

UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA

LA MOLINA

FACULTAD DE CIENCIAS



**“PATRONES DE MUDA Y DETERMINACIÓN DE LA EDAD DEL
MOSQUERITO SILBADOR (*Camptostoma obsoletum*) (Temmick,
1824)”**

Presentada por:

MARIAMERCEDES ANTEZANA APONTE

Tesis para Optar el Título Profesional de:

BIÓLOGO

Lima – Perú

2019

UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA

LA MOLINA

FACULTAD DE CIENCIAS

**“PATRONES DE MUDA Y DETERMINACIÓN DE LA EDAD DEL
MOSQUERITO SILBADOR (*Camptostoma obsoletum*) (Temnick,
1824)”**

Presentada por:

MARIAMERCEDES ANTEZANA APONTE

Tesis para Optar el Título Profesional de:

BIÓLOGO

Sustentada y aprobada por el siguiente jurado:

Mg. Sc. Diana Zulema Quinteros Carlos
PRESIDENTE

Mg. Sc. Edgar Sánchez Infantas
MIEMBRO

Blga. Liz Castañeda Córdova
MIEMBRO

Dra. Marta Williams León de Castro
ASESORA

Mg. Sc. Ian James Ausprey
Co - ASESOR

*Con amor,
a mis padres, Alber y Aracely*

AGRADECIMIENTOS

A mi familia, en especial a mis padres **Alber** y **Araceli**, a mis hermanos **Enrique** y **Fernando**, y a mis abuelos **Mercedes** y **Luis** por su cariño y dedicación.

A mis asesores **Marta Williams** e **Ian Ausprey**, por su notable respaldo personal y académico.

A los coordinadores de la Estación de Anillamiento UNALM, especialmente a **Julio Salvador** por su motivación y colaboración en el presente documento.

A la **Ing. Luisa Morales** por su constante apoyo con el anillamiento científico en el Vivero Forestal UNALM.

Al Departamento de Ornitología del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos y a la colección científica John O'Neill del Centro de Ornitología y Biodiversidad (CORBIDI) por brindarme las facilidades para la revisión de las muestras.

Especial reconocimiento merece **Mauricio Ugarte**, **Eveling Tavera** y **Enver Ortíz** por sus invaluable aportes al manuscrito.

A **Thomas Valqui**, presidente del Centro de Ornitología y Biodiversidad (CORBIDI) por su confianza y apoyo brindado.

A **Katherine Olivas**, **Yasmin Castillo** y **Renato Huayanca** por su cariño y constante apoyo.

A **Orlando Zegarra Mori** por sus palabras de aliento y paciencia a lo largo de mi carrera profesional.

A todos los voluntarios que participan constantemente en la Estación de Anillamiento UNALM.

A todos ellos, mis sinceros agradecimientos.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	
ABSTRACT	
I. INTRODUCCIÓN	1
II. REVISIÓN DE LITERATURA	4
2.1 MARCO TEORICO.....	4
2.1.1 La importancia de la muda.....	4
2.1.2 Los sistemas para describir la muda.....	5
2.1.3 La terminología sobre la muda y los plumajes en el Sistema H-P.....	7
2.1.4 Características del plumaje juvenil y el plumaje adulto.....	8
2.1.5 Las extensiones de muda.....	8
2.1.6 La secuencia de la muda pre-básica.....	11
2.1.7 Las estrategias de muda.....	12
2.1.8 El sistema de clasificación de edades.....	15
2.1.9 El proceso de osificación en aves paserinas.....	16
2.2 ANTECEDENTES.....	18
2.2.1 La muda en la familia Tyrannidae.....	18
2.2.2 La muda en el género <i>Camptostoma</i>	21
2.3 DESCRIPCIÓN DEL MOSQUERITO SILBADOR.....	21
2.3.1. Las subespecies de <i>Camptostoma obsoletum</i>	23
III. MATERIALES Y MÉTODOS	25
3.1 ÁREA DE ESTUDIO.....	25
3.2 CAPTURA Y MARCAJE DE INDIVIDUOS DE <i>C. obsoletum</i>	27
3.3 DETERMINACIÓN DE LA EDAD.....	30
3.4 DETERMINACIÓN DE LA ESTRATEGIA DE MUDA.....	30
3.5 DETERMINACIÓN DEL GRADO DE OSIFICACIÓN.....	30
3.6 TOMA DE MEDIDAS MORFOLÓGICAS Y PESO.....	32
3.7 REVISIÓN DE ESPECÍMENES DE COLECCIÓN.....	35
3.8 ANÁLISIS DE LOS DATOS.....	36
IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	39

4.1	RESULTADOS.....	39
4.1.1	Patrones de muda y la secuencia de plumajes en sus diferentes categorías de edad.....	39
4.1.2	La estrategia de muda de <i>C. obsoletum</i>	56
4.1.3	Osificación del cráneo en <i>C. obsoletum</i> con respecto a la edad.....	58
4.1.4	Medidas morfométricas de los individuos capturados de <i>C. obsoletum</i>	61
4.2	DISCUSIÓN.....	64
V.	CONCLUSIONES.....	71
VI.	RECOMENDACIONES.....	72
VII.	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	73
VIII.	ANEXOS.....	92

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Diferencias entre el plumaje juvenil y de adulto.....	8
Tabla 2: Códigos del sistema de clasificación de edades basados en ciclos de mudas propuesto por Wolfe et al. (2010) y modificado por Johnson et al. (2011).....	16
Tabla 3: Las subespecies de <i>Camptostoma obsoletum</i> en el Perú.....	23
Tabla 4: Niveles de osificación del cráneo.....	34
Tabla 5: Especímenes de <i>Camptostoma obsoletum</i> evaluados.....	36
Tabla 6: Tabla de contingencia del grado de osificación del cráneo en relación a la edad de los individuos capturados de <i>C. obsoletum</i>	59
Tabla 7: Estadística descriptiva de las medidas morfométricas de los individuos capturados de <i>C. obsoletum</i>	62
Tabla 8: Valores de probabilidad asociadas a las pruebas de Shapiro-Wilk y Levene.....	63
Tabla 9: Valores de F y su probabilidad asociada para la prueba ANOVA realizada para evaluar las diferencias morfométricas entre las tres categorías de edad.....	63
Tabla 10: Valores de U y su probabilidad asociada para la prueba Kruskal-Wallis realizada para evaluar las diferencias morfométricas entre las tres categorías de edad.....	63

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Topografía de un ave, resaltando las plumas de vuelo.....	9
Figura 2: Topografía de un ave, resaltando las plumas del cuerpo.....	10
Figura 3: Esquema de la progresión normal de la muda pre-básica en las plumas de vuelo.....	12
Figura 4: Diagrama de la representación de las estrategias de muda.....	13
Figura 5: Patrones más comunes de osificación del cráneo.....	16
Figura 6: Distribución geográfica de <i>Camptostoma obsoletum</i>	21
Figura 7: <i>C. obsoletum</i> , fotografía tomada por Blake Matheson en el departamento de Lima.....	24
Figura 8a: Ubicación del Vivero Forestal UNALM. Distrito de la Molina, Lima.	25
Figura 8b: Ubicación de las redes de neblina en el Vivero Forestal UNALM.....	26
Figura 9: Pequeñas plantaciones de tara (<i>Caesalpinia spinosa</i>) en el Vivero Forestal (UNALM).....	27
Figura 10: Puesta de redes de neblina para la captura de los individuos en el área de estudio.....	28
Figura 11: Identificación de los individuos de <i>C. obsoletum</i>	29
Figura 12: Proceso de anillado de los individuos capturados de <i>C. obsoletum</i>	29
Figura 13: Método de sujeción para determinar el grado de osificación.....	31
Figura 14: Método de sujeción del ave para la medición de la longitud alar.....	32
Figura 15: Medición de la longitud de la cola.....	33
Figura 16: Medición de la longitud del tarso.....	33

Figura 17: Medición de la longitud del pico-narina.....	34
Figura 18: Toma del peso de los individuos.....	35
Figura 19: Vista lateral izquierda de un individuo juvenil (FCJ).....	39
Figura 20: Vista dorsal de un individuo juvenil (FCJ).....	40
Figura 21: Ala derecha extendida de un individuo juvenil (FCJ).....	41
Figura 22: Vista lateral de un individuo juvenil (FCJ) con plumaje muy desgastado.....	42
Figura 23: Ala izquierda extendida evidenciando la muda pre-formativa (FPF) parcial entre las cobertoras mayores.....	43
Figura 24: Ala derecha extendida evidenciando el reemplazo activo de las plumas primarias más distales de un individuo en la muda pre-formativa de extensión incompleta (FPF).....	44
Figura 25: Vista lateral de un individuo con plumaje formativo (FCF) resaltando las cobertoras mayores más distales al cuerpo reemplazadas.....	45
Figura 26: Ala derecha extendida evidenciando la presencia de límite de muda entre las cobertoras mayores de un individuo en plumaje formativo de extensión parcial (FCF).....	46
Figura 27: Ala derecha extendida resaltando el reemplazo de las cobertoras mayores en su totalidad de un individuo en plumaje formativo de extensión parcial (FCF).....	46
Figura 28: Ala derecha mostrando la presencia de límite de muda en las plumas terciarias individuo en plumaje formativo de extensión parcial (FCF).....	47
Figura 29: Ala derecha extendida evidenciando la presencia de límites de muda entre las primarias y las secundarias de un individuo en plumaje formativo de extensión incompleta (FCF).....	48

Figura 30: Ala derecha extendida de un individuo en su segunda muda pre-básica (SPB).....	49
Figura 31: Ala derecha mostrando las diferencias entre las cobertoras primarias reemplazadas y retenidas.....	50
Figura 32: Diferencias de las retrices juveniles (mayor desgaste) y las que fueron reemplazadas.....	51
Figura 33: Ala derecha extendida de un individuo culminando la muda pre-básica definitiva (DPB).....	52
Figura 34: Vista lateral de un individuo con plumaje básico definitivo (DCB).....	53
Figura 35: Vista dorsal evidenciando la coloración de las cobertoras supracaudales y retrices de un individuo en plumaje básico definitivo (DCB).....	54
Figura 36: Ala derecha extendida de un individuo en plumaje básico definitivo (DCB).....	54
Figura 37: Diferencias en forma, coloración, desgaste de las retrices de un individuo juvenil y un individuo adulto.....	55
Figura 38: Frecuencia de los individuos capturados según la categoría de edad.....	56
Figura 39: Frecuencia de los especímenes evaluados según la categoría de edad.....	57
Figura 40: Frecuencia de las categorías de edad de los individuos capturados según los meses del año.....	58
Figura 41: Proporción de individuos capturados según las categorías de edad y el nivel de osificación.....	60

Figura 42: Proporción de especímenes examinados según las categorías de edad y el nivel de osificación.....	60
---	----

INDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Formato de campo para procesamiento de individuos capturados.....	92
Anexo 2. Frecuencia relativa de las categorías de edad de los individuos capturados desde el año 2014 hasta el año 2017.....	95

RESUMEN

Las estrategias de muda se han convertido en la herramienta más utilizada para determinar la edad de las aves, sin embargo el conocimiento de este aspecto en el Perú es aun limitado. El presente estudio tuvo como objetivos (a) describir los patrones de muda del Mosquerito Silbador (*Camptostoma obsoletum*), e (b) identificar los principales criterios para la determinación de la edad en esta especie. Se evaluó aves capturadas en una zona urbana del departamento de Lima y especímenes de colección. Se determinó que *Camptostoma obsoletum* presenta la estrategia básica compleja, con una muda pre-formativa parcial e incompleta en el primer ciclo de muda y una muda pre-básica definitiva completa en los siguientes ciclos. Por otro lado, el grado de osificación no presentó una asociación estadística significativa con la edad. En este sentido, el 33 por ciento de los individuos en muda pre-formativa culminaron el proceso de osificación, evidenciando que algunos individuos pueden culminar la neumatización a temprana edad. No obstante, el 31 por ciento de los individuos en plumaje básico definitivo mostraron cráneos sin osificación completa. Por otra parte, no se detectaron diferencias significativas de las medidas morfológicas y la coloración del pico en relación a las categorías de edad. Con respecto a la coloración del iris se encontraron diferencias visuales notorias entre los individuos en plumaje juvenil y formativo en comparación a los individuos en plumaje básico definitivo. Por último, todos los individuos capturados retuvieron la comisura bucal, sin embargo ésta fue haciéndose menos marcada cuando la edad fue aumentando. Los resultados recopilados en este estudio constituyen una herramienta útil para la identificación de la edad rápida y de confianza para esta especie, requisito indispensable en estudios demográficos, programas de monitoreo y por ende para su conservación y manejo

Palabras clave: *Camptostoma obsoletum*, estrategia de muda, edad, Tyrannidae, patrones de muda, secuencia de plumajes

ABSTRACT

Molt strategies have become the most used tool to determine the age of birds, however the knowledge of this aspect in Peru is still extremely scarce. The objectives of this study were: 1. to describe the molt patterns of the Southern Beardless Tyrannulet (*Camptostoma obsoletum*), and 2. to identify the main criteria to age this species. Through the examination of captured individuals and museum specimens, I found that *C. obsoletum* presents a complex basic strategy. The pre-formative molt is partial and incomplete, and the pre-basic definitive molt is complete. The degree of ossification did not show a significant statistical association with age. Therefore, 33 percent of the individuals in pre-formative moult finished the ossification process, showing that some individuals can complete skull pneumatization at an early age stage. In other hand, 31 percent of the individuals in definitive basic plumage showed skulls without a complete ossification. This pattern of delayed cranial development reflects slower rates of general physiological maturation. However, in these individuals no significant differences were detected in morphological measurements and weight. The iris coloration varied between individuals with juvenile and formative plumage and basic definitive plumage. No differences were found in bill colour relation to the age class. Finally, all the captured individuals retained a partial gape, but this was becoming less marked when they were getting older. The results collected in this study are a useful tool for an accurate and fast ageing for this species, which are essential requirements for demographic studies, monitoring programs, conservation policy and management. Even more, this is the first study that covers the specific moulting sequence for this species at a local scale throughout its distribution in the Neotropics.

Key words: *Camptostoma obsoletum*, molting strategy, age, Tyrannidae, molting patterns, plumage sequence.

I. INTRODUCCIÓN

La identificación de las causas que originan las variaciones poblacionales de las aves requiere de datos sobre su composición y dinámica interna, en otras palabras, su demografía (Temple y Wiens, 1989). Los datos demográficos no sólo son importantes para responder interrogantes sobre la biología y la ecología de las especies de aves, sino son la base para la toma de decisiones sobre el manejo y la conservación (Wolfe et al., 2010; Moreno, 2013). Muchos procesos ecológicos en poblaciones naturales están influenciados por la edad de los individuos (Temple y Wiens, 1989), por lo que una medida para estudiar la demografía poblacional es a través de la distribución y el efecto de las diferentes edades.

La importancia de determinar la edad de los individuos es reflejado en los diversos programas de monitoreo que analizan la estructura poblacional (Greenberg y Gradwohl, 1997; Sandercock et al., 2000; Bayne y Hobson, 2002; Cohen y Lindell, 2004; Jones et al., 2004; Moreno, 2013; Pyle et al., 2015). Además, existen otro tipo de investigaciones que también requieren como factor principal la determinación de la edad de los individuos, como son los estudios sobre el éxito reproductivo (Reese y Kadlec, 1985; Weimerskirch, 1992; Forslund y Pärt, 1995; Martin, 1995; Moller y De Lope, 2002; Mitrus, 2004; Balbontín et al., 2012), la selección del hábitat (Brown et al., 2002), la eficiencia de forrajeo (Groves, 1978; Greig et al., 1983; Burger, 1987; Desrochers, 1992; Forslund y Pärt, 1995; Bertellotti y Yorio, 2000; Moore et al., 2003), la migración diferencial (Ralph, 1971; Ketterson y Nolan, 1983; Kjellén, 1992) y la supervivencia (Weimerskirch, 1992; Forslund y Pärt, 1995; Martin, 1995).

Para alcanzar un entendimiento más detallado de los factores o eventos que regulan la población es necesario establecer criterios que permitan estimar la edad de los individuos (Ralph et al., 1996; Botero-Delgadillo et al., 2012; Hernández, 2012; Thomson et al., 2015).

El estudio detallado de las estrategias de muda ha demostrado ser de gran utilidad para identificar criterios útiles para la determinación de la edad de las aves en Norteamérica y Europa (Jenni y Winkler, 1994; Pyle, 1997a; Pyle, 1997b). Estos criterios han sido adoptados en estudios demográficos a gran escala para las poblaciones de aves residentes (DeSante et al., 2001; DeSante et al., 2008; Ponce, 2009; Saracco et al., 2008).

Por otro lado, para el Neotrópico la documentación del ciclo de muda representa la herramienta más utilizada para la asignación de la edad (Pyle et al., 2004; Wolfe et al., 2010, Gómez et al., 2012; Moreno, 2013). Sin embargo, los estudios en la gran mayoría de las aves neotropicales son escasos (Davis, 1971; King, 1972; Zerda et al., 1986; Wolfe, 1969; Pyle et al., 2004; DuVal, 2005; Mallet-Rodrigues, 2005; Doucet et al., 2007; Ryder y Wolfe, 2009; Botero-Delgadillo, 2010; Gómez et al., 2012; Wolfe y Pyle, 2012; Moreno, 2013; Díaz, 2015; Mandujano, 2016).

A pesar que el Perú ocupa el tercer lugar con mayor diversidad de aves a nivel mundial (SAAC, 2018), comparte el mismo panorama anterior con los otros países neotropicales. Los estudios con respecto a la descripción de los patrones de muda son limitados en nuestro país. Incluso, aun cuando las investigaciones referidas a la avifauna han experimentado un incremento significativo en publicaciones (Freile et al., 2011).

Esta situación se ve agravada para trabajos de monitoreo en áreas urbanas (Plenge, 2014), a pesar que, la urbanización de paisajes naturales ocurre a un ritmo acelerado a nivel mundial, cambiando los procesos ecológicos de los hábitats originales (Marzluff, 2001). Este es el caso de la ciudad de Lima, la cual ha sufrido un proceso acelerado e incontrolado de urbanización (Villacorta et al., 2006), convirtiéndola en una de las ciudades más pobladas del mundo (United Nations, 2010). En este sentido, la creciente urbe ocasiona un impacto sobre la avifauna (Nolazco, 2012), cambiando la composición de aves y reduciendo la diversidad aviar (Hohtola, 1978; Lancaster y Rees, 1979; Bezzel, 1985; Blair, 1996; Melles et al., 2003; Chace y Walsh, 2006; Glynn, 2008).

Dentro de la gran variedad de avifauna que alberga el Perú, la familia más diversa es Tyrannidae. Con alrededor de 244 especies actualmente reconocidas en 82 géneros, esta familia constituye en su gran mayoría la diversa avifauna de nuestro país (SAAC, 2018). Los atrapamoscas, como son comúnmente llamados (Gispert, 1999), son aves de tamaño pequeño a mediano (Rowinski, 2011), presentan coloraciones monótonas como colores olivo, marrón o amarillo opaco, aunque pueden exhibir formas brillantes u ornamentales (Ryser, 1985). Adicionalmente muestran una gran variedad de características, puesto que pueden ser migratorios o residentes (Hilty, 2003), solitarios o gregarios (Johnson y Wolfe, 2017), frugívoros o insectívoros (Hilty, 2003). Dependiendo de la especie, pueden o no presentar diferencia sexual por coloración o forma (Johnson y Wolfe, 2017).

La familia Tyrannidae presenta estrategias de muda variables, complejas y aun poco conocidas entre las especies tropicales (Burton, 2002). Dado el tamaño y la diversidad que comprende esta familia, son cada vez más necesarias las descripciones de su historia natural en las especies de Centro América y Sudamérica (Westcott y Smith, 1994). El Mosquero Silbador (*Camptostoma obsoletum*) pertenece a esta familia. Esta especie presenta una amplia distribución en el Perú, sin embargo es poco lo que se conoce sobre su historia natural.

Esta investigación tuvo como objetivos principales (1) describir los patrones de muda e (2) identificar los principales criterios para la determinación de la edad del Mosquero Silbador (*Camptostoma obsoletum*). Para lo cual, los objetivos específicos fueron: (a) identificar la secuencia de plumajes de *C. obsoletum* en sus diferentes categorías de edad, (b) determinar la estrategia de muda de *C. obsoletum* y (c) evaluar el grado de osificación, coloración del iris y pico, y medidas morfológicas como criterios para determinar la edad en *C. obsoletum*.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 MARCO TEÓRICO

2.1.1 LA IMPORTANCIA DE LA MUDA

Las aves comprenden diferentes eventos de historia de vida esenciales para cumplir su ciclo biológico: la muda, la reproducción y la migración (Snow, 1976; Thompson y Leu, 1994; Echeverry-Gálvis y Córdoba-Córdoba, 2008; Wolfe et al., 2009a; Moreno, 2013).

La muda en las aves es el proceso natural de pérdida y reemplazo de las plumas (Sibley, 2010), por el cual se obtiene un nuevo plumaje (Howell et al., 2003). Este evento es de gran importancia debido a que las plumas, además de ser fundamentales para el vuelo (Wolfe y Pyle, 2012), determinan procesos vitales como el aislamiento térmico, impermeabilidad, termorregulación y cortejo (Senar, 2004; Echeverry-Gálvis y Córdoba-Córdoba, 2008; Sibley, 2010). Por lo que, el mantenimiento de las plumas en condiciones óptimas es clave en el ciclo biológico de las aves (Jenni y Winkler, 1994; Senar, 2004). Incluso, se ha reportado que algunos individuos, bajo condiciones adversas, priorizan la muda sobre la reproducción y la migración (Howell, 2010). Pese a ello, sigue siendo la fase menos estudiada del ciclo de vida de las aves (Bridge, 2011; Wolfe y Pyle, 2012).

El proceso de la muda conlleva un gran costo energético (Swaddle y Witter, 1997). Esto varía según el tamaño del ave (Batista y Marini, 2012), el tiempo que invierta en el reemplazo de las plumas y el tipo de pluma que mude (Howell, 2010).

En muchas especies la muda no se superpone con la actividad reproductiva debido a los costos fisiológicos que ambos procesos implican (Miller, 1962; Snow y Snow, 1964; Mallet-Rodrigues, 2005). No obstante, se ha registrado que la muda y la reproducción son realizadas al mismo tiempo en algunas especies (Foster, 1975; Radley et al., 2011; Batista y Marini, 2012; De Araujo et al., 2017), usualmente debido a las estrategias de supervivencia específicas de cada especie.

La muda está incluida dentro de todo estudio acerca del plumaje y el conocimiento de los patrones de muda que se presentan permite categorizar la variación del plumaje por edades (Sibley, 2010). Por lo cual, las características del proceso de la muda han sido ampliamente utilizadas para describir y comprender el ciclo de vida y la historia natural de una gran variedad de especies de aves, especialmente en Europa y Estados Unidos (Pyle y Howell, 1995; Pyle 1997a), y últimamente en el Neotrópico (Pyle et al., 2004; Mallet-Rodrigues, 2005; Ryder y Wolfe, 2009; Botero-Delgadillo, 2010; Gómez et al., 2012; Wolfe y Pyle, 2012; Moreno, 2013).

2.1.2 LOS SISTEMAS PARA DESCRIBIR LA MUDA

Existen dos sistemas para describir los plumajes y el patrón de muda de las aves: (1) Sistema Anual de Vida y (2) Sistema Humphrey-Parkes (H-P) con las modificaciones de G. Howell. El primer sistema es el más utilizado entre los observadores de aves, no obstante solo describe la apariencia del ave sin involucrar necesariamente la ocurrencia de la muda, la edad (Moreno, 2013) o la madurez sexual del individuo (Sibley, 2010). Mientras que, el Sistema H-P conduce a un mejor entendimiento de la variación de la edad y el plumaje (Sibley, 2010).

El Sistema Anual de Vida está basado en la elección de una fecha crítica ubicada después de la temporada reproductiva, generalmente es el 1 de enero (Pyle, 1997b; Moreno, 2013). Los individuos en su primer año calendario son clasificados como *Hatch Year*. Mientras que, los individuos en su segundo año son denominados *Second Year*. De igual modo, las aves en

las que no se puede determinar la edad exacta pero que claramente son adultas son clasificadas como aves después de su primer año de nacimiento *After Hatch Year*, o incluso con una mayor exactitud después de su segundo año *After Second Year* (Moreno, 2013). Este sistema es eficiente en altas latitudes, sin embargo no ocurre lo mismo en las zonas tropicales, debido a que en estas regiones las temporadas reproductivas pueden solaparse con dicho día crítico (Wolfe et al., 2010).

Humphrey y Parkes (1959) propusieron un sistema para estudiar la muda y el plumaje independientemente de otros eventos del ciclo de vida, como la migración y la reproducción, esto con el fin de evitar ambigüedades a causa de la mezcla de términos. Este sistema que aspira ser de uso universal, no tiene relación con los periodos de cría y/o migración puesto que, no todas las aves se reproducen ni migran cada año de la misma manera (Sibley, 2010; Wolfe et al., 2014). Por lo que, se toma en énfasis la historia evolutiva de la diversificación de la muda, sin ser enmascarada por otros eventos (Humphrey y Parkes, 1959).

Cabe resaltar, que existe un gran interés por estudiar el proceso de la muda en un contexto biológico amplio, sin embargo es poco lo que se conoce acerca de la biología de las especies (Bennun, 2002). Por lo que, estudiar el reemplazo de las plumas dependiente de ello dificultaría la comprensión de éste fenómeno (Humphrey y Parkes, 1963).

La esencia del sistema H-P radica en ser un sistema práctico, sencillo y sumamente versátil para identificar las mudas y los plumajes homólogos entre especies relacionadas (Thompson y Leu, 1994). De este modo, permite estudiar la evolución de las secuencias de plumajes y el proceso de la muda (Thompson y Leu, 1994). Además, de ser fundamental para una verdadera comprensión de la muda en las aves (Sibley, 2010). Por lo tanto, el sistema H-P con las modificaciones de Howell et al. (2003), es hoy en día, la nomenclatura más utilizada en América para referirse a los ciclos y estrategias de muda (Thompson y Leu, 1994; Pyle, 1997a; Moreno, 2013).

2.1.3 LA TERMINOLOGÍA SOBRE LA MUDA Y LOS PLUMAJES EN EL SISTEMA H-P

Frente a la gran heterogeneidad de factores intrínsecos y extrínsecos que pueden afectar el proceso de la muda en los diferentes grupos de aves, Humphrey y Parkes (1959) decidieron enfocar dicho proceso bajo el concepto de *homología*. De esta manera, se postula que el plumaje obtenido por individuos adultos proveniente de una muda completa (o casi completa) que se repite en un ciclo, puede ser considerado homólogo entre las especies. Por otra parte, otros plumajes adicionales son respuestas a varios tipos de selección (Howell et al., 2003). Cabe destacar que la definición de *homología* no se refiere a la similitud de estructura o función, sino a la continuidad histórica a través de herencia con modificación (Wagner, 2007).

El sistema H-P utiliza el término *plumaje básico* para el presumible plumaje homólogo (Humphrey y Parkes, 1959; Rohwer et al., 1992), por lo que todas las aves tienen dicho plumaje (Howell, 2010). El cual es obtenido mediante la muda pre-básica. Por otro lado, la variación más común en este patrón básico es la adición de un segundo plumaje, *el plumaje alternativo*, cuyo nombre se debe a que se alterna con el plumaje básico (Rohwer et al., 1992). Este plumaje se obtiene mediante la muda pre-alterna.

Los plumajes sucesivos son denominados segundo plumaje básico, segundo plumaje alternativo, tercer plumaje básico y así, sucesivamente hasta alcanzar el *plumaje definitivo*, el cual se caracteriza por no sufrir cambios en apariencia en los subsecuentes ciclos de muda (Wolfe et al., 2010). Muchas especies adquieren este plumaje antes de ser sexualmente maduros, por lo que el término *definitivo* se refiere a la etapa madura en el plumaje sin implicar que el ave es adulta en algún otro sentido (Sibley, 2010).

Por otra parte, el *plumaje juvenil* también conocido como primer plumaje básico (Howell et al., 2003) se define como la primera cubierta de plumas verdaderas con el cual el ave sale del nido (Humphrey y Parkes, 1959). En comparación al *plumaje formativo*, el cual es obtenido por una muda pre-formativa, que se constituye como un plumaje adicional que solo se desarrolla durante el primer ciclo de muda del ave (Howell et al., 2003).

2.1.4 CARACTERÍSTICAS DEL PLUMAJE JUVENIL Y EL PLUMAJE ADULTO

El método más adecuado para determinar la edad de una gran variedad de especies de aves es mediante la evaluación de las características de sus plumas (Pyle, 1997a). Existen diferencias en cuanto a la forma, textura y coloración que permiten distinguir individuos con plumaje juvenil de individuos que presentan plumaje de adulto (Moreno, 2013), como se detalla a continuación:

TABLA 1: Diferencias entre el plumaje juvenil y de adulto

PLUMAJE JUVENIL	PLUMAJE ADULTO
Barrado y moteado	Plumaje homogéneo
Coloración opaca, sin brillo y de menor pigmentación	Coloración lustrosa, oscura y de mayor pigmentación.
Baja densidad de barbas de la pluma (menos calidad)	Alta densidad de barbas de la pluma (mayor calidad)
Barras de crecimiento alineadas	Barras de crecimiento no alineadas
Plumas de vuelo delgadas, angostas y puntiagudas	Plumas de vuelo anchas y truncadas
Mayor desgaste	Menor desgaste

FUENTE: Elaboración propia, adaptado de Pyle (1997a).

2.1.5 LAS EXTENSIONES DE MUDA

Para un mejor entendimiento de las extensiones de muda, se debe primero conocer las diferencias entre las plumas de vuelo y las plumas del cuerpo (Díaz, 2015). Las plumas de vuelo corresponden a las plumas primarias, secundarias, terciarias, rectrices y cobertoras primarias (Pyle, 1997a; Figura 1). En cambio, las plumas de cuerpo hacen referencia al resto

de plumas en el cuerpo del ave, como las plumas de la cabeza, pecho, abdomen, dorso, manto, escapulares, flancos, cobertoras caudales y cobertoras secundarias (Figura 2).

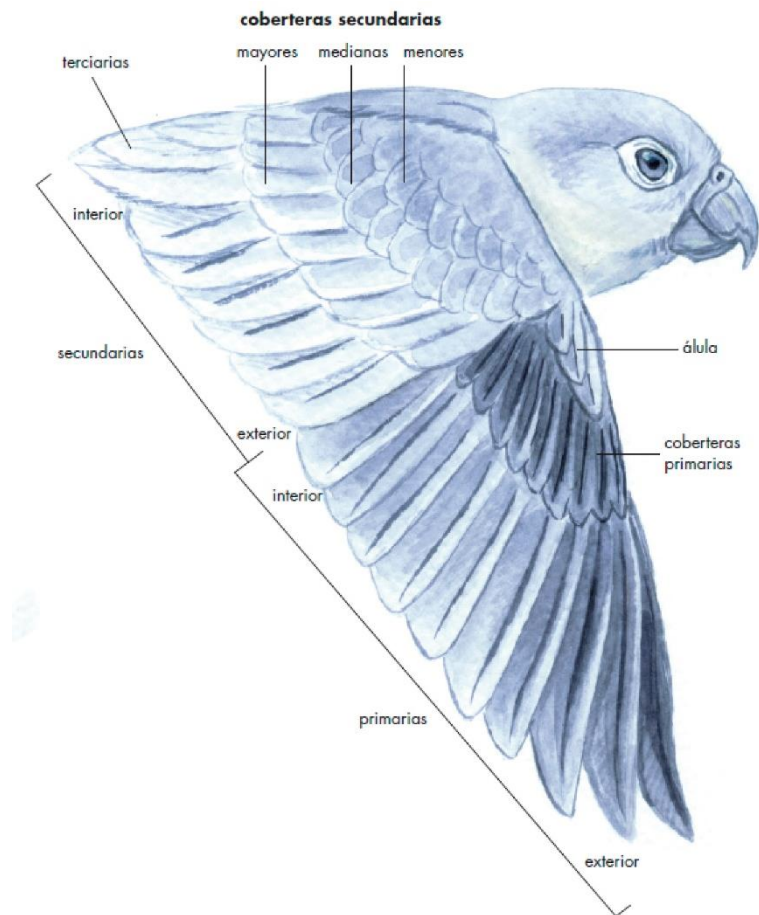


Figura 1. Topografía de un ave, resaltando las plumas de vuelo. En la imagen no se muestra las plumas de la cola, sin embargo éstas también pertenecen a este grupo (Schulenberg et al., 2010).

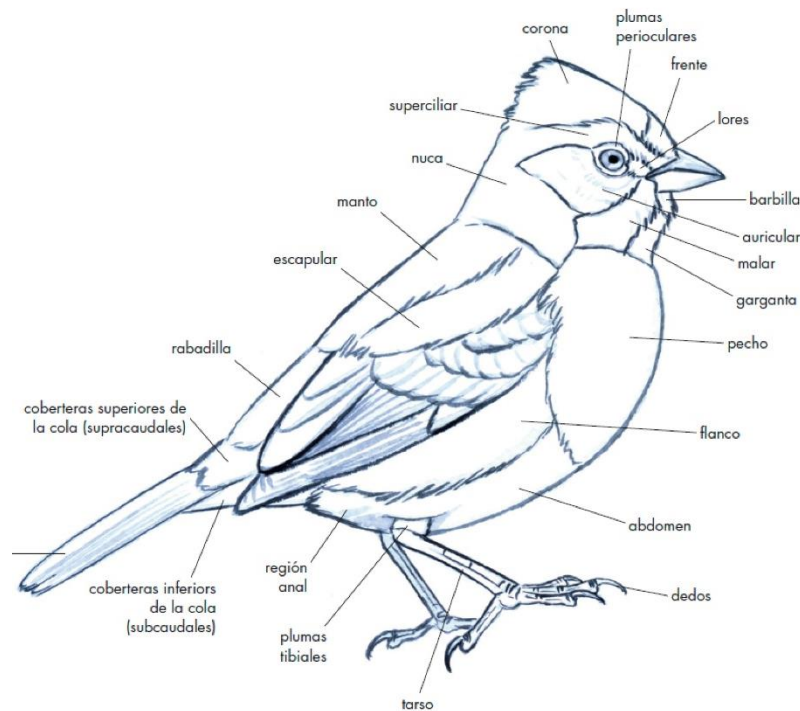


Figura 2. Topografía de un ave, resaltando las plumas del cuerpo. FUENTE: Schulenberg et al. (2010).

Pyle (1997a) define la extensión de muda como el grupo de plumas que ha sido reemplazado durante la muda. Existen cinco tipos de extensiones: ausente, limitada, parcial, incompleta y completa.

- Ausente: No son reemplazadas las plumas del cuerpo ni las del vuelo. En otras palabras, no ocurre el proceso de la muda.
- Limitada: Algunas, pero no todas, las plumas del cuerpo y ninguna de vuelo son reemplazadas. Esta extensión de muda es típica en la muda pre-alterna.
- Parcial: La mayoría o todas las plumas del cuerpo y ninguna del vuelo excepto, en algunos casos, terciarias y rectrices centrales son reemplazadas. Esta extensión de muda es típica de la muda pre-formativa (Ralph et al., 1996).

- Incompleta: Usualmente todas las plumas del cuerpo y algunas, pero no todas las plumas de vuelo son reemplazadas (Wolfe et al., 2009a). Esta extensión de muda es típica de la muda pre-formativa.
- Completa: Todas las plumas de cuerpo y vuelo son reemplazadas, en cuyo caso existe solo una generación de plumas (Pyle, 1997a; Sibley, 2010). Esta extensión es típica de la muda pre-básica y en algunas especies, de la muda pre-formativa (Wolfe et al., 2010).

2.1.6 LA SECUENCIA DE LA MUDA PRE-BÁSICA

La muda es generalmente simétrica y se desarrolla de una manera predecible (Sibley, 2010). Por lo general, la muda pre-básica suele ser completa en paserinos y muchos cuasi-paserinos. El reemplazo de las plumas de vuelo en esta muda procede en una secuencia típica (Ginn y Melville, 1983), comenzando con las terciarias y las primarias más internas (P1-P4). Luego, inicia el reemplazo de las secundarias, desde la más externa (S1) hasta las más próximas al cuerpo (Senar, 2004). Por lo tanto, la numeración de las primarias y secundarias sigue la secuencia de reemplazo de plumas (Sibley, 2010; Figura 3).

Por otra parte, el reemplazo de las rectrices ocurre durante la muda de las primarias y secundarias, usualmente comenzando con las rectrices centrales (R1) hacia las rectrices más externas en ambos lados. Cabe resaltar, que el reemplazo de las plumas de ala ocurre normalmente de forma simétrica, en otras palabras, las mismas plumas son reemplazadas en ambas alas al mismo tiempo, no obstante, las rectrices pueden ser reemplazadas simétricamente o asimétricamente (Pyle, 1997b).

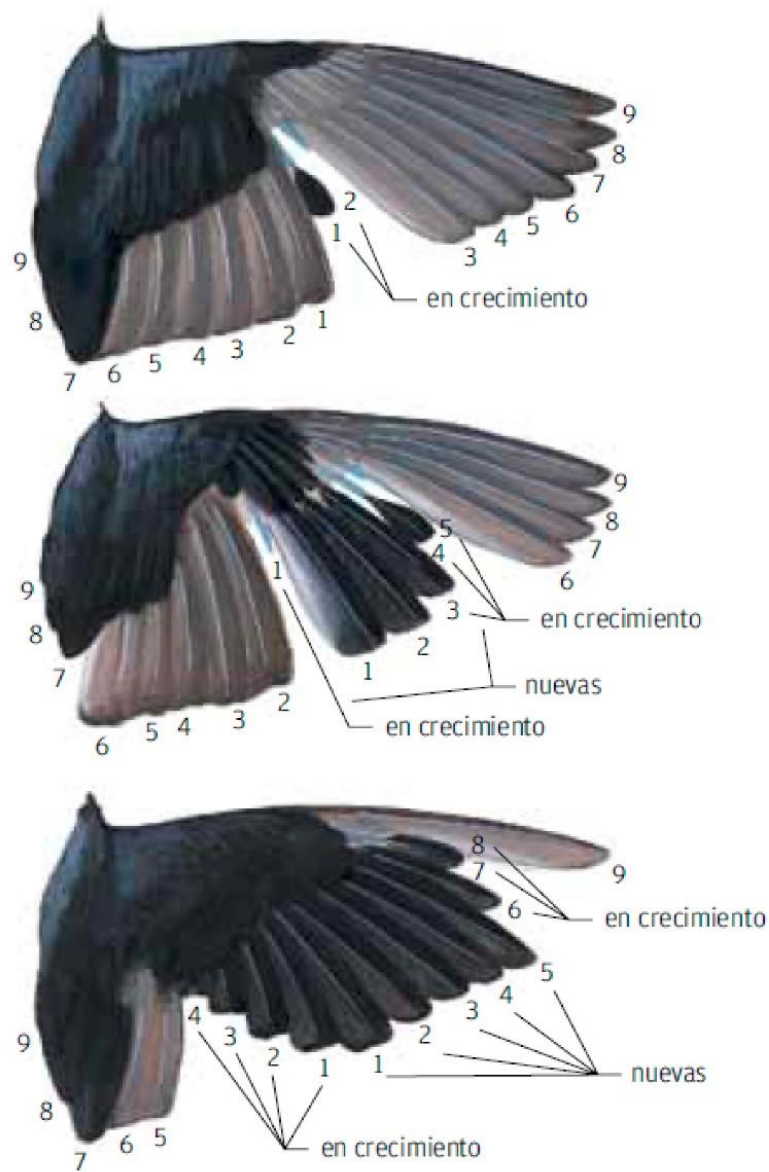


Figura. 3 Esquema de la progresión normal de la muda pre-básica en las plumas de vuelo. La secuencia sigue un patrón muy similar y se desarrolla en forma simultánea en el ala izquierda (Sibley, 2010).

2.1.7 LAS ESTRATEGIAS DE MUDA

La muda, al igual que la reproducción y la migración, es una actividad cíclica; es decir, se repite de manera predecible (Howell, 2010). Salvo algunas excepciones, el ciclo de muda comprende un ciclo anual (Howell, 2010). Los diferentes tipos de muda y plumajes que se

presentan a lo largo de este ciclo hacen referencia a la estrategia de muda del ave (Howell et al. 2003).

Howell et al. (2003) propusieron cuatro estrategias de creciente complejidad que incorporan todos los patrones conocidos de sucesión de plumajes: la Estrategia Básica Simple, la Estrategia Básica Compleja, la Estrategia Alternativa Simple y la Estrategia Alternativa Compleja (Figura 4).

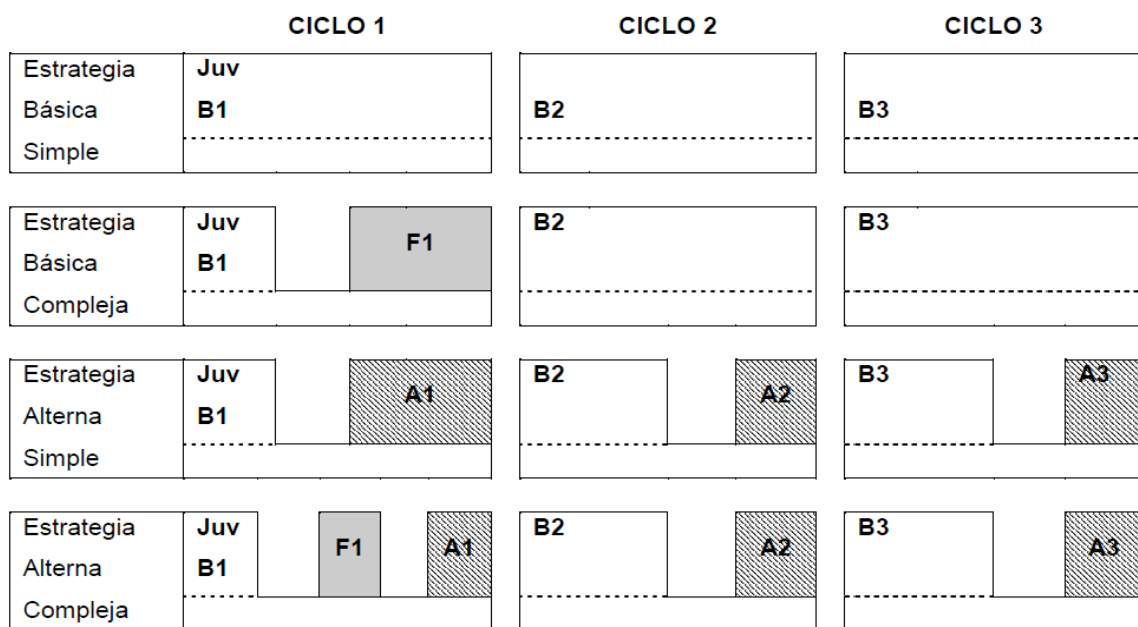


Figura 4. Diagrama de la representación de las estrategias de muda. Juv: Plumaje Juvenil (Primer Plumaje Básico). F1: Plumaje Formativo. A1: Primer Plumaje Alternativo. B2: Segundo Plumaje Básico. Notar que los plumajes son numerados en referencia al ciclo en el cual ocurren. FUENTE: Adaptado de Howell et al. (2003).

Las cuatro estrategias son útiles para relacionar el proceso de la muda con la historia natural de vida y las relaciones taxonómicas (Howell, 2010), como se explica a continuación:

- Estrategia Básica Simple (EBS): Es el patrón ancestral hipotético de la sucesión del plumaje. Esta estrategia comprende una sola muda pre-básica completa (o casi completa) por ciclo. Éste patrón es relativamente infrecuente, ya que suele presentarse en aves con pocos predadores, y con

largas temporadas de polluelos o nido como son las aves rapaces, albatros, petreles y lechuzas.

- Estrategia Básica Compleja (EBC): Se encuentra en un grupo diverso de aves que presentan adicionalmente una segunda muda únicamente en el primer ciclo, la muda pre-formativa. Lo cual le confiere mayores oportunidades de sobrevivir al reemplazar parte del plumaje juvenil desgastado.

- Estrategia Alternativa Simple (EAS): Se distingue por presentar dos plumajes que se insertan en todos los ciclos, la muda pre-básica y pre-alterna. Este plumaje alternativo es más frecuente en aves migratorias (Wolfe y Pyle, 2012), debido a que presumiblemente este plumaje adicional mitiga los efectos del aumento de la exposición solar en las plumas (Pyle y Kayhart 2010). Esta estrategia se ha registrado en patos y grandes gaviotas.

