

**UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA
LA MOLINA**

FACULTAD DE CIENCIAS



**“ESTRATEGIA Y CICLO DE MUDA DE *Catamenia analis* (AVES:
THRAUPIDAE) Y CRITERIOS PARA LA DETERMINACIÓN DE
SU EDAD Y SEXO”**

Presentada por:

Kevin Miguel Chumpitaz Trujillo

Tesis para Optar el Título Profesional de:

BIÓLOGO

Lima – Perú

2019

**UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA
LA MOLINA
FACULTAD DE CIENCIAS**

**“ESTRATEGIA Y CICLO DE MUDA DE *Catamenia analis* (AVES:
THRAUPIDAE) Y CRITERIOS PARA LA DETERMINACIÓN DE
SU EDAD Y SEXO”**

Presentada por:

Kevin Miguel Chumpitaz Trujillo

Tesis para Optar el Título Profesional de:

BIÓLOGO

Sustentada y aprobada por el siguiente jurado:

Dra. Marta Williams León de Castro
PRESIDENTE

Mg. Sc. Edgar Sánchez Infantas
MIEMBRO

Mg. Sc. Marcial Cumpa Gavidia
MIEMBRO

Mg. Sc. Zulema Quinteros Carlos
ASESORA

Blga. Liz Castañeda Córdova
CO ASESORA

DEDICATORIA

*A mi padres Miguel y Raquel, y a mi tía
Liliana, por su amor y apoyo incondicional
en cada momento de mi formación,
y por impulsarme a seguir adelante.*

AGRADECIMIENTOS

A mi familia, en especial a mis padres Miguel y Raquel, a mis tíos Liliana y Samuel, a mi hermana Carol y a mis abuelos, por su apoyo moral y económico a lo largo de mi desarrollo profesional.

A la Estación Biológica Río Santa Eulalia, por darme la oportunidad de realizar mi tesis en sus instalaciones, y por brindarme las facilidades durante la recolección y el procesamiento de datos. Especialmente agradecer a Alexis Díaz y Flor Hernández por sus constantes observaciones y sugerencias, y a los demás coordinadores, Julio Salvador, Yaquelin Tenorio, Erika Berrocal, y Tania Poma. Asimismo, agradecer a todos los voluntarios que me apoyaron durante las jornadas de anillamiento.

A mi asesora interna Liz Castañeda, por guiarme y aconsejarme durante las diferentes etapas de mi tesis.

A Luis Alza, por el tiempo brindado, su apoyo y sugerencias durante el modelamiento de mi proyecto de tesis, y por todos los conocimientos transferidos.

A mis amigos Reyna Zuasnabar, Liz Olivera, Cristhian Felix, Cynthia Cerna y Lucero Horna por su amistad y apoyo durante mi formación universitaria.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN

ABSTRACT

| | | |
|-------|---|----|
| I. | INTRODUCCIÓN | 1 |
| II. | REVISIÓN DE LITERATURA | 3 |
| 2.1 | CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL SEMILLERO DE COLA BANDEADA..... | 3 |
| 2.2 | ANTECEDENTES | 4 |
| 2.3 | CONCEPTOS TEÓRICOS Y DEFINICIONES | 8 |
| 2.3.1 | El plumaje | 8 |
| 2.3.2 | La muda y terminología de los plumajes..... | 8 |
| 2.3.3 | Factores decisivos de la muda | 9 |
| 2.3.4 | Topografía aviar | 10 |
| 2.3.5 | Extensiones de muda y secuencia típica de la muda prebásica | 12 |
| 2.3.6 | El ciclo de vida de las aves desde la perspectiva de la muda | 14 |
| 2.3.7 | Osificación | 16 |
| 2.3.8 | Codificación de la edad utilizando el sistema WRP (Wolfe-Ryder- Pyle)..... | 17 |
| 2.4 | GLOSARIO DE TÉRMINOS | 19 |
| III. | MATERIALES Y MÉTODOS | 22 |
| 3.1 | ÁREA DE ESTUDIO | 22 |
| 3.2 | POBLACIÓN DE ESTUDIO Y MUESTRA | 23 |
| 3.3 | FRECUENCIA DE MUESTREO | 23 |
| 3.4 | IDENTIFICACIÓN, MARCAJE, PROCESAMIENTO Y REGISTRO DE LOS INDIVIDUOS CAPTURADOS | 23 |
| 3.5 | REVISIÓN DE ESPECÍMENES DE COLECCIÓN | 24 |
| 3.6 | DETERMINACIÓN DEL CICLO DE MUDA Y LAS CLASES DE EDAD | 24 |
| 3.7 | DETERMINACIÓN DE LA ESTRATEGIA MUDA | 24 |
| 3.8 | DETERMINACIÓN DE LA OSIFICACIÓN | 25 |
| 3.8.1 | Evaluación de la Protuberancia cloacal..... | 25 |

| | | |
|--------|---|----|
| 3.9 | DETERMINACIÓN DEL SEXO..... | 26 |
| 3.8.2 | Evaluación del Parche de incubación..... | 26 |
| 3.10 | MEDIDAS MORFOMÉTRICAS..... | 27 |
| 3.10.1 | Longitud de la cuerda alar..... | 28 |
| 3.10.2 | Longitud de la cola..... | 28 |
| 3.10.3 | Longitud del tarso..... | 29 |
| 3.10.4 | Longitud de pico-narina..... | 29 |
| 3.10.5 | Peso..... | 30 |
| 3.11 | PROCESAMIENTO DE DATOS Y ANÁLISIS ESTADÍSTICOS..... | 30 |
| IV. | RESULTADOS Y DISCUSIONES..... | 31 |
| 4.1 | CARACTERIZACIÓN DEL CICLO DE MUDA DE <i>C. analis</i> SEGÚN SUS CATEGORÍAS DE EDAD Y SEXO..... | 31 |
| 4.1.1 | FPJ (Primer ciclo de muda; muda prejuvenil o 1 ^{ra} muda prebásica; n = 2)..... | 31 |
| 4.1.2 | FCJ (Primer ciclo de muda; plumaje juvenil o primer plumaje básico; n= 5)..... | 32 |
| 4.1.3 | FPF (Primer ciclo de muda; muda preformativa; n = 23)..... | 34 |
| 4.1.4 | FCF (Primer ciclo de muda; plumaje formativo; n = 56)..... | 35 |
| 4.1.5 | FCA (Primer ciclo de muda; 1ra muda prealterna; n = 1)..... | 40 |
| 4.1.6 | SPB (Segundo ciclo de muda; 2da muda prebásica; n = 5)..... | 43 |
| 4.1.7 | DPB (Ciclo de muda definitivo; muda prebásica definitiva; n = 4)..... | 44 |
| 4.1.8 | DCB (Ciclo de muda definitivo; plumaje básico definitivo; n = 64)..... | 45 |
| 4.1.9 | DCA (Ciclo de muda definitivo; plumaje alterno definitivo; n = 5)..... | 50 |
| 4.2 | DETERMINACIÓN DE LA ESTRATEGIA DE MUDA DE <i>C. analis</i> EN BASE A SUS CATEGORÍAS DE EDAD..... | 52 |
| 4.3 | DINÁMICA TEMPORAL DE LA ESTRUCTURA ETARIA DE <i>C. analis</i> .. | 56 |
| 4.4 | CRITERIOS ALTERNOS PARA LA DETERMINACIÓN DE LA EDAD Y EL SEXO DE <i>C. analis</i> | 58 |
| 4.4.1 | Determinación del nivel de osificación según las categorías de edad de <i>C. analis</i> | 58 |
| 4.4.2 | Criterios morfométricos para la determinación de la edad y el sexo de <i>C. analis</i> | 61 |
| V. | CONCLUSIONES..... | 67 |
| VI. | RECOMENDACIONES..... | 68 |

| | |
|---------------------------------------|----|
| VII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS | 69 |
| VIII. ANEXOS..... | 77 |

ÍNDICE DE TABLAS

| | |
|---|----|
| Tabla 1: Lista de códigos de ciclo del Sistema WRP..... | 18 |
| Tabla 2: Tabla de contingencias del nivel de osificación del cráneo en relación a las categorías de edad de los individuos examinados de <i>C. analis</i> | 59 |
| Tabla 3: Tamaño de muestra, valores extremos (mínimo y máximo), promedio y desviación estándar correspondientes a medidas morfométricas de todos los individuos examinados..... | 61 |
| Tabla 4: Número de muestra y media de las medidas morfométricas correspondientes a cada categoría de edad de <i>C. analis</i> | 63 |
| Tabla 5: Valores de H y su probabilidad asociada para las pruebas de Kruskal-Wallis realizados para examinar las diferencias morfométricas entre 3 edades de <i>C. analis</i> | 63 |
| Tabla 6: Valores de probabilidad asociada a la prueba de comparaciones múltiples de Kruskal-Wallis realizada para examinar las diferencias en los valores morfométricos entre tres edades de <i>C. analis</i> | 64 |
| Tabla 7: Número de muestra, media y valores extremos (mínimo – máximo) correspondientes a las medidas morfométricas de ambos sexo de <i>C. analis</i> | 65 |
| Tabla 8: Valores de U y su probabilidad asociada para las pruebas de Mann-Whitney realizados para examinar las diferencias morfométricas entre machos y hembras de <i>C. analis</i> | 65 |
| Tabla 9: Probabilidad asociada para las pruebas de Mann-Whitney realizadas para examinar las diferencias morfométricas entre machos y hembras de individuos FCF y DCB. * = Significativo..... | 66 |

ÍNDICE DE FIGURAS

| | |
|--|----|
| Figura 1: Semillero de cola bandeada (<i>Catamenia analis</i>)..... | 3 |
| Figura 2: Mapa de distribución de <i>Catamenia analis</i> | 4 |
| Figura 3: Topografía de un ave, mostrando la nomenclatura de grupos de plumas de cuerpo y de vuelo..... | 10 |
| Figura 4: Secuencia típica de del crecimiento de plumas en una ala..... | 12 |
| Figura 5: Diagrama representativo de las estrategias de muda que desarrollan las aves..... | 14 |
| Figura 6: Secuencias comunes de la neumatización craneal: patrón periférico y patrón de línea media..... | 15 |
| Figura 7: Dos formas de sujetar al ave para la evaluación de la osificación del cráneo..... | 24 |
| Figura 8: Estados de desarrollo de la protuberancia cloacal..... | 25 |
| Figura 9: Estados de desarrollo del parche de incubación..... | 26 |
| Figura 10: Correcta sujeción para medir la cuerda alar..... | 27 |
| Figura 11: Forma correcta de medir la longitud de la cola..... | 27 |
| Figura 12: Medición de la longitud del tarso..... | 28 |
| Figura 13: Medición de la longitud del pico-narina..... | 28 |

| | |
|--|----|
| Figura 15: Individuo FCJ hembra de <i>Catamenia analis</i> | 33 |
| Figura 16: Ala derecha extendida de un individuo FCJ..... | 33 |
| Figura 17: Ala derecha extendida de un individuo FPF..... | 34 |
| Figura 18: Individuo FPF de <i>Catamenia analis</i> | 35 |
| Figura 19: Individuo FCF macho de <i>Catamenia analis</i> | 37 |
| Figura 20: Individuo FCF macho de <i>Catamenia analis</i> | 37 |
| Figura 21: Ala derecha extendida de un macho FCF de <i>Catamenia analis</i> | 38 |
| Figura 22: Ala derecha extendida de una hembra FCF de <i>Catamenia analis</i> | 39 |
| Figura 23: Individuo FCF hembra de <i>Catamenia analis</i> | 40 |
| Figura 24: Individuo FCA macho de <i>Catamenia analis</i> | 41 |
| Figura 25: Ala derecha e izquierda de un Individuo FCA macho de <i>Catamenia analis</i> | 42 |
| Figura 26: Ala derecha extendida de un macho SPB de <i>C. analis</i> | 43 |
| Figura 27: Ala derecha extendida de un macho DPB de <i>C. analis</i> | 44 |
| Figura 28: Individuo DCB hembra de <i>Catamenia analis</i> | 45 |
| Figura 29: Ala derecha extendida de un individuo hembra DCB de <i>Catamenia analis</i> | 46 |
| Figura 30: Individuo DCB macho de <i>Catamenia analis</i> | 47 |

| | |
|--|----|
| Figura 31: Ala derecha extendida de un individuo macho DCB de <i>C. analis</i> | 48 |
| Figura 32: Individuo DCB macho definitivo de <i>C. analis</i> | 49 |
| Figura 33: Ala derecha extendida de un individuo DCB macho definitivo de <i>C. analis</i> | 50 |
| Figura 34: Individuo DCA macho de <i>C. analis</i> | 51 |
| Figura 35: Ala derecha extendida de un individuo DCA macho de <i>C. analis</i> | 52 |
| Figura 36: Frecuencia de individuos capturados de <i>C. analis</i> según el Sistema de clasificación de edad WRP..... | 53 |
| Figura 37: Frecuencia de especímenes examinados de colecciones científicas de <i>C. analis</i> , según el Sistema de clasificación de edad WRP..... | 54 |
| Figura 38: Diagrama cronológico de la estructura etaria de los individuos capturados de <i>C. analis</i> desde Junio de 2012 a Septiembre de 2016..... | 56 |
| Figura 39: Porcentaje del nivel de osificación según las 7 categorías de edad en <i>C. analis</i> | 60 |

ÍNDICE DE ANEXOS

| | |
|---|----|
| Anexo I: Ubicación geográfica de Pampa de Opica, Huarochirí, Lima..... | 77 |
| Anexo II: Hoja especializada para el registro de datos de anillamiento..... | 78 |
| Anexo III: Ciclo de muda de un ave con Estrategia Básica Compleja y Alternativa Compleja..... | 80 |
| Anexo IV: Posible ciclo de vida de <i>C. analis</i> | 81 |

RESUMEN

El reconocimiento de las estrategias y los ciclos de muda tienen gran importancia para la determinación de la edad y el sexo de las aves, pero se requiere el establecimiento de criterios morfométricos y cualitativos adecuados, con el fin de obtener información sobre su ecología y dinámica poblacional. En el presente estudio se describió la estrategia y el ciclo de muda de *Catamenia analis*, y se fijaron criterios para la determinación de su edad y sexo. Se capturaron las aves mediante redes de neblina desde Junio de 2012 hasta Septiembre de 2016 en la Estación Biológica Río Santa Eulalia; además, se analizaron especímenes de colecciones científicas. Se reconocieron 9 categorías de edad y se determinó que *C. analis* tiene una Estrategia Alternativa Compleja, con una muda preformativa parcial y una muda alternativa parcial-limitada en su primer ciclo de vida, así como una muda prebásica completa. Se distinguió una Maduración Retrasada del Plumaje (MRP) en machos a partir de su segundo ciclo de muda. La osificación fue una característica útil para reconocer la edad de los individuos analizados, siendo completada durante su primer ciclo de muda, aunque algunos individuos adultos retuvieron pequeñas ventanas. En cuanto al análisis de caracteres morfométricos, las pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis y Mann-Whitney detectaron diferencias significativas a nivel de edad para la cuerda alar y la longitud de cola, y a nivel de sexo para la cuerda alar.

Palabras clave: neotrópico, *Catamenia analis*, estrategia de muda, edad, sexo, medidas morfométricas

ABSTRACT

The recognition of molt strategies and molt cycles have great importance for the determination of age and sex of the birds, but the establishment of appropriate morphometric and qualitative criteria is required, in order to obtain information about their ecology and population dynamics. In the present study, the strategy and molt cycle of *Catamenia analis* were described, and criteria were established for the determination of their age and sex. Birds were captured using mist nets from June 2012 to September 2016 at the Santa Eulalia River Biological Station; in addition, specimens from scientific collections were analyzed. Nine age categories were recognized and it was determined that *C. analis* develop a Complex Alternate Strategy, with a partial preformative molt and a partial-limited alternate molt in its first life cycle, as well as a complete prebasic molt. A Delayed Plumage Maturation (DPM) in males was distinguished from its second molting cycle. Ossification was a useful tool to recognize the age of the individuals analyzed, being completed during its first molt cycle, although some adult individuals retained small windows. Regarding the analysis of morphometric characters, the nonparametric tests of Kruskal-Wallis and Mann-Whitney detected significant differences at age level for the chord wing and tail length, and at the sex level for the chord wing.

Key Words: neotropic, *Catamenia analis*, molt strategy, age, sex, morphometry

I. INTRODUCCIÓN

La muda es una de las actividades más importantes y costosas del ciclo de vida de cualquier ave; sin embargo, sigue siendo uno de los temas menos estudiados en ornitología (Thompson y Leu 1994). El reconocimiento de la muda tiene gran importancia para la determinación de la edad y el sexo de las aves, pero su adecuada determinación requiere el establecimiento de criterios morfométricos y cualitativos adecuados. La compilación de los criterios antes mencionados, a través de la examinación de individuos capturados, permitirá un mayor entendimiento sobre la demografía aviar, variaciones poblaciones y el origen de estos cambios (Hernández 2012).

En Europa y Norteamérica, el amplio conocimiento de las estrategias y ciclos de muda durante del ciclo de vida de las aves ha facilitado el desarrollo de criterios precisos y consistentes para la determinación de la edad y el sexo de la mayoría de especies en esas regiones (Svensson 1984). Desafortunadamente, este no es el caso para aves residentes en los trópicos. La información disponible sobre la determinación de la edad y el ciclo de vida de las aves neotropicales es muy incipiente (Bridge 2011).

El Perú es uno de los tres países en el mundo con mayor diversidad de aves, pero a pesar de esto, aún existen muchos vacíos de información en biología básica para su estudio. Las investigaciones o trabajos de monitoreo de aves a largo plazo, que registren no sólo abundancia poblacional, sino además categorías de edad y sexo, son escasas en nuestro país, particularmente aquellas relacionadas a la determinación de patrones de muda y secuencias del plumaje para comprender el ciclo de vida anual de las aves (Plenge 2018).

Entender la estrategia y el ciclo de muda, y establecer criterios de determinación de edad y sexo, son importantes porque proporcionan información básica sobre la ecología

(comportamiento e historia de vida) y dinámica poblacional (productividad y reclutamiento) de las especies (Botero-Delgadillo 2010). Por tanto, la colecta de esta información debería ser esencial en estudios y/o programas de conservación y manejo de especies, debido a que permitiría entender, por ejemplo, la razón de sexos dentro de una población, o la condición de fuente o sumidero de un hábitat, y de esa manera aplicar adecuadas medidas y criterios para la preservación y uso de hábitats de las especies.

En el neotrópico, aproximadamente 350 especies de aves pertenecen a la familia Thraupidae (IOC 2018), las cuales están constituidas por un amplio rango de colores y patrones de plumaje, comportamientos, vocalizaciones y específicas preferencias de hábitat (Burns *et al.* 2014). También, dentro de esta familia, las estrategias de muda y patrones de muda entre las especies e individuos son muy variables (Ryder y Wolfe 2009).

El presente estudio tiene como objetivo principal describir la estrategia y el ciclo de muda del “Semillero de cola bandeada”, *Catamenia analis* (D'Orbigny y Lafresnaye 1837), así como establecer criterios morfométricos y cualitativos para la determinación de su edad y sexo. Los datos utilizados en el presente estudio han sido colectados durante la ejecución del proyecto a largo plazo ‘Biología y Anillamiento de la comunidad de aves en la cuenca del Río Santa Eulalia’, realizado en la Estación Biológica Río Santa Eulalia, Huarochirí-Lima.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL SEMILLERO DE COLA BANDEADA

El Semillero de cola bandeada (*Catamenia analis*) (Figura 1) es una especie de ave paseriforme perteneciente a la familia Thraupidae, bastante común en los Andes, desde el norte de Colombia hasta el sur de Argentina (Figura 2) (NB 2010). Habita matorrales montanos, campos agrícolas y setos asociados, desde el nivel del mar hasta 4000 m. Usualmente en parejas o en pequeños grupos, a menudo con bandadas mixtas de fringilos. Todos los plumajes tienen una ancha banda blanca en la cola visible desde abajo (Schulenberg *et al.* 2010). Los machos son generalmente oscuros, con coberteras subcaudales rufas, mientras que las hembras son de color marrón pálido con estrías en el pecho.



Figura 1: Semillero de cola bandeada (*Catamenia analis*).

FUENTE: Tomado de La Grotteria 2010.



Figura 2: Mapa de distribución de *Catamenia analis*.
FUENTE: NB 2010.

2.2 ANTECEDENTES

Son muy pocas las investigaciones relacionadas a mudas y plumajes de aves en el neotrópico; sin embargo, desde hace algunos años, se han publicado diversos estudios clave relacionados al tema, que han aumentado nuestro conocimiento actual sobre ellas (Ryder y Wolfe 2009, Gómez *et al.* 2012; Hernández 2012; Pyle *et al.* 2015). Tales investigaciones están principalmente centradas en la documentación de estrategias de muda de poblaciones de aves, pero hay otras que se centran en una especie en particular (Botero-Delgadillo 2010, Moreno-Palacios 2013, Díaz 2015, Mandujano 2016). Con respecto al género *Catamenia*, hay muy pocas publicaciones que describen su muda y plumaje (Guerra 1967, Dickerman 1986). A continuación se exponen, en orden

cronológico y a modo de resumen, las principales investigaciones relacionadas al tema del presente estudio.

Guerra (1967) documentó por primera vez diferentes observaciones morfológicas de *Catamenia analis* mediante el monitoreo de ejemplares vivos mantenidos en cautiverio y especímenes de museos ornitológicos en Argentina. En sus resultados, describe el proceso melánico cíclico en el pico, el encorvamiento de las rectrices, las manchas blancas en las rectrices y su comportamiento en general.

Dickerman (1986), describió los diferentes plumajes de *Catamenis homochroa* a lo largo de su ciclo de vida, mediante la observación de individuos vivos y especímenes colectados provenientes de diferentes lugares, desde Venezuela hasta Bolivia. Según sus resultados sobre la secuencia de plumajes, encontró que *C. homochroa* adquiere su plumaje básico definitivo en el cuarto ciclo, lo cual evidencia una maduración retrasada del plumaje. Asimismo, examinó especímenes de *C. inornata* y *C. analis*, encontrando cuatro etapas de plumajes en el primero y tres en el segundo, aunque el tamaño de muestra no fue suficiente para afirmar ello.

Ryder y Wolfe (2009) combinaron nueva información colectada de trabajo en campo y en colecciones científicas de museos, con una síntesis de un trabajo previo para revisar la muda y plumajes de 15 familias de passeriformes y cuasi-passeriformes neotropicales. Describieron secuencias y extensiones de muda, debido a que están relacionadas con la categorización de edad, y asignaron estrategias de muda basadas en patrones encontrados entre géneros dentro de cada familia. Dentro de dicho estudio, la información concerniente para la familia Thraupidae establece que sus especies pueden presentar estrategias básica-compleja y alterna-compleja, con mudas pre-formativas parciales en la mayoría de sus especies en los trópicos (*Tangara*, *Dacnis*, *Tachyphonus*, *Chlorophonia*, *Euphonia* y *Thraupis*). Solo unos pocos géneros presentaron mudas pre-formativas completas (*Buthraupis*, *Anisognathus*, y *Cyanerpes*) y algunas especies dentro de diversos géneros posiblemente exhiban una muda preformativa incompleta (*Rhamphocelus* y *Euphonia*). Sólo se ha reportado la existencia de mudas pre alternas en algunos géneros como *Thraupis*, *Habia* y *Cyanerpes* (Dickey y Van Rossem 1938),

pero la existencia de mudas pre-alternas de muchos otros géneros permanece aún desconocido.

Botero-Delgadillo (2010) describió la estrategia, los ciclos de muda y la secuencia de plumajes en *Diglossa albilatera*, mediante la observación de aves capturadas en campo y especímenes de museo en Colombia. Según su estudio, *D. albilatera* presenta una estrategia básica compleja, con una primera muda pre-básica completa y una muda pre-formativa parcial en su primer ciclo, y una muda pre-básica completa a partir del segundo ciclo. Asimismo, encontró que la especie adquiere un dicromatismo sexual evidente en el primer ciclo durante la muda pre-formativa.

Gómez *et al.* (2012), entre el 2007 y el 2011, colectaron información para documentar las estrategias de muda y las características útiles para datar y sexar 80 especies de aves de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. En el presente estudio, la estrategia para las diferentes especies de tráupidos correspondió a la básica-compleja con diferentes grados de extensión de la muda preformativa, siendo estas: (1) parcial (*Coereba flaveola*, *Diglossa albitera*, *Tersina viridis*, *Tangara cyanoptera*, *Thraupis episcopus*, *T. palmarum*, *Tachyphonus rufus*, *T. luctuosus*, *Rhodinocichla rosea* y *Thlypopsis fulviceps*), (2) incompleta (*Diglossa sittoides*, *Cyanerpes caeruleus*, *Saltator maximus* y *S. striatipectus*), (3) parcial a incompleta (*Tangara heinei*, *Ramphocelus dimidiatus* y *Tiaris obscurus*) y (4) completa (*Tangara gyrola*, *Eucometis penicillata*). No se detectó la presencia de muda prealterna para ninguna de estas especies.

Hernández (2012) estudió los patrones de muda y determinó criterios para determinar la edad y el sexo de cinco especies de aves terrestres residentes en la zona andina de Colombia. La información presentada fue colectada durante 12 meses de trabajo de campo en la Reserva Forestal Protectora Regional de Bitaco, y visitas al Museo de Ornitología de la Universidad del Valle, Colombia. De las cinco especies estudiadas, tres pertenecieron a la familia Thraupidae (*Tangara vitriolina*, *Tangara arthus* y *Euphonia xanthogaster*). Dichas especies presentaron mudas pre-formativas parciales a incompletas, y mudas prebásicas completas. La muda pre-alterna sólo fue evidente en una especie (*Tangara vitriolina*), mientras que las mudas pre-suplementarias no fueron detectadas. No se observaron diferencias morfológicas entre machos y hembras en las

diferentes especies, por lo que su uso no se recomienda para el sexado de estas aves. Es posible determinar la edad en estas especies gracias a la presencia o ausencia de diferencias en calidad, forma y desgaste entre plumas juveniles y formativas, resultantes de mudas pre-formativas parciales o incompletas.

Moreno-Palacios (2013) describió el ciclo anual de reproducción y muda de *Volatinia jacarina* y *Sporophila intermedia* en un matorral secundario del bosque seco tropical del alto valle del río Magdalena, Tolima, Colombia. Encontró que los periodos de reproducción en ambas especies se extienden entre seis y siete meses, por lo cual promueven la asincronía poblacional. Además, registró que la temporada de muda y reproducción se encuentran solapadas a nivel poblacional, aunque a nivel de individuos son mutuamente excluyentes. Por último, evidenció una suspensión de las mudas pre-básicas y pre-formativas en las dos especies, lo cual resulta en un solapamiento con la muda pre-alterna en ambos casos.

Pyle *et al.* (2015) crearon el primer manual de anillamiento de aves en Chile, recolectando información sobre los patrones de muda y criterios de determinación de edad y sexo para 29 especies de aves terrestres que se encuentran en el Parque Nacional Bosque Fray Jorge. Además, el manual presenta una introducción a las estrategias de muda, la estacionalidad, la variación geográfica y las adaptaciones en el cono sur, lo cual no solo aportará con estudios de productividad, sino también con aspectos como la migración, la dieta, la ecología y la historia de vida. Cada especie fue fotografiada en su diferente categoría de edad, con el objetivo de establecer su ciclo de vida, creando el manual más completo, detallado y gráfico sobre mudas y plumajes en el neotrópico.

Díaz (2015) describió los patrones de muda y secuencias de plumajes de *Pipraeidea bonariensis* mediante la captura de aves y los especímenes de la colección científica ornitológica John O'Neill de CORBIDI y el Museo de Historia Natural de la UNMSM.. Determinó que la especie en estudio presenta una estrategia alterna compleja, con una muda preformativa y prealterna parcial en el primer ciclo de muda, y una muda prebásica definitiva completa a partir del segundo ciclo. Además, estableció criterios morfométricos para la determinación de la edad y sexo de *P. bonariensis*, detectando diferencias significativas a nivel de edad (para las medidas de longitud de cola, longitud

de pico narina y peso) y sexo (para las medidas de cuerda alar y longitud de tarso). La osificación del cráneo y la coloración del iris también representaron características útiles para la determinación de la edad de la especie en estudio.

2.3 CONCEPTOS TEÓRICOS Y DEFINICIONES

2.3.1 El plumaje

El plumaje es el principal componente estructural que determina la imagen de las aves y proporciona una inmediata e importante información sobre estas (Senar 2004). Asimismo, desempeña múltiples funciones, entre las que destaca la homeotermia y el vuelo (Domínguez 1998) y en algunos grupos concretos inclusive puede servir para producir sonido, transportar agua, aumentar la audición, dar soporte mecánico, aumentar la sensibilidad táctil y ayudar en la digestión de los alimentos (Jenni y Winkler 2004)

Las plumas son estructuras inertes formadas principalmente por queratina, un material biológico duradero, resistente a bacterias, enzimas y al agua (Senar 2004). Sin embargo, el tipo de especialización, exposición a la intensidad de luz solar (Howell 2010), a la vegetación (Willoughby 1991) y a los ectoparásitos en general produce un notable desgaste de estas. Por ello, para mantener la funcionalidad del plumaje, las aves tornan las superficies más vulnerables a la abrasión, como las puntas de las alas y de las colas, y la parte dorsal del plumaje, de un tono más oscuro (Burt 1979). También realizan actividades de mantenimiento tales como untar las plumas con el aceite contenido en la glándula uropigial (Senar 2004), o simplemente reemplazan sus plumas.

2.3.2 La muda y terminología de los plumajes

La muda es el proceso natural y regular de crecimiento de plumas, por el cual un ave adquiere una nueva generación de plumas (Howell *et al.* 2003). Las plumas no tienen un crecimiento continuo como el de otras estructuras queratinosas, ya que carecen de riego sanguíneo, y por ello deben renovarlas regularmente (Senar 2004). El proceso de muda

en aves tiene un alto costo de energía y nutrientes, y debido a estos factores generalmente se separa de otros procesos energéticamente exigentes, como la reproducción y migración (Hermborg y Lundberg 1998).

La terminología de muda fue propuesta por Humphrey y Parkes (1959), quienes además afirmaron que las mudas completas pueden ser consideradas homólogas entre todas las aves adultas (los patrones de muda derivan de un ancestro común), y que los demás plumajes han evolucionado como respuesta a varios tipos de selección. Esta muda se denominó “Muda prebásica”, de la cual se obtiene el “Plumaje básico”. Además, describieron un segundo plumaje en el ciclo de vida de las aves, el cual es la variación más común del patrón básico, denominado “Plumaje alterno”, obtenido a partir de una “Muda prealterna”

Sin embargo, Howell *et al.* (2003), argumentaron que no existía una homología en las semejanzas, sino una analogía; además, propusieron que el “Plumaje Juvenil” era un término más lógico en el inicio de los tipos de plumajes. Las aves salen del huevo cubiertas de plumón, que pronto comienza a ser sustituido por el “Plumaje Juvenil”, que en muchas especies tiene características crípticas para camuflar a las aves jóvenes en sus primeras etapas vitales (Domínguez 1998). Además, proponen la introducción del “Plumaje formativo”, el cual es obtenido por una “Muda preformativa”. Este plumaje es único y se desarrolla durante el primer ciclo de muda del ave, y es análogo (más no homólogo) con los plumajes básicos adultos.

2.3.3 Factores decisivos de la muda

La muda de las distintas especies aves presenta grandes variaciones y está influenciada por distintos factores de su historia de vida. Según Howell (2010), estos factores están relacionados con el hábitat, el suministro de alimento, la temporada de reproducción, el tamaño del ave y la distancia de migración.

2.3.3.1. Alimento

Para que una pluma crezca, las aves necesitan suficiente energía, la cual proviene del alimento. Por ello, las plumas son reemplazadas cuando y donde el suministro y calidad de alimento es alto y relativamente predecible. Si el suministro de alimento es constante a lo largo del año, entonces la muda podría prolongarse, sin fuertes picos estacionales. Sin embargo, el reemplazo de plumas largas, como las primarias, demandan más energía que el reemplazo de plumas de cuerpo, las cuales son más pequeñas y, a lo largo del tiempo evolutivo, uno podría esperar que los ciclos de muda se perfeccionen según el régimen de suministro de alimento.

2.3.3.2. Ambiente

A su vez, los suministros de alimento son afectados por variables ambientales como la lluvia, temperatura y corrientes oceánicas. De esa manera, cuándo y dónde un ave muda refleja una gran imagen del clima global. Además, el rango geográfico y la asociación de variables climáticas pueden afectar el ritmo y extensión de muda, dentro de diferentes poblaciones de especies.

2.3.3.3. Reproducción

Otro aspecto fundamental del ciclo biológico de un ave y que demanda mucha energía es la reproducción. La reproducción y los ciclos de muda de paseriformes generalmente no se sobreponen.

2.3.4 Topografía aviar

Estudiar la muda de las aves puede llevarnos a términos y campos más complejos, por ello es importante conocer la terminología en cuanto a la nomenclatura de plumas. Existen dos grandes grupos de plumas (Stettenheim 1976, Senar 2004) (Figura 3), las cuales se describen a continuación:

- Plumas de vuelo: conformada por las plumas primarias, secundarias, terciarias, rectrices y coberteras primarias. Están involucradas directamente con la función del vuelo, proporcionando fuerza de propulsión, velocidad de vuelo, retención del aire, dirección de vuelo y maniobra de aterrizaje.

- Plumas del cuerpo; conformada por plumas de la cabeza, pecho, abdomen, dorso, escapulares, coberteras supra e infra caudales, y las coberteras secundarias, las cuales se dividen en coberteras menores, medias y mayores. Ayudan en la protección de la piel, termorregulación, y función sensorial y ornamental.

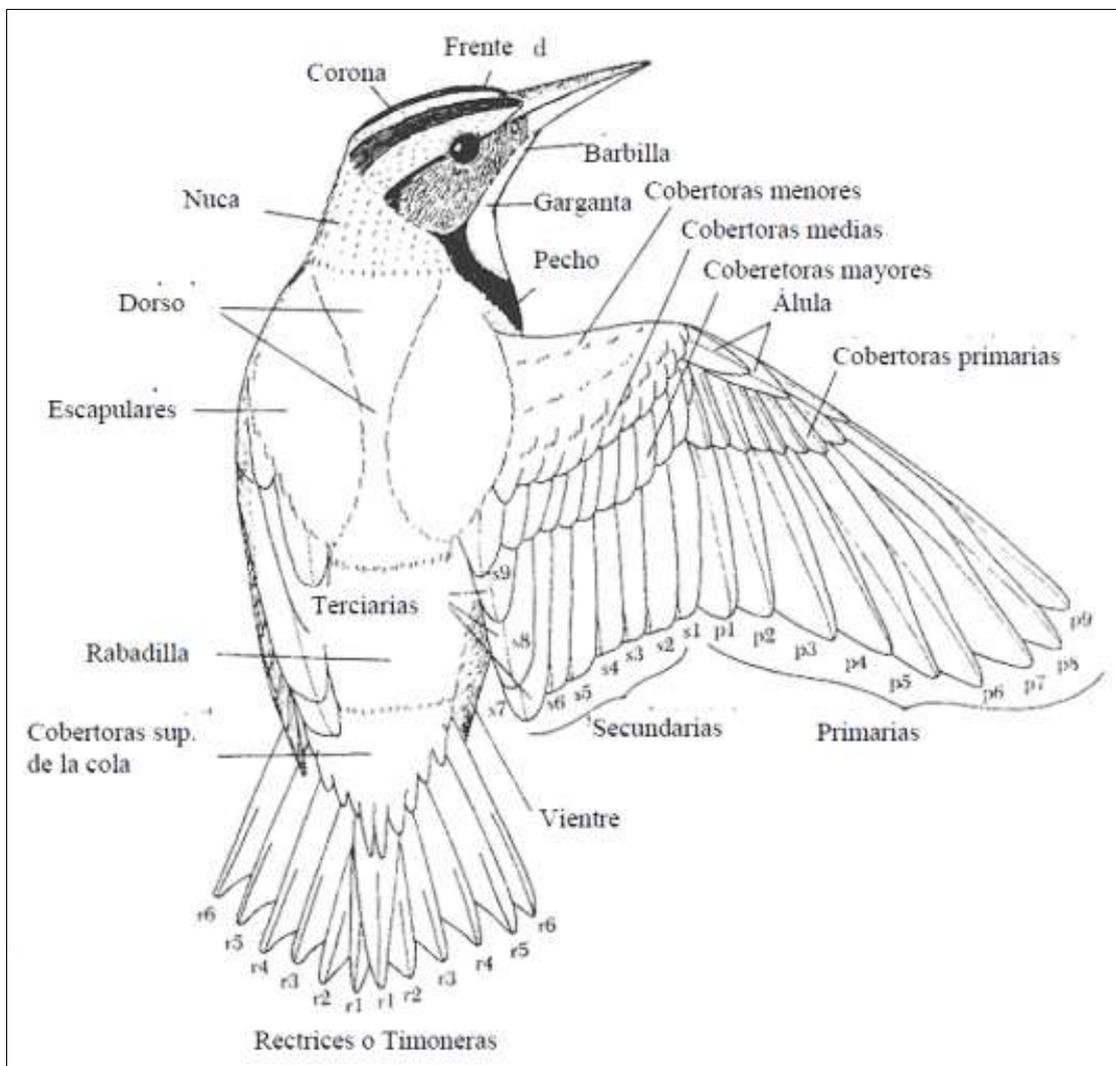


Figura 3: Topografía de un ave, mostrando la nomenclatura de grupos de plumas de cuerpo y de vuelo.
FUENTE: Tomado de NABC 2001.

2.3.5 Extensiones de muda y secuencia típica de la muda prebásica

Las extensiones de muda se dividen en cinco categorías, las cuales permitirán reconocer los diferentes tipos de plumajes y relacionarlos según el tipo de muda (Pyle 1997a):

- Ausente: No ocurre muda ni reemplazamiento de plumas.
- Limitada: Algunas, pero no todas las plumas del cuerpo, y ninguna pluma de vuelo son reemplazadas. Esta extensión de muda es típica de la muda prealterna.
- Parcial: La mayoría o todas las plumas del cuerpo y algunas veces las terciarias y/o rectrices centrales, pero ninguna otra pluma del vuelo, es reemplazada. Esta extensión es típica de la muda preformativa.
- Incompleta: Comúnmente son reemplazadas todas las plumas del cuerpo y algunas, pero no todas, las primarias, las secundarias internas (excluyendo las plumas terciarias), o las rectrices externas (excluyendo el par central). Esta extensión es típica de la muda preformativa.
- Completa: Todas las plumas del cuerpo y del vuelo son reemplazadas. Esta extensión es típica de la muda prebásica y en algunas especies de la muda preformativa.

Por lo general la muda prebásica es completa en extensión para las aves adultas. En la muda completa de paserinos y de muchos cuasi-paserinos, el reemplazo de las plumas de vuelo del ala procede en una secuencia típica (Ginn y Melville 1983). Aunque siempre existen excepciones, tal es el caso de algunos cuasi-paserinos como palomas, lechuzas, chotacabras y carpinteros, para los que la muda prebásica puede no ser completa, siendo el reemplazo de plumas en casi o todas las plumas del cuerpo pero no todas las plumas de vuelo. La secuencia típica inicia con las terciarias y las primarias más internas entre las P1-P4, desde donde se prolonga de manera distal hacia las plumas P9 o P10, que son las primarias más externas. Después que las plumas terciarias han sido reemplazadas, las demás plumas secundarias son reemplazadas, iniciando el

proceso por la secundaria más externa (S1), y extendiéndose proximalmente hacia las secundarias más cercanas al cuerpo (S6). Por ello, la numeración de las plumas primarias, secundarias y terciarias sigue la secuencia típica de sustitución de plumas (Pyle 1997a) (Figura 4).

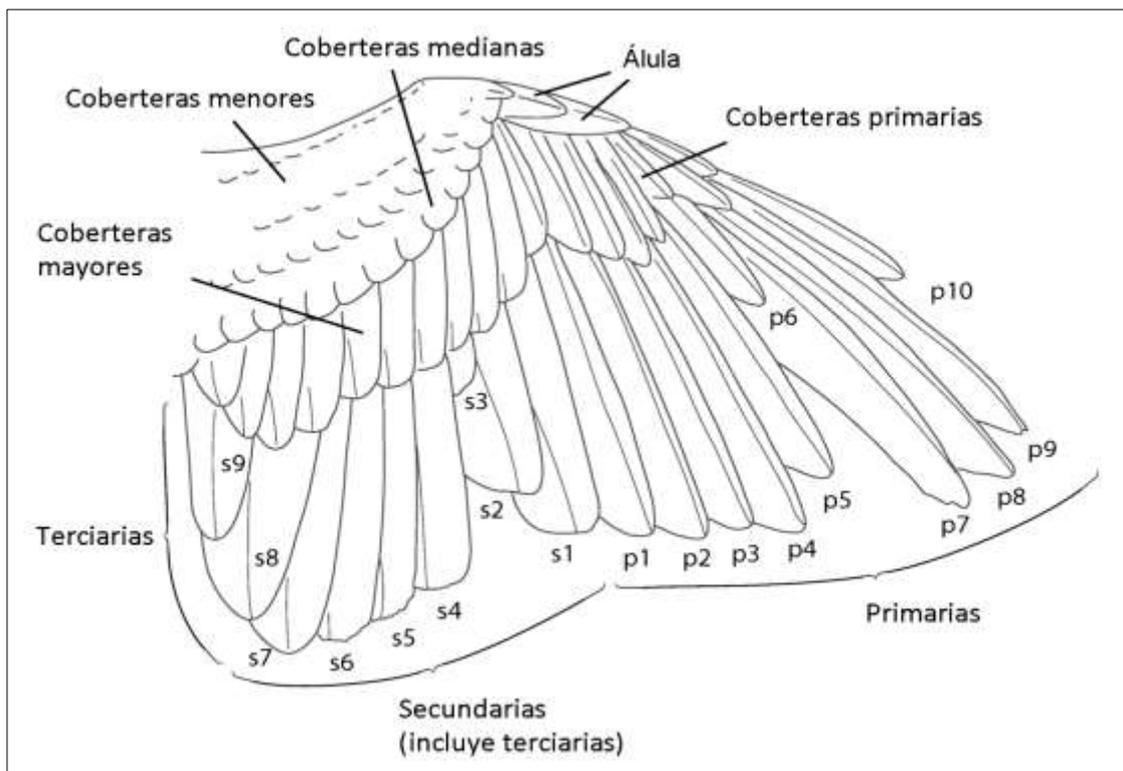


Figura 4: Secuencia típica de del crecimiento de plumas en una ala.
FUENTE: Tomado de Pyle 2015.

El reemplazo de rectrices ocurre desde las más internas (R1 derecha e izquierda) a las más externas (R6 derecha e izquierda), es decir, centrífugamente. Normalmente el reemplazo de plumas en el ala ocurre de manera simétrica (las mismas plumas son reemplazadas en ambas alas al mismo tiempo), mientras que en las rectrices esto puede ocurrir de manera simétrica o asimétrica (Pyle 1997b). Asimismo, es importante resaltar que las plumas primarias se reemplazan con sus respectivas plumas primarias.

2.3.6 El ciclo de vida de las aves desde la perspectiva de la muda

Los diferentes tipos de muda y plumajes que ocurren a lo largo de cada ciclo constituirán la estrategia de muda del ave. Es importante conocer las estrategias debido a su utilidad para categorizar a las aves en determinadas clases de edad, así como conferir información sobre sus estilos de vida y sus posibles relaciones taxonómicas (Howell *et al.* 2003). Es posible identificar cuatro estrategias de muda fundamentales en todas las aves del mundo (Figura 5), las cuales son:

- Estrategia Básica Simple: Esta es la estrategia de muda más simple y está constituida por un solo plumaje básico por ciclo. Este patrón de sucesión de plumaje es relativamente poco común, siendo encontrada principalmente en algunas aves marinas de gran tamaño, como pingüinos y petreles, y también en rapaces, que tienen relativamente pocos depredadores. La muda prebásica suele ser de extensión completa o incompleta.
- Estrategia Básica Compleja: Esta estrategia se aplica a especies en las cuales la muda preformativa es añadida exclusivamente en el primer ciclo de muda. La muda preformativa reemplaza aquellas plumas necesarias para que el ave pueda sobrevivir en su primer ciclo de vida. Esta estrategia es encontrada en un amplio rango de especies, como cernícalos y martines pescadores, carpinteros y paserinos residentes.

Las aves que presentan esta estrategia son frecuentemente susceptibles a la depredación, por lo que deben desarrollar un plumaje juvenil funcional pero pobre en calidad y durabilidad, que les permita rápidamente volar y dejar la vulnerabilidad del nido. Posteriormente, continuarán una muda preformativa de extensión variable por el cual obtendrán plumas más resistentes que los protegerán hasta el inicio de la segunda muda prebásica (Howell 2003)

La muda preformativa en paserinos generalmente incluye todas las plumas del cuerpo y ocasionalmente algunas de vuelo, pero también puede ser de extensión completa como en colibríes y furnáridos (Ryder y Wolfe 2009). El plumaje formativo es frecuentemente

muy parecido a los plumajes básicos adultos, pero con presencia de plumajes juveniles en el ala.

- Estrategia Alterna Simple: Está constituida por un plumaje básico y un plumaje alterno en cada ciclo de muda. Esta estrategia es relativamente poco común y ha sido reconocida principalmente en aves acuáticas como pelicanos, algunas especies de anátidos y algunas gaviotas de gran tamaño, las cuales mudan solo un pequeño grupo de plumas del cuerpo más no plumas de vuelo.
- Estrategia Alterna Compleja: Esta estrategia se aplica usualmente para especies en las cuales, además del plumaje básico, dos plumajes son añadidos en el primer ciclo de muda (plumajes formativo y alterno), mientras que solo uno de estos (plumaje alterno) es añadido en los subsecuentes ciclos. Esta estrategia se manifiesta en muchas aves playeras, gaviotas de menor tamaño y aparentemente todas las aves paserinas que tienen plumajes alternos como adultos. La adición de una muda alterna en especies no migratorias se debería a sus características de historia de vida, como el desgaste del plumaje en hábitats expuestos y cubierto de maleza, o la abrasión de plumas de la cabeza debido al hábito de buscar alimento dentro de las cavidades de los árboles.

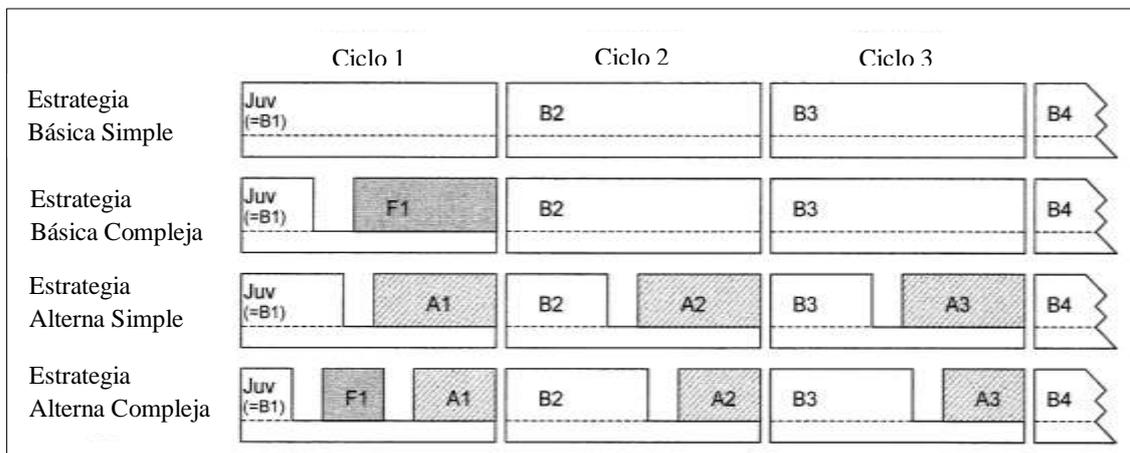


Figura 5: Diagrama representativo de las estrategias de muda que desarrollan las aves. Las mudas son indicadas simbólicamente como espacios entre plumajes y ciclos. Cada ciclo se extiende desde el inicio de una muda prebásica hasta el inicio del siguiente, y los plumajes (y mudas) son numerados en referencia al ciclo en el cual ocurren. Juv = Plumaje Juvenil (= Primer Plumaje Básico); F1 = Plumaje Formativo; A1 = Primer Plumaje Alterno, etc; B2 = Segundo Plumaje Básico, etc. **FUENTE:** Tomado de Howell *et al.* 2003.

Finalmente, cabe resaltar que todos los passerinos siguen solo dos estrategias de las cuatro expuestas anteriormente: las estrategia básica compleja y la alterna compleja (Howell, 2010).

2.3.7 Osificación

La osificación es una de las características más útiles para determinar la edad de las aves. La osificación craneal es el endurecimiento de las capas de hueso a partir de la neumatización, que es el proceso fisiológico de adición de una segunda capa ósea debajo de la primera, dejando columnas de aire entre ellas (Pyle 1997a) (Figura 6). Visualmente, se produce un cambio de color en el cráneo, que pasa de rosado a blanquecino (Pinilla 2000). El patrón y la tasa de osificación del cráneo puede variar entre las diferentes especies de passeriformes (Pyle 1997a).

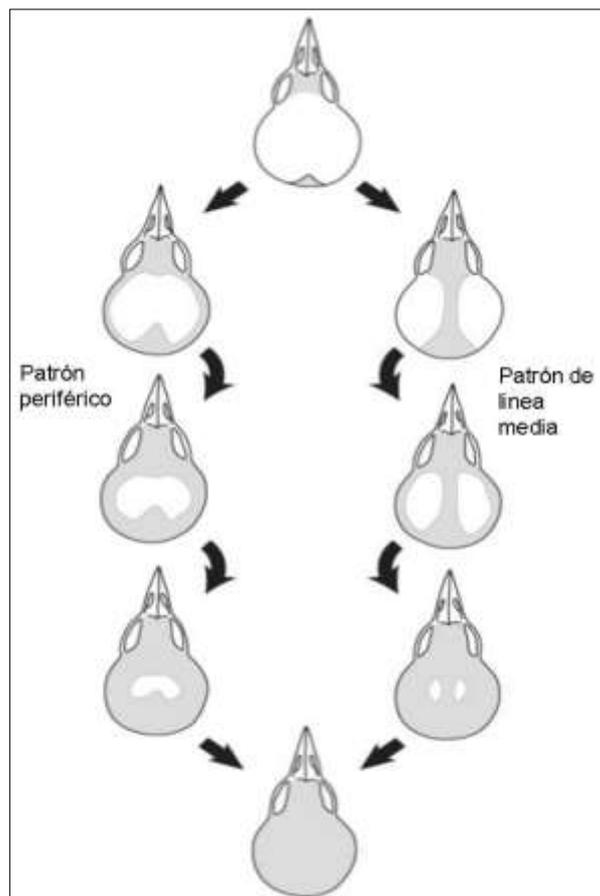


Figura 6: Secuencias comunes de la neumatización craneal: patrón periférico y patrón de línea media.

FUENTE: Tomado de Pyle 2015.

En aves no paseriformes, este proceso se desarrolla antes de que el pichón abandone el nido, y pocas veces llega a completarse. Por el contrario, en la mayoría de paseriformes, empieza cuando el ave deja el nido y puede durar desde pocas semanas a varios meses. Debido a que el proceso está generalmente correlacionado con la edad del ave, el estado de neumatización del cráneo puede ser muy útil para la determinación de ésta (Pinilla, 2000).

2.3.8 Codificación de la edad utilizando el sistema WRP (Wolfe-Ryder-Pyle)

Por lo general, en el Hemisferio Norte, donde las estaciones son muy marcadas, los anilladores usan el año calendario para codificar la edad de las aves (Pyle 1997b); sin embargo, cuando la temporada reproductiva ocurre más de una vez por año, especialmente cerca al 31 de Diciembre, se debe recurrir a un sistema de clasificación más práctico. Por esta razón, Wolfe *et al.* (2010) propusieron un sistema de codificación para clasificar la edad de las aves, basada en la secuencia de mudas y plumajes. Este sistema denominado Wolfe–Ryder–Pyle (en adelante, WRP), se basa en el reconocimiento del ciclo de muda (primero, segundo, tercero, definitivo, y así sucesivamente) y la fase del plumaje (juvenil, suplemental, formativa, alternativa y básica).

Más adelante se propuso el uso de dos códigos adicionales, permitiendo una mayor precisión al momento de categorizar la edad de las aves (Johnson et al. 2011). Primero, sugirieron el uso del código ‘A’, que significa después (traducción de ‘after’) en lugar de ‘C’ (código de ciclo), cuando un ciclo de muda o plumaje anterior puede ser descartado. Además, propusieron el uso del término ‘pre’ o ‘P’, en lugar de la ‘C’ (código del ciclo, cuando las aves están activamente mudando) Este sistema propuesto puede ser utilizado para las aves de todo el mundo, incluyendo las especies de zona templada. (Tabla 1).

Tabla 1: Lista de códigos de ciclo del Sistema WRP.

| Sistema de Clasificación de edad basado en ciclos de muda |
|--|
| FPJ Primer ciclo de muda, realizando una primera muda prebásica |
| FCJ Primer ciclo de muda, plumaje juvenil (primer plumaje básico) |
| FPF Primer ciclo de muda, realizando una muda preformativa |
| FCF Primer ciclo de muda, plumaje formativo |
| FAJ Primer ciclo de muda o posterior, FCF o DCB |
| FPA Primer ciclo de muda, realizando una primera muda prealterna |
| FCA Primer ciclo de muda, primer plumaje alterno |
| SPB Segundo ciclo de muda, realizando una segunda muda prebásica |
| SCB Segundo ciclo de muda, segundo plumaje básico |
| TPB Tercer ciclo de muda, realizando una tercera muda prebásica |
| TCB Tercer ciclo de muda, tercer plumaje básico |
| DCB Ciclo de muda definitivo, plumaje básico |
| DPA Ciclo de muda definitivo, realizando una muda prealterna |
| DCA Ciclo de muda definitivo, plumaje alterno |
| SAB Después del segundo ciclo de muda, plumaje básico |
| UPB Ciclo de muda desconocido, SPB o DPB |
| UCB Ciclo de muda desconocido, SCB o DCB |
| UPA Ciclo de muda desconocido, FPA o DPA |
| UCA Ciclo de muda desconocido, FCA o DCA |
| UPU Ciclo de muda desconocido, FPF, SPB o DPB |
| UCU Ciclo de muda desconocido, FCF, SCB o DCB |
| UUU Ciclo de muda desconocido, estado de muda desconocido |

FUENTE: Adaptado de Johnson *et al* 2011.

2.4 GLOSARIO DE TÉRMINOS

Alternativo: Plumaje resultado de una muda prealterna.

Básico: Plumaje resultado de una muda prebásica.

Básico definitivo: Plumaje básico cuya configuración no cambia en las subsecuentes mudas pre-básicas. La mayoría de paseriformes adquieren el plumaje definitivo durante la segunda muda prebásica, pero algunas especies pueden presentar una ‘maduración retardada del plumaje’.

Ciclo de muda: Se encuentra comprendido entre mudas pre-básicas. Por ejemplo, el primer ciclo de muda comienza con la muda pre-juvenil (primera muda pre-básica) y finaliza con el inicio de la segunda muda pre-básica, iniciándose así, el segundo ciclo de muda.

Completa: Extensión de muda, en la cual todas las plumas de cuerpo y de vuelo son reemplazadas.

Estrategia de Muda: Conjunto de plumajes los cuales se enmarcan a lo largo del ciclo de vida del ave, siendo estas de 4 tipos: a) estrategia básica simple, b) estrategia básica compleja, c) estrategia alterna simple y d) estrategia alterna compleja.

Formativo: Plumaje resultado de la muda preformativa. Este plumaje solo se presenta en el primer ciclo de muda del ave.

Juvenil: Plumaje resultado de una muda prejuvenil. Conocido también como primer plumaje básico, siguiendo la terminología de Howell (2003).

Incompleta: Extensión de muda, en la cual usualmente todas las plumas de cuerpo y algunas plumas de vuelo son reemplazadas.

Limitada: Extensión de muda, en la cual algunas plumas de cuerpo y ninguna pluma de vuelo son reemplazadas.

Límite de Muda: Frontera o límite entre plumas retenidas y reemplazadas, resultado de mudas parciales o incompletas.

Muda: Proceso normal y regular de crecimiento de plumas, mediante la cual el ave adquiere un plumaje.

Parcial: Extensión de muda, en la cual casi todas o todas las plumas de cuerpo y ninguna pluma de vuelo son reemplazadas (a excepción de plumas terciarias y rectrices).

Plumas de cuerpo: Conformadas por las plumas de contorno del ave, tales como las plumas de la cabeza, dorso, vientre, flancos, coberteras alares secundarias, cobertera carpal, alula, y coberteras caudales.

Plumas de vuelo: Comprende diferentes tractos de plumas del ala, las cuales están involucradas en el acto del vuelo, tales como las plumas primarias, secundarias, coberteras primarias, terciarias y rectrices.

Prealterno: Tipo de muda cuya extensión es generalmente limitada a algunas plumas del cuerpo. En aves migratorias, este evento se produce antes de la temporada reproductiva.

Prebásico: Tipo de muda cuya extensión es generalmente completa en passeriformes. A diferencia de la primera muda prebásica, las subsecuentes mudas prebásicas (adultas) se desarrollan de manera gradual.

Preformativo: Tipo de muda cuya extensión puede variar entre las diferentes especies de aves. Esta muda solo ocurre en el primer ciclo de muda del ave.

Prejuvenil: Tipo de muda, caracterizado por el crecimiento simultáneo de plumas de vuelo y cuerpo. Conocido también como primera muda prebásica, siguiendo la terminología de Howell (2003).

Secuencia de plumaje: Conjunto ordenado de plumajes que desarrolla el ave a lo largo en su ciclo anual de vida. El entendimiento de la secuencia de plumajes de un ave permite la determinación de la estrategia de muda que la misma desarrolla.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se encuentra en Pampa de Opica (11.74406°S , 76.60875°O) (Anexo 1), ubicada en el distrito de San Pedro de Casta, provincia de Huarochirí, departamento de Lima. Comprende una extensión de 16 ha., y se encuentra ubicada desde los 2300 m hasta los 2450 m de altitud sobre el nivel del mar. Construido inicialmente como un centro de producción de lácteos, hoy en día es un centro de producción agrícola de palto, manzano, papa y otros cultivos.

El clima es, según la clasificación climática de Köppen-Geiger, semiárido frío (Bsk); la temperatura media anual es de 9.6°C y la precipitación anual es de 270 mm (Climatedata 2018). El tipo de hábitat predominante es el matorral desértico montano tropical con zonas de cultivo (MINAM 2012). Desde el punto de vista hidrológico, el sitio de estudio abarca la sub-cuenca del río Santa Eulalia, que ocupa la parte central y occidental del departamento de Lima.

En el área de estudio se encuentra la Estación Biológica Río Santa Eulalia, fundada en Junio del 2012, donde se realizan jornadas mensuales de anillamiento, trabajos de investigación y se capacitan futuros anilladores de aves con la ayuda del Programa de Anillamiento CORBIDI (PAC).

3.2 POBLACIÓN DE ESTUDIO Y MUESTRA

La muestra estuvo constituida por individuos vivos y colectados de *Catamenia analis*. Los individuos vivos fueron capturados en un matorral desértico mesoandino dentro de las inmediaciones de la Estación Biológica Río Santa Eulalia. Los individuos colectados provinieron de la colección científica ornitológica John O'Neill de CORBIDI y del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos.

3.3 FRECUENCIA DE MUESTREO

Entre Junio de 2012 y Septiembre de 2016, se realizaron salidas mensuales de tres días de duración a la Estación Biológica Río Santa Eulalia. Se capturaron individuos del “Semillero de cola bandeada”, *Catamenia analis* (D'Orbigny & Lafresnaye, 1837), utilizando 10 redes de neblina (12 x 2.5 m., 36 mm de malla) dispuestas alrededor del área de estudio. Las capturas se efectuaron entre las 06:00 y 18:00 h, asegurando un esfuerzo mensual de 150 h/red. Ocasionalmente se realizaron 2 salidas por mes y se utilizaron más de 10 redes, esto dependiendo de la disponibilidad de los participantes y de su experiencia manejando redes de neblina.

3.4 IDENTIFICACIÓN, MARCAJE, PROCESAMIENTO Y REGISTRO DE LOS INDIVIDUOS CAPTURADOS

Los individuos capturados fueron identificados con ayuda del libro “Aves del Perú” (Schulenberg *et al.* 2010). A cada individuo se le colocó un anillo de aluminio en el tarso derecho, el cual contuvo una combinación única de números, con la finalidad de evitar pseudoreplicaciones al momento de recapturar a la especie en estudio. Posteriormente se procesaron los individuos capturados: se determinó la edad y el sexo; se midió el nivel de osificación; y se tomaron medidas morfométricas. Los datos obtenidos se registraron en hojas de datos especializadas (Anexo 2). Luego se procedió a fotografiar el cuerpo y el ala del ave, con ayuda de una cámara digital. Finalmente, el ave fue pesada haciendo uso de una balanza digital, y posteriormente fue liberada.

3.5 REVISIÓN DE ESPECÍMENES DE COLECCIÓN

Se examinaron especímenes de *C. analis* depositados en la colección científica ornitológica John O'Neill de CORBIDI y en el Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, con el fin de aumentar el tamaño de muestra y corroborar con las observaciones realizadas en campo. Los individuos colectados provinieron de diferentes lugares del Perú (principalmente del departamento de Lima), y fueron procesados de la misma manera como si fueran especímenes vivos.

3.6 DETERMINACIÓN DEL CICLO DE MUDA Y LAS CLASES DE EDAD

Para identificar las clases edad de los individuos con la terminología del sistema propuesto por Wolfe *et al.* (2010), y con las modificaciones de Johnson *et al.* (2011), se debió primero determinar si el ave está o no experimentando un proceso de muda. Para ello, se examinó si estaban reemplazando sus plumas, y ello se visualizó mediante la presencia de cañones en el cuerpo, cabeza, alas o cola. Asimismo, se registró la presencia de límites de muda, comisura labial, coloración del iris y desgaste de las plumas, con el fin de ayudar en la identificación de individuos jóvenes o adultos (Mulvihill 1993, Pyle 1997b).

3.7 DETERMINACIÓN DE LA ESTRATEGIA MUDA

La estrategia y ciclo de muda dependió de las secuencias de mudas y plumajes registrados en los individuos examinados. En los trópicos, las especies de la familia Thraupidae siguen principalmente dos tipos de estrategias: Básica compleja o Alterna Compleja. (Ryder y Wolfe 2009) (Anexo 3).

Para el entendimiento de las estrategias de muda, se siguió la terminología de muda de Humphrey y Parkes (1959), con las modificaciones de Howell *et al.* (2003). La estrategia de muda se definió luego de examinar como mínimo 20 individuos y hasta que la evidencia del plumaje o los caracteres alternos examinados fuera consistente entre todos los individuos capturados (Gómez *et al.* 2012).

3.8 DETERMINACIÓN DE LA OSIFICACIÓN

Para inspeccionar el cráneo se debió primero sujetar al ave en la posición del anillador. Se siguió la metodología recomendada por la NABC (2001). Para poder observar la osificación del cráneo, las plumas del cráneo fueron apartadas desde la línea media hacia los lados, de manera que se obtuvo una pequeña abertura de piel despejada. Se debió deslizar la piel sobre el hueso de un lado a otro para acceder a una amplia área del cráneo. Las áreas del cráneo no osificadas aparecieron de color rosado o rojo pálido, mientras que las zonas completamente osificadas se mostraron grisáceas, blanquecinas y algunas veces de color rosado blanquecino observando además pequeños puntos blancos correspondientes a las columnas de hueso que conectan las dos capas (Figura 7).

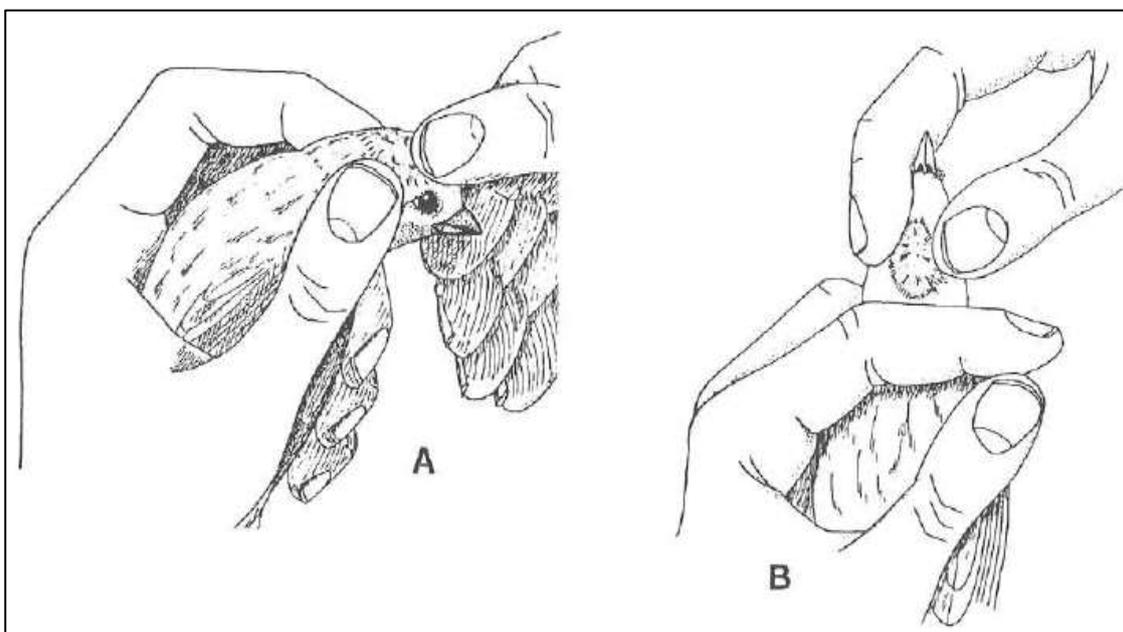


Figura 7: Dos formas de sujetar al ave para la evaluación de la osificación del cráneo.

FUENTE: Tomado de Pyle 1997a.

3.9.1 Evaluación de la Protuberancia cloacal

Para visualizar la protuberancia cloacal se sopló la región ventral inferior del ave para separar las plumas de la cloaca, con el fin de observar el nivel de distensión de esta. El grado máximo de desarrollo de la protuberancia cloacal se presenta como una distensión

con forma bulbosa. Sin embargo, la forma de la protuberancia puede ser algo variable dependiendo de su estado de desarrollo (Wolfson 1952; Salt 1954; Figura 8). Finalmente, la protuberancia cloacal se ira contrayendo dependiendo de la especie y el número de intentos de puesta a finales de la temporada reproductiva. (Pyle 1997a). El desarrollo de una protuberancia cloacal significa que nos encontramos con un macho en condición reproductiva.

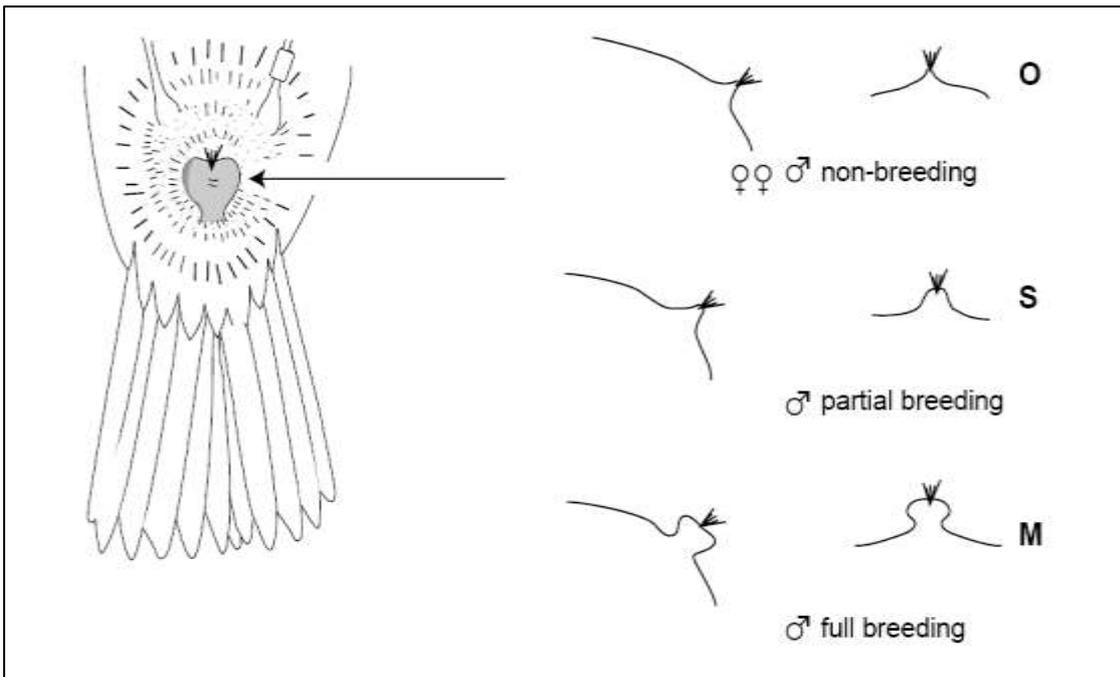


Figura 8: Estados de desarrollo de la protuberancia cloacal.
FUENTE: Tomado de Pyle 1997a.

3.9 DETERMINACIÓN DEL SEXO

El sexo de los individuos fue determinado por diferencias en el plumaje (dicromismo sexual), y por la evaluación de la protuberancia cloacal y el parche de incubación.

3.9.2 Evaluación del Parche de incubación

Para visualizar el parche de incubación se sopló la región ventral a fin de separar las plumas del pecho y del abdomen. El desarrollo del parche de incubación se inicia con la pérdida de las plumas del abdomen, aproximadamente 3-5 días después de que los

huevos son puestos. Poco después, los vasos sanguíneos de esta región empiezan a incrementar su tamaño y la piel se vuelve más gruesa y se llena de fluido. Unos cuantos días después de que los volantones dejan el nido, la hinchazón y la vascularización empiezan a disminuir. Entre el final de la anidación y el inicio de la muda, la piel del abdomen aparecerá frecuentemente grisácea y arrugada (Pyle 1997a). El desarrollo de un parche de incubación significa que nos encontramos con una hembra en condición reproductiva (Figura 9).

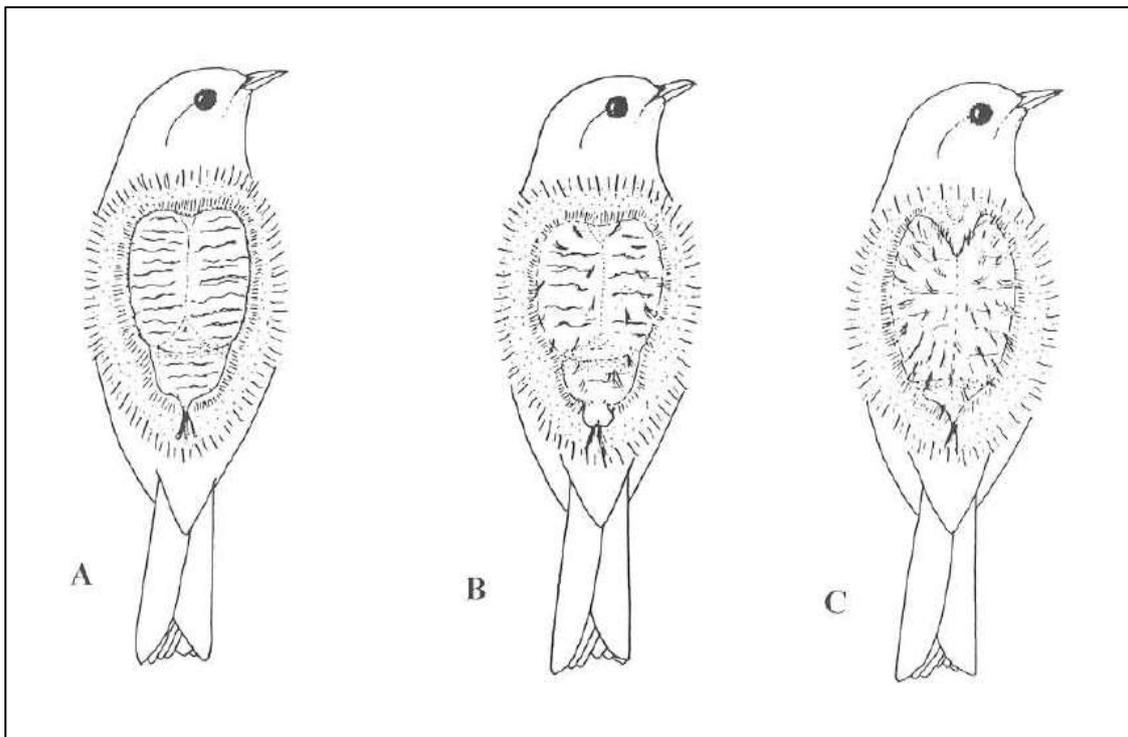


Figura 9: Estados de desarrollo del parche de incubación. (A) Hembra completamente reproductiva; (B) Macho completamente reproductivo; (C) Individuo no reproductivo.

FUENTE: Tomado de Pyle 1997a.

3.10 MEDIDAS MORFOMÉTRICAS

La toma de medidas morfométricas siguió estándares internacionales (Ralph 1996, NABC 2001), las cuales luego fueron asociadas a la edad y el sexo de los individuos examinados.

3.10.1 Longitud de la cuerda alar

Con ayuda de una regla con tope en cero, se midió la distancia, en milímetros, desde el vértice flexor del ala hasta el extremo de la primaria más larga, manteniendo la curvatura natural del ala al tomar la medida (Figura 10).

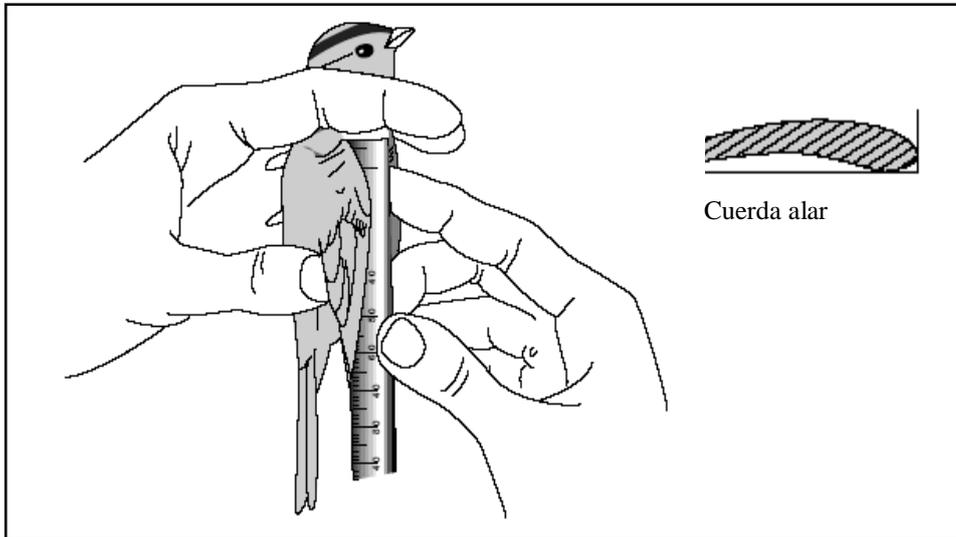


Figura 10: Correcta sujeción para medir la cuerda alar.
FUENTE: Adaptado de Pyle 1997a.

3.10.2 Longitud de la cola

Con ayuda de una regla se midió la distancia, en milímetros, desde el punto en donde la base de las dos rectrices centrales sobresale de la piel hasta la punta de la rectriz más larga (Figura 11).

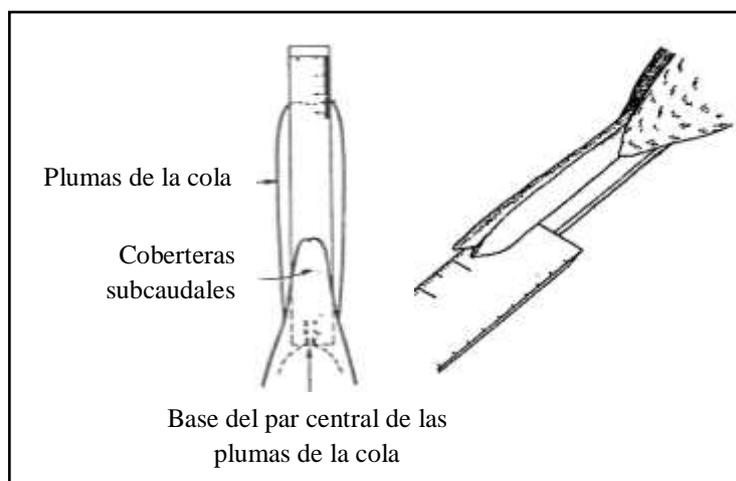


Figura 11: Forma correcta de medir la longitud de la cola.
FUENTE: Adaptado de Pyle 1997a.

3.10.3 Longitud del tarso

Con ayuda de un vernier se midió la distancia, en milímetros, desde la coyuntura tarsal hasta la parte distal de la última escama antes del punto donde los dedos emergen (Figura 12).

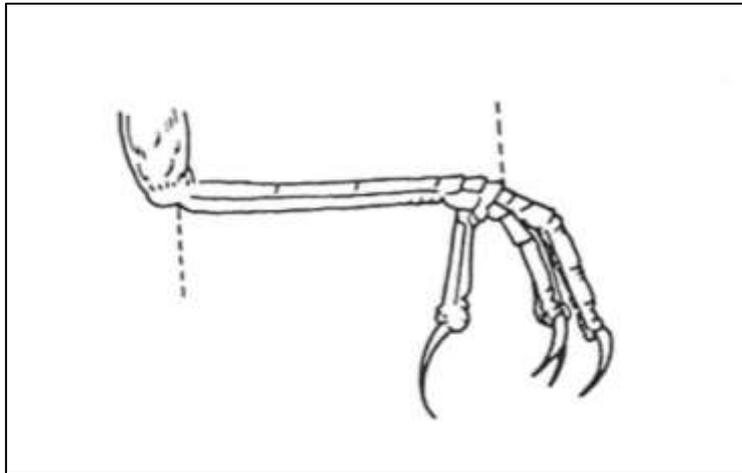


Figura 12: Medición de la longitud del tarso.
FUENTE: Tomado de Pyle 1997a.

3.10.4 Longitud de pico-narina

Con ayuda de un vernier se midió la distancia, en milímetros, desde la parte anterior (distal) del nostrilo hasta la punta del pico (Figura 13).

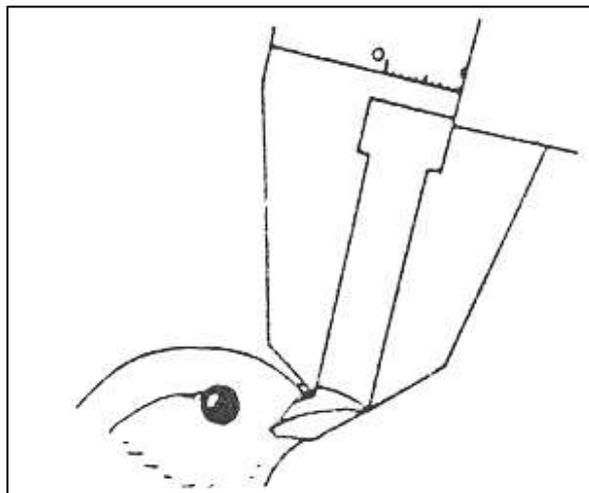


Figura 13: Medición de la longitud del pico-narina.
FUENTE: Tomado de Pyle 1997a.

3.10.5 Peso

Con ayuda de una balanza digital se tomó el peso, en gramos, haciendo uso de frascos proporcionalmente similares al de los individuos capturados.

3.11 PROCESAMIENTO DE DATOS Y ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Los datos colectados fueron organizados en una base de datos utilizando el programa Microsoft Excel (2013). La caracterización de la muda se realizó describiendo y clasificando cada uno de los especímenes examinados en las diferentes categorías de edad y sexo. Luego, para establecer la estrategia de muda de la especie, se determinó y comparó la frecuencia de las mudas y plumajes utilizando un gráfico de barras. Así mismo, se realizó un diagrama cronológico para observar la evolución temporal de individuos según su edad.

Para cada análisis estadístico se usó el *software* estadístico PAST ver. 3.08 (Hammer *et al.* 2001). La asociación entre el grado de osificación y categoría de edad se evaluó a través de una tabla de contingencia y se representó a través de un gráfico de barras. Se halló la media, la desviación estándar, la varianza y los intervalos de confianza para cada medida morfométrica. Se utilizó la prueba estadística no paramétrica de Kruskal-Wallis para evaluar si hay diferencias significativas entre las diferentes mediciones (cuerda alar, longitud de cola, longitud de tarso, longitud de pico narina y peso) con la edad. De la misma forma, la prueba de Mann-Whitney se utilizó para la comparación entre sexos (Zar 1999). Se utilizó para todas las pruebas estadísticas un nivel de significancia de 0.05.

IV. RESULTADOS Y DISCUSIONES

Entre Junio de 2012 y Septiembre de 2016, se capturaron 142 individuos de *Catamenia analis* en la Estación Biológica Río Santa Eulalia, identificándose 58 machos, 35 hembras y 44 de sexo indeterminado. Solo se obtuvieron 9 recapturas, las cuales fueron consideradas en los análisis descriptivos y estadísticos si es que su captura tuvo una categoría de edad diferente a su respectiva recaptura. Asimismo, se examinaron 10 especímenes de dicha especie en la colección científica ornitológica John O'Neill de CORBIDI y 55 especímenes en el Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, incluyéndose 42 machos, 22 hembras y uno de sexo indeterminado.

4.1 CARACTERIZACIÓN DEL CICLO DE MUDA DE *C. analis* SEGÚN SUS CATEGORÍAS DE EDAD Y SEXO

Utilizando el sistema de clasificación de edad propuesto por Wolfe *et al.* (2010), y con las modificaciones de Johnson *et al* (2011), se identificaron 9 categorías de edad, las cuales se describen a continuación:

4.1.1 FPJ (Primer ciclo de muda; muda prejuvenil o 1^{ra} muda prebásica; n = 2)

Se capturaron 2 individuos FPJ en Julio de 2014. La muda prejuvenil se reconoció por la evidencia de una muda simultánea en todas las plumas de cuerpo y de vuelo, por lo que la extensión de la 1ra muda prebásica fue completa. No se presentaron diferencias entre machos y hembras en esta categoría de edad.

Según Howell (2003), las aves passeriformes recién nacidas son usualmente susceptibles a la depredación, por lo que deben desarrollar sus plumas lo más rápido posible para abandonar el nido. Por esta razón, deben crecer todas sus plumas al mismo tiempo.

4.1.2 FCJ (Primer ciclo de muda; plumaje juvenil o primer plumaje básico; n= 5)

Se capturó un individuo FCJ en Agosto de 2014, y se identificaron cuatro en las colecciones científicas (dos machos, una hembra y uno de sexo indeterminado). Estos fueron sexados mediante la visualización de testículos u ovarios durante el proceso de taxidermia; sin embargo, no se reconocieron diferencias en plumaje entre machos y hembras.

El plumaje juvenil (o primer plumaje básico) presentó plumas del cuerpo de color castaño claro opaco, con estrías negruzcas en el dorso, cabeza y pecho (Figura 15). Las coberteras menores y medias presentaron una coloración grisácea con bordes y puntas blanquecinas. Las coberteras mayores tuvieron una coloración grisácea con ligeros bordes anaranjados en el extremo derecho, siendo más ancho en su base. El álula presentó una coloración grisácea con un ligero borde plateado. Las plumas primarias presentaron una coloración grisácea y con ligeros bordes blanquecinos. Las plumas secundarias y terciarias también tuvieron una coloración grisácea pero con bordes anaranjados, siendo más visibles en las plumas terciarias. Las rectrices fueron de color gris oscuro con bordes blanquecinos y con una banda blanca en su centro, característica de esta especie en todas sus categorías de edad. Las coberteras subcaudales presentaron una coloración blanquecina grisácea con centros negruzcos (Figura 16).

Este plumaje crece durante la temporada reproductiva, mientras que las siguientes mudas prebásicas lo desarrollan luego de la reproducción. Por consecuencia, el primer ciclo de vida es ligeramente más largo que un ciclo definitivo, y el plumaje juvenil debe ser igual de duradero que el plumaje adulto para sobrevivir; sin embargo, este plumaje es de mala calidad. Una posible razón es que las aves passeriformes juveniles están muy expuestas a depredadores, por lo que deben desarrollar un plumaje funcional, mas no duradero, que les permita salir de la vulnerabilidad del nido. Con el paso del tiempo,

durante su primer ciclo de vida, deben de realizar una serie de mudas que les permita reemplazar aquellas plumas muy desgastadas (Howell 2010).

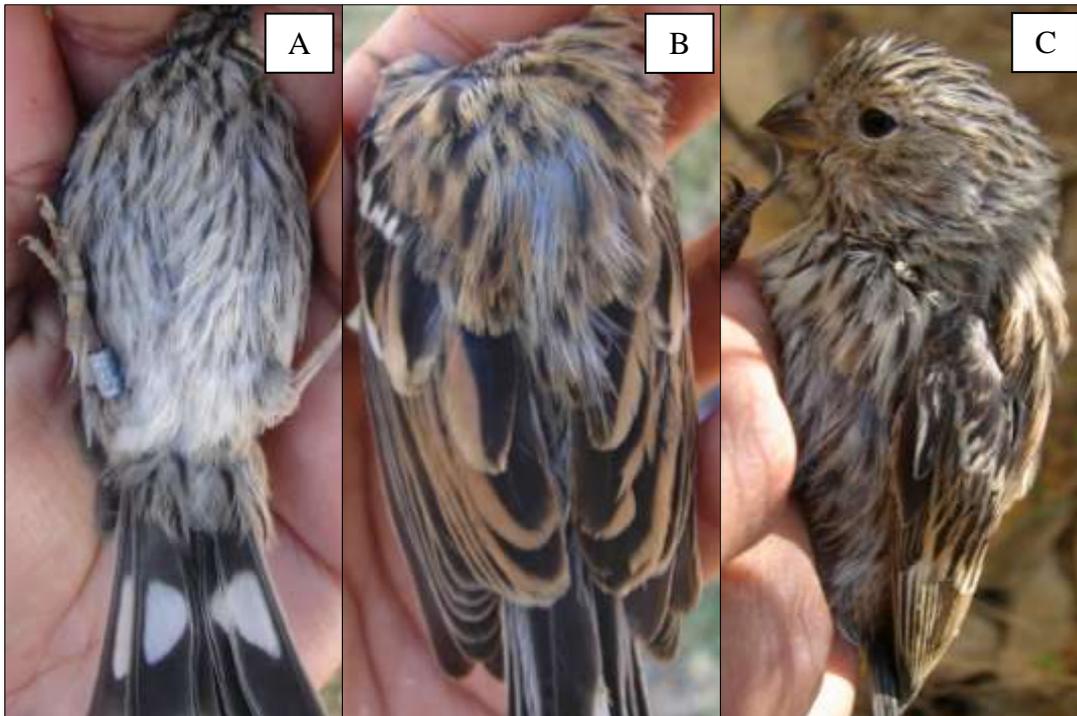


Figura 15: Individuo FCJ hembra de *Catamenia analis*. A. Vista ventral mostrando las estrías del pecho y las coberteras subcaudales. B. Vista dorsal del ave, evidenciando las estrías del dorso. C. Vista lateral izquierda del ave en posición del fotógrafo.



Figura 16: Ala derecha extendida de un individuo FCJ de *C. analis* de sexo desconocido, evidenciando una sola generación de plumas, producto de una muda completa y simultánea.

4.1.3 FPF (Primer ciclo de muda; muda preformativa; n = 23)

Se capturaron 19 individuos y se examinaron cuatro en las colecciones científicas. La muda preformativa se evidenció por la presencia de cañones en casi todas o todas las plumas del cuerpo (cabeza, pecho, dorso, vientre, flancos, coberteras secundarias y álula) y ninguna de las plumas de vuelo, a excepción de las terciarias. En algunos individuos se evidenció el reemplazo de rectrices (Figura 17 y 18).

Debido a la gran presencia de plumaje juvenil en esta categoría de edad, hubo muchos individuos que no se les pudo reconocer el sexo. Sin embargo, aquellos que estuvieron por terminar la muda preformativa, presentaron características significativas en el plumaje para sexarlos. Los individuos machos se diferenciaron principalmente de las hembras por la coloración de las plumas en crecimiento: si eran negruzcas, fueron catalogados como machos, y si eran amarronadas, fueron identificados como hembras. Este contraste se evidenció principalmente en las plumas de la cabeza y dorso, y en algunos casos en las coberteras secundarias. Se lograron identificar 3 machos y 7 hembras.



Figura 17: Ala derecha extendida de un individuo FPF de *C. analis* de sexo desconocido, evidenciando el reemplazo de coberteras medias, producto de una muda preformativa parcial.

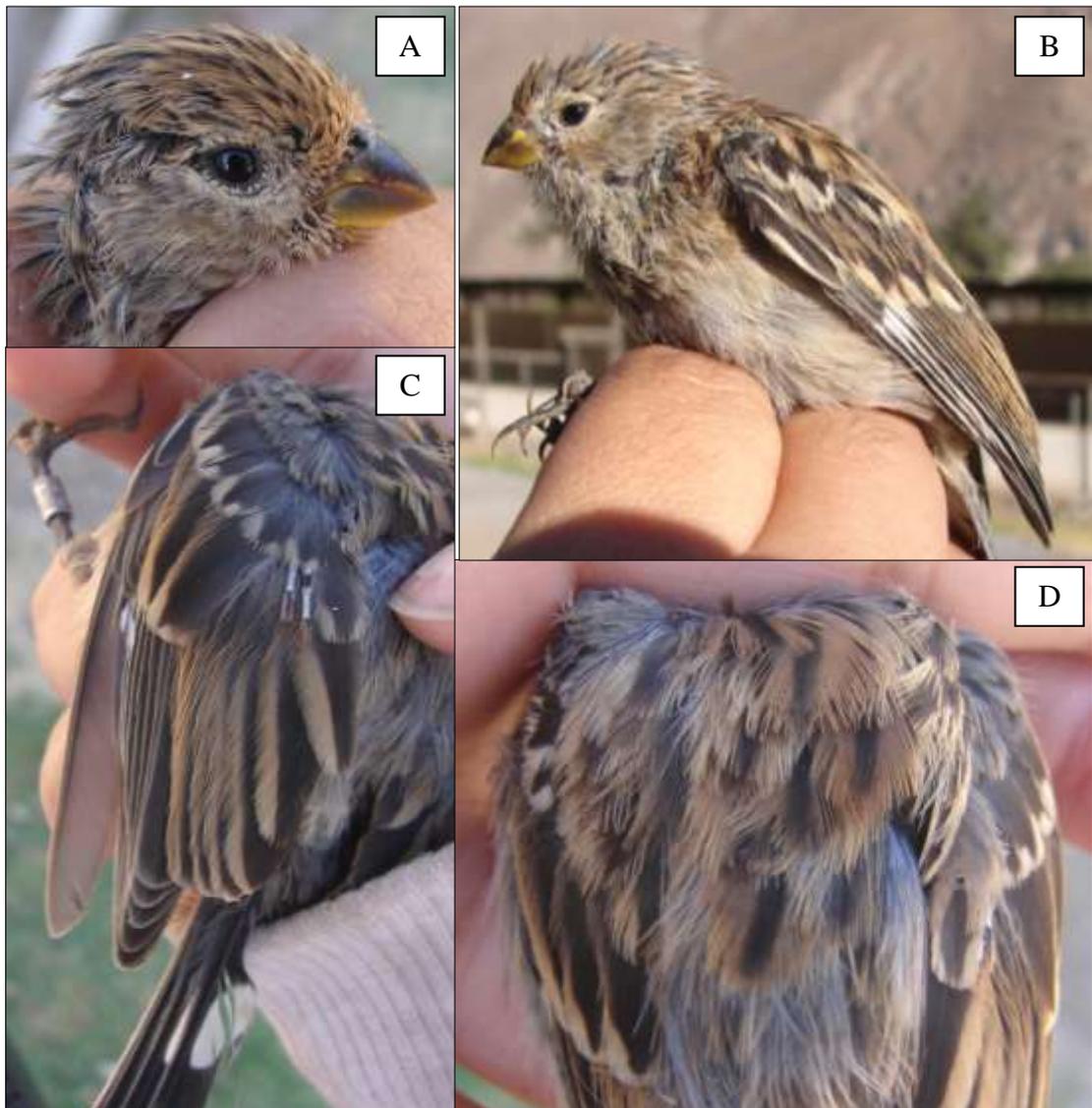


Figura 18: Individuo FPF de *Catamenia analis*. A. Cabeza de un individuo con plumas castañas reemplazadas en la corona. B. Vista lateral izquierda del ave en posición del fotógrafo. C. Vista lateral izquierda del ala cerrada, evidenciando el reemplazo de coberteras mayores. D. Vista dorsal del ave mostrando el contraste entre plumas retenidas y plumas en crecimiento.

4.1.4 FCF (Primer ciclo de muda; plumaje formativo; n = 56)

Se capturaron 35 individuos y se examinaron 21 en las colecciones científicas. El plumaje formativo se reconoció principalmente por el límite de muda entre coberteras mayores (1-5 plumas más internas reemplazadas). También se pudo encontrar límites de muda entre coberteras medias (con el reemplazo de todas las plumas; excepcionalmente una queda retenida) y terciarias (todas las plumas reemplazadas o solo las terciarias 2 y

3). En algunos casos se reemplazaron las rectrices juveniles. Por ello, la extensión de muda de todos los individuos FCF analizados fue parcial.

En esta categoría de edad se presentaron diferencias notables a nivel de sexo, siendo identificados 31 machos y 20 hembras, cuyas características principales se describen a continuación:

- **Machos (n = 31)**

Las plumas de la cabeza y pecho presentaron una coloración amarronada con una variable cantidad de plumas grisáceas, dando la apariencia de un macho adulto (Figura 20). Las plumas del dorso presentaron una coloración amarronada y grisácea con estrias gruesas en el centro. Las coberteras menores presentaron una coloración negruzca con bordes y puntas grisáceas. Las coberteras medias tuvieron una coloración negruzca con puntas blancas. Las coberteras mayores reemplazadas presentaron una coloración negruzca con bordes anaranjados y puntas blanquecinas, más gruesas y oscuras que las plumas retenidas (juveniles), las cuales presentaron una coloración amarronada y un borde ligeramente blanco. El álula se retuvo en la mayoría de casos y presentó una coloración amarronada con un borde blanquecino; sin embargo, algunos individuos reemplazaron el álula, la cual presentó una coloración grisácea con un borde blanquecino. Las plumas primarias, secundarias y coberteras primarias fueron retenidas en todos los individuos y presentaron una coloración amarronada con ligeros bordes blanquecinos y un evidente desgaste en sus puntas. Las terciarias reemplazadas fueron de color negruzco con bordes anaranjados y anchos, las plumas reemplazadas fueron amarronadas con bordes ligeramente blanquecinos (Figura 21). Las rectrices fueron generalmente retenidas y presentaron una coloración amarronada grisácea con bordes blanquecinos y evidente desgaste en sus puntas (Figura 20C). Las coberteras subcaudales presentaron una variación de color desde anaranjado pálido hasta rojizo (Figura 19A).

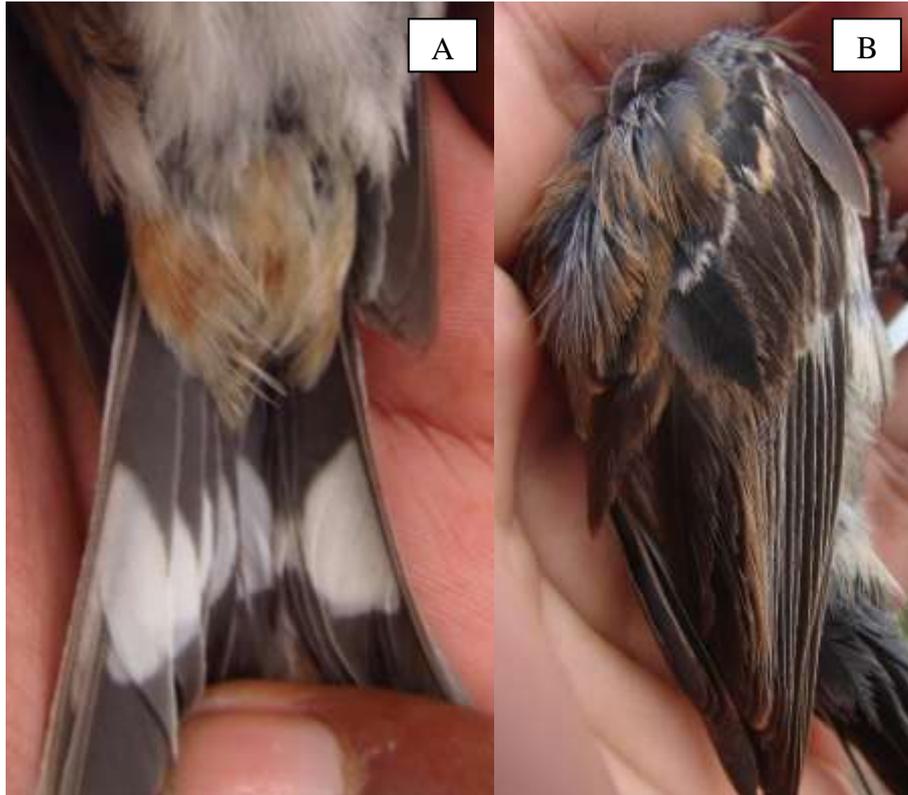


Figura 19: Individuo FCF macho de *Catamenia analis*. A. Vista ventral, evidenciando la amplia banda blanca de las rectrices y la coloración anaranjada de las coberteras subcaudales. B. Vista lateral derecha del ala cerrada, mostrando el contraste entre las plumas retenidas y plumas reemplazadas

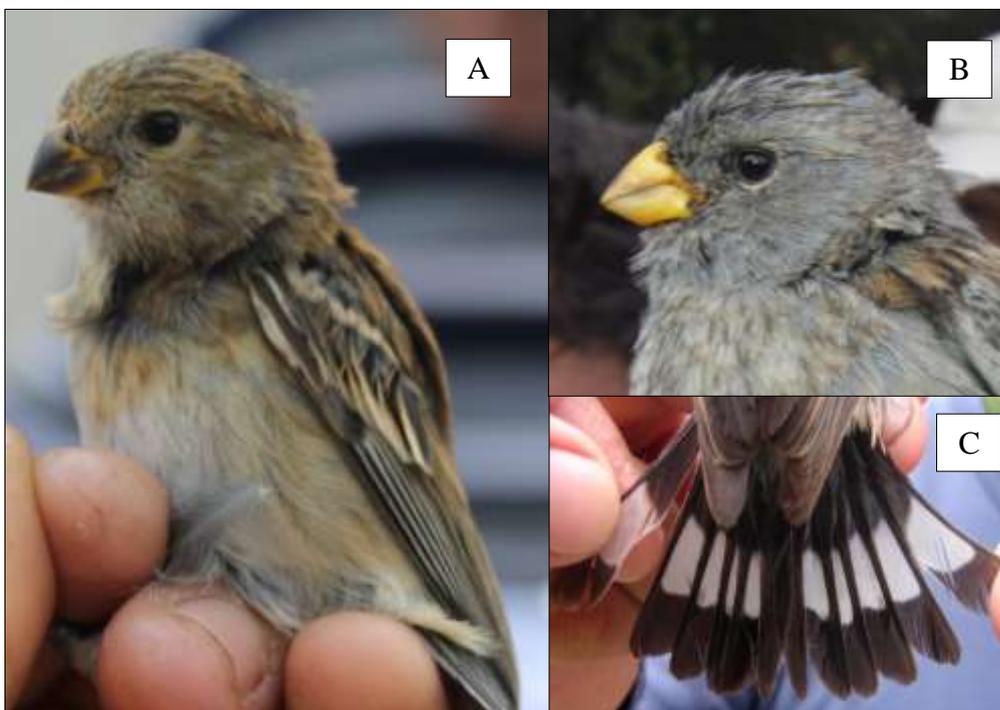


Figura 20: Individuo FCF macho de *Catamenia analis*. A. Vista lateral izquierda del ave en posición del fotógrafo, evidenciando una coloración amarronada B. Cabeza de un individuo con coloración grisáceo oscuro de un individuo formativo C. Vista dorsal de las rectrices.



Figura 21: Ala derecha extendida de un macho FCF de *Catamenia analis*, evidenciando el límite de muda en coberteras mayores, siendo las plumas reemplazadas las más proximales al cuerpo, y las plumas retenidas las 4 coberteras mayores más distales.

- **Hembras (n = 20):**

Las plumas de la cabeza, el dorso y el pecho presentaron una coloración castaña con estrías negruzcas en su centro, aunque algunos individuos retuvieron algunas plumas juveniles (Figura 23). Las coberteras menores tuvieron una coloración negruzca con puntas grisáceas. Las coberteras medias y mayores presentaron una coloración negruzca con bordes y puntas amarronadas anchas, a comparación de las plumas juveniles retenidas, las cuales presentaron una coloración amarronada con bordes castaños. El álula retenida presentó una coloración amarronada con un borde blanquecino; sin embargo, algunos individuos reemplazaron el álula, la cual presentó una coloración grisácea con un borde blanquecino. Las plumas primarias, secundarias y coberteras primarias fueron retenidas en todos los individuos y presentaron una coloración amarronada con ligeros bordes blanquecinos y un evidente desgaste en sus puntas. Las terciarias reemplazadas fueron de color negruzco con bordes anarajados y anchos, muy similar a la de los machos de la misma edad (Figura 22). Las recrices fueron generalmente retenidas y presentaron una coloración amarronada grisácea con bordes

blanquecinos y un evidente desgaste en sus puntas. Las coberteras subcaudales presentaron una coloración anaranjada palida.

La evaluación de la protuberancia cloacal y el parche de incubación no resultaron confiables para diferenciar individuos macho y hembras en esta categoría de edad. Solo se observaron protuberancias cloacales pequeñas en dos individuos machos, y parches de incubación liso en dos individuos hembras. Ambas evaluaciones estaban en su primera etapa de desarrollo, por lo que no resultó suficiente para sexar a los individuos (Pyle 1997a).



Figura 22: Ala derecha extendida de una hembra FCF de *Catamenia analis*, evidenciando el límite de muda en coberteras mayores, siendo las plumas reemplazadas las más proximales al cuerpo, y las plumas retenidas las 4 coberteras mayores más distales.

El plumaje formativo en muchas especies luce muy similar en apariencia al plumaje adulto (Howell *et al.* 2003), por lo que al parecer desde esta categoría de edad es confiable diferenciar entre machos y hembras por el plumaje. Sin embargo, se recomienda evaluar el parche de incubación y la protuberancia cloacal para confirmar el sexo de los individuos formativos. Además, la coloración de la base del vientre resultó ser una característica útil para separar machos de hembras, siempre y cuando sea de color rojizo intenso.



Figura 23: Individuo FCF hembra de *Catamenia analis*, A.. Vista lateral derecha del ave en posición del fotógrafo. C. Vista dorsal del ave mostrando el contraste entre plumas retenidas y plumas reemplazadas.

4.1.5 FCA (Primer ciclo de muda; 1ra muda prealterna; n = 1)

Solo se capturó un individuo FCA macho en Marzo de 2015, durante la temporada húmeda. El primer plumaje alterno se reconoció por la presencia de 3 generaciones de plumas: juveniles, formativas y alternas. La muda prealterna fue de extensión parcial, al evidenciarse el reemplazo de plumas de cuerpo y terciarias.

El individuo macho capturado presentó plumas de la cabeza de color gris oscuro y una evidente máscara negra. Las plumas del pecho y el vientre tuvieron una coloración grisácea opaca con estrías amarronadas y bordes cremosos. El dorso fue de color castaño con estrías amarronadas (Figura 24). Las coberteras menores producto de la muda prealterna presentaron una coloración negruzca con bordes y puntas grisáceas. Las coberteras medias producto de la muda prealterna tuvieron una coloración negruzca con puntas blancas. Las coberteras mayores producto de la muda preformativa tuvo una coloración negruzca opaca con un ligero borde marrón desgastado, y las coberteras mayores juveniles retenidas tuvieron una coloración amarronada con ligeros bordes

blanquecinos. El álula se retuvo y tuvo una coloración amarronada opaca con borde blanquecino. Las plumas primarias, secundarias y coberteras primarias se retuvieron y presentaron una coloración amarronada, opaca y con un evidente desgaste. La pluma terciaria mas interna producto de la muda prealterna fue de color negruzco con un evidente borde anaranjado, en contraste con las plumas terciarias juveniles, las cuales fueron amarronadas con ligeros bordes anaranjados. Las rectrices fueron negruzcas con bordes blanquecinos (Figura 25). Las coberteras subcaudales presentaron una coloración rojiza.



Figura 24: Individuo FCA macho de *Catamenia analis*. A. Vista lateral izquierda del ave en posición del fotógrafo. B. Vista dorsal del ave mostrando las estrías del dorso y las plumas alternas, formativas y juveniles. C. Vista ventral del ave.



Figura 25: Ala derecha (A) e izquierda (B) de un Individuo FCA macho de *Catamenia analis*, evidenciando las 3 generaciones de plumas (juveniles, formativas y alternas) producto de una muda prealterna parcial y simétrica.

4.1.6 SPB (Segundo ciclo de muda; 2da muda prebásica; n = 5)

Se capturaron tres individuos y se examinaron dos en las colecciones científicas. Individuos que estuvieron comenzando su segundo ciclo de vida fueron reconocidos por el contraste entre plumas juveniles y adultas en las remeras, principalmente en las primarias y secundarias.

Las plumas retenidas (juveniles) presentaron mayor desgaste y decoloración que las plumas reemplazadas (adultos), las cuales resultaron más lustrosas, coloridas y con mayor densidad de barbas y bárbulas. Con respecto a su forma, las plumas reemplazadas presentaron una forma truncada, a diferencia de las plumas retenidas, las cuales presentaron terminación en punta, siendo este contraste más evidente en las coberteras primarias, en las plumas primarias más externas y en las rectrices (Figura 26).



Figura 26: Ala derecha extendida de un macho SPB de *C. analis*. Se muestra el característico reemplazo gradual de las plumas primarias y secundarias más externas, producto de una muda prebásica completa.

A pesar que solo se examinaron 5 individuos de esta categoría de edad, se pudo establecer diferencias entre sexos. Los machos ($n = 3$) presentaron una coloración generalmente grisácea, pero aún con parches castaños en la cabeza, dorso, pecho, coberteras secundarias y plumas secundarias. Por otro lado, las hembras ($n = 2$) presentaron una coloración generalmente amarronada y estriada. Además, las hembras presentaron una coloración anaranjada en la base del vientre, mientras que en los machos fue rojiza.

4.1.7 DPB (Ciclo de muda definitiva; muda prebásica definitiva; $n = 4$)

Se capturaron 3 individuos y se examinó uno en las colecciones científicas. Esta categoría de edad se reconoció por la presencia de una muda completa en las remeras. En este caso no se pudo encontrar una diferencia entre plumas juveniles y adultas, sino un ligero contraste entre plumas adultas nuevas y viejas. Las plumas retenidas presentaron un desgaste mayor y una tenue diferencia en color que las plumas reemplazadas (Figura 27).



Figura 27: Ala derecha extendida de un macho DPB de *C. analis*, evidenciando una muda prebásica de extensión completa. Se muestra el reemplazo de coberteras secundarias y de las plumas primarias más internas.

Se estableció diferencias a nivel de sexo, siendo los machos ($n = 3$) de coloración generalmente gris oscura y con pocos parches castaños, a diferencia de las hembras ($n = 1$), las cuales presentaron una coloración amarronada y estriada.11

4.1.8 DCB (Ciclo de muda definitiva; plumaje básico definitivo; $n = 64$)

Se capturaron 31 individuos y se examinaron 33 en las colecciones científicas. Estos fueron reconocidos como individuos con plumaje básico definitivo por la presencia de una sola generación de plumas, es decir, no presentaron límites de muda ni plumas juveniles. La muda prebásica fue de extensión completa en todos los individuos examinados. Se encontraron diferencias entre machos y hembras, las cuales se describen a continuación:

- **Hembras ($n = 20$)**



Figura 28: Ala derecha extendida de un individuo hembra DCB de *Catamenia analis*, evidenciando una sola generación de plumas, resultado de una muda prebásica completa.

El plumaje básico definitivo de las hembras presentó plumas de la cabeza, el dorso y el pecho de color castaño y con estrías negras (Figura 29). Las coberteras menores presentaron una coloración negruzca con bordes grisáceos y amarronados. Las coberteras medias, mayores y terciarias presentaron bordes y puntas anaranjadas. El álula tuvo una coloración negruzca con un borde blanquecino. Las plumas primarias y coberteras presentaron una coloración negruzca con ligeros bordes blanquecinos. Las plumas secundarias y terciarias presentaron una coloración negruzca con bordes anaranjados, los cuales fueron más evidentes en las plumas más cercanas al cuerpo. Las rectrices fueron negruzcas con bordes y puntas blanquecinas (Figura 28). Las coberteras subcaudales fueron de color anaranjado pálido (Figura 29C).

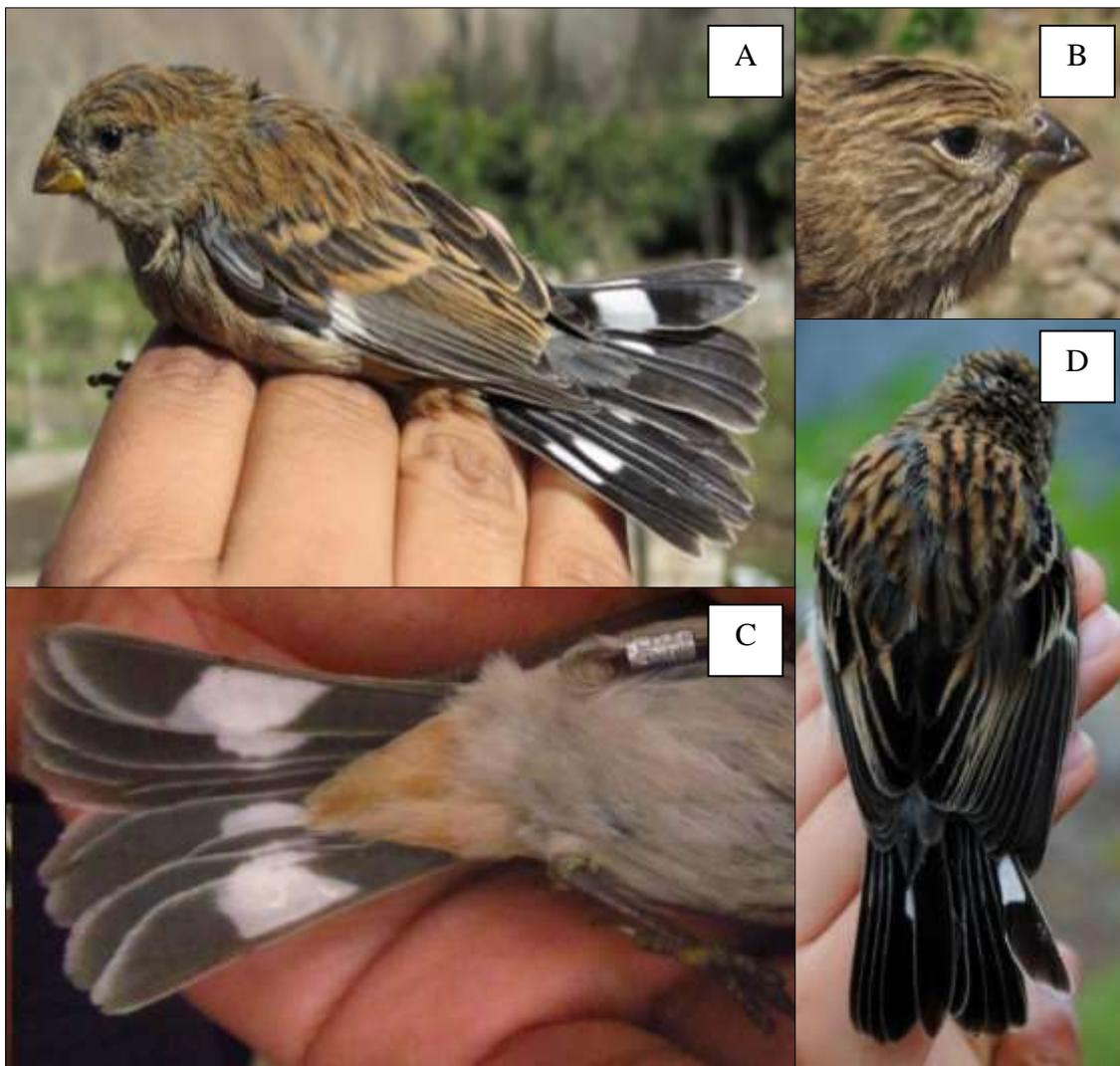


Figura 29: Individuo DCB hembra de *Catamenia analis*. A. Vista lateral izquierda del ave en posición del fotógrafo. B. Cabeza castaña con estrías y pico oscuro. C. Vista ventral mostrando la coloración anaranjado opaca de las coberteras subcaudales. D. Vista dorsal del ave, evidenciando las amplias estrías.

- **Machos (n = 44)**

A diferencia de las hembras, el plumaje básico de los machos presentó una coloración variable: algunos obtuvieron un plumaje completamente de color gris, mientras que otros presentaron un plumaje gris con una cantidad variable de plumas castañas, principalmente en la cabeza y dorso. Esta diferencia de plumajes básicos se debería a un fenómeno denominado “maduración retardada del plumaje”.

- Plumaje básico no definitivo: Las plumas del cuerpo presentaron una coloración generalmente grisácea, pero con algunos parches castaños, especialmente en el dorso y la corona (Figura 31). Las coberteras menores fueron de color negruzco con puntas grisáceas. Las coberteras medias presentaron una coloración negruzca con puntas blancas. Las coberteras mayores tuvieron una coloración negruzca con bordes anaranjados y puntas blanquecinas. El álula fue de color negruzco con un borde blanquecino. Las plumas primarias, coberteras primarias y secundarias más externas presentaron una coloración negruzca con bordes grisáceos. Las terciarias y las secundarias más internas fueron de color negruzco con un ancho borde anaranjado. La máscara de la cabeza fue de color negro pero parcial. Las coberteras subcaudales presentó una coloración rojiza (Figura 30).



Figura 30: Ala derecha extendida de un individuo macho DCB de *C. analis*, evidenciando una sola generación de plumas, resultado de una muda prebásica completa.

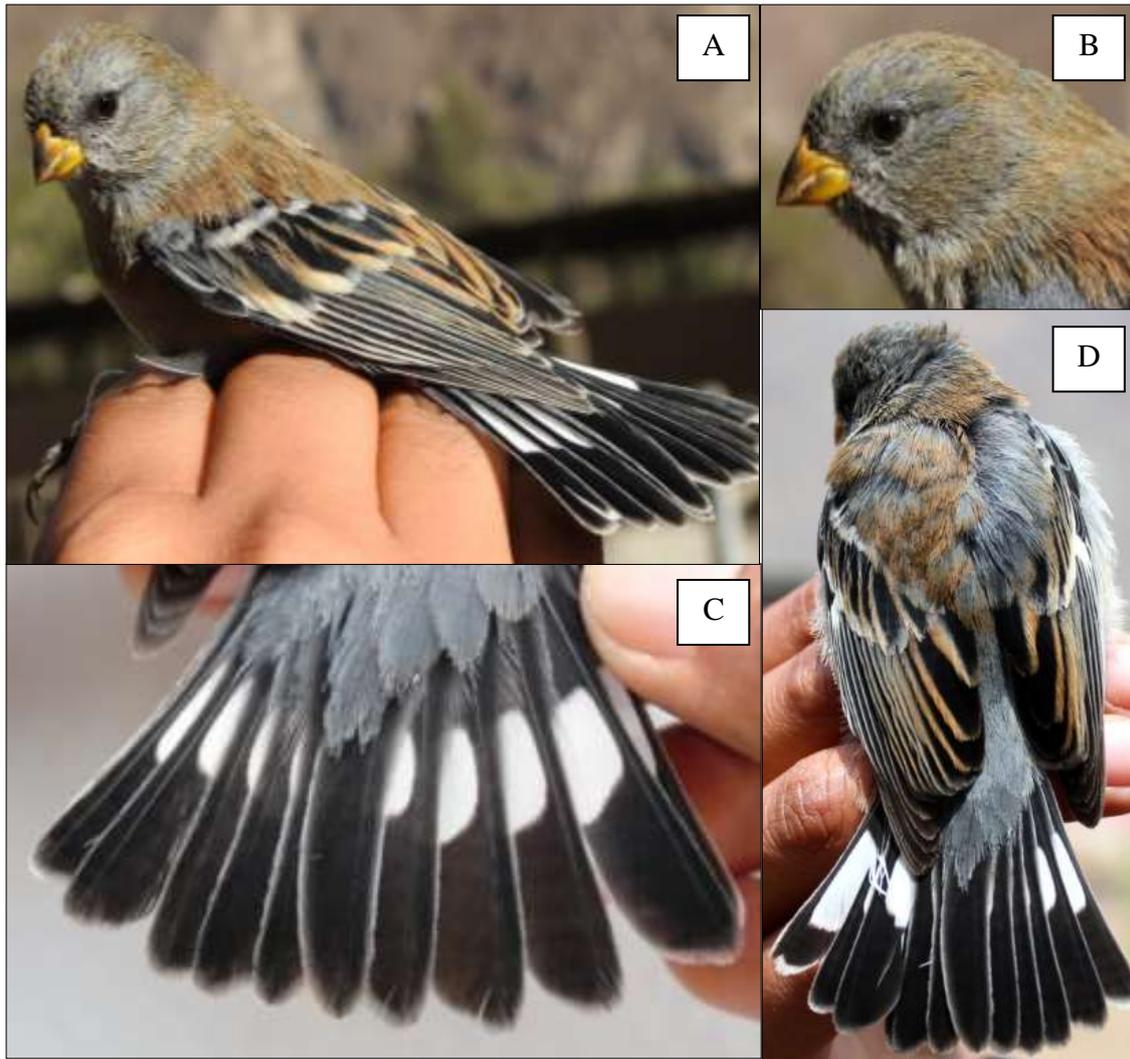


Figura 31: Individuo DCB macho de *Catamenia analis*. A. Vista lateral izquierda del ave en posición del fotógrafo. B. Cabeza gris con parches castaños. C. Vista dorsal de las rectrices. D. Vista dorsal del cuerpo del ave.

- Plumaje básico definitivo: Las plumas del cuerpo presentaron una coloración totalmente gris oscura (Figura 32). Las coberteras menores fueron de color negruzco con bordes y puntas grisáceas. Las coberteras medias y mayores presentaron una coloración negruzca con bordes grisáceos y puntas blancas. El álula fue de color negruzco con un borde grisáceo. Las primarias, coberteras primarias, secundarias y terciarias presentaron una coloración negruzca con bordes grisáceos y blanquecinos, siendo este mas evidente en las plumas más cercanas al cuerpo (Figura 33). La cabeza presentó una notoria máscara negra (Figura 32B). Las coberteras subcaudales presentaron una coloración rojiza intensa (Figura 32D).



Figura 32: Individuo DCB macho definitivo de *C. analis*. A. Vista lateral derecha del ave en posición del fotógrafo. B. Cabeza gris con máscara negra. C. Vista dorsal del cuerpo. D. Vista ventral, plumas de la base del vientre con coloración rojiza.



Figura 33: Ala derecha extendida de un individuo DCB macho definitivo de *C. analis*, evidenciando una sola generación de plumas, resultado de una muda prebásica completa.

La maduración retrasada del plumaje (MRP) es la adquisición tardía de color y patrón del plumaje adulto hasta después de la primera época potencial de reproducción (Rohwer *et al.* 1980). Los biólogos están ampliamente de acuerdo en que la MRP es una estrategia para reducir los costos de la reproducción del primer año para que un macho pueda llegar a las temporadas reproductivas posteriores cuando su potencial reproductivo es mayor (Hawkins *et al.* 2012). La MRP es más frecuente entre especies passeriformes (Rohwer *et al.* 1980), ha sido registrada en 33 familias de aves, ha evolucionado de forma independiente varias veces (Chu 1994, Hill 1996), y varía dentro y entre las especies en intensidad y duración (Doucet *et al.* 2007).

4.1.9 DCA (Ciclo de muda definitivo; plumaje alterno definitivo; n = 5)

Se capturaron cinco individuos machos DCA en Febrero y Marzo, durante la temporada húmeda. Estos se reconocieron por la presencia de dos generaciones de plumas: las básicas definitivas y las alternas definitivas. La muda prealterna definitiva fue de

extensión limitada o parcial, e incluyo de algunas a todas las coberteras medias y ocasionalmente la cobertera mayor más interna.

Las plumas del cuerpo presentaron una coloración desde algunas plumas amarronadas en el dorso y cabeza hasta totalmente gris oscura. (Figura 34). Las coberteras menores fueron de color negruzco con bordes y puntas grisáceas. Las coberteras medias reemplazadas (alternas) tuvieron una coloración negruzca con bordes blancos amplios y sin mucho desgaste, a comparación de las coberteras retenidas (básicas), las cuales tuvieron el mismo patrón de color, pero con mayor desgaste. Las coberteras mayores retenidas (básicas) tuvieron una coloración negruzca con bordes blanquecinos, grisáceos y con bastante desgaste, a comparación de la cobertera mayor reemplazada (alterna), las cuales presentó bordes grisáceos mas extensos y poco desgaste. Las primarias, coberteras primarias, secundarias, terciarias y el álula presentaron una coloración negruzca con bordes grisáceos y blanquecinos (Figura 35). La cabeza presentó una notoria máscara negra. Las coberteras subcaudales presentaron una coloracion rojiza intensa.



Figura 34: Individuo DCA macho de *C. analis*. A. Vista lateral izquierda del ave en posición del fotógrafo. B. Vista dorsal del cuerpo.



Figura 35: Ala derecha extendida de un individuo DCA macho de *C. analis*, evidenciando dos generaciones de plumas en las coberteras mayores y medias.

4.2 DETERMINACIÓN DE LA ESTRATEGIA DE MUDA DE *C. analis* EN BASE A SUS CATEGORÍAS DE EDAD

La estrategia de muda se determinó mediante el análisis de 96 individuos capturados, 4 recapturados y 65 especímenes de las colecciones científicas. Solo los individuos recapturados que presentaron una categoría de edad diferente a su captura fueron considerados en los análisis. Individuos en su segundo plumaje básico (SCB) y segunda muda prebásica (SPB), fueron considerados dentro de la categoría DCB y DPB respectivamente. No se reconocieron mudas prealternas a pesar de la presencia de plumajes alternos en algunos individuos.

Los individuos analizados fueron clasificados en 9 categorías de edad, de los cuales el 27 por ciento presentaron una muda activa ($n = 27$). De estos, el 2 por ciento se encontraban realizando su primera muda prebásica (FPJ), el 19 por ciento realizaban una muda preformativa (FPF), y el 6 por ciento una muda prebásica definitiva (SPB/DPB).

De los individuos de *C. analis* que no estaban mudando (73 por ciento, n = 73), el 1 por ciento presentó un primer plumaje básico (FCJ), el 35 por ciento exhibían un plumaje formativo (FCF), el 1 por ciento un primer plumaje alterno (FCA), el 31 por ciento se encontraban en plumaje básico definitivo (DCB) y el 5 por ciento en un plumaje alterno definitivo (DCA) (Fig. 36).

Por otro lado, los individuos examinados de las colecciones científicas fueron clasificados en 6 categorías de edad, de los cuales solo el 10,77 por ciento presentaron una muda activa (n = 7). De estos, el 6,15 por ciento realizaban una muda preformativa (FPF) y el 4,62 por ciento una muda prebásica definitiva (SPB/DPB). De los individuos sin muda activa (89,23 por ciento, n = 58), el 6,15 por ciento presentaron un primer plumaje básico (FCJ), el 32,31 por ciento un plumaje formativo (FCF) y el 50,77 por ciento un plumaje básico definitivo (DCB) (Figura 37).

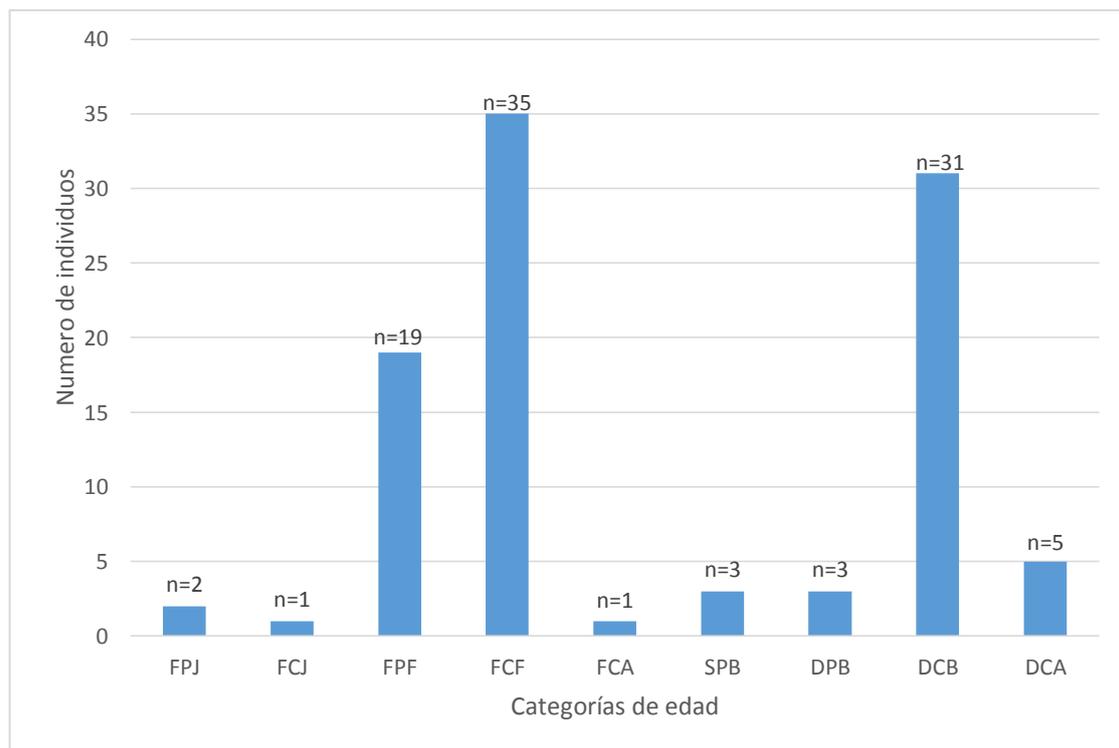


Figura 36: Frecuencia de individuos capturados de *C. analis* según el Sistema de clasificación de edad WRP.

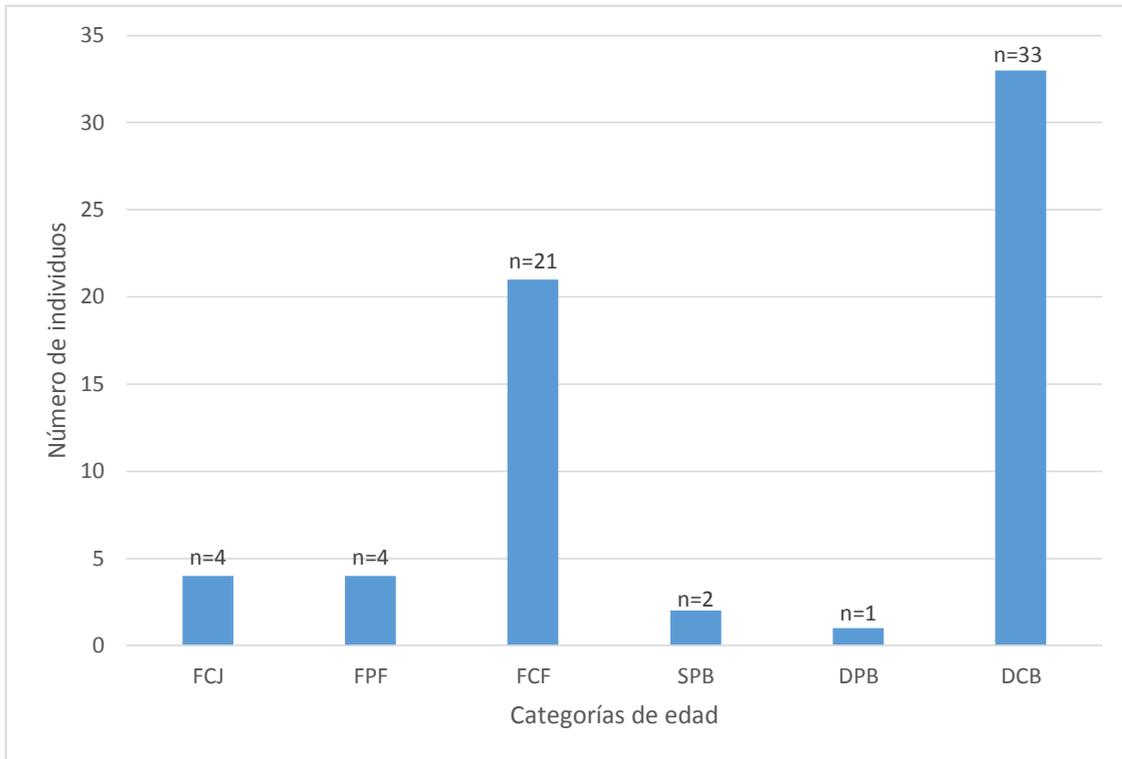


Figura 37: Frecuencia de especímenes examinados de colecciones científicas de *C. analis*, según el Sistema de clasificación de edad WRP.

Se encontraron plumajes alternos y básicos, además de un plumaje formativo en su primer ciclo de vida; por lo tanto, esta especie presenta una Estrategia Alternativa Compleja (Figura 5). Asimismo, se registró que la muda preformativa es de extensión parcial, la muda prealterna de extensión limitada-parcial, y las mudas prebásicas de extensión completa.

Esta estrategia concuerda con lo descrito por Howell (2010) para aves paseriformes norteamericanas, las cuales presentan solo dos estrategias, la Básica Compleja y la Alternativa Compleja. Una razón para esta ocurrencia puede ser que el plumaje juvenil crece durante la temporada reproductiva, mientras que las mudas prebásicas definitivas generalmente ocurren después de la temporada reproductiva; en consecuencia, el primer ciclo es ligeramente más largo que los ciclos definitivos, y el plumaje juvenil tendría que ser al menos tan resistente como el plumaje básico definitivo para poder sobrevivir el primer ciclo de vida (Howell *et al.* 2003). Sin embargo, como ya se ha mencionado,

el plumaje juvenil no es tan duradero como un plumaje básico definitivo, por lo que deben realizar una o dos mudas adicionales en el primer ciclo, y de esa manera obtener plumas más duraderas que permitan proteger a los individuos hasta el inicio de la segunda muda prebásica (Moreno *et al.* 2017)

La muda preformativa de extensión parcial ha sido documentada en una gran variedad de aves neotropicales, al igual que una muda prebásica completa anual (Ryder y Durães 2005; Ryder y Wolfe 2009, Botero *et al.* 2012, Gómez *et al.* 2012, Hernández 2012, Pyle *et al.* 2015, Díaz 2015, Mandujano 2016). Se presume que especies similares muestran extensiones de muda similares, y esto es garantizado en especies donde un análisis filogenético de la muda muestra patrones parecidos entre especies relacionadas (Hall y Tullberg 2004). Sin embargo, algunas especies similares, que viven en diferentes tipos de hábitats, muestran estrategias de muda diferentes, por lo que la muda también está afectada por factores ambientales (Ryder y Wolfe 2009).

A pesar que en Norteamérica y México los plumajes alternos han sido bien documentados (Pyle 1997b, Howell *et al.* 2003, Guallar *et al.* 2009), la aparente ausencia de este plumaje sugeriría una razón evolutiva latitudinal que beneficie la presencia de mudas prealternas en zonas templadas (Gomez *et al.* 2012). Ryder y Wolfe (2009) sugieren que se necesitan más estudios y no descartan la posibilidad que las mudas prealternas documentadas en realidad representen mudas prebásicas o preformativas prolongadas.

Se ha reportado la presencia de mudas prealternas en algunas especies de tráupidos neotropicales (Wolfe *et al.* 2009, Ryder y Wolfe 2009, Pyle *et al.* 2015, Díaz 2016, Moreno *et al.* 2017), siendo principalmente su extensión parcial. La presencia de esta muda se explicaría por el tipo hábitat de *C. analis*, el cual se caracteriza por la presencia de matorrales y campos de cultivo, donde la acción de la luz UV genera un mayor deterioro de ciertos grupos de plumas, y por ello los individuos deben realizar una muda limitada o parcial antes de su segunda muda prebásica (Howell 2010, Moreno *et al.* 2017). Sin embargo, no se descarta que este reemplazo de plumas coincida con la temporada reproductiva, y aprovechen este aumento de pigmentación en la selección sexual, demostrando que el cambio en la coloración del plumaje está relacionado con la condición o calidad de los machos (Doucet 2002)

En el presente estudio se refuerza la utilidad de los límites de muda, provenientes de una muda preformativa, los cuales permiten clasificar fácilmente a los individuos como de primer año, debido al contraste entre plumajes juveniles y formativas (Jenni y Winkler 1994, Pyle 1997a, Ryder y Wolfe 2009). En el presente estudio, a pesar de la facilidad para identificar límites de muda, y de esta manera diferenciar entre individuos juveniles, formativos y adultos, existen otros caracteres que pueden ser útiles para determinar la edad de *C. analis*, como la osificación del cráneo, la coloración del pico, el encurvamiento y las manchas blancas de las retrices, y el análisis de medidas morfométricas (Svensson 1984, Pyle 1997).

4.3 DINÁMICA TEMPORAL DE LA ESTRUCTURA ETARIA DE *C. analis*

Las 9 categorías de edad de los individuos capturados y recapturados se registraron en todos los meses a excepción de Mayo, Junio y Octubre (Figura X). Si bien se capturaron individuos en estos meses ($n = 7$), no se pudo determinar precisamente su edad debido a que presentaron características del plumaje difíciles de reconocer y lo recomendable es no colocarlo en una determinada clase de edad (Pyle 1997a).

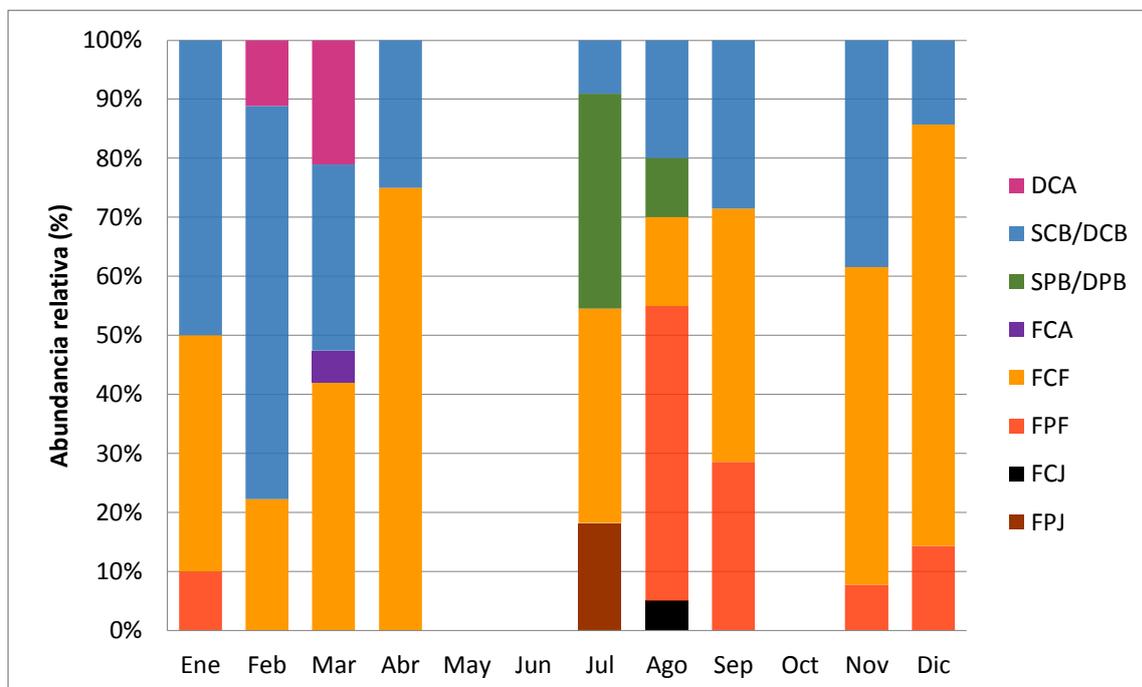


Figura 38: Diagrama cronológico de la estructura etaria de los individuos capturados de *C. analis* desde Junio de 2012 a Septiembre de 2016. Se muestra la abundancia relativa con los individuos más jóvenes en la base de los graficos de barras.

En la Figura 38, observamos que individuos realizando su primera muda prebásica y juveniles se encontraron en los meses de Julio y Agosto, lo que sugiere que la eclosión de huevos ocurre en Junio o Julio. La muda preformativa se evidenció desde Agosto a Enero, empezando en algunos individuos un mes después de la muda prejuvenil. Se encontraron individuos FCF y DCB durante todo el año, presentando más desgaste de plumas aquellos capturados en los primeros meses. La muda prebásica definitiva ocurrió en Julio y Agosto, coincidiendo un año después de la primera muda prebásica, lo cual sugiere que el ciclo de muda de *C. analis* dura aproximadamente un año, al igual que otras especies de passeriformes (Howell *et al.* 2003).

Individuos con plumaje alterno se hallaron en Febrero y Marzo, coincidiendo con la temporada reproductiva, la cual inicia en la época lluviosa (obs. pers.). Según Wikelski *et al.* (2000), existe una sincronía entre las temporadas reproductivas y la época lluviosa en especies tropicales, la cual está influenciada por la mayor abundancia de alimento. Asimismo, la época reproductiva delimