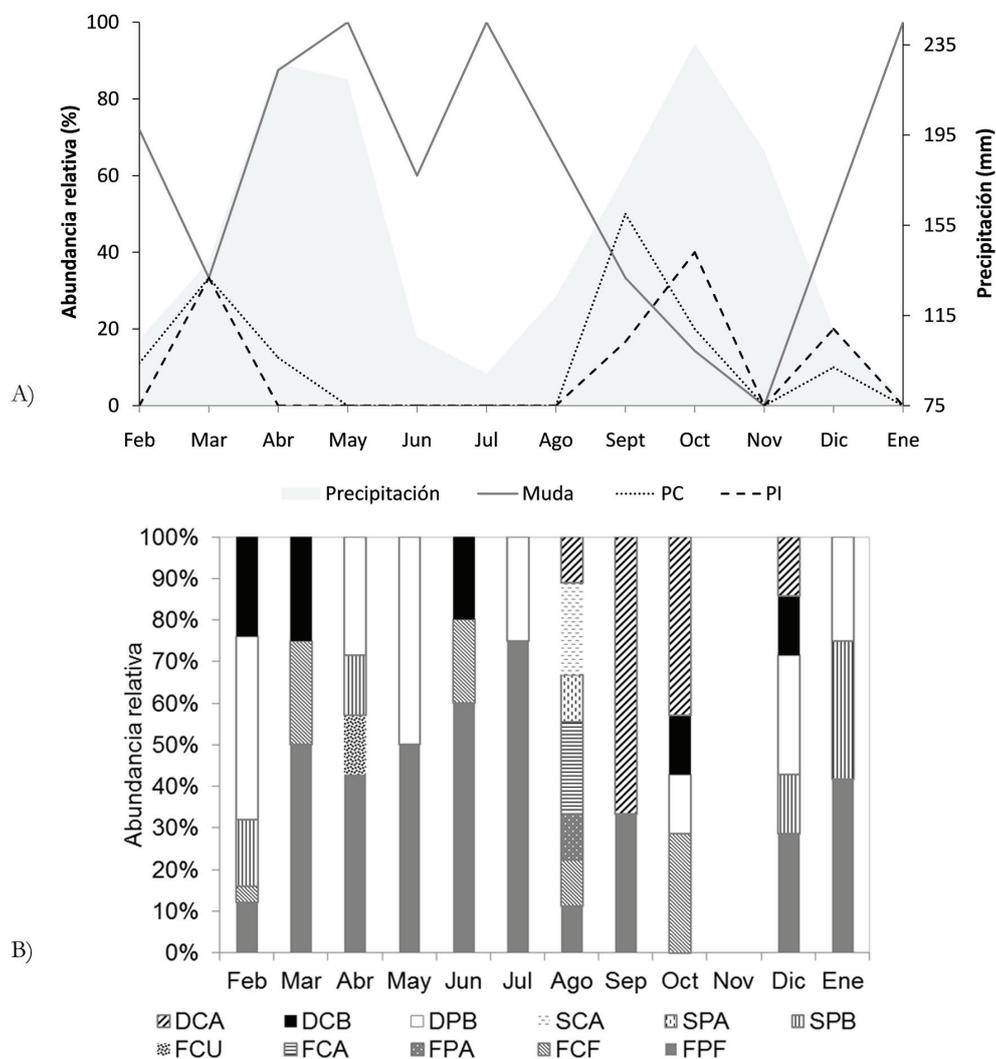


FIG. 2. A - Ciclo de vida de *S. intermedia* entre febrero de 2011 y enero de 2012. Se presentan las abundancias relativas de individuos en muda (sin discriminación de edades), aves con protuberancia cloacal (PC), parche de incubación (PI), y la precipitación mensual promedio. B - Dinámica temporal de la estructura etaria en la población de *S. intermedia*. Las clases de edad corresponden al sistema WRP (definición de siglas en Tabla 1) y se encuentran en orden cronológico con los más jóvenes en la base.

sencia de aves jóvenes a lo largo del año, reafirmando la existencia de una extensa temporada reproductiva; sin embargo las clases etarias de individuos de primer ciclo (FPF, FCF)

se concentraron levemente entre los meses de marzo y julio. La presencia de aves en muda y plumaje alterno (FPA, FCA, SPA, SCA DCA) entre agosto y diciembre es evidencia de que

la temporada reproductiva comenzó a finales del año, apoyando el registro de aves en condición reproductiva.

La muda (FPF/DPB) comenzó en diciembre, presentando un pico durante enero. No se presentaron individuos en muda pre-básica en marzo, en donde se registraron aves en estado reproductivo. En abril y mayo, el 100% de los individuos se encontraron en muda activa (FPF/DPB), mostrando un incremento en la frecuencia de esta actividad, que se extendió hasta agosto, coincidiendo con la muda prealterna. Durante junio se observó una reducción del 40% en la proporción de individuos en muda activa.

Igual a lo encontrado en *V. jacarina*, la relación entre los periodos de muda y la precipitación, no fue significativa (Spearman, $n = 11$, $r^2 = 0,22$, $P = 0,06$). En agosto, el 18% ($n = 5$) de los individuos de *S. intermedia* presentó suspensión de muda (prebásica y preformativa), la cual fue continuada en este mismo mes; el 60% de los individuos fueron aves de primer ciclo, mientras que los restantes fueron aves adultas. Así como en *V. jacarina*, la suspensión se realizó principalmente entre la primera y la tercera primaria (60% de los casos), y entre la quinta u octava primaria. Igual que en *V. jacarina*, se observó un grado de solapamiento entre reproducción y muda a través del año, que varió entre el 11% (febrero) y 60% (diciembre).

DISCUSION

Los periodos reproductivos en ambas especies se extienden de seis a siete meses, aunque la población de *V. jacarina* podría reproducirse durante todo el año. Este extenso periodo reproductivo concuerda con lo conocido para *V. jacarina* en el centro de Brasil, donde se reproduce al menos durante 5 meses (Almeida & Macedo 2001, Carvalho *et al.* 2007), así como las temporadas reproductivas prolongadas reportadas en Colombia (Hilty & Brown

1986) y Trinidad y Tobago (French 2001). Por otro lado, la temporada reproductiva documentada de *S. intermedia* en Colombia, se desarrolla entre enero y junio (Hilty & Brown 1986), coincidiendo con los individuos reproductivos capturados entre febrero-abril; sin embargo este trabajo extiende esta temporada desde septiembre.

Varias especies de paseriformes en su primer ciclo y ciclos definitivos realizan una muda después de la época reproductiva (Pyle 1997a). Por tanto, es de esperar que el pico en actividad reproductiva de una parte de la población, este seguido de un evento de muda que involucra a estos mismos adultos y a las aves jóvenes, razón por la cual la delimitación de épocas de muda, producto de una reproducción asincrónica, podría ser confusa. Sin embargo, el análisis de las clases de edad mejoró la resolución del ciclo de muda observado en las especies estudiadas, permitiendo establecer dos temporadas de muda en *V. jacarina*, que incluyen la muda prealterna, desarrollada con anterioridad a la reproducción (FPA, DPA), así como las mudas prebásica y preformativa, que tienen lugar después de la época reproductiva (FPF SPB, DPB). En *S. intermedia* se registraron tres temporadas de muda, que comprenden la muda prealterna, entre agosto y octubre, y las mudas prebásica y preformativa, entre enero y junio, que se encuentran divididas en dos picos de actividad, separados por un evento reproductivo en el mes marzo.

El ciclo de muda de *V. jacarina* aquí reportado se encuentra desfasado en cuatro a cinco meses, en comparación a la población del occidente de México (Guallar *et al.* 2009), pero concordante con la época en el centro de Brasil, en donde se ha identificado que la muda prealterna se lleva a cabo entre septiembre y noviembre (Maia & Macedo 2011). Esto sugiere un desplazamiento del ciclo anual de muda entre algunas poblaciones, quizá por efecto de variables climáticas o ecológicas par-

ticulares. Para el caso de *S. intermedia*, este estudio presenta las primeras descripciones detalladas del ciclo de muda a escala local a lo largo de su distribución.

Moreno (2004), señala que debido a épocas reproductivas extensas y temporadas de muda prolongadas, como las aquí reportadas, se presentaría un solapamiento entre estos dos eventos. Para *V. jacarina* y *S. intermedia* en el área de estudio, esta no fue la situación a nivel individual aunque si poblacional, debido tal vez, a que a pesar de la prolongada reproducción, la muda no se extendió por mucho tiempo, de manera que los procesos se comportan como mutuamente excluyentes en los individuos. Parte de la separación temporal de ambos eventos, puede estar ligada a la marcada estacionalidad en la oferta de alimento, promovida por el régimen bimodal de lluvias que caracteriza al bosque seco tropical en esta región del país. Esta oferta alimenticia, concentrada en ciertos periodos del año, podría presionar a los individuos no solo a desarrollar la reproducción y la muda en tiempos diferentes, sino llevar a cabo la muda con mayor intensidad para disminuir su duración (Hahn *et al.* 1992, De la Hera *et al.* 2011) y de esta manera hacerlo concordar con el periodo de abundancia de recursos locales (Moreno-Palacios 2013). Sin embargo, subsiste la pregunta sobre el solapamiento poblacional en los eventos de muda y reproducción, que podría ser una consecuencia de la variación individual dentro de *V. jacarina* y *S. intermedia*. Por ejemplo, en el mes de abril el 20% de los individuos capturados de *V. jacarina* fueron hembras con parche de incubación vascularizado, mientras que el 30% fueron aves jóvenes que se encontraban realizando una muda preformativa. Dado que en promedio un passeriforme tropical puede tardar entre dos a tres meses (desde su nacimiento) en comenzar una muda preformativa (DuVal 2005, Ryder & Wolfe 2009), esto significa que los padres de las aves jóvenes, se

reprodujeron varios meses antes, con respecto a las hembras que se encontraban incubando. Esto genera igualmente una mezcla de cohortes dentro de una misma temporada, donde se encuentran individuos en diferentes etapas de su ciclo y desarrollo. En consecuencia, grupos de individuos con fechas de nacimiento o reproducción distantes en dos o más meses, mostrarán también una diferencia temporal en el desarrollo de la muda.

La existencia de diferentes cohortes a lo largo del año advierte la necesidad de evitar el uso de métodos de datación basados en un calendario anual con una fecha crítica, pues se podría malinterpretar la estructura etaria y producir conclusiones erróneas sobre la dinámica demográfica (Wolfe *et al.* 2010). Para esto el uso del sistema WRP resulta más eficiente y apropiado, pues evita el problema antes mencionado y proporciona intervalos de tiempo de vida de los individuos, acordes con la historia natural de las especies (Wolfe *et al.* 2010, Johnson *et al.* 2011, Radley *et al.* 2011). Estos intervalos de tiempo pueden ser de gran utilidad, no solo porque representan una estimación menos sesgada de la edad cronológica de un individuo, sino que pueden funcionar como evidencia de épocas reproductivas. En el caso de *V. jacarina* y *S. intermedia*, estas muestran individuos en muda preformativa en varios momentos del año. Aplicando el promedio de tiempo mencionado, requerido por passeriformes para comenzar la muda preformativa, se puede estimar el tiempo de nacimiento para estos individuos, lo cual contribuiría a delimitar las épocas reproductivas. La precisión de estas estimaciones, así como del uso del sistema WRP requiere del conocimiento sobre la secuencia de mudas y plumajes, así como su temporalidad, a nivel especie específico. Esto alude a una importante necesidad de investigación sobre estos procesos en aves neotropicales (Echeverry-Galvis & Córdoba-Córdoba 2008). Adicionalmente, la utilización de un

sistema común de nomenclatura para los procesos de muda y plumaje, permite por ejemplo, comparar la muda particular de *S. corvina* (Wolfe *et al.* 2009) y de *S. intermedia*, en donde a pesar de ser especies congéneres, estas presentaron patrones diferentes (e.g., extensión de la muda prealterna), evidenciando igualmente no solo la importancia de la ecología puntual en los procesos de muda, sino también la urgencia en el conocimiento detallado de los ciclos de vida de especies particulares.

Es esencial subrayar que la estructura etaria en estas especies presenta una dinámica compleja. No obstante se determinaron patrones respecto a la muda y reproducción en el área de estudio. La temporada reproductiva se desarrollaría desde octubre, según la proporción de aves en condición reproductiva y los individuos en muda prealterna entre agosto-octubre, con el nacimiento de los primeros individuos posiblemente en diciembre. Durante los primeros meses del año, se llevan a cabo las mudas prebásicas (FPJ, DPB) y preformativas. Los individuos que realizaron estas mudas entre agosto-septiembre podrían ser aves retrasadas (nacieron o se reprodujeron al final temporada). Sin embargo esto trae a discusión la hipótesis de que aves que comiencen tarde a mudar, podrían tener complicaciones a causa de la temporada seca de junio-julio, por lo que quizás muchos de estos individuos se verían obligados a suspender el reemplazo de plumas durante algunas semanas (e.g., Freed & Cann 2012). Evidencia a favor de esta idea se encuentra en ambas especies estudiadas, donde el 18–20% de los individuos suspendieron la muda en el periodo de sequía de junio-julio y la continuaron dentro de la temporada de muda prealterna, entre agosto-octubre. Este solapamiento, inducido por la suspensión de una muda previa, ha sido descrito en el Jilguero Aliblanco (*Astragalinus psaltria*) y probablemente es el caso del Mosquero Ventriamarillo (*Empidonax flaviven-*

tris) y el Tirano Occidental (*Tyrannus verticalis*) (Howell 2010). Adicionalmente, este fenómeno también ha sido documentado en varias especies de playeros y otras aves acuáticas no paseriformes (Pyle 2008). El 50–60% de los individuos de *V. jacarina* y *S. intermedia* que suspendieron la muda, fueron aves en su primer ciclo. Esto indica que la falta de lluvias, probablemente relacionada con escasas de alimento, podría afectar la temporalidad de la muda, principalmente en individuos jóvenes; quizá por la inexperiencia en las actividades de forrajeo (Breitwisch *et al.* 1987) u otras razones no evaluadas.

No se observó sincronía entre las temporadas reproductivas y la época lluviosa en ninguna de las dos especies, como lo reportado en otras aves (Wikelski *et al.* 2000), y aunque esta relación no se probó directamente, ni tampoco se evaluaron otros posibles elementos que direccionen la reproducción de estas especies, es posible que la temporalidad reproductiva pueda variar de acuerdo a una combinación de factores últimos y próximos (Wolf 1969, Echeverry-Galvis & Córdoba-Córdoba 2008), entre los que se encuentran la disponibilidad de alimento (Martin *et al.* 2000, Dawson 2008) y el fotoperiodo (Hau *et al.* 1998, Dawson *et al.* 2001, Coppack & Pulido 2004).

AGRADECIMIENTOS

El presente estudio contó con el Permiso de Investigación en Diversidad Biológica, resolución No. 1277 del 11 de abril de 2012, otorgado por la Corporación Autónoma Regional del Tolima, CORTOLIMA. La investigación se desarrolló en el marco del Programa de Monitoreo de Aves del Grupo de Investigación en Zoología de la Universidad del Tolima (GIZ-UT) y del proyecto Evaluación de la biodiversidad faunística en el bs-T del norte del Tolima (Fase I). Agradecemos a Bilma Florido-Cuellar, Héctor F. Cruz, Jayson

Sanabria, Carolina Díaz, Valentina Ortiz, Gustavo Pacheco y Cristhian Gaitán, por su colaboración como auxiliares de campo. Asimismo a Peter Pyle por valiosos comentarios a la versión inicial del manuscrito. Esta es la contribución 383 del GIZ-UT.

REFERENCIAS

- Almeida, J., & R. Macedo. 2001. Lek-like mating system of the monogamous Blue-black Grassquit. *Auk* 118: 404–411.
- Breitwisch, R., M. Díaz, & R. Lee. 1987. Foraging efficiencies and techniques of juvenile and adult Northern Mockingbirds (*Mimus polyglottos*). *Behaviour* 101: 225–235.
- Carvalho, C. B. V., R. H. F. Macedo, & J. A. Graves. 2007. Reproduction of Blue-black Grassquits in central Brazil. *Rev. Brasil. Biol.* 67: 275–81.
- Coppack, T., & F. Pulido. 2004. Photoperiodic response and the adaptability of avian life cycles to environmental change. *Adv. Ecol. Res.* 35: 131–150.
- Dawson, A. 2008. Control of the annual cycle in birds: endocrine constraints and plasticity in response to ecological variability. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 363: 1621–1633.
- Dawson, A., V. M. King, G. E. Bentley, & G. F. Ball. 2001. Photoperiodic control of seasonality in birds. *J. Biol. Rhythm* 16: 365–380.
- De la Hera, I., S. V. Schaper, J. A. Díaz, J. Pérez-Tris, S. Bensch, & J. L. Tellería. 2011. How much variation in the molt duration of passerines can be explained by the growth rate of tail feathers? *Auk* 128: 321–329.
- DuVal, E. 2005. Age-based plumage changes in the Lance-tailed Manakin: a two-year delay in plumage maturation. *Condor* 107: 915–920.
- Echeverry-Gálvis, M. A., & S. Córdoba-Córdoba. 2008. Una visión general de la reproducción y muda en aves en el Neotrópico. *Ornitol. Neotrop.* 19: 197–205.
- Echeverry-Galvis, M. A., & M. Hau. 2013. Flight performance and feather quality: paying the price of overlapping moult and breeding in a tropical highland bird. *PLOS ONE* 8: e61106.
- Freed L. A., & R. L. Cann. 2012. Changes in timing, duration, and symmetry of molt of Hawaiian forest birds. *PLoS ONE* 7: e29834.
- French, R. 2001. A guide to the birds of Trinidad y Tobago. 2nd ed. Cornell Univ. Press, New York, New York, USA.
- Foster, M. 1975. The overlap of molting and breeding in some tropical birds. *Condor* 77: 304–314.
- Froehlich, D. 2003. Ageing North American landbirds by molt limits and plumage criteria. Slate Creek Press, Bolinas, California, USA.
- García, A., & M. Rivera. 2000. Caracterización biofísica básica del Centro Universitario Regional del Norte CURDN con base en un sistema de información geográfico. Tesis de Lic., Univ. del Tolima, Ibagué, Colombia.
- Guallar, S., E. Santana, S. Contreras, H. Verdugo, & A. Gallés. 2009. Paseriformes del Occidente de México: morfometría, datación y sexado. *Monogr. Mus. Ciènc. Nat.* no. 5. Instituto de Cultura de Barcelona, Barcelona, España.
- Hahn, T., J. Swingle, J. Wingfield, & M. Ramenofsky. 1992. Adjustments of the prebasic molt schedule in birds. *Ornis Scand.* 23: 314–321.
- Hau, M., M. Wikelski, & J. Wingfield. 1998. A neotropical forest bird can measure the slight changes in tropical photoperiod. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 265: 89–95.
- Hemborg, C., A. Lundberg, & P. Siikamäki. 1998. Trade-off between reproduction and moult - a comparison of three Fennoscandian pied flycatcher populations. *Oecologia* 117: 374–380.
- Hilty, S., & W. Brown. 1986. A guide to the birds of Colombia. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Holdridge, L. 1987. Ecología basada en zonas de vida. Inst. Interamericano de Cooperación para la Agricultura, San José, Costa Rica.
- Howell, S. 2000. A basic understanding of moult. *Birders J.* 8: 296–300.
- Howell, S. 2010. Molt in North American birds. Houghton Mifflin Harcourt, Boston, Massachusetts, USA.
- Howell, S., C. Corben, P. Pyle, & D. Rogers. 2003. The first basic problem: a review of molt and plumage homologies. *Condor* 105: 635–653.
- Hoye, B. J., & W. A. Buttemer. 2011. Inexplicable inefficiency of avian molt? Insights from an opportunistically breeding arid-zone species, *Lichenostomus penicillatus*. *PLOS ONE* 6: e16230.

- Humphrey, P., & K. Parkes. 1959. An approach to the study of molts and plumages. *Auk* 76: 1–31.
- Johnson, E. I., J. Wolfe, B. T. Ryder, & P. Pyle. 2011. Modifications to a molt-based ageing system proposed by Wolfe *et al.* (2010). *J. Field Ornithol.* 82: 422–424.
- Maia, R., & R. H. Macedo. 2011. Achieving luster: prenuptial molt pattern predicts iridescent structural coloration in Blue-black Grassquits. *J. Ornithol.* 152: 243–252.
- Mallet-Rodrigues, F. 2005. Molt–breeding cycle in passerines from a foothill forest in southeastern Brazil. *Rev. Bras. Ornitol.* 13: 155–160.
- Martin, T., P. Martin, C. Olson, B. Heidinger, & J. Fontaine. 2000. Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science* 287: 1482–1485.
- Merilä, J. 1997. Fat reserves and moult-migration overlap in Goldcrests, *Regulus regulus* - a trade-off? *Ann. Zool. Fenn.* 34: 229–234.
- Moore, I. T., Bonier, F., & J. C. Wingfield. 2005. Reproductive asynchrony and population divergence between two tropical bird populations. *Behav. Ecol.* 16: 755–762.
- Moreno, J. 2004. Moulting-breeding overlap and fecundity limitation in tropical birds: a link with immunity. *Ardeola* 51: 471–476.
- Moreno-Palacios, M. 2013. Patrones de muda de *Volatinia jacarina* y *Sporophila intermedia* (Aves: Thraupidae), en un matorral secundario del bosque seco tropical del departamento de Tolima. Tesis de M.Sc., Univ. del Tolima, Ibagué, Colombia.
- Mulvihill, R. 1993. Using wing molt to age passerines. *N. Am. Bird Band.* 18: 1–10.
- NABC. 2001. The North American banders' study guide. The North American Banding Council, Point Reyes Station, California, USA.
- Pérez-Tris, J., J. de la Puente, J. Pinilla, & A. Bermejo. 2001. Body moult and autumn migration in the Barn Swallow *Hirundo rustica*: is there a cost of moulting late? *Ann. Zool. Fenn.* 38: 139–148.
- Pyle, P. 1997a. Identification guide to North American birds, Part I. Slate Creek Press, Bolinas, California, USA.
- Pyle, P. 1997b. Molt limits in North American passerines. *N. Am. Bird Band.* 22: 49–89.
- Pyle, P. 2008. Identification guide to North American birds, Part II. Slate Creek Press, Point Reyes Station, California, USA.
- Radley, P., A. Crary, J. Bradley, C. Carter, & P. Pyle. 2011. Molt patterns, biometrics, and age and gender classification of landbirds on Saipan, Northern Mariana Islands. *Wilson J. Ornithol.* 123: 588–594.
- Ralph, C., & S. Fancy. 1994. Timing of breeding and molting in six species of Hawaiian honeycreepers. *Condor* 96: 151–161.
- Ryder, T., & J. Wolfe. 2009. The current state of knowledge on molt and plumage sequences in selected Neotropical bird families: a review. *Ornitol. Neotrop.* 20: 1–18.
- Wikelski, M., M. Hau, & J. Wingfield. 2000. Seasonality of reproduction in a Neotropical rain forest bird. *Ecology* 81: 2458–2472.
- Wolf, L. 1969. Breeding and molting periods in a Costa Rican population of the Andean Sparrow. *Condor* 71: 212–219.
- Wolfe, J. D., P. Pyle, & C. J. Ralph. 2009. Breeding seasons, molt patterns, and gender and age criteria for selected northeastern Costa Rican resident landbirds. *Wilson J. Ornithol.* 121: 556–567.
- Wolfe, J., T. B. Ryder, & P. Pyle. 2010. Using molt cycles to categorize the age of tropical birds: an integrative new system. *J. Field Ornithol.* 81: 186–194.