- Estrategia Alternativa Compleja (EAC): En esta estrategia, se presentan tres plumajes en el primer ciclo: el primer plumaje básico, el plumaje formativo y el primer plumaje alternativo; y dos plumajes en los siguientes ciclos, el plumaje básico y el plumaje alternativo. Esta estrategia se observa en aves playeras, gaviotas de menor tamaño y aparentemente en todas las aves paserinas que presentan plumaje alternativo cuando son adultos.

La importancia del aporte de Howell et al. (2003) radica en la capacidad de asignar cualquier especie dentro de una de las cuatro estrategias, representando una poderosa herramienta en estudios comparativos. Además, cabe resaltar, por el objetivo del presente estudio, que todos los paserinos siguen solo dos estrategias de las cuatro expuestas en líneas anteriores: la EBC y la EAC (Howell, 2010; Howell et al., 2003; Sibley, 2010).

2.1.8 EL SISTEMA DE CLASIFICACIÓN DE EDADES

Frente a la necesidad de establecer un sistema potencialmente universal para la clasificación de edades, Wolfe et al. (2010) aprovecharon la terminología de Humphrey-Parkes (1959) y Howell et al. (2003) para proponer un ingenioso sistema de edades basados en los ciclos de muda (Moreno-Palacios et al., 2013). El sistema WRP (por las siglas de los autores) con las modificaciones de Johnson et al. (2011), consta de un código compuesto de tres letras; la primera se relaciona con el ciclo del ave (primer, segundo, tercero, definitivo, etc.), la segunda informa si el ave presenta muda activa o no y la tercera denota el plumaje del individuo (juvenil, formativo, básico, alterno). La importancia de este sistema radica en que puede ser utilizado para todas las aves del mundo, incluyendo las especies de la zonas templadas (Johnson et al., 2011; Tabla 2).

TABLA 2: Códigos del sistema de clasificación de edades basados en ciclos de mudas propuesto por Wolfe et al. (2010) y modificado por Johnson et al. (2011).

SISTEMA DE CLASIFICACIÓN DE EDAD BASADO EN LOS CICLOS DE MUDA	
Código WRP	Significado en español
FPJ	Primer ciclo de muda, primera muda pre-básica
FCJ	Primer ciclo de muda, primer plumaje básico (plumaje juvenil)
FPF	Primer ciclo de muda, muda pre-formativa
FCF	Primer ciclo de muda, plumaje formativo
FAJ	Primer ciclo de muda o posterior, plumaje después del juvenil
FPA	Primer ciclo de muda, primera muda pre-alterna
FCA	Primer ciclo de muda, primer plumaje alterno
SPB	Segundo ciclo de muda, segunda muda pre-básica
SCB	Segundo ciclo de muda, segundo plumaje básico
SCA	Segundo ciclo, plumaje alterno
DPB	Ciclo de muda definitivo, muda pre-básica
DCB	Ciclo de muda definitivo, plumaje básico
DPA	Ciclo de muda definitivo, muda pre-alterna
DCA	Ciclo de muda definitivo, plumaje alterno
SAB	Después del segundo ciclo de muda, plumaje básico
UPB	Ciclo de muda desconocido, muda pre-básica
UCB	Ciclo de muda desconocido, plumaje básico
UPA	Ciclo de muda desconocido, muda pre-alterna
UCA	Ciclo de muda desconocido, plumaje alterno
UPU	Ciclo de muda desconocido, plumaje desconocido, muda activa
UCU	Ciclo de muda desconocido, plumaje desconocido, no hay muda activa

FUENTE: Elaboración propia

2.1.9 EL PROCESO DE OSIFICACIÓN DEL CRÁNEO EN AVES PASERINAS

En la mayoría de las aves passeriformes y cuasi-passeriformes, la osificación del cráneo se lleva a cabo a través de la formación de una segunda capa de hueso debajo de la capa natal (Johnson y Wolfe, 2017). Estas capas están conectadas únicamente mediante finas columnas óseas (Ralph et al., 1996), también llamadas trabéculas.

El proceso de osificación puede seguir dos pautas de desarrollo distintas (Figura 5). Por lo general, especies de pequeño tamaño tienden a seguir el proceso de osificación periférica, mientras que las especies de mayor tamaño suelen presentar el patrón de línea media (Ralph et al., 1996). No obstante, algunos individuos pueden mostrar cualquiera de los dos patrones indistintamente (Ralph et al., 1996).

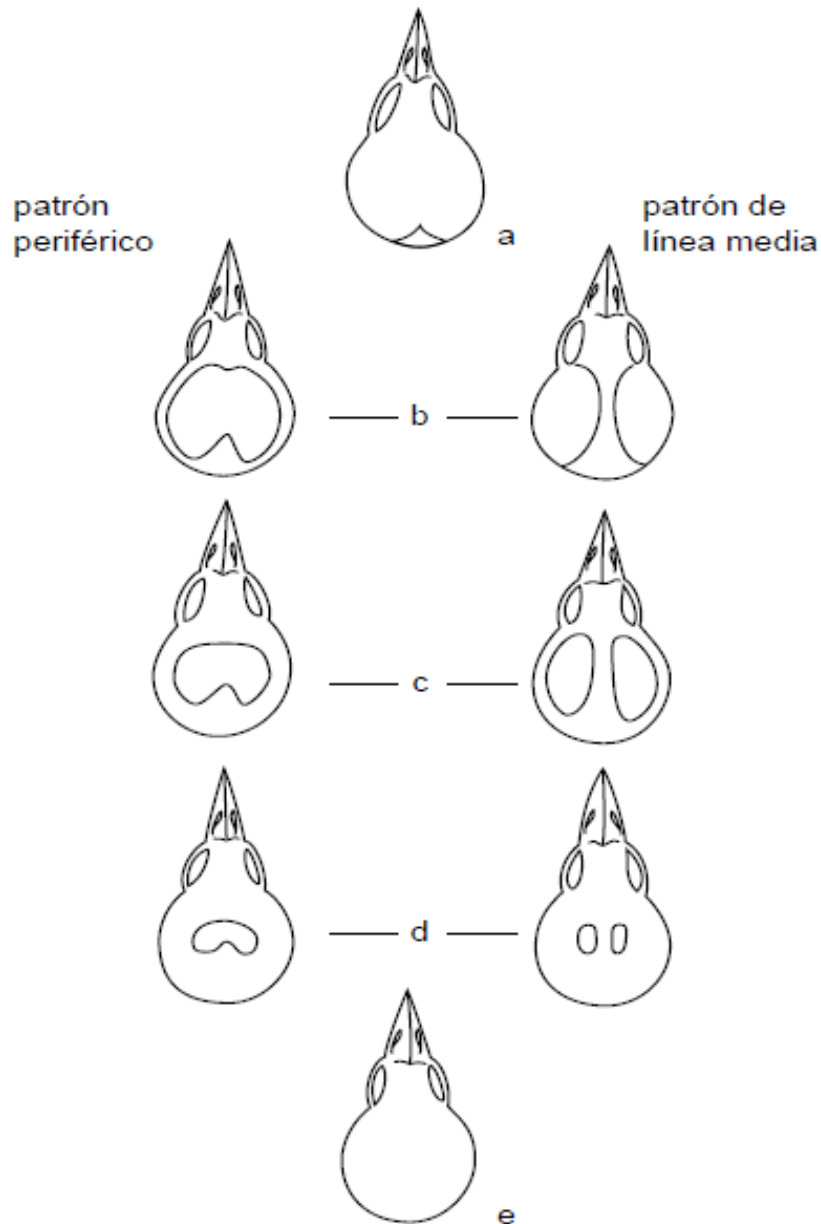


Figura 5. Patrones más comunes de osificación del cráneo, desde un ave muy joven (a), hasta una con el cráneo completamente osificado (e) (Pyle et al., 1997a).

La neumatización del cráneo se lleva a cabo a través del tiempo. Por lo general, aves adultas presentan el cráneo osificado y de esta manera se puede diferenciar de las aves más jóvenes. Esta característica extremadamente útil en la determinación de la edad de aves paseriformes (Ralph et al., 1996). No obstante, en algunas especies el cráneo nunca termina de osificar (Johnson y Wolfe, 2017). Por lo que se debe de tomar en cuenta otros caracteres para poder determinar la edad de manera certera.

2.2 ANTECEDENTES

2.2.1 LA MUDA EN LA FAMILIA TYRANNIDAE

Las estrategias de muda en la familia Tyrannidae son complejas, variables y poco conocidas (Burton, 2002). Para esta familia se han registrado sólo la estrategia básica compleja (EBC) y la estrategia alterna compleja (EAC) (Burton, 2002; Howell et al., 2003; Pyle et al., 2004; Wolfe et al., 2009a; Ryder y Wolfe, 2009; Gómez et al., 2012; Pyle et al., 2015). Esta gran variabilidad es debida al amplio rango de posibles extensiones para un mismo tipo de muda. En otras palabras, para las especies de América del Norte se han reportado extensiones de muda desde parciales hasta completas para la muda pre-formativa (Johnson, 1974; Pyle, 1997a), mientras que para la muda pre-alterna se han registrado extensiones de muda desde ausente hasta casi completas (Pyle, 1997a). A continuación, se detallan a manera de resumen, los principales estudios enfocados en la muda en la familia Tyrannidae.

Burton (2002) estudió 27 individuos de *Contopus virens* en la costa noreste de Costa Rica. Se registró la extensión incompleta para la muda pre-formativa y no se observó alguna muda pre-alterna. Por lo que se designó la EBC para esta especie.

Howell et al. (2003) realizaron una revisión de las homologías de la muda y el plumaje de distintas especies de aves de América del Norte y Australia. Reportando para las 35 especies de la familia Tyrannidae, la EBC y la EAC.

Pyle et al. (2004) recolectaron información sobre la muda y establecieron criterios preliminares para determinar la edad y el sexo de 15 especies residentes de Cuba. Reportando para dos especies de tiránidos: *Myiarchus sagrae* y *Contopus caribaeus*, la EBC. *M. sagrae* presentó la extensión parcial para la muda pre-formativa, a diferencia de *C. caribaeus* el cual presentó la extensión incompleta para dicha muda. Por otro lado, para ambas especies se registró la extensión completa en la muda pre-básica.

Wolfe et al. (2009a) reportaron detalles acerca de los patrones de muda de 27 especies residentes del noroeste de Costa Rica. Para la única especie de la familia Tyrannidae, *Mionectes oleagineus*, registraron la extensión parcial para la muda pre-formativa y la extensión completa para la muda pre-básica.

Wolfe et al. (2009b) estudiaron los patrones de muda y las características del plumaje para determinar la edad de 10 especies residentes de las zonas montañosas de las cordilleras del norte de Costa Rica. Se registró para la especie *Mionectes olivaceus* la EBC, con extensiones parcial para la muda pre-formativa y completa para la muda pre-básica.

Ryder y Wolfe (2009) compilaron nueva información mediante búsqueda bibliográfica, observaciones de campo y revisiones de especímenes, sobre secuencias de plumajes y extensión de mudas de 15 familias y 106 géneros del Nuevo Mundo. El trabajo de campo se realizó en Tortuguero en Costa Rica y en la Estación Biológica Tiputini en Ecuador. En el estudio, los autores reportaron la EBS y la EAC para la familia Tyrannidae.

Adicionalmente se documenta para la muda pre-formativa la extensión parcial en los géneros: *Contopus*, *Empidonax*, *Sayornis*, *Megarynchus*, *Myiozetetes*, *Myiodynastes*, *Mionectes*, *Myiarchus*, *Lophotriccus*, *Oncostoma*, *Rhynchocyclus*, *Legatus* y *Tyrannus* y la extensión completa en los géneros: *Todirostrum*, *Tolmomyias*, *Tyrannus*. El plumaje alterno ocurre en los géneros: *Pitangus*, *Empidonax*, *Pachyramphus*, *Platypsaris* y *Myiarchus* y es altamente variable, siendo de extensión parcial en algunas especies y casi completa en otras.

Entre el 2007 y el 2011, Gómez et al. (2012) colectaron información sobre las estrategias de muda y las características útiles para determinar la edad y el sexo de 80 especies de la Sierra Nevada de Santa Marta en Colombia. En el estudio se describe las estrategias empleadas por géneros y especies que carecían de información hasta la fecha. Además para corroborar las observaciones de campo, se realizó revisiones de especímenes de museo. Se documentó la EBC en todas las especies de la familia Tyrannidae bajo estudio, específicamente registraron para la muda pre-formativa la extensión parcial y la extensión completa para la muda pre-básica en las especies: *Zimmerius improbus*, *Z. chrysops*, *Myiopagis gaimardii*, *M. viridicata*, *Oncostoma olivaceum*, *Hemitriccus granadensis*, *Tolmomyias sulphureus*, *Myiophobus fasciatus* y *Megarhynchus pitangus*.

Por otro lado, se registró la extensión incompleta para la muda pre-formativa y la extensión completa en la muda pre-básica, para las especies: *Elaenia flavogaster*, *E. chiriquensis*, *Myiarchus tuberculifer*, *Myiozetetes similis*, *Myiodynastes luteiventris*, *Myiodynastes maculatus*, *Myiodynastes chrysocephalus*, *Tyrannus melancholicus* y *Saltator maximus*. Por último, en la especie *Elaenia frantzii* se registró las extensiones parcial e incompleta para la muda pre-formativa y la extensión completa para la muda pre-básica.

Pyle et al. (2015) documentaron los patrones de muda de 29 especies de aves en el Parque Nacional Fray Jorge en Chile, de las cuales cuatro especies pertenecieron a la familia Tyrannidae. *Xolmis pyrope*, *Anairetes parulus* y *Agriornis lividus* presentaron la EBC, la primera especie exhibió la extensión parcial para la muda pre-formativa, a diferencia de las dos últimas que presentaron las extensiones parcial e incompleta para dicha muda. Por último, *Elaenia albiceps* registró la EAC. La muda pre-formativa presentó dos extensiones de muda, parcial e incompleta, mientras que la muda pre-alterna presentó la extensión parcial. Para las cuatro especies, se registró la extensión completa para la muda pre-básica.

Aunque los estudios en el Neotrópico están en aumento, aun son muy escasos y dentro del Perú casi nulos (Davis, 1971; Díaz, 2015; Mandujano, 2016).

2.2.2 LA MUDA EN EL GÉNERO *Camptostoma*

Pyle (1997a) reportó para la especie nativa de América del Norte, *Camptostoma imberbe*, la EBC, con extensión completa en la muda pre-formativa y básica, y la ausencia de la muda pre-alterna. Por otro lado, *Camptostoma obsoletum* no cuenta con información detallada sobre sus temporadas de muda a lo largo de su distribución (Neotropical Birds, 2010; Plenge, 2014).

2.3 DESCRIPCIÓN DEL MOSQUERITO SILBADOR

El Mosquerito Silbador (*Camptostoma obsoletum*) es un tiránido considerado una especie pan-neotropical (Rheindt et al., 2008), es decir presenta una amplia distribución en la región del Neotrópico. Esta especie ha sido registrado desde Colombia y Venezuela hasta Argentina, siendo reportado usualmente hasta los 2800 m.s.n.m (Guilherme y Santos, 2009; Birdlife International, 2017; Figura 6).



Figura 6. Distribución geográfica de *Camptostoma obsoletum*. FUENTE: Neotropical Bird, 2010.

Camptostoma obsoletum se encuentra en una gran variedad de ambientes, tales como bordes de bosques, pastizales, humedales, matorrales, regiones áridas, valles interandinos y zonas urbanas (Guilherme y Santos, 2009; Neotropical Bird, 2010; Birdlife International, 2017). En el Perú, es común en la costa y en los valles secos del Marañón y del Huallaga, además se puede encontrar en los bosques secos, matorrales y ambientes urbanos, siendo menos común al norte de la Amazonía, en bosques de orillas de ríos e islas fluviales (Schulenberg et al., 2010).

Aun cuando esta ave abarca un rango de distribución muy amplio, los estudios sobre la reproducción de esta especie son muy limitados. Marques-Santos et al. (2015) documentaron que *C. obsoletum* puede iniciar la actividad reproductiva a mediados de septiembre en Brasil. Por otra parte, Solano-Ugalde et al. (2007) observaron un nido globular en el mes de abril en Ecuador. El nido se encontraba en unas ramas de un arbusto de limón (*Citrus sp.*) a 3 m. del suelo. En el interior encontraron un huevo blanco, de 17 mm x 12 mm, con pequeños puntos marrones de tonalidad rojiza. Doce días después del registro, observaron un pequeño pichón que pesaba 7.5 gr.

Asimismo, esta especie se distingue por tener tamaño pequeño (9.5-10cm), y por presentar una cresta y pico corto (Ridgely y Tudor, 2009; Neotropical Bird, 2010). Geográficamente es muy variable (Schulenberg et al., 2010), por lo que una descripción general del plumaje no es posible. Las dos barras alares que presenta pueden exhibir coloraciones rufas o blanquecinas, asimismo el vientre puede ser de color grisáceo, blanquecino o amarillento. Por otro lado el dorso, puede presentar una coloración olivo o a veces grisáceo (Schulenberg et al., 2010).

Por lo que se refiere a su estado de conservación, esta especie ha sido categorizada como de “Preocupación Menor”, debido a su amplio rango de distribución y la tendencia estable de la población (Birdlife International, 2017).

2.3.1 LAS SUBESPECIES DE *Camptostoma obsoletum*

Camptostoma obsoletum comprende 13 subespecies alrededor de toda su distribución geográfica. Éstas presentan una gran variación en cuanto al plumaje y tamaño (Neotropical Bird, 2010). Aunque no ha habido ninguna propuesta formal para dividirla en dos o más especies, las discontinuidades vocales y de plumaje han llevado a sugerir que algunos de los cinco grupos de taxones morfológicos propuestos por Fitzpatrick (2004) pueden merecer el rango de especies (Rheindt et al., 2008). Sin embargo, aún se necesitan más estudios relacionados a la segregación de estas subespecies para corroborarlo. En el Perú, se han registrado cuatro subespecies residentes y una migratoria (Plenge, 2017; Tabla 3).

TABLA 3: Las subespecies de *Camptostoma obsoletum* en el Perú.

SUBESPECIE	ESTADO ESTACIONAL	DISTRIBUCIÓN
<i>C.o. sclateri</i> Berlepsch y Taczanowki, 1884	Residente	Restringido al extremo noroeste (Carriker, 1933), en los departamentos de Tumbes y al norte de Piura (Zimmer, 1941). Sin embargo, hay registros para el lado este del Valle del Marañón, en el departamento de Amazonas (Zimmer, 1941).
<i>C.o. griseum</i> Carriker, 1933	Residente	En la costa, desde la Libertad hasta Lima (Carriker, 1933). Aunque también ha sido registrado en Ica (eBird, 2018) y Arequipa (Hughes, 1991).
<i>C.o. maranonicum</i> Carriker, 1933	Residente	Valle medio del Marañón, entre el río y la cresta de los Andes occidentales, cruzando hacia el oeste para el lado de la cordillera en Palambra, Piura (Zimmer, 1941).
<i>C.o. olivaceum</i> Berlepsch, 1889	Residente	Norte de la Amazonía ha sido registrado en los departamentos de Loreto, San Martín y Ucayali (Schulenberg et al., 2010).
<i>C.o. bolivianum</i> Zimmer, 1941	Migrante austral	Sur de la Amazonía (Schulenberg et al., 2010).

FUENTE: Elaboración propia

La subespecie de este estudio fue *Camptostoma obsoletum griseum* (Figura 7). La cual se distingue de las demás, por presentar el pecho de color gris cenizo y el dorso de color olivo, siendo menos intenso en la zona de la rabadilla. Además, las barras alares son más oscuras y de color rufo. Adicionalmente los flancos y la curvatura del ala presentan una coloración crema amarillento. Las cobertoras internas del ala son blancas y también las cobertoras infracaudales, pero éstas últimas son de una tonalidad más grisácea (Carriker, 1933; Zimmer, 1941).



Figura 7. *Camptostoma obsoletum*, fotografía tomada por Blake Matheson en el departamento de Lima.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 ÁREA DE ESTUDIO

La investigación se realizó en el Vivero Forestal de la Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima, Perú ($12^{\circ}05'54.32''\text{S}$, $76^{\circ}56'36.75''\text{O}$; Figura 8 a, b). El área de estudio se encuentra a una altitud de 240 m.s.n.m. aproximadamente y abarca una extensión de 23 Ha. El lugar comprende zonas de campo de cultivo de Tara y cereales como el Maíz (Figura 9), así como también pequeñas plantaciones forestales. Se caracteriza por ser un área verde de gran extensión, la cual representa un importante refugio de aves silvestres, actualmente escasos en la creciente ciudad (Guevara, 2012).

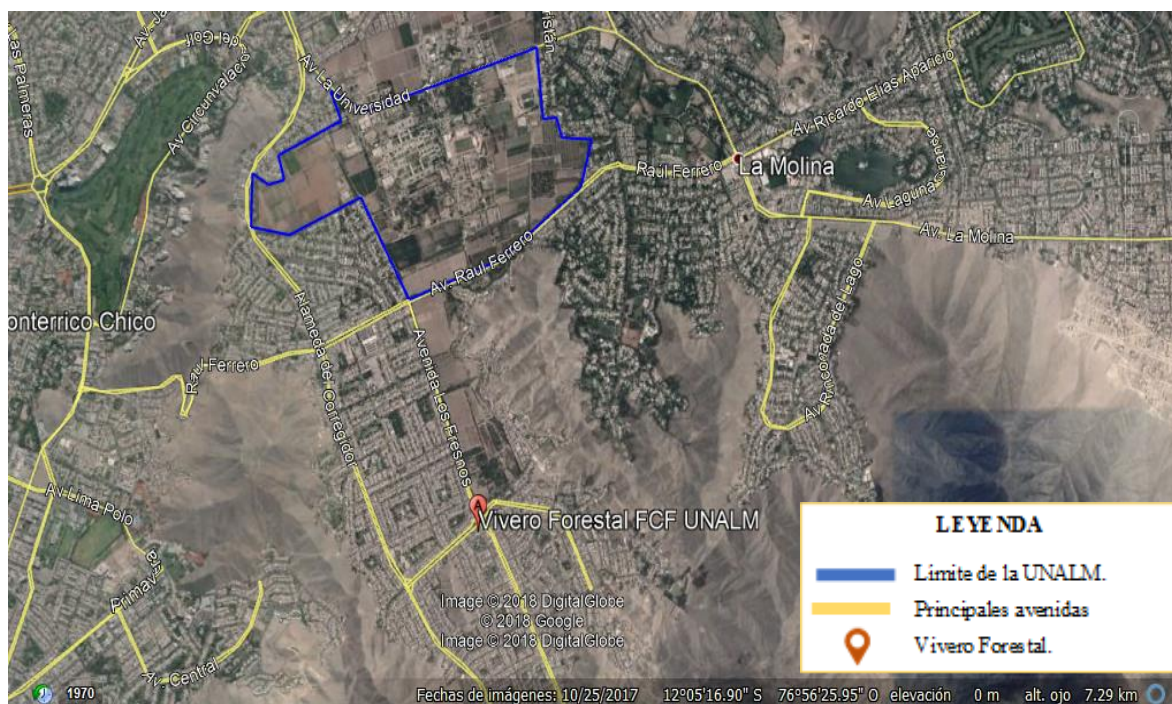


Figura 8.a Ubicación del Vivero Forestal UNALM. Distrito de la Molina, Lima.



Figura 8.b Ubicación de las redes de neblina (puntos verdes) en el Vivero Forestal UNALM (línea roja). FUENTE: Julio Salvador Rodríguez.



Figura 9. Pequeñas plantaciones de Tara (*Caesalpinia spinosa*) en el Vivero Forestal.

3.2 CAPTURA Y MARCAJE DE INDIVIDUOS DE *C. obsoletum*

La fase de campo se desarrolló entre enero de 2014 hasta diciembre de 2017, durante este tiempo se realizaron capturas de aves a través de la instalación de 8 redes de neblina de tamaño estándar (Ralph et al., 1996; Figura 10). Las cuales no cambiaron de ubicación durante todo el tiempo de estudio. Las sesiones de capturas se efectuaron una vez al mes entre las 07:00 hasta las 12:00 h.

Las redes de neblina se han convertido en efectivas herramientas para el monitoreo de poblaciones (Ralph et al., 1996). Además, es el método más comúnmente utilizado para capturar aves para el anillamiento científico (Clewley et al. 2018). Este método es seguro,

puesto que las tasas de lesiones y mortalidad es muy próxima a cero, y por lo general da un promedio inferior al 1 por ciento cuando ocurre (Ralph et al., 1996; Spotswood et al., 2011; (Clewley et al. 2018).



Figura 10. Puesta de redes de neblina para la captura de los individuos en el área de estudio.

Los individuos de *C. obsoletum* fueron identificados con ayuda del libro “Aves del Perú” (Schulenberg et al., 2010; Figura 11) y se le colocaron anillos de aluminio grabados con una combinación única de dígitos en el tarso derecho (Figura 12). Las aves fueron procesadas y liberadas siguiendo métodos estandarizados internacionalmente (Ralph et al., 1996; North American Banding Council, 2001). Durante la manipulación, se priorizó la seguridad y bienestar de las aves, siguiendo El Código de Ética del Anillador (North American Banding Council, 2001). Antes de la liberación de los individuos, se tomaron fotografías digitales del ala desplegada y cuerpo para futuras comparaciones.



Figura 11. Identificación de los individuos de *C. obsoletum* con ayuda del libro de Aves del Perú.



Figura 12. Proceso de anillado de los individuos capturados de *C. obsoletum*.

3.3 DETERMINACIÓN DE LA EDAD

Para la categorización de la edad se utilizó la nomenclatura propuesta por Wolfe et al. (2010) y modificado por Johnson et al. (2011) (Tabla 2). Se describieron y clasificaron cada uno de los individuos en las diferentes categorías de edad. Para ello, se examinaron las alas de las aves para determinar la presencia de muda activa o límites de muda (Pyle et al., 2004; Wolfe et al., 2009a; Sibley, 2010; Wolfe et al., 2010). Además se evaluó la forma y densidad de las plumas, las variaciones de color, y desgaste del plumaje (Tabla 1). Aparte de ello, se examinó la coloración de las partes implume del ave tales como el iris y pico. Así como también, se registró la presencia de la comisura bucal.

3.4 DETERMINACIÓN DE LA ESTRATEGIA DE MUDA

Para la determinación de la estrategia de muda se registró la frecuencia de los distintos tipos de mudas y plumajes observados. La estrategia de muda se definió hasta que la evidencia en el plumaje fue consistente entre todos los individuos capturados (Gómez et al., 2012).

3.5 DETERMINACIÓN DEL GRADO DE OSIFICACIÓN

Se sujetó al ave en la posición del anillador para inspeccionar el cráneo (Pyle, 1997a; Figura 13). Esta posición permitió deslizar la piel sobre el hueso, pudiendo así acceder a una amplia área del cráneo a través de un pequeño espacio de piel. Las áreas no osificadas se reconocieron por presentar una coloración rosada o rojo pálido, mientras que las zonas completamente osificadas mostraron una coloración grisácea con pequeños puntos blancos correspondientes a las columnas de hueso que conectan las capas óseas (Ralph et al., 1996).

El grado de osificación se registró en un rango categórico desde el nivel 0 al 6, relacionado al porcentaje de las áreas osificadas de cada individuo (Tabla 4).



Figura 13. Método de sujeción para determinar el grado de osificación.

TABLA 4: Niveles de osificación del cráneo

GRADO DE OSIFICACIÓN	PRINCIPALES CARACTERÍSTICAS
Nivel 0	Cráneo no osificado, formado por sola una capa ósea de color rosáceo.
Nivel 1	Cráneo entre el 1% al 5% de osificación. Indicios de osificación aparecen en la parte posterior del cráneo.
Nivel 2	Cráneo entre 6% al 33% de osificación.
Nivel 3	Cráneo entre 34% al 66% de osificación. Generalmente la parte posterior está completamente osificada.
Nivel 4	Cráneo entre 67% al 94% de osificación.
Nivel 5	Cráneo entre el 95% al 99% de osificación. Aún se observan dos pequeñas áreas rosáceas.
Nivel 6	Cráneo completamente osificado, de color grisáceo con puntos blancos y ningún área color rosácea.

FUENTE: Elaboración propia

3.6 TOMA DE MEDIDAS MORFÓLOGICAS Y EL PESO

Las medidas morfológicas constituyeron parámetros adicionales que posteriormente fueron asociados a la edad de los individuos. Dentro de estas medidas se incluyeron la longitud alar, la longitud de la cola, la longitud del tarso y la longitud del pico-narina. Adicionalmente, se tomó el peso de los individuos.

-Longitud alar: Se midió la distancia (en mm.) desde la articulación carpal o de la “muñeca” hasta el extremo de la pluma primaria más larga, manteniendo la curvatura natural del ala al tomar la medida (Ralph et al., 1996; Pyle, 1997a; Figura 14). Para lo cual, se utilizó una regla con tope perpendicular en el extremo del punto cero.



Figura 14. Método de sujeción del ave para la medición de la longitud alar.

-Longitud de la cola: Se midió la distancia desde la punta de la pluma de la cola más larga hasta el punto dónde las dos timoneras centrales sobresalen de la piel (Figura 15). Para lo cual se insertó de manera perpendicular una regla metálica de precisión de 1 mm. entre las dos rectrices centrales (Pyle, 1997a).



Figura 15. Medición de la longitud de la cola.

-Longitud del tarso: Se midió la distancia desde la articulación intertarsal anterior hasta el borde distal de la última escama de la “pierna” antes que los dedos se desvíen (Pyle 1997a; Figura 16). Para ello, se utilizó un vernier de precisión de 0.1 mm.



Figura 16. Medición de la longitud del tarso

-Longitud del pico-narina: Se midió la distancia entre la parte anterior del nostrilo hasta la punta del pico (Pyle, 1997a; Figura 17). Para lo cual, se utilizó un vernier de precisión de 0.1mm.



Figura 17. Medición de la longitud del pico-narina.

-Peso: Se tomaron los pesos en décimas de gramos de los individuos con ayuda de una balanza digital (Figura 18)



Figura 18. Toma del peso de los individuos

3.7 REVISIÓN DE ESPECÍMENES DE COLECCIÓN

Con el fin de contrastar los patrones en el plumaje observados en campo, se examinaron especímenes de la colección científica John O'Neill perteneciente a CORBIDI y la colección del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (Tabla 5). Además, se anotaron el grado de osificación y la muda registrados en las etiquetas de colecta de los individuos. Por último, se tomaron las medidas morfológicas anteriormente mencionadas.

TABLA 5: Especímenes de *Camptostoma obsoletum* evaluados

COLECCIÓN CIENTÍFICA	CÓDIGO DE DEPÓSITO	DEPARTAMENTO
Museo de Historia Natural- UNMSM	MHN-25067	La Libertad
	MHN-3455	Ancash
	MHN-9995	Lima
	MHN-33957	Lima
	MHN-8200	Lima
	MHN-5654	Lima
	MHN-338	Lima
	MHN-3462	Lima
	MHN-34776	Ica
John O'Neill- CORBIDI	NK-171427	La Libertad
	NK-171416	La Libertad

FUENTE: Elaboración propia

3.8 ANÁLISIS DE DATOS

Se describieron y clasificaron cada uno de los individuos en las diferentes categorías de edad. Además, se determinó la frecuencia relativa de dichas categorías en los diferentes meses del año.

Con respecto a los análisis estadísticos, se evaluó si existen diferencias estadísticas significativas entre las medidas morfológicas y las categorías de edad (Zar, 1999).

Se determinó si las mediciones se ajustan a una distribución normal mediante el test Shapiro-Wilks. Esta prueba mide el grado de ajuste a una recta de las observaciones de la muestra representadas en un gráfico de probabilidad normal (Lévy y Varela, 2006). Este contraste es el más adecuado cuando el tamaño de muestra es pequeño (no superior a 50) y tampoco requiere que los parámetros de la distribución sean especificados (Lévy y Varela, 2006). Algunos autores la han calificado como la prueba de normalidad más poderosa (Mendes y Pala, 2003; Keskin, 2006; Mohd y Wah, 2011). Para las variables que presentaron dicha distribución se probó la homocedasticidad mediante la prueba Levene. Esta prueba calcula

para cada dato experimental la diferencia absoluta entre su valor y la mediana de su grupo (Mongay, 2005).

De cumplir los requerimientos anteriormente mencionados, se utilizó la prueba estadística ANOVA (Análisis de varianza). La cual evalúa la importancia de cada medida morfológica, al comparar las medias de la variable respuesta en las diferentes categorías de edad. Por otro lado, para las medidas que no presentaron una distribución normal se utilizó la prueba estadística Kruskal-Wallis, la cual es una contraparte no paramétrica de la prueba ANOVA (Dalgard, 2008).

Adicionalmente se realizó la prueba estadística MANOVA (Análisis multivariado de la varianza) para analizar si existen diferencias en cuanto a las categorías de edad, considerando todas las medidas morfológicas tomadas. Para lo cual, se evaluó el cumplimiento del supuesto de normalidad multivariada mediante el test de Mardia. Este test está basado en las medidas de asimetría y curtosis multivariantes (Lévy y Varela, 2006), siendo la asimetría el rasgo característico que se presenta cuando los valores que están a la misma distancia de la media no tienen igual frecuencia (o probabilidad) en una distribución (Lévy y Varela, 2006). Por otro lado, la curtosis se refiere al grado de apuntamiento de una distribución de frecuencias (o probabilidad) en comparación a una distribución normal (Lévy y Varela, 2006).

El segundo supuesto de la prueba MANOVA se refiere a la igualdad entre las covarianzas de los grupos (Ramírez, 1995). Para comprobar ello, se utilizó la prueba M de Box; la cual se basa en el cálculo de determinantes de las matrices de covarianzas de cada grupo (Arnau, 2001).

Por otro lado, los niveles de osificación del cráneo de los individuos fueron representados a través de un diagrama de barras. Además, la asociación grado de osificación / categoría de edad se evaluó a través de la Prueba de Independencia, para lo cual se elaboró una tabla de contingencia.

El nivel de significancia fue evaluado a 0.05. Se utilizó el *software* estadístico Past 2.17 para la realización de los análisis estadísticos.

IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 RESULTADOS

Se capturaron 75 individuos de *Camptostoma obsoletum* empleando un esfuerzo de muestreo de 1920 h/red. Además se obtuvo una tasa de recaptura del 4 por ciento (n=3).

4.1.1 PATRONES DE MUDA Y LA SECUENCIA DE PLUMAJES EN LAS DIFERENTES CATEGORÍAS DE EDAD

- FCJ (Primer ciclo de muda, plumaje juvenil, n=5)

El plumaje juvenil presentó una apariencia opaca y poco densa. En su mayoría, las plumas de la cabeza fueron de color marrón olivo en la corona, frente y nuca, mientras que la zona del auricular fue de color crema con una muy baja densidad de barbas (Figura 19).



Figura 19. Vista lateral izquierda de un individuo juvenil (FCJ).

La garganta, pecho y vientre fueron de color crema, en comparación a los flancos que fueron de color amarillo pálido. El manto, rabadilla, escapulares y cobertoras supracaudales presentaron una coloración verde olivo (Figura 20). Por otro lado, las cobertoras secundarias mayores y medianas fueron oscuras con borde color ante, en cambio las cobertoras secundarias menores fueron del mismo color que el manto (Figura 21).

Con respecto a las plumas de vuelo, las remeras (plumas primarias, secundarias y terciarias) fueron oscuras con el raquis de color marrón y el borde del vexilo exterior crema amarillento (Figura 21). Las cobertoras primarias fueron delgadas y terminaban ligeramente en punta (Figura 21). Por otro lado, las rectrices tuvieron una tonalidad pálida con un ligero borde olivo.



Figura 20. Vista dorsal de un individuo juvenil (FCJ).

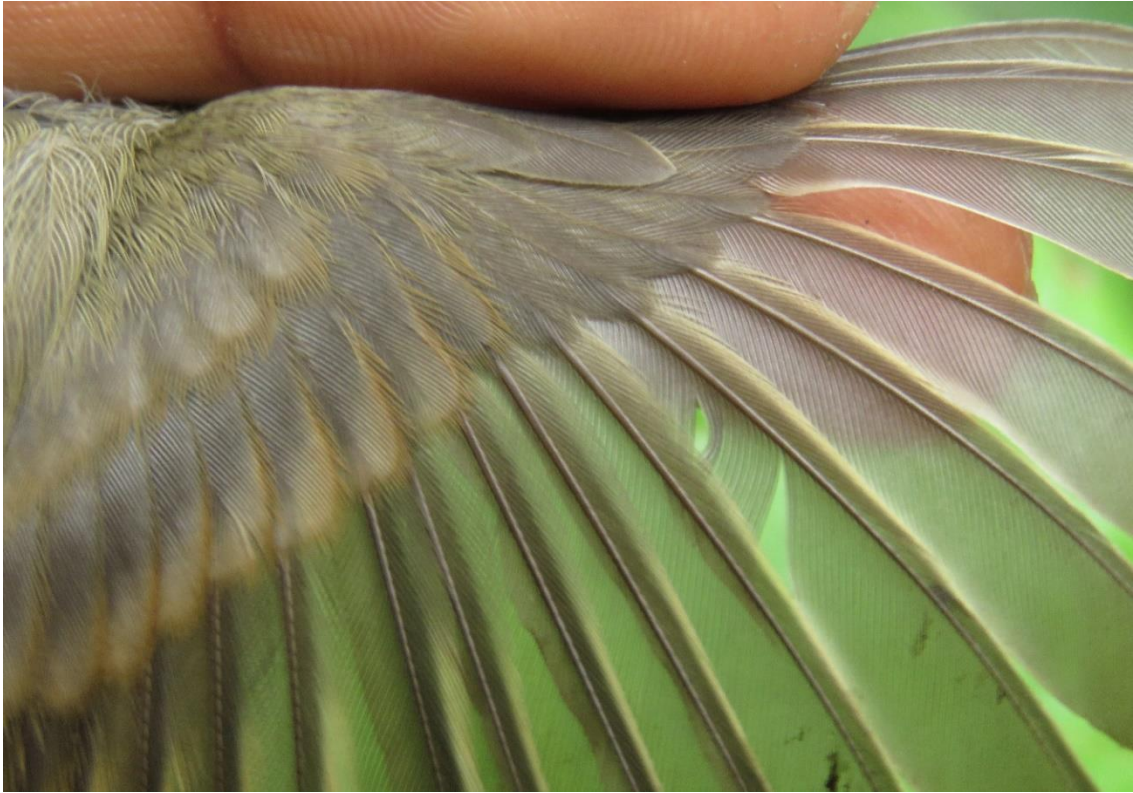


Figura 21. Ala derecha extendida de un individuo juvenil (FCJ).

Cabe destacar que las características antes mencionadas, hacen referencia a individuos que obtuvieron el plumaje juvenil recientemente. Con el tiempo, el desgaste de las plumas ocasionó la pérdida de los bordes y se hizo más evidente la decoloración del plumaje (Figura 22).

Por lo que se refiere a la coloración del pico, la maxila y la punta fueron de color negro mientras que la mandíbula presentó una coloración amarillenta pálido (Figura 19). No obstante, también se registraron individuos cuya coloración negruzca en el pico fue de extensión mayor (Figura 22). Por otra parte, todos los individuos capturados en esta categoría de edad presentaron una pronunciada comisura bucal amarillenta (Figura 19). Por último, en la mayoría de casos el iris fue color marrón grisáceo (Figura 19). Aunque, se registraron individuos cuyo color del iris fue marrón oscuro (Figura 22).



Figura 22. Vista lateral de un individuo juvenil (FCJ) con plumaje muy desgastado.

- **FPF** (Primer ciclo de muda, muda pre-formativa, n=14)

La extensión de la muda pre-formativa fue parcial para el 50 por ciento (n=7) de los individuos capturados e incompleta para el 50 por ciento (n=7) restante.

La muda pre-formativa parcial incluyó el reemplazo de casi todas las plumas del cuerpo y ninguna de las plumas de vuelo a excepción de algunas plumas terciarias y rectrices (Figura 23). Por otra parte, la muda pre-formativa incompleta consistió en el reemplazo de una gran parte de las plumas del cuerpo y algunas plumas de vuelo como primarias, secundarias y rectrices (Figura 24). Cabe mencionar que el reemplazo de las plumas remeras siguió un patrón excéntrico.



Figura 23. Ala izquierda extendida evidenciando la muda pre-formativa (FPF) parcial entre las cobertoras mayores. Línea marrón: cobertoras mayores más distales reemplazadas.



Figura 24. Ala derecha extendida evidenciando el reemplazo activo de las plumas primarias más distales de un individuo en la muda pre-formativa de extensión incompleta (FPF).

- **FCF** (Primer ciclo de muda, plumaje formativo, n=23)

Los individuos categorizados en esta edad fueron reconocidos por presentar límites de muda, por lo que mostraron dos generaciones de plumas en el ala. El límite en la extensión parcial, se observó entre las cobertoras secundarias mayores y plumas terciarias. Por otro lado, el límite en la extensión incompleta se registró entre las plumas primarias y secundarias.

Con respecto a las plumaje del cuerpo, para ambas extensiones se observaron algunas plumas grises y marrón olivo en la cabeza. La garganta, pecho y vientre presentaron una tonalidad grisácea clara. Además, el dorso fue de color marrón olivo. Por otra parte, la maxila y la punta del pico fueron de color negro. El color de la mandíbula fue amarillo, aunque algunos individuos presentaron una tonalidad anaranjada. La comisura bucal aún la mantuvo, pero fue menos marcada que en individuos juveniles. Asimismo, en la mayoría de casos el iris

fue color marrón oscuro. Aunque, se registraron individuos cuyo color del iris fue marrón grisáceo.

FCF extensión parcial (n=22): Por lo general, las cobertoras mayores más distales al cuerpo fueron reemplazadas, entre cinco a siete plumas (Figura 25, 26). Solo en unos pocos individuos se observó el reemplazo de las cobertoras mayores en su totalidad (Figura 27). Éstas se distinguieron por ser más anchas y oscuras, además presentaron parte del vexilo y la punta de la pluma color ante. En comparación a las cobertoras menores y medianas que fueron retenidas.



Figura 25. Vista lateral de un individuo con plumaje formativo (FCF) resaltando las cobertoras mayores más distales al cuerpo reemplazadas (línea marrón).



Figura 26. Ala derecha extendida evidenciando la presencia de límite de muda entre las cobertoras mayores de un individuo en plumaje formativo de extensión parcial (FCF). Línea crema: cobertoras mayores retenidas. Línea marrón: cobertoras mayores reemplazadas.

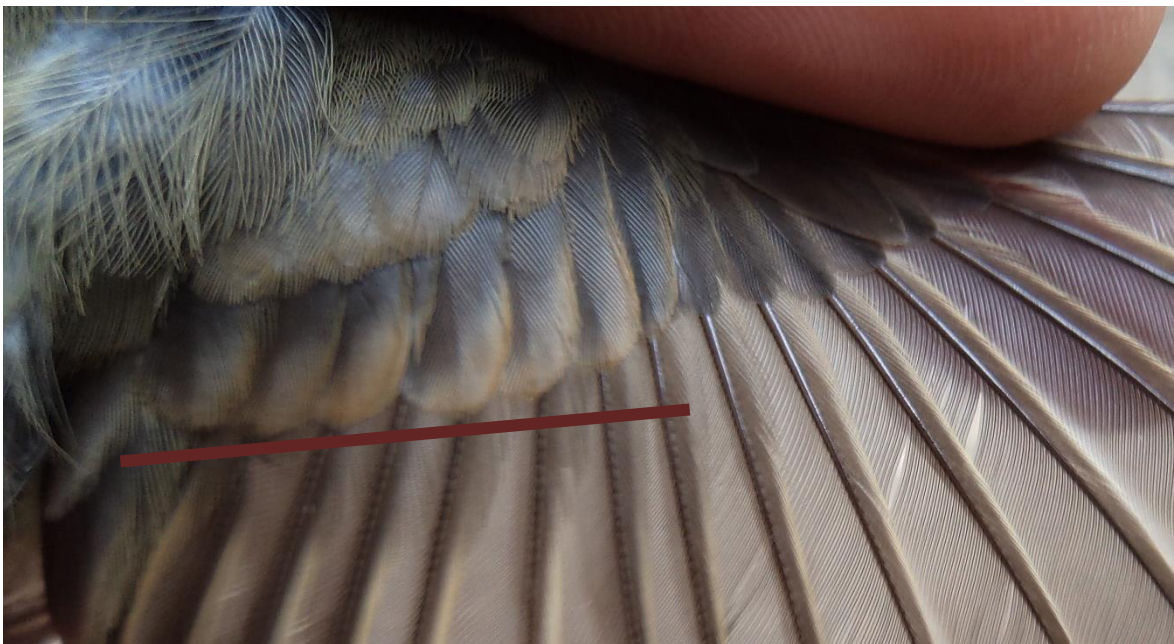


Figura 27. Ala derecha extendida resaltando el reemplazo de las cobertoras mayores en su totalidad (línea marrón) de un individuo en plumaje formativo de extensión parcial (FCF).

Adicionalmente, en algunos casos, se registró el reemplazo de una o dos plumas terciarias (Figura 28) y la sexta secundaria. Las cuales se distinguieron por presentar la coloración del vexilo y el raquis oscuro, y el borde exterior color mostaza más encendido. En contraste, con las plumas retenidas que presentaron el vexilo y raquis color marrón, y el borde crema, además de un mayor desgaste. Cabe destacar, que se registraron casos en la que las demás remeras presentaron muy poco desgaste, por lo que las barras de crecimientos alineadas fueron muy útiles para detectar las remeras juveniles que han sido retenidas. Por último, puede o no reemplazar las rectrices.



Figura 28. Ala derecha mostrando la presencia de límite de muda en las plumas terciarias individuo en plumaje formativo de extensión parcial (FCF). Flecha marrón: T2 reemplazada.

FCF extensión incompleta (n=1): El plumaje formativo con extensión incompleta comprendió el reemplazo de las plumas primarias más distales, secundarias más proximales y algunas o todas las terciarias (Figura 29). Mayormente reemplazó de cinco a siete últimas primarias y las tres últimas secundarias. Las cuales se distinguieron de las plumas juveniles, por presentar el raquis de color negro, el borde más lustroso y ancho, y un menor desgaste. Hay que tener en cuenta que la muda de las primarias y secundarias puede no cumplir un orden consecutivo, pudiendo retener una pluma en el proceso. Además, suele reemplazar las rectrices, las cuales presentaron un borde color ante.



Figura 29. Ala derecha extendida evidenciando la presencia de límites de muda entre las primarias, secundarias y terciarias de un individuo en plumaje formativo de extensión incompleta (FCF). Línea marrón: remeras reemplazadas.

-SPB/DPB (Segunda muda pre-básica/muda pre-básica definitiva)

La extensión de la segunda muda pre-básica y las siguientes mudas pre-básica adultas fueron completas.

SPB (n=15): Se reconocieron individuos en su segunda ciclo de muda pre-básica por diferencias en forma, coloración y desgaste entre las plumas de adulto (reemplazadas) y las plumas juveniles (por reemplazar). Estas diferencias fueron más evidentes en las plumas remeras. En este sentido, las plumas ya mudadas presentaron forma truncada, menor desgaste y fueron de color negro con el borde del vexilo exterior color mostaza; mientras que las plumas juveniles fueron de color marrón con el borde menos intenso o sin borde, debido a un mayor desgaste. Además, fueron delgadas y terminaban en punta (Figura 30).



Figura 30. Ala derecha extendida de un individuo en su segunda muda pre-básica (SPB).

En el caso de las cobertoras primarias reemplazadas, éstas fueron más oscuras, densas y anchas, con un ligero borde amarillento que fue desapareciendo cuando el grado de desgaste aumentó (Figura 31). Por otro lado, las rectrices reemplazadas presentaron una coloración oscura con el borde color ante (Figura 32).



Figura 31. Ala derecha mostrando las diferencias entre las cobertoras primarias reemplazadas (línea marrón) y retenidas (línea crema).



Figura 32. Diferencias de las rectrices juveniles (mayor desgaste) y las que fueron reemplazadas.

DPB (n=1): Las subsiguientes mudas pre-básica adultas fueron reconocidos por una leve diferencia en color y forma de las plumas de vuelo a ser reemplazadas y aquellas que fueron reemplazadas (Figura 33).



Figura 33. Ala derecha extendida de un individuo culminando la muda pre-básica definitiva (DPB).

- **DCB** (Ciclo de muda definitivo, plumaje básico, n=17)

El plumaje básico adulto se reconoció por presentar una apariencia lustrosa y densa (Figura 34). Las plumas del cuerpo fueron de color gris a nivel de la corona, auricular, nuca y frente; siendo de una tonalidad más clara en las plumas de la garganta y el pecho (Figura 34). El manto presentó una coloración verde olivo, en comparación a la rabadilla y las cobertoras supracaudales que fueron de color ante (Figura 35). Por otro lado, las cobertoras subcaudales presentaron una coloración amarillenta pálida, al igual que los flancos. Las cobertoras secundarias medianas y mayores fueron anchas y oscuras, con las puntas y el borde de color ante. En cambio, las cobertoras secundarias menores fueron del mismo color que el manto (Figura 36).



Figura 34. Vista lateral de un individuo con plumaje básico definitivo (DCB)



Figura 35. Vista dorsal evidenciando la coloración de las cobertoras supracaudales y rectrices de un individuo en plumaje básico definitivo (DCB).



Figura 36. Ala derecha extendida de un individuo en plumaje básico definitivo (DCB).

Por otra parte, las plumas de vuelo fueron de color negro. Las plumas remeras presentaron el borde del vexilo exterior de color ante y el raquis de color negro (Figura 36). Cabe destacar, que el borde fue más pronunciado en las plumas secundarias y terciarias. Asimismo, las cobertoras primarias tuvieron un ligero borde de color amarillo y terminaron en forma redondeada. Además, las rectrices presentaron el borde y la punta de color ante (Figura 37).



Figura 37. Diferencias en forma, coloración, desgaste de las rectrices de un individuo juvenil (FCF, izquierda) y un individuo adulto (DCB, derecha). FUENTE: Red de Ornitología UNFV.

Por lo que se refiere a la coloración del pico, la maxila fue de color negro y la mandíbula fue de color anaranjado con la punta negra. La comisura aún se conservó pero ésta fue mucho menos notoria que en individuos en plumaje formativo. Por último, el iris fue de color marrón oscuro rojizo (Figura 34).

4.1.2 LA ESTRATEGIA DE MUDA DE *Camptostoma obsoletum*

Camptostoma obsoletum presentó la estrategia básica compleja. La cual se determinó mediante el análisis de 75 individuos capturados y 11 especímenes de colección. Con respecto a los individuos capturados, se clasificaron en cinco categorías de edad (Figura 38). Las categorías “DCB” y “FCF” registraron la mayor frecuencia, representando el 31 por ciento y 23 por ciento de los individuos categorizados respectivamente. Además, los individuos categorizados en su segunda muda pre-básica “SPB” fueron considerados dentro de la categoría “DPB”. Cabe destacar, que no se registraron individuos realizando su primera muda pre-básica “FPJ”. En cuanto a los especímenes de colección, éstos se catalogaron en tres categorías de edad (Figura 39). La categoría “FCF” presentó la mayor frecuencia, representando el 45 por ciento de los especímenes evaluados.

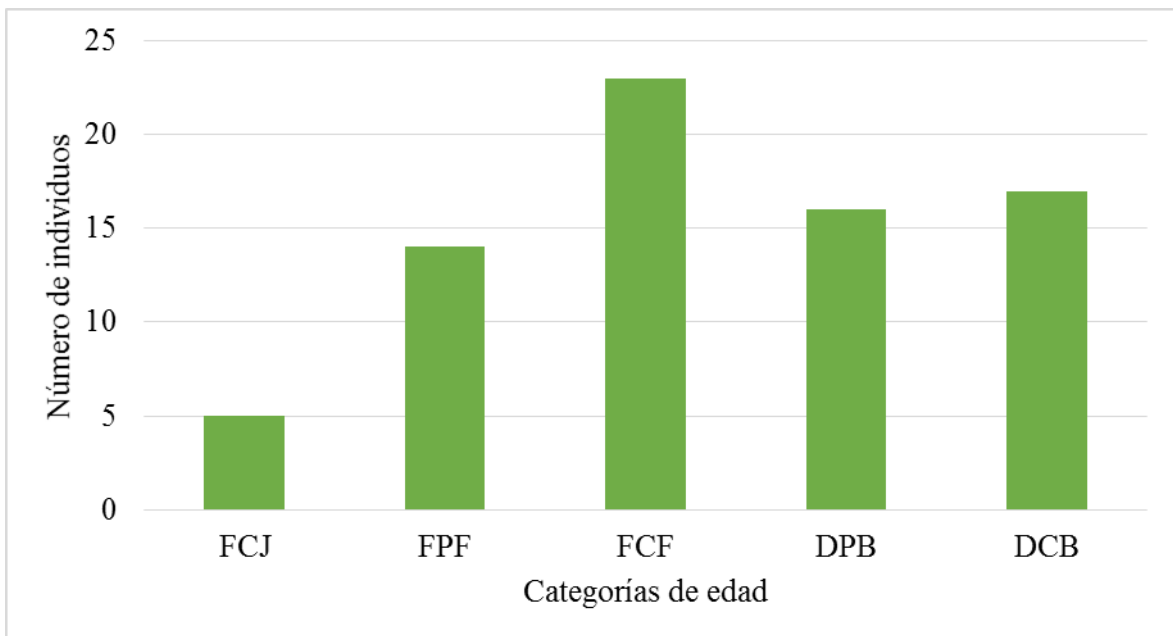


Figura 38. Frecuencia de los individuos capturados según la categoría de edad.

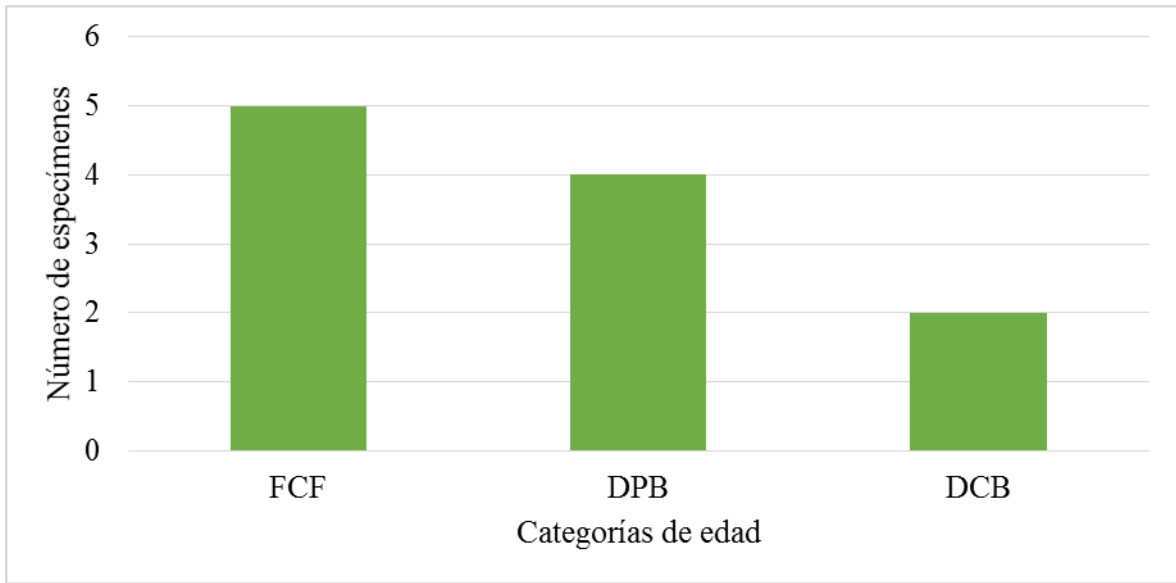


Figura 39. Frecuencia de los especímenes evaluados según la categoría de edad.

Con respecto a la variación temporal en los cuatro años de estudio, se registraron individuos en plumaje juvenil (FCJ) desde el mes de diciembre hasta el mes de junio. En la mayoría de meses se observaron individuos en muda pre-formativa (FPF), por lo cual en casi todos los meses se capturaron individuos en plumaje formativo (FCF). Además, se registraron individuos en su segunda muda pre-básica o muda pre-básica definitiva durante los meses de diciembre a abril. Por último, individuos en plumaje básico definitivo (DCB) fueron capturados desde el mes de septiembre hasta junio (Figura 40).

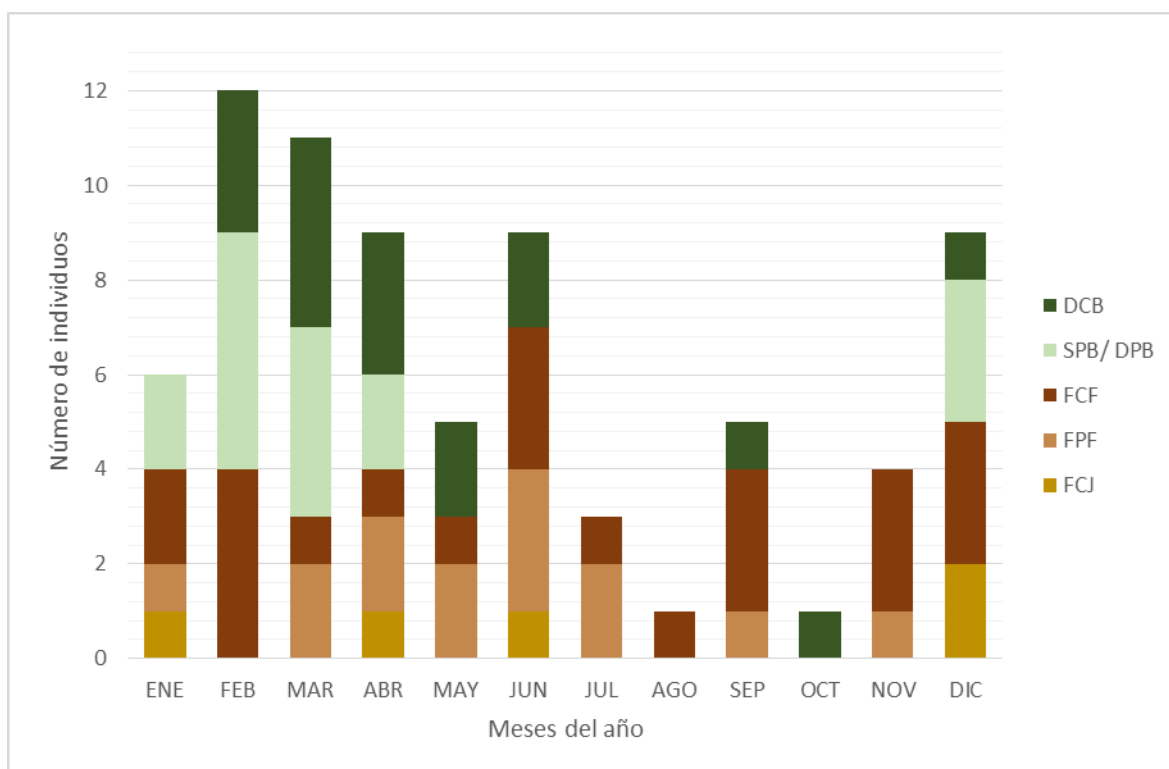


Figura 40. Frecuencia de las categorías de edad de los individuos capturados según los meses del año.

4.1.3 OSIFICACIÓN DEL CRÁNEO EN *C. obsoletum* CON RESPECTO A LA EDAD

El proceso de osificación del cráneo siguió el patrón de línea media en todos los individuos capturados (Figura 5). Por otra parte, el grado de osificación no presentó una asociación estadística significativa con la edad ($X^2= 16.154$, $gl= 12$, $p>0.05$). Los porcentajes de osificación fueron muy variables de acuerdo a la edad.

Todos los individuos juveniles capturados (FCJ) presentaron más del 90 por ciento del cráneo osificado. Por otro lado, el 33 por ciento de los individuos en muda pre-formativa capturados (FPF) alcanzaron el máximo grado de osificación. Asimismo, el 67 por ciento de los individuos capturados y especímenes evaluados en plumaje formativo (FCF) culminaron

el proceso de osificación. Además, se registró que algunos individuos capturados y especímenes evaluados en muda pre-básica definitiva (DPB) pueden retener “ventanas” en el cráneo (Figura 42).

Por último, el 69 por ciento de los individuos capturados en plumaje básico definitivo (DCB) presentaron cráneos totalmente osificados, en comparación al 31 por ciento restante que retuvieron pequeñas a medianas áreas del cráneo sin osificar (Tabla 6, Figura 41). Todos los especímenes en plumaje básico definitivo (DCB) presentaron cráneos totalmente osificados.

TABLA 6: Tabla de contingencia del grado de osificación del cráneo en relación a la edad de los individuos capturados de *C. obsoletum*

	Categorías de edad						Total
	FCJ	FPF	FCF	SPB	DPB	DCB	
1	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0	1	1
4	0	2	2	1	0	2	7
5	2	4	2	2	0	1	11
6	0	3	13	5	0	9	30
Total	2	9	17	8	0	13	49

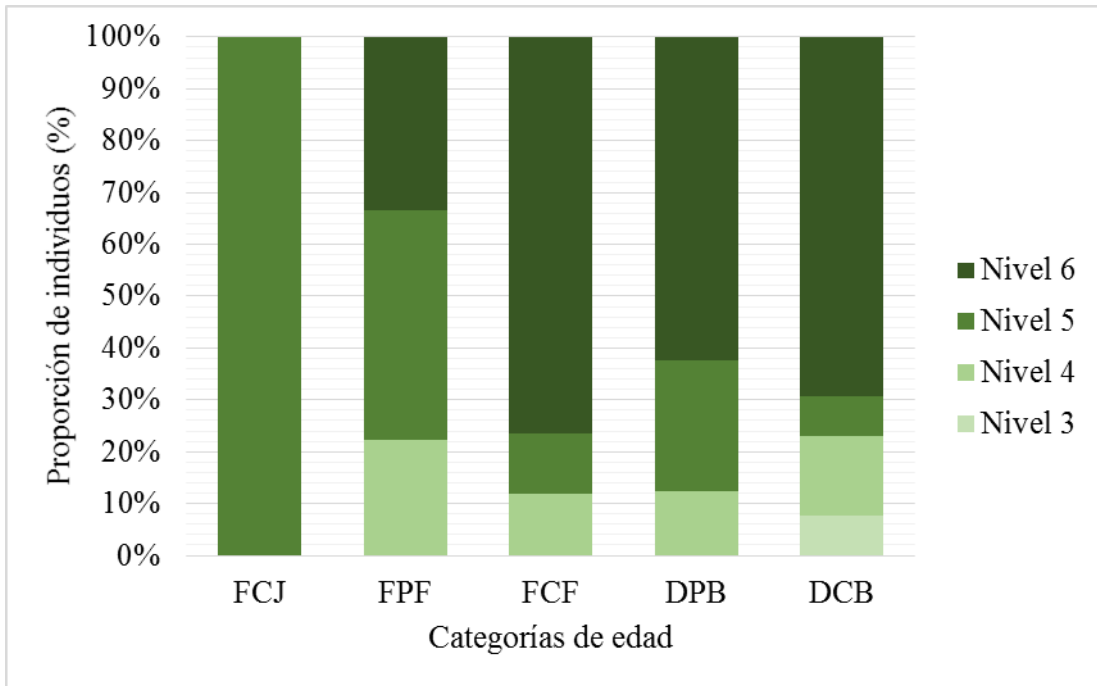


Figura 41. Proporción de individuos capturados según las categorías de edad y el nivel de osificación.

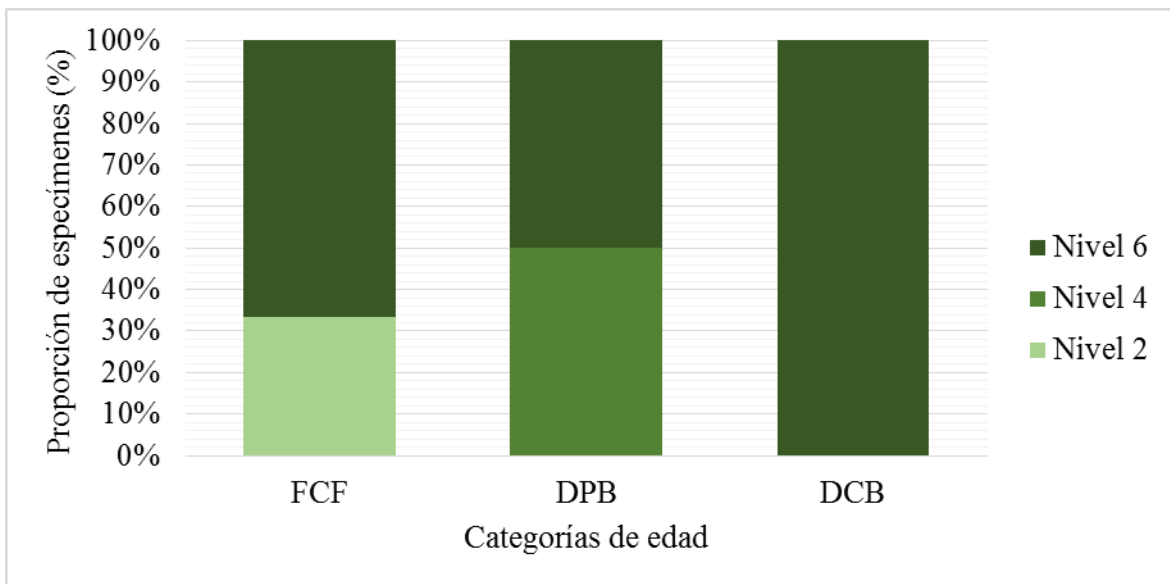


Figura 42. Proporción de especímenes examinados según las categorías de edad y el nivel de osificación.

4.1. 4 MEDIDAS MORFOMÉTRICAS DE LOS INDIVIDUOS CAPTURADOS DE *C. obsoletum*

Patrones generales

Los individuos capturados de *C. obsoletum* presentaron en promedio (\pm DE) la longitud alar de 47.61 ± 1.82 mm (n=67), la longitud de la cola de 38.83 ± 3.39 mm (n=56), la longitud del pico-narina de 6.41 ± 0.35 mm (n=70), la longitud del tarso de 15.91 ± 0.50 mm (n=70) y el peso de 7.12 ± 0.06 mm (n=57).

A continuación, se muestra el promedio y los valores extremos de las medidas morfológicas y el peso, en relación a las categorías de edad de los individuos capturados de *C. obsoletum* (Tabla 7).

TABLA 7: Estadística descriptiva de las medidas morfométricas de los individuos capturados de *C. obsoletum*.

	Edad		
	FCJ	FCF	DCB
Longitud alar			
<i>N</i>	4	22	16
Promedio ± DE	46.75 ± 0.48	47.45 ± 0.38	48.13 ± 0.54
Mín-Máx	46-48	44-51	45-52
Longitud del tarso			
<i>N</i>	4	21	16
Promedio ± DE	15.75 ± 0.26	15.93 ± 0.11	15.78 ± 0.14
Mín-Máx	15.2-16.4	14.9-16.9	14.6-16.9
Longitud del pico-narina			
<i>N</i>	4	21	16
Promedio ± DE	6.5 ± 0.22	6.32 ± 0.06	6.4 ± 0.09
Mín-Máx	6.0-7.0	5.8-6.9	5.8-7.0
Longitud de la cola			
<i>N</i>	3	17	15
Promedio ± DE	37 ± 1	38.18 ± 0.87	38.9 ± 0.74
Mín-Máx	36-39	31-45	35-45
Peso			
<i>N</i>	2	17	14
Promedio ± DE	6.4 ± 0.3	7 ± 0.09	7.11 ± 0.12
Mín-Máx	6.1-6.7	6.4-7.9	6.4-7.9

FCJ = Primer ciclo de muda, plumaje juvenil, FCF = Primer ciclo de muda, plumaje formativo, DCB = Ciclo de muda definitivo, plumaje básico

Variaciones entre las medidas morfológicas y la edad: análisis univariado

La longitud alar, la longitud del tarso y la longitud del pico-narina presentaron una distribución normal. Además, estas mismas variables presentaron homogeneidad de varianza (Tabla 8). Por lo que, para dichas medidas se procedió a realizar el análisis de varianza (ANOVA). Sin embargo, ninguna de estas variables presentó diferencias significativas en relación a la edad (Tabla 9).

Por otro lado, la longitud de la cola y el peso no presentaron una distribución normal. De igual manera, la prueba de Kruskal y Wallis indicó que estas variables no presentaron diferencias significativas en relación a la edad (Tabla 10).

TABLA 8: Valores de probabilidad asociadas a las pruebas de Shapiro-Wilk y Levene.*=**Significativo**

		Longitud alar	Longitud del tarso	Longitud del pico-narina	Longitud de la cola	Peso
Shapiro-Wilk W p(valor)	FCJ	0.273*	0.906*	0.091*	<0.05	1
	FCF	0.142*	0.938*	0.844*	0.962*	0.622*
	DCB	0.255*	0.937*	0.176*	0.232*	0.339*
Levene p(valor)		0.177*	0.997*	0.221*	-	-

TABLA 9: Valores de F y su probabilidad asociada para la prueba ANOVA realizada para evaluar las diferencias morfométricas entre las tres categorías de edad.

	Longitud alar	Longitud del tarso	Longitud del pico-narina
Edad	F=1.071 p=0.353	F=0.462 p=0.633	F=0.566 p=0.573

TABLA 10: Valores de U y su probabilidad asociada para la prueba Kruskal-Wallis realizada para evaluar las diferencias morfométricas entre las tres categorías de edad.

	Longitud de la cola	Peso
Edad	U=1.341 p=0.512	U=3.738 p=0.152

Variaciones entre las medidas morfológicas y la edad: análisis multivariado

El test de Mardia, mediante las pruebas de contraste de asimetría ($A_m=2.043$, $p=0.907$) y de curtosis ($K_m =22.71$, $p=0.577$) probó el cumplimiento del supuesto de normalidad multivariada. Por otro lado, la prueba M de Box para homogeneidad de matrices de covarianzas indicó que se cumple este supuesto ($F=0.571$, $p=0.839$).

Para el análisis multivariado de la varianza (MANOVA), los contrastes multivariados obtenidos con la prueba Raíz mayor de Roy, demostraron que no hay diferencias en la interacción de las medidas morfológicas, de acuerdo a las categorías de edad ($F=1.002$, $p>0.05$).

6.2 DISCUSIÓN

Las estrategias de muda en la familia Tyrannidae son complejas, variables y poco conocidas (Burton, 2002). El género *Camptostoma* comprende dos especies: *C. obsoletum* y *C. imberbe*. Las observaciones a partir de los individuos capturados y los especímenes evaluados en el presente estudio, revelaron que *C. obsoletum* presenta la estrategia básica compleja. Por otro lado, Pyle (1997a) registra también esta estrategia para *C. imberbe*. Más aún, este patrón de muda es común entre los tiránidos de las zonas tropicales y templadas (Pyle, 1997a; Burton, 2002; Howell et al., 2003; Pyle et al., 2004; Wolfe et al., 2009a; Ryder y Wolfe, 2009; Howell, 2010; Gómez et al., 2012).

Por lo que se refiere a las extensiones de muda, *C. obsoletum* presentó la extensión completa para las mudas pre-básicas y las extensiones parcial e incompleta para la muda pre-formativa. La extensión completa en las mudas pre-básicas ocurre en todas las aves paseriformes a los que se les conoce la extensión de estas mudas (Ryder y Wolfe, 2009; Hernández, 2012). Por otro lado, la presencia de dos extensiones de muda, parcial e incompleta, para la muda pre-formativa ha sido registrado también en otros tiránidos como *Elaenia frantzii* (Gómez et al., 2012), *Anairetes parulus*, *Agriornis lividus* (Pyle et al., 2015) y en especies de otras familias (Elrod et al., 2011).

La existencia de dos extensiones de muda en una misma población puede estar asociada a la fecha de abandono del nido de los individuos (Elrod et al., 2011). En este sentido, varios estudios han revelado que individuos que nacen tardíamente mudan menos plumas (Michener y Michener, 1940; Mulvihill y Winstead, 1997; Pyle, 1997a; Bojarinova et al., 1999). De esta manera, posiblemente los individuos que realizan la muda pre-formativa de extensión parcial, nacieron después de los que presentan la extensión incompleta. No obstante, se requiere de mayores estudios para aseverar lo anterior. Más aún cuando los mecanismos responsables de este patrón sigue siendo poco conocidos (Elrod et al., 2011)

La extensión parcial involucró el reemplazo de las cobertoras secundarias mayores y plumas terciarias. Con respecto a la extensión incompleta, ésta comprendió el reemplazo de las primarias más distales al cuerpo y las secundarias más proximales. Este patrón denominado “excéntrico” (Jenni y Winkler, 1994), ha sido registrado en muchos tiránidos de América del Norte en su primer año de vida (Pyle, 1998), así como también en América del Sur (Pyle et al., 2015). El reemplazo de las primarias más externas se debe a que estas plumas juegan el rol más importante en el desarrollo del vuelo (Jenni y Winkler, 1994) y al mismo tiempo se desgastan más que las primarias internas (Langston y Rohwer, 1995).

En cuanto a los especímenes de colección, solo se registró la extensión parcial para la muda pre-formativa, esto podría deberse a la dificultad en la evaluación del estado de las plumas remeras en pieles conservadas tradicionalmente, cuyas alas no se encuentran desplegadas. Sin embargo, no se debe descartar que existan variables ecológicas que podrían estar cambiando la extensión de la muda a nivel poblacional (Howell et al., 2003).

En efecto, la variabilidad de las extensiones de muda en la familia Tyrannidae ocurre incluso dentro de géneros y especies (Burton, 2002; Gómez, 2012). Pyle (1997a) registra la extensión completa para la muda pre-formativa en *C. imberbe*. Esta especie es nativa de América Central y sur de América del Norte. Por lo que se recomienda que la documentación de los patrones de muda de las aves de las zonas templadas sea tomada como marco para la comprensión de los patrones en las aves tropicales (Ryder y Durães, 2005), más no asumir que por afinidades taxonómicas compartirán el mismo reemplazo de

las plumas (Howell et al., 2003). Lo cual, sugiere una posible influencia adaptativa en el fenómeno de la muda.

Generalmente se cree que la extensión de la muda está afectada por factores genéticos, climáticos y biológicos (Gómez et al., 2012). En este sentido, se ha sugerido que las mudas excéntricas ocurren en especies que están más expuestas a la radiación solar o que sufren un mayor desgaste de las plumas debido a un entorno hostil (Dwight, 1900; Jenni y Winkler, 1994). Además, por lo general, aves de hábitats más extremos realizan mudas pre-formativas más extensas (Pitelka, 1951; Pyle y Kayhart, 2010). Por último, no se registró la muda pre-alterna en *C. obsoletum*. Si bien es cierto, esta muda ocurre en varios géneros de esta familia, aún permanece sin documentar para muchos tiránidos tropicales (Ryder y Wolfe, 2009; Gómez et al., 2012; Pyle et al., 2015).

Además de las características del plumaje existen criterios alternos que pueden ser utilizados en conjunto para la determinación de la edad, como es el caso de la osificación del cráneo. Los resultados obtenidos sostienen que no existen diferencias estadísticas de este carácter referente a la edad. Esto se ve reflejado en la gran variabilidad entre los porcentajes de osificación y las edades. Todos los individuos en plumaje juvenil capturados presentaron más del 90 por ciento del cráneo osificado. Además, el 33 por ciento de los individuos en muda pre-formativa alcanzaron el máximo grado de osificación y el 67 por ciento de los individuos capturados y especímenes evaluados en plumaje formativo culminaron el proceso de osificación. Estos resultados se pueden interpretar de tres formas: a) la tasa de osificación es rápida, b) los individuos en plumaje juvenil capturados tienen más edad, en comparación a otros que recién han adquirido este plumaje y c) la tasa de la muda pre-formativa es acelerada.

Cabe destacar, que se descarta la hipótesis que la tasa de osificación es rápida para la especie, puesto que se registraron también individuos adultos con algunas “ventanas” o áreas sin osificar. Este patrón de desarrollo craneal retardado ha sido reportado para otros miembros de la familia Tyrannidae (Miller, 1963; Grant, 1966; McNeil y Martinez, 1967; Johnson, 1963; Johnson, 1965; Johnson, 1974; Pyle et al., 2015; Johnson y Wolfe, 2017). Algunos

autores proponen que la retención de áreas no osificadas del cráneo representa una ventaja adaptativa. En particular, para ciertas especies de vuelo rápido o hábitos de buceo que están sujetos a una rápida desaceleración o, en la reducción de la tensión y las fuerzas de compresión en el cráneo en el proceso de la alimentación (Harrison y Harrison, 1949). No obstante, otros autores niegan dicha función adaptativa debido a que los individuos de algunas especies eventualmente completan el proceso de neumatización en lugar de aun retener dichas ventanas (Selander, 1964; Grant, 1966). Por lo que, Johnson (1974) propone que la retención de áreas sin osificar más que por razones de ventaja adaptativa, reflejan tasas más lentas de maduración fisiológica general que obtienen ciertas especies en ciertas áreas.

La osificación del cráneo es una característica útil para la determinación de la edad cuando se conoce la velocidad y extensión a la que el cráneo osifica en cada especie, y de esta forma se relaciona con el tiempo y el estado del plumaje (Pyle, 1997a). Desafortunadamente, para muchas aves neotropicales no existe esta información. En este caso, aún falta determinar el tiempo que requiere los individuos adultos en completar la osificación.

Por otro lado, la determinación de la edad debe basarse también en una síntesis o combinación de todas las características disponibles sobre la especie, tales como las medidas morfométricas o diferencias en coloración en partes implumes del ave (Pyle, 1997a). Con respecto al análisis de los caracteres morfológicos, las pruebas estadísticas evidenciaron que no existen diferencias significativas en relación a la edad.

Entre las medidas lineales, la longitud del ala es el mejor predictor del tamaño corporal en especies paseriformes (Spencer, 1984; Gosler et al., 1998). Por lo que, esta medida suele estar correlacionada con la edad (Baumel, 1953; Butterfield, 1955; Baumel, 1957; Alatalo et al., 1984; Pyle, 1997a). No obstante, en este estudio no se encontraron diferencias significativas del ala en relación a las categorías de edad. Una posible explicación a ello, es que la relación entre el ala y la edad es menos marcada en especies que mudan sus primarias durante el primer ciclo de vida (Alatalo et al., 1984).

Asimismo, la medida de la longitud del tarso también ha sido correlacionada con el tamaño corporal de las aves (Freeman y Jackson, 1990; Moller et al., 2006; Pauliny et al., 2006). Sin embargo, en la mayoría de especies de las aves la osificación de los huesos de la “pierna” se completa a temprana edad (Strawin'ski, 1964; Smith y Zach, 1979; Senar y Pascual, 1997; Tellería et al., 2013). Por tal motivo, individuos jóvenes y adultos pueden presentar la misma longitud. En este estudio, esta medida no resultó significativa con relación a la edad.

La longitud del pico-narina obtuvo el mismo resultado que las demás medidas con respecto a la edad. Pese a que en otros grupos de aves no paseriformes, como las aves playeras, se han detectado diferencias de esta medida en relación a la edad (Serra y Rusticali, 1998; Meissner y Górecki, 2006). Este panorama no es compartido para aves paseriformes. Sin embargo, Botero-Delgadillo (2010) demostró que otra medida del pico, como es la altura, es un carácter clave para determinar la edad en el Mosquero Violáceo (*Mionectes olivaceus*). Cabe destacar que tanto el alto como el ancho del pico están relacionados con el manejo de presas móviles en aves insectívoras (Tellería et al., 2013). Por lo que, estas medidas podrían presentar una mayor correlación con las categorías de edad, en comparación a la longitud del pico-narina para este grupo de aves.

La cola en las aves desempeña un papel aerodinámico de mantenimiento de la estabilidad y equilibrio durante el vuelo (Thomas, 1996). Este carácter ha sido relacionado con el sexo, especialmente por representar una característica ornamental en los individuos machos (Bergerud et al., 1963). Así como también con la edad en rapaces y golondrinas (Mueller et al., 1976; Moller 1994; Moller y De Lope, 2002). Pese a ello, la longitud de la cola de *C. obsoletum* no presentó correlación con la edad.

Por otro lado, el peso tampoco resultó significativo con respecto a la edad. Por lo general, esta medida es en extremo variable en las aves (Perrins, 1964), puesto que fluctúa dependiendo de la estación, hora del día y disponibilidad de alimento (Beintema y Visser, 1989; Freeman y Jackson, 1990), si el ave está mudando o en reproducción (North American Banding Council, 2001). Por lo que, más bien es un indicador cuantificable de la condición del individuo (Gosler et al., 1998; North American Banding Council, 2001).

Por último, en cuanto a la coloración en áreas implumes del ave en relación a la edad, individuos en el primer año no presentaron diferencias marcadas en cuanto al color del pico, por lo que éste no fue un carácter de diferenciación con respecto a los individuos adultos. No obstante, sí se observaron ligeras diferencias sobre la coloración del iris, cambiando de marrón oscuro o marrón grisáceo en individuos en plumaje juvenil y formativo, a marrón oscuro rojizo en individuos en plumaje básico definitivo.

Si bien no se registró un claro contraste entre la coloración del iris en individuos en plumaje juvenil y formativo, esto podría deberse a una diferencia en el tiempo de variación del color entre sexos, como ha sido registrado en otras especies. Por lo general, los individuos machos cambian el color del iris a una edad más temprana que las hembras (Newton y Marquiss, 1982; Nelson, 1983; Scholten, 1999; Bortolotti et al., 2003). No obstante, para aseverar lo anterior para *C. obsoletum*, se requiere analizar el tiempo de variación del color en individuos cuyo sexo se conozca. Por otro lado, cabe resaltar que la tonalidad rojiza adquirida en los individuos en plumaje básico definitivo ha sido registrada también para otras especies de aves (Snyder y Snyder 1974; Scholten, 1999; Bortolotti et al., 2003; Díaz, 2015; Mandujano, 2016).

Para la mayoría de las aves, poco se sabe sobre el patrón y la importancia de la variación intraespecífica en el color de iris (Bortolotti et al., 2003). Aun cuando estos cambios de coloración se han registrado en varios grupos (Balph, 1975; Scholten, 1999) e incluso han sido correlacionados con la edad de los individuos (Selander, 1958; Hardy, 1973; Snyder y Snyder, 1974; Eddleman y Knopf, 1985; Sweijd y Craig, 1991; Hudon y Muir 1996; Rosenfield y Bielefeldt, 1997; Bortolotti et al., 2003; Díaz, 2015; Mandujano, 2016).

La razón por la cual esta diferenciación se origina aún sigue sin ser explicada satisfactoriamente (Bortolotti et al., 2003). Varios autores han especulado que el color del iris podría tener una función social, ya sea en comportamientos de cortejo (Goodwin, 1966), de alimentación (Snyder y Snyder, 1974) y éxito reproductivo (Snyder y Snyder, 1974). También, se ha sugerido que las aves con iris oscuros son capaces de obtener imágenes con mayor precisión que las que presentan iris de colores claros (Burt, 1981). Sin embargo, aún

no se cuenta con los datos o análisis suficientes para respaldar tal afirmación. Es claro, que los factores que regulan la coloración del iris no son inmediatamente evidentes, por lo que este carácter debe ser monitoreado durante un largo período para determinar los mecanismos que lo controlan (Scholten, 1999).

V. CONCLUSIONES

1. Este estudio ha permitido describir los patrones de muda e identificar los principales criterios para la determinación de la edad de *Camptostoma obsoletum*.
2. *Camptostoma obsoletum* presentó el plumaje juvenil para la categoría de edad “FCJ”, los plumajes juvenil y formativo para la categoría de edad “FCF” y el plumaje básico definitivo para la categoría “DCB”.
3. *Camptostoma obsoletum* presentó la Estrategia Básica Compleja.
4. El grado de osificación y las medidas morfológicas no presentaron una asociación estadística significativa con la edad en *Camptostoma obsoletum*.
5. *Camptostoma obsoletum* presentó cambios de coloración del iris con respecto a las categorías de edad.
6. La coloración del pico de *Camptostoma obsoletum* no varió con respecto a la categorías de edad.

VI. RECOMENDACIONES

- Se recomienda evaluar otras medidas morfológicas como el culmen expuesto, ancho y alto del pico con respecto a las categorías de edad.
- Investigar si la fecha de nacimiento de los individuos presenta relación con las extensiones parcial e incompleta para la muda pre-formativa.
- Se recomienda determinar el tiempo que requiere los individuos adultos en completar la osificación.
- Se sugiere analizar si existen diferencias en cuanto al plumaje y medidas morfológicas con respecto al sexo.
- Estudiar si existen diferencias en cuanto al tiempo de variación de coloración del iris entre individuos machos y hembras.
- Es posible que las estrategias de muda, extensiones de muda y medidas morfológicas puedan variar a nivel de subespecies o a nivel poblacional para *Camptostoma obsoletum*. Por lo que, se recomienda intensificar las investigaciones en otras partes del Perú

VII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. ALATALO, R. V; GUSTAFSSON, L; LUNDBERG, A. (1984). Why do young passerine birds have shorter wings than older birds? *Ibis* 126(1). 410–415.
2. ARNAU, J. (2001). Diseños de series temporales: técnicas de análisis. Ed. Universitat Barcelona. Vol. 46. 434 pp.
3. BALBONTÍN, J; MOLLER, A. P; HERMOSELL, I. G; MARZAL, A; REVIRIEGO, M; DE LOPE, F. (2012). Geographical variation in reproductive ageing patterns and life-history strategy of short-lived passerine bird. *Journal of Evolutionary Biology* 25(11). 2298-2309.
4. BALPH, M.H. (1975). Development of young Brewer's blackbirds. *Wilson Bull* 87(1). 207–230.
5. BATISTA, M; MARINI, M. A. (2012). Timing, duration, and intensity of molt in birds of a netropical savanna in Brazil. *The Condor* 114(3). 435-448.
6. BAUMEL, I. I. (1953). Individual variation in the White-necked Raven. *Condor* 55(1). 26-32.
7. BAUMEL, I. I. (1957). Individual variation in the Fish Crow. *Auk*, 74(1). 73-78.
8. BAYNE, E. M; HOBSON, K. A. (2002). Annual survival of adult american redstarts and ovenbirds in the southern boreal forest. *The Wilson Bulletin* 114(3). 358-367.

9. BEINTEMA, A. J; VISSER, G. H. (1989). Growth parameters in chicks of charadriiform birds. Breeding ecology of Meadow birds (charadriiformes); Implications for conservation and management, 57 pp.
10. BENNUN, L. 2002. Conserving bird biodiversity: The interface between research, education and training. Norris, K. & D. J. Pain (eds). Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK, pp. 224–245.
11. BERGERUD, A. T; PETERS, S. S; McGRATH, R. (1963). Determining Sex and Age of Willow Ptarmigan in Newfoundland. McGrath The Journal of Wildlife Management 27(4). 700-711.
12. BERTELLOTTI, M; YORIO, P. (2000). Age-related feeding behaviour and foraging efficiency in Kelp Gulls *Larus dominicanus* attending coastal trawlers in Argentina. Ardea 88(2). 207-214.
13. BEZZEL, E. (1985). Birdlife in intensively used rural and urban environments. Ornis Fenn. 62(1). 90–95.
14. BIRDLIFE INTERNATIONAL (BLI). (2017). Species factsheet: *Camptostoma obsoletum* (en línea). Consultado: 08 mar. 2018. Disponible en: <http://www.birdlife.org>
15. BLAIR, R. B. (1996). Land use and avian species diversity along an urban gradient. Ecol. Appl. 6, 506–519.
16. BOJARINOVA, J; LEHIKOINEN, E; EEVA, T. (1999). Dependence of Postjuvenile Molt on Hatching Date, Condition and Sex in the Great Tit. Journal of Avian Biology 30(4): 437-446.
17. BORTOLOTTI, G. R; SMITS, J. E; BIRD, D. M. (2003). Iris Colour of American Kestrels Varies with Age, Sex, and Exposure to PCBs. Physiological and Biochemical Zoology 76(1). 99-104.

18. BOTERO-DELGADILLO, E. (2010). Criterios morfométricos y cualitativos de la determinación de la edad y el sexo en *Mionectes olivaceus* (Tyrannidae). *Hornero* 25(1). 9-16.
19. BOTERO-DELGADILLO, E; BAYLY, N; GÓMEZ, 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). 1-7.
20. BRIDGE, E. S. (2011) Mind the gaps: what's missing in our understanding of feather molt. *The Condor* 113(1): 1-4.
21. BROWN, D. R; STRONG, C. M; STOUFFER, P. (2002). Demographic Effects of Habitat Selection by Hermit Thrushes Wintering in a Pine Plantation Landscape. *The Journal of Wildlife Management* 66 (2). 407-416.
22. BURGER, J. (1987). Foraging efficiency in gulls: a congeneric comparison of age differences in efficiency and age of maturity. *Stud. in Avian Biology* 10(1). 83-90.
23. BURTON, K. M. (2002). Primary-covert replacement in the Eastern Wood-pewee. *North American Bander.* 27(1). 12-14.
24. BURTT E.H., JR. (1981). The adaptiveness of animal colors. *BioScience* 31(1). 723-729.
25. BUTTERFIELD, A. (1955). The measurements of the Blackbird. *Fair Isle Bird Observatory Bull.* 2(7). 295-297.
26. CARRIKER, JR. M. A. (1933). Descriptions of New Birds from Peru, with Notes on Other Little-Known Species. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 85 (1). 1-38.
27. CHACE J.F; WALSH, J. J. (2006). Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape Urban Planning* 74(1): 46-69.

28. CLEWLEY, G. D; ROBINSON, R. A; CLARK, J. A. (2018). Estimating mortality rates among passerines caught for ringing with mist nets using data from previously ringed birds. *Ecology and Evolution*. 9 pp.
29. COHEN, E. B; LINDELL, C. A. (2004). Survival, hábitat use, and movements of fledgling White-throated Robins in a Costa Rica agricultural landscape. *The Auk* 121(1). 404–414.
30. DALGARD, P. (2008). *Introductory Statistics with R*. Ed. Springer Science y Business Media. 2 ed. 364 pp.
31. DAVIS, D. (1971). Breeding and molt schedules of the Rufous-collared Sparrow in coastal Peru. *The Condor* 73(1). 127–136.
32. DE ARAUJO, H. F. P; VIEIRA-FILHO, A. H; DE V. BARBOSA, M. R; DINIZ-FILHO, J. A. F; CARDOSO DA SILVA, J. M. (2017). Passerine phenology in the largest tropical dry forest of South America: effects of climate and resource availability. *Emu Austral Ornithology* 117(1). 78-91.
33. DESANTE, D. F; NOTT, M. P; O’GRADY, D. R. (2001). Identifying the Proximate Demographic Cause(s) of the Population Change by Modeling Spatial Variation in Productivity, Survivorship, and Population Trends. *Ardea* 89(1). 185-208.
34. DESANTE, D. F; SARACCO, J; PYLE, P; KASCHUBE, D; CHAMBERS, K. (2008). Integrating the MAPS Program into Coordinated Bird Monitoring in the Northeast (U.S. Fish and Wildlife Service Region 5. Point Reyes Station, California: The Institute for Bird Populations. 105 pp.
35. DESROCHERS, A. (1992). Age and foraging success in European blackbirds: variation between and with individuals. *Animal Behaviour* 43(6). 885-894.
36. DÍAZ, O. A. 2015. Patrones de muda y Criterios de determinación de edad y sexo para la “Tangara azul y Amarilla” *Pipraeidea bonariensis* (AVES: THRAUPIDAE). Tesis

Lic. Universidad Nacional Federico Villareal. Facultad de Ciencias Naturales y Matemática. Lima, Perú. 80 pp.

37. DOUCET, SM; McDONALD, DB; FOSTER, MS; CLAY, RP. (2007). Plumage development and molt in Long tailed Manakins (*Chiroxiphia linearis*) variation according to sex and age. *Auk* 124(1). 29–43.
38. DUVAL, EH. (2005). Age-based plumage changes in the Lance-tailed Manakin: a two-year delay in plumage maturation. *Condor* 107(1). 915-920.
39. DWIGHT, J. Jr. (1900). The sequence of plumages and molts of the passerine birds of New York. *Ann. New York Acad. Sci.* 13(1). 73-360.
40. EBIRD. (2018). Mapa de distribución de *Camptostoma obsoletum*. (en línea). Consultado 09 mar. 2018. Disponible en: <https://ebird.org/map/sobtyr1?neg=true&env.minX=&env.minY=&env.maxX=&env.maxY=&zh=false&gp=false&ev=Z&mr=112&bmo=1&emo=12&yr=all&byr=1900&eyr=2018>
41. ECHEVERRY–GÁLVIS, M; CÓRDOBA–CÓRDOBA, S. (2008). Una visión general de la reproducción y muda de aves en el Neotrópico, *Ornitología Neotropical* 19 (Supl). 197-205.
42. EDDLEMAN, W.R; KNOPF, F. L. (1985). Determining age and sex of American coots. *J Field Ornithol* 56(1). 41–55.
43. ELROD, M. L; SEAVY, N. E; CORMIER, R. L; GARDALI, T. (2011). Incidence of eccentric molt in first-year Wrentis increases with fledge date. *J. Field Ornithol.* 82(3). 325-332.
44. FITZPATRICK, J; BATES, J; BOSTWICK, K; CABALLERO, I; CLOCK, B; FARNSWORTH, A; HOSNER, P; JOSEPH, L; LANGHAM, G; LEBBIN, D; MOBLEY, J; ROBBINS, M; SCHOLES, E; TELLO, J; WALTHER, B; ZIMMER,

- K. (2004). Family Tyrannidae. In Handbook of the Birds of the World. (J. Del Hoyo, A. Elliot, & D. Christie, Eds.). Lynx Editions, Vol 9. pp. 170-463.
45. FORSLUND, P; PÄRT, T. (1995). Age and reproduction in birds — hypotheses and tests. *Trends in Ecology & Evolution* 10(9). 374-378.
 46. FOSTER, M. S. (1975). The overlap of molting and breeding in some tropical birds. *The Condor* 77 (1). 304-314.
 47. FREEMAN, S; JACKSON, W. M (1990). Univariate metrics are not adequate to measure avian body size. *Auk* 107(1). 69-74.
 48. FREILE, J. F. GREENEY, H. F. BONACCORSO, E. (2011). Current Neotropical ornithology: Research progress 1996-2011. *The Condor: Ornithological Applications* 116(1).84–96.
 49. GINN, H. B. MELVILLE, D. S. (1983). Moults in birds. BTO guide 19. British Trust for Ornithology, Tring. 112 pp.
 50. GISPERT, C. (1992). Aves: guías visuales océano. Ed. Oceano. España. 318 pp.
 51. GLYNN, J. V. (2008). Avian Species Abundance and Richness in a Variably Urbanised Landscape in Wellington City, New Zealand. Thesis for the degree of Master. Victoria University of Wellington.
 52. GÓMEZ, C; BOTERO-DELGADILLO, E; BAYLY, N; MORENO, M; PÁEZ, C. (2012). Documentando estrategias de muda en aves neotropicales: Ejemplos de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Ornitología Neotropical* 23(1). 129-138.
 53. GOODWIN, D. (1966). The bowing display of pigeons in reference to phylogeny. *Auk* 83(1). 117–123.
 54. GOSLER, A. G; GREENWOOD, J. J. D; BAKER, J.K; DAVIDSON, N.C. (1998). The field determination of body size and condition in passerines: a report to the British Ringing Committee, *Bird Study*, 45(1). 92-103.

55. GRANT, P. R. (1966). Retarded or arrested cranial development in a Mexican passerine, *Myiopagis viridicata* (Vieillot). *Amer. Midl. Naturalist* 75(1). 142-149.
56. GREENBERG, R; GRADWOHL, J. (1997). Territoriality, adult survival, and dispersal in the Checker-throated Antwren in Panama. *Journal of Avian Biology* 28(1). 103–110.
57. GREIG S; COULSON, J.C; MONAGHAN, P. (1983). Age-related differences in foraging success in the Herring Gull *Larus argentatus*. *Animal Behaviour*. 31(1). 1237-1243.
58. GROVES, S. (1978). Age-related differences in Ruddy Turnstone foraging and aggressive behavior. *The Auk* 95(1). 95-103.
59. GUEVARA, D. (2012). Avifauna del vivero forestal de la Universidad Nacional Agraria La Molina. *Xilema* 25(1). 83-87.
60. GUILHERME, E; SANTOS, M. P. D. (2009). Birds associated with bamboo forests in eastern Acre, Brazil. *Bull* 129(4). 229-240.
61. HARDY, J. W. (1973). Age and sex differences in the black-and-blue jays of middle America. *Bird Banding* 44(1). 81-90.
62. HARRISON, J. G; HARRISON, D. L. (1949). Some developmental peculiarities of the skulls of birds and bats. *Bull. Brit. Ornithol. Club* 69(1). 61-70.
63. HERNÁNDEZ, A. (2012). Molt patterns and sex and age criteria for selected landbirds of southwest Colombia. *Ornitologia Neotropical* 23(1). 215–223.
64. HILTY, S. L. (2003). *Birds of Venezuela*. 2 ed. Princeton University Press.
65. HOHTOLA, E. (1978). Differential changes in bird community structure with urbanization: A study in Central Finland. *Ornis Scand.* 9(1). 94–100.

66. HOWELL, S. N. G. (2010). Molt in North American Birds. Peterson Reference Guide Series. EE.UU. 260 pp.
67. HOWELL, S; CORBEN, C; PYLE, P; ROGERS, D. (2003). The first basic problem: a review of molt and plumage homologies. *The Condor* 105(1). 635–653.
68. HUDON, J. MUIR, A. D. (1996). Characterization of the reflective materials and organelles in the bright irides of North American blackbirds (Icterinae). *Pigm Cell Res* 9 (1). 96–104.
69. HUGHES, R. A. (1991). Las aves de la Provincia de Islay. *Bol. Lima* 75(1). 47-54.
70. HUMPHREY, P. S; PARKES, K. C. (1959). *An Approach to the Study of Molts and Plumages*. 31 pp.
71. HUMPHREY, P. S; PARKES, K. C. (1963). Comments on the Study of Plumage Succession. *The Auk* 80 (4). 496-503.
72. JENNI, L; WINKLER, R. (1994). *Moult and Ageing of European Passerines*. Academic Press, London, UK.
73. JOHNSON, N. K. (1963). Biosystematics of sibling species of flycatchers in the *Empidonax hammondii-oberholseri-wrightii* complex. *Univ. California Publ. Zool.* 66(1). 79-238.
74. JOHNSON, N. K. (1965). The breeding avifaunas of the Sheep and Spring Ranges in southern Nevada. *Condor* 67(1). 93-124.
75. JOHNSON, N. K. (1974). Molt and Age Determination in Western and Yellowish Flycatchers. *The Auk*. 91(1). 111-131.
76. JOHNSON, E. I; WOLFE, J. D; RYDER, T. B; PYLE, P. (2011). Modifications to a molt-based ageing system proposed by Wolfe *et al.* (2010). *Journal of Field Ornithology*. 82(4). 422–424.

77. JOHNSON, E. I. WOLFE, J. D. (2017). Molt in Neotropical Bird: Life History and Aging Criteria. CRC Press. 400 pp.
78. JONES, J; BARG, J. J; SCOTT T; VEIT, M. L. ROBERTSON, R. J. (2004). Minimum estimates of survival and population growth for Cerulean Warblers (*Dendroica cerúlea*) breeding in Ontario, Canada. *The Auk* 121(1). 15–22.
79. KESKIN, S. (2006). Comparison of Several Univariate Normality Tests Regarding Type I Error Rate and Power of the Test in Simulation Based Small Samples. *Journal of Applied Science Research* 2(5). 296-300.
80. KETTERSON, E. D; NOLAN, V. (1983). The Evolution of Differential Bird Migration. In: Johnston R.F. (eds) *Current Ornithology*. *Current Ornithology*, vol 1. Springer, Boston, MA
81. KING, J. R. (1972). Postnuptial and Postjuvenile Molt in Rufous-Collared Sparrows in Northwestern Argentina. *The Condor* 74(1). 5-16.
82. KJELLÉN, N. (1992). Differential Timing of Autumn Migration between Sex and Age Groups in Raptors at Falsterbo, Sweden. *Scandinavian Journal of Ornithology* 23(4). 420-434.
83. LANCASTER R.K; REES, W. E. (1979). Bird communities and the structure of urban habitats. *Can. J. Zool.* 57(1).2358–2368.
84. LANGSTON, N., ROHWER, S. (1995). Unusual patterns of incomplete primary molt in Laysan and Black-footed Albatrosses. *The Condor*, 97(1). 1–19.
85. LÉVY, J-P; VARELA, J. (2006). Modelización con estructuras de covarianzas en Ciencias Sociales: temas esenciales, avanzados y aportaciones especiales. Ed. Netbiblo. 544 pp.
86. MALLET-RODRIGUES, F. (2005). Molt-Breeding cycle in passerines from a foothill forest in southeastern Brazil, *Revista Brasileira de Ornitología* 13 (2). 155-160.

87. MANDUJANO, J. R. (2016). Patrones de muda de *Zonotrichia capensis* (Muller, 1776) (AVES: EMBEREZIDAE) en el bosque montano tropical de la provincia de Huarochirí– departamento de Lima. Tesis para optar el título profesional de Biólogo. Universidad Nacional de la Amazonía Peruana. Facultad de Ciencias Biológicas. 73 pp.
88. MARQUES-SANTOS, F. BRAGA, T.V WISCHHOFF, U. ROPER, J.J. (2015). Breeding biology of passerines in the Subtropical Brazilian Atlantic Forest. *Ornitologia Neotropical* 26(1). 363–374.
89. MARTIN, K. (1995). Patterns and Mechanisms for Age-dependent Reproduction and Survival in Birds. *Integrative and Comparative Biology* 35(4). 340-348.
90. MARZLUFF, J. M. (2001) Worldwide urbanization and its effects on birds. *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World* (eds J.M. Marzluff, R. Bowman y R. Donnelly), pp. 19–47. Kluwer Academic Press, Dordrecht, the Netherlands.
91. McNEIL, R; MARTINEZ, A. (1967). Retarded or arrested cranial development in *Myiornis ecaudatus*. *Wilson Bull.* 79(1). 343-344.
92. MEISSNER, W; GÓRECKI, D. (2006). Biometrics and body mass variation of Curlew Sandpiper *Calidris ferruginea* caught on the Puck Bay coast, Poland, during southward migration. *International Wader Studies* 19(1). 125–129.
93. MELLES, S; GLENN, S; MARTIN, K. (2003). Urban bird diversity and landscape complexity: Species–environment associations along a multiscale habitat gradient. *Conservation Ecology* 7(1): 5.
94. MENDES, M; PALA, A. (2003). Type I Error Rate and Power of Three Normality Tests. *Pakistan Journal of Information and Technology* 2(2). 135-139.
95. MICHENER, J. R. (1953). Molt and variations in plumage pattern of mockingbirds at Pasadena, California. *Condor* 55(1). 75–89.

96. MICHENER, H; MICHENER, J. R. (1940). The molt of House Finches of the Pasadena region, California. *Condor* 42(1). 140–153.
97. MILLER, A. H. (1962). Bimodal occurrence of breeding in an equatorial sparrow. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 48(1). 396-400.
98. MILLER, A. H. (1963). Seasonal activity and ecology of the avifauna of an American equatorial cloud forest. *Univ. California Publ. Zool.* 66(1). 1-78.
99. MITRUS, C. (2004). No effect of age of males on reproductive success of the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Folia zoologica*, 53(3). 319–328.
100. MOHD, N; WAH, B. (2011). Power Comparisons of Shapiri-Wilk, Kolmogorov-Smirnov, Lilliefors and Anderson-Darling Tests. (2011). *Journal of Statistical Modeling and Analytics* 2(1). 21-33.
101. MOLLER, A.P. (1994). *Sexual Selection and the Barn Swallow*. Oxford University Press, Oxford. 359 pp.
102. MOLLER, A. P; DE LOPE, F. (2002). Senescence in a short-lived migratory bird: age-dependent morphology, migration, reproduction and parasitism. *Journal of Animal Ecology* 68(1). 163-171.
103. MOLLER, A. P; CHABI, Y; CUERVO, J. J; DE LOPE, F; KILPIMAA, J; KOSE, M; SCHIFFERLI, L. (2006). An analysis of continent-wide patterns of sexual selection in a passerine bird. *Evolution*, 60(4). 856-868.
104. MONGAY, C. (2005). *Quimiometría*. Universitat de València. Vol. 82. pp. 424.
105. MORENO, 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 Mag. Universidad del Tolima, Colombia. 128 pp.

106. MOORE, F; MABEY, S; WOODREY, M. (2003). Priority access to food in migratory birds: age, sex and motivational asymmetries. *Avian migration* Springer, Berlin, Heidelberg. pp. 281-292.
107. MORENO-PALACIOS, M; LOSADA-PRADO, S; ECHEVERRY-GÁLVIS, M. (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(1). 421-431.
108. MUELLER, H. C; BERGER, D. D; ALLEZ, G. (1976). Age and sex variation in the size of goshawks. *Bird-banding*, p. 310-318.
109. MULVIHILL, R. S; WINSTEAD, R. L. (1997). Variation in the extent of the first prebasic wing molt of Dark-eyed Juncos. *Journal of Field Ornithology* 68. 183–199.
110. NORTH AMERICAN BANDING COUNCIL (NABC). (2001). *The North American Banders' Study Guide*. Point Reyes Station, Calif.: North American Banding Council. 160 pp.
111. Neotropical Birds (NB). (2010). Southern Beardless-Tyrannulet (*Camptostoma obsoletum*), Neotropical Birds Online (T. S. Schulenberg, Editor). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; retrieved from Neotropical Birds. Consultado 13 feb. 2017. Disponible en: http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p_p_spp=420521
112. NELSON, C.H. (1983). Eye-color changes in Barrow's Goldeneye and Common Goldeneye ducklings. *Wilson Bull.* 95(1). 482–488.
113. NEWTON, I; MARQUISS, M. (1982). Eye colour, age and breeding performance in Sparrowhawks *Accipiter nisus*. *Bird Study* 29(1). 195–200.
114. NOLAZCO, (2012). Diversidad de aves silvestres y correlaciones con la cobertura vegetal en parques y jardines de la ciudad de Lima. *Boletín UNOP* 7(1). [4-16](#).

115. PAULINY, A; WAGNER, R. H; AUGUSTIN, J; SZÉP, T; BLOMQUIST, D. (2006). Age-independent telomere length predicts fitness in two bird Species. *Molecular Ecology* 15(6). 1681-1687.
116. PERRINS, C. M. (1964). Weight. In *A New Dictionary of Birds* (ed. A. Landsborough Thomson), pp. 883-884. Nelson, London.
117. PITELKA, F. A. (1951). Speciation and ecologic distribution in American jays of the genus *Aphelocoma*. *Univ. California Publ. Zool.* 50(1). 195-464.
118. PLENGE, M. A. (2014). Bibliografía de las aves del Perú (en línea). Lima, Perú. Consultado 8 ago 2016. Disponible en: <http://www.candes.net/pdf/Bibliografia%20aves%20Peru%20%20Plenge%20V1.pdf>
119. PLENGE, M. A. (2017). Especies y subespecies de las aves del Perú Passeriformes: Suboscines. Parte 3 (en línea). Consultado: 09 mar. 2018. Disponible en <https://sites.google.com/site/boletinunop/subespecies>
120. PONCE, C. 2009. Programa Muda. Manual de trabajo. Comisión de Anilladores. Centro de Migración de Aves SEO/ BirdLife. 15 pp.
121. PYLE, P. (1997a.) Identification guide to North American birds, Part I. S. Howell; D. DeSante; R. Yunick; M, Gustafson. Slate Creek Press, Bolinas, California, USA. 728 pp.
122. PYLE, P. (1997b). Molt limits in North American Passerines. *North American Bird Bander* 22(1). 49–89. USA.
123. PYLE, P. (1998). Eccentric first-year molt patterns in certain tyrannid flycatchers. *Western Birds* 29(1). 29-35.
124. PYLE, P; HOWELL S. N. (1995). Flight-Feather Molt Patterns and Age in North American Woodpekers. *Journal of Field Ornithology* 66 (4). 564-581.

125. PYLE, P; MCANDREWS, A; VELÉZ, P; WILKERSON, R. L; SIEGEL, R. B; DESANTE, D. F. (2004). Molt patterns and age and sex determination of selected southeastern Cuban landbirds. *Journal of Field Ornithology* 75(1). 136–145.
126. PYLE, P; KAYHART, R. (2010). Replacement of Primaries during the Prealternate Molt of a Yellow Warbler. *North American Bird Bander* 35 (4). 178-181.
127. PYLE, P; ENGILIS, A; KELT, D. (2015). Manual para la Estimación de la Sexo y Edad de Aves Terrestres del Parque Nacional Bosque Fray Jorge y Chile Central, con Notas sobre Rangos de Distribución y Estación Reproductiva. Special Publication of the Occasional Papers of the Museum of Natural Science. 162 pp.
128. RADLEY, P; CRARY, A. L; BRADLEY, J; CARTER, C; PYLE, P. (2011). Molt Patterns, Biometrics, and Age and Gender Classification of Landbirds on Saipan, Northern Mariana Islands. *The Wilson Journal of Ornithology* 123(3). 588-594.
129. RALPH, C. J. (1971). An Age Differential of Migrants in Coastal California. *The Condor* 73(2). 243-246.
130. RALPH, C. J; GEUPEL, G. R; PYLE, P; MARTIN, T. E; DESANTE, D. F; MILÁ, B. (1996). Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-159. Albany, CA: Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, California, USA. 46 pp.
131. RAMÍREZ, G. M. (1995). Aspecto alimentario del INAM en Mérida. *Economía* 20(10). 87-114.
132. REESE, K; KADLEC, J. (1985). Influence of high density and parental age on the habitat selection and reproduction of Black-billed Magpies. *The Condor* 8(1). 96-105.
133. RHEINDT, F. A; NORMAN, J. A. CHRISTIDIS, L. (2008). Genetic differentiation across the Andes in two pan-Neotropical tyrant-flycatcher species. *Emu* 108(1). 261-268.

134. RIDGELY, R. S; TUDOR, G. (2009). *Field Guide to the Songbirds of South America: The Passerines*. University of Texas Press. EE. UU. 402 pp.
135. ROHWER, S; THOMPSON, C. W; YOUNG, B. E. (1992). Clarifying the Humphrey-Parkes Molt and Plumage Terminology. *The Condor* 94(1). 297-300.
136. ROSENFELD R.N; BIELEFELDT, J. (1997). Reanalysis of relationships among eye color, age and sex in the Cooper's hawk. *J Raptor Res* 31(1). 313–316.
137. ROWINSKI, K. (2011). *The joy of birding: A beginner's guide*. Skyhorse Publishing Inc. 240 pp.
138. RYDER, T. B; DURÃES, R. (2005). It's not easy being green: using molt limits to age and sex green plumage manakins (Aves: Pipridae). *Ornitología Neotropical* 16(1). 481–491.
139. 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). 1–18.
140. RYSER, F. A (1985). *Birds of the Great Basin: A Natural History*. University of Nevada Press. 604 pp.
141. SAAC (South American Classification Committee) (2018). *Species Lists of Birds for South American Countries and Territories*) v. 21 de junio de 2018. Consultado: 21 jun. 2018. Disponible en: <http://www.birdlife.org>
142. SANDERCOCK, B.K; BEISSINGER, S. R; STOLESON, S. H; MELLAND, R. R; HUGHES. C. R. (2000). Survival rates of a neotropical parrot: Implications for latitudinal comparisons of avian demography. *Ecology* 81(5). 1351–1370.
143. SARACCO, J. F; DESANTE, D. F; PHILIP, M; KASCHUBE, D. (2008). Using the MAPS and MoSI programs to monitor landbirds and inform conservation. *Proceedings of the Fourth International Partners in Flight Conference: Tundra to Tropics*. USA. pp. 651–658.

144. SCHOLTEN, C.J. (1999). Iris colour of Humboldt Penguins *Spheniscus humboldti*. *Marine Ornithology* 27(1). 187–194.
145. SCHULENBERG, T. S; STOTZ, D. F; LANE, D. F; O'NEILL, J. P; PARKER, T. A. III. (2010). *Birds of Peru*. Revised and updated. Princeton, NJ: Princeton University Press.
146. SELANDER, R. K. (1958). Age determination and molt in the Boat-tailed Grackle. *Condor* 60(1). 355-376.
147. SELANDER, R. K. (1964). Speciation in wrens of the genus *Campylorhynchus*. *Univ. California Publ. Zool.* 74(1). 1-305.
148. SENAR, J. C; PASCUAL, J. (1997). Keel and tarsus length may provide a good predictor of avian body size. *Ardea* 85(1). 269-274.
149. SENAR, J. C. (2004). *Mucho más que plumas*. Museu de Ciències Naturals. A. Omedes (ed.). Barcelona, España. 191 pp.
150. SERRA, L; RUSTICALI, R. (1998). Biometrics and moult of Grey Plover (*Pluvialis squatarola*) in northeastern Italy. *Vogelwarte* (39). 281-292.
151. SIBLEY, D. (2010G). *Aves, guía básica de identificación: La Muda*. Centro de Ornitología y Biodiversidad (trad.). Lima, Perú. pp. 82- 163. (Serie Biodiversidad Corbidi No. 2).
152. SNOW, D. W. (1976). The relationship between climate and annual cycles in the Cotingidae. *Ibis* 118(1). 366–401.
153. SNOW, D. W. SNOW, B. K. (1964) Breeding seasons and annual cycles of Trinidad Land-birds. *Zoologica* 49(1). 1-39.
154. SNYDER, N.F.R. SNYDER, H. A. (1974). Function of eye coloration in North American accipiters. *Condor* 76(1). 219–222.

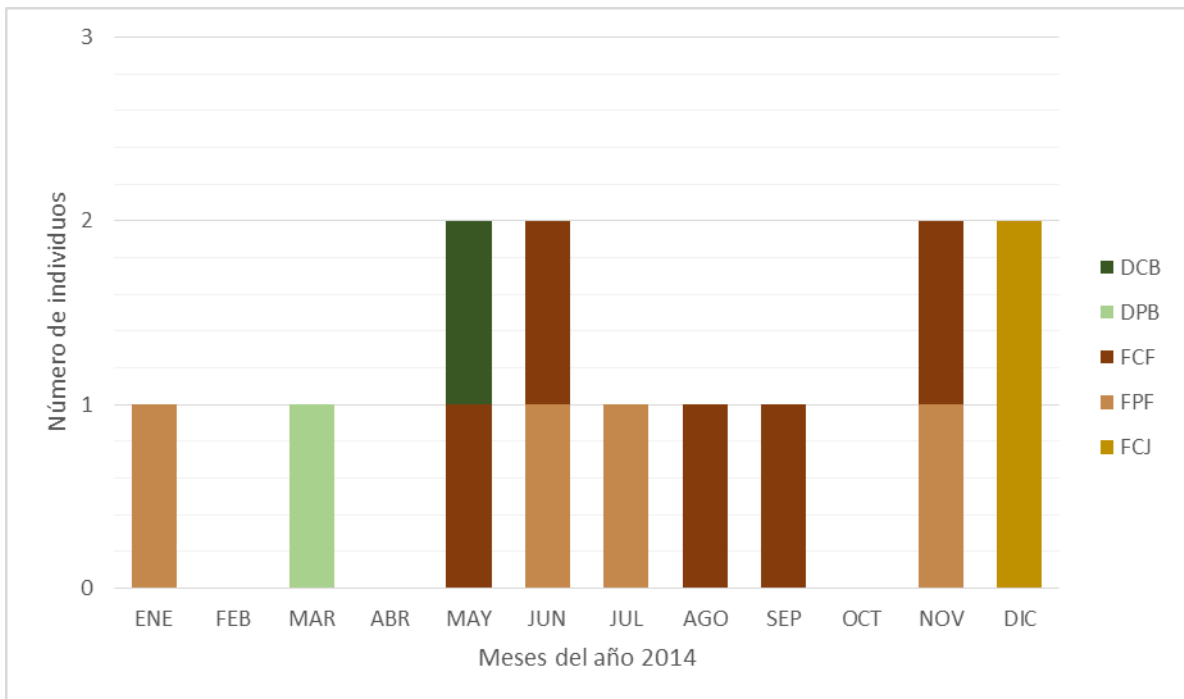
155. SOLANO-UGALDE, A. ARCOS-TORRES, A. GREENEY, H, F. (2007). Additional breeding records for selected avian species in northwest Ecuador. *Boletín SAO* 17(1). 17-25.
156. SPENCER, R. (1984) *The Ringer's Manual* (3rd Ed.). British Trust for Ornithology, Tring.
157. SPOTSWOOD, E. N; GOODMAN, K. R; CARLISLE, J; CORMIER, R. L; HUMPLE, D. L; ROUSSEAU, J; GUERS, S. L; BARTON, G. C. (2011). How safe is mist netting? *Methods in Ecology and Evolution*. 10 pp.
158. STRAWIN'SKI, S. (1964). Specificity of postembryonic evolution in birds. *Kosmos* 70(1). 416–427.
159. SWADDLE, J.O WITTER, M. S. (1997). The effect of molt on the flight performance, body mass, and behavior of European starlings (*Sturnus vulgaris*): an experimental approach. *Can. J. Zool.* 75(1). 1135- 1146.
160. SWEIJID, N; CRAIG, A. J. F. K. (1991). Histological basis of age-related changes in iris color in the African pied starling (*Spreo bicolor*). *Auk* 108(1). 53–59.
161. TELLERIA, J. L; DE LA HERA, I; PEREZ-TRIS, J. (2013). Morphological Variation as a Tool for Monitoring Bird Populations: A Review. *Ardeola* 60(2). 191-224.
162. TEMPLE, S A; WIENS, J. A. (1989). Bird populations and environmental changes: can birds be bio-indicators? *American Birds* 43(2). 260-270.
163. THOMAS, A. L. R. (1996). Why do Birds have Tails? The Tail as a Drag Reducing Flap, and Trim Control. *J. theor. Biol.* 183(1). 247-253.
164. THOMPSON, C. W; LEU, M. (1994). Determining homology of molts and plumages to address evolutionary questions: A rejoinder regarding emberizid finches. *The Condor* 96(1). 769-782.

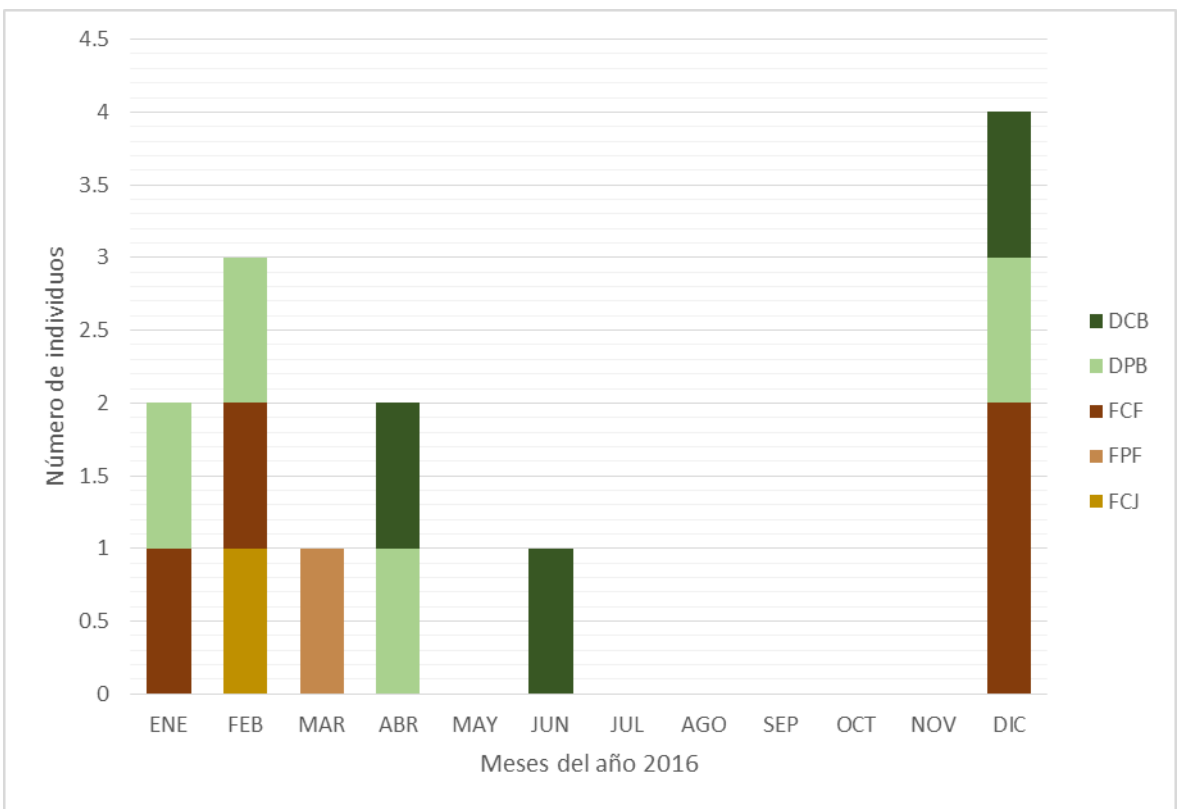
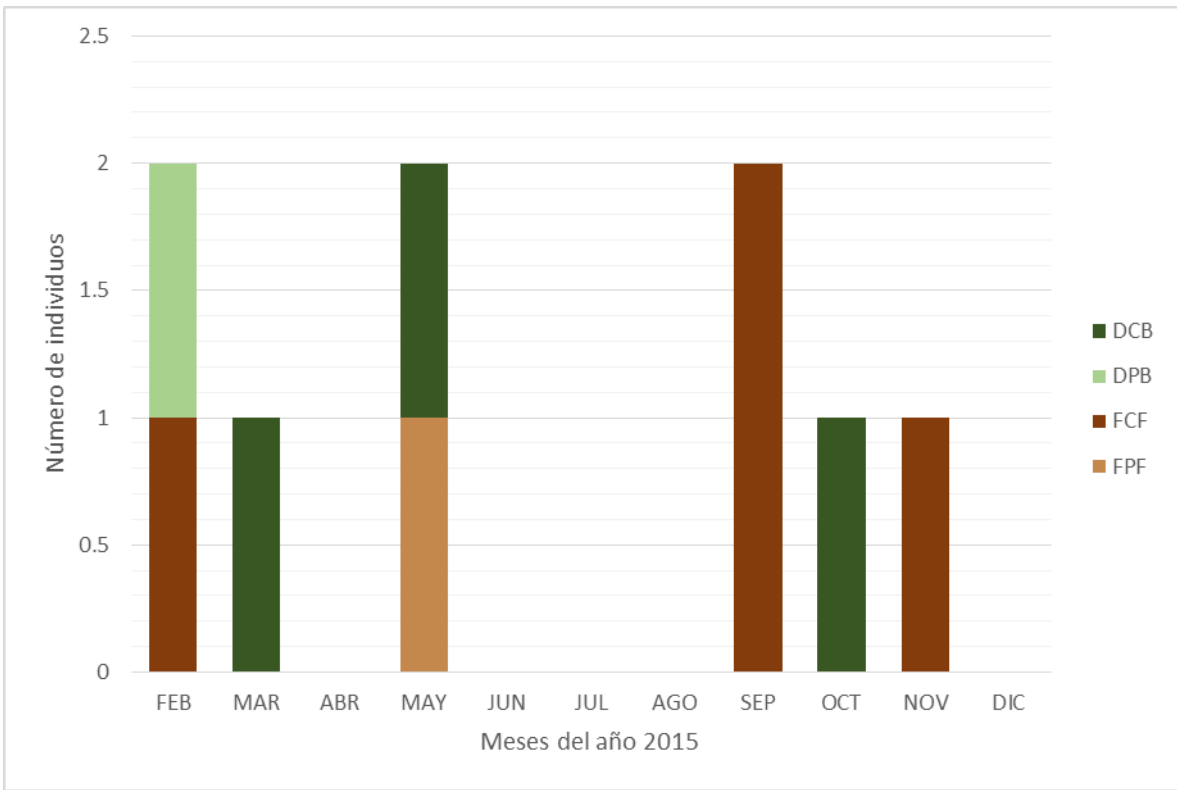
165. THOMSON, R. F; PÉREZ-GARCÍA, J.M; GOSLER, A. G. (2015). The color of the palate: an additional ageing criterion for the white-crested elaenia (*Elaenia albiceps*). *Ornitología Neotropical* 26(1). 289–294.
166. UNITED NATIONS (UN). (2010). Population Division of the Department of Economic and Social Affairs of the United Nations Secretariat. World Urbanization Prospects: The 2009 Revision. Highlights. New York: United Nations. Consultado: 25 jun. 2018. Disponible en: http://www.esa.un.org/unpd/wup/Documents/WUP2009_Highlights_Final.pdf
167. Villacorta, S; Chamba, G; Carlotto V; Fidel, L. (2006). Atlas ambiental de Lima Metropolitana: Mapas de susceptibilidad en el ordenamiento territorial, XIII. Congreso Peruano de Geología. Resúmenes Extendidos Sociedad Geológica del Perú pp. 171-174.
168. WAGNER, G. P (2007). The developmental genetics of homology. *Nature Reviews Genetics* 8(1). 473–479.
169. WEIMERSKIRCH, H. (1992). Reproductive Effort in Long-Lived Birds: Age-Specific Patterns of Condition, Reproduction and Survival in the Wandering Albatross. *Oikos* 64(3). 464-473.
170. WESTCOTT, D. A; SMITH, J. N. M. (1994). Behavior and Social Organization during the Breeding Season in *Mionectes oleagineus*, a Lekking Flycatcher. *The Condor* 96 (3). 672-683.
171. WOLFE, LL. (1969). Breeding and molting periods in a Costa Rican population of the Andean Sparrow. *Condor* 71(1). 212-219.
172. WOLFE, J. D; PYLE, P; RALPH, C.J. (2009a). Breeding seasons, molt patterns, and gender and age criteria for selected northeastern Costa Rica resident landbirds. *The Wilson Journal of Ornithology* 121(1).556–567.
173. WOLFE, J. D; CHANDLER, R. B; KING, D.I. (2009b). Molt patterns, age, and sex criteria for selected highland Costa Rica resident landbirds. *Ornitología Neotropical* 20(1). 1–9.

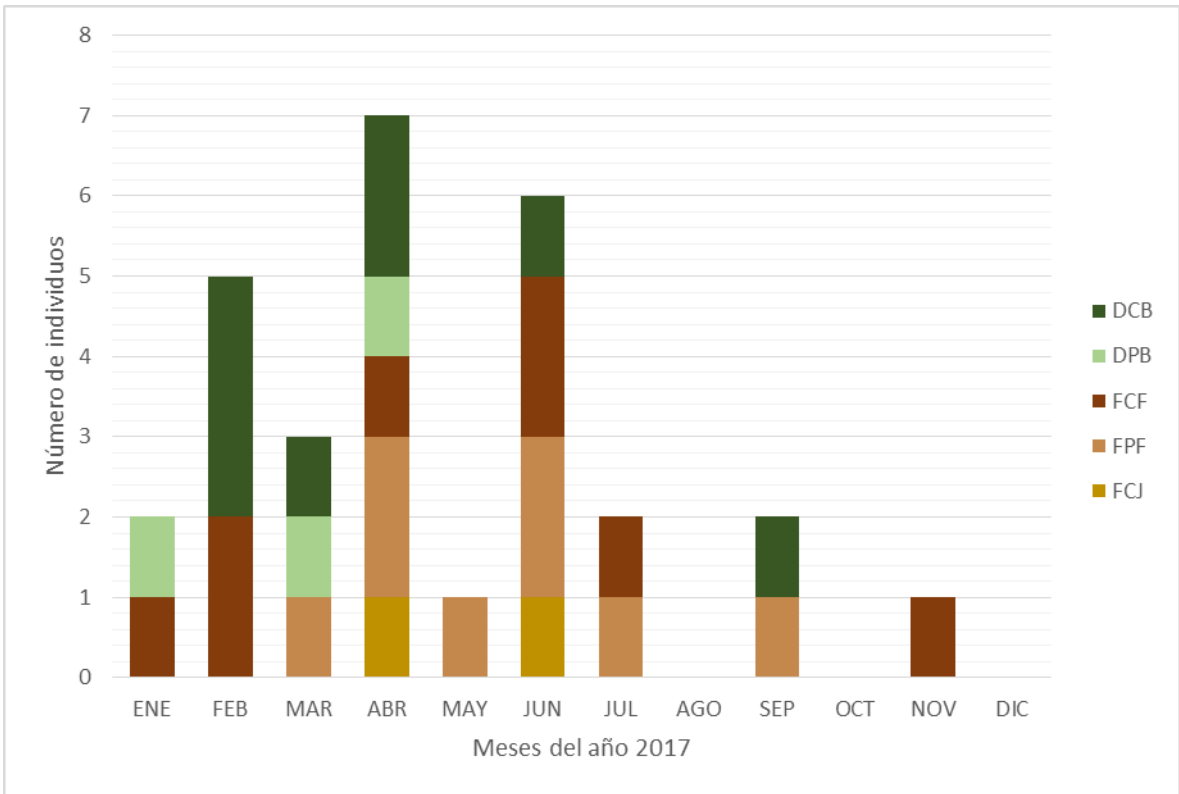
174. WOLFE, J. D; PYLE, P. (2012). Progress in our understanding of molt patterns in Central American and Caribbean landbirds. *Ornitología Neotropical* 23 (Supplement).169-175.
175. WOLFE, J. D; RYDER, T. B; PYLE, P. (2010). Using molt cycles to categorize the age of tropical birds: an integrative new system. *Journal of Field Ornithology*. 81(2). 186-194.
176. WOLFE, J. D; JOHNSON, E. O; TERRIL, R. S. (2014). Searching for consensus in molt terminology 11 years after Howell et al.'s "first basic problem". *The Auk* 131(1). 371-377.
177. ZAR, J. (1999). *Biostatistical analysis*. 4 ed. New Jersey, Prentice Hall. 663 pp.
178. ZERDA, E. RODRÍGUEZ, P. SNOW, D. (1986). Periodos de muda del Copetón (*Zonotrichia capensis*) en el Jardín Botánico de Bogotá, Colombia. *Perez-Arbelaezia* 1(1). 371-376.
179. ZIMMER, J. T. (1941). *Studies of Peruvian Birds*. N°XXXVII. The genera *Sublegatus*, *Phaeomyias*, *Camptostoma*, *Xanthomyias*, *Phyllomyias* and *Tyranniscus*. *American Museum Novitates*. 26 pp.

VIII. ANEXOS

Anexo 1. Frecuencia relativa de las categorías de edad de los individuos capturados desde el año 2014 hasta el año 2017.







Anexo 2. Formato de campo para procesamiento de individuos capturados. Frente



PROGRAMA DE ANILLAMIENTO CORBIDI

Operador

Departamento

Año

Anillo

CÓDIGO
 N=Anillo Nuevo
 R=Recaptura
 U=No anillado
 D=Destruído
 P=Perdido
 C=Cambiado

EDAD
 L= Local
 P= Primer Año
 A=Después del primer año
 D=Desconocido
 X=No tomado

SEXO
 M=Ma cho
 H=Hembra
 D=Desconocido
 X=No tomado



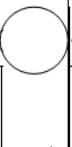







ESTADO
 N=Normal
 H=Herido
 E=Estresado (no vuela)
 A= Ala lesionada
 M=Muerto

1 U Unknown Molt Cycle D Definitive Molt Cycle F First Molt Cycle S Second Molt Cycle T Third Molt Cycle 4 Fourth Molt Cycle	2 C Not Molting P Molting After a Given plumage A After a Given plumage	3 U Unknown Plumage J Juvenile Plumage S Supplemental Plumage F Formative Plumage B Basic Plumage A Alternate Plumage
---	---	--

Anillador	Código	Número Anillo	Nombre Especie	Código Especie	Edad	Edad por	Sexo	Sexo por	Cloaca (mm)	Cód. Ciclo	Prot. Cloacal	Parche Incub.	Grasa	Muda Cuerpo	Muda Vuelo	Desg. Vuelo	Plum. Juv.	Limite Muda	Osificación	Comisura	Ala	Peso	Estado	Día	Mes	Hora captura	Estación	Reid	Notas	
																													1	
																														2
																														3
																														4
																														5
																														6
																														7
																														8
																														9
																														10
																														11

Continuación

Anexo 2. Formato de campo para procesamiento de individuos capturados. Revés

Nota #	Cola	Tarso	Pico nar.	Culmen exp.	Ancho culmen	Alto culmen	
1							
2							
3							
4							
5							
6							
7							
8							
9							
10							
11							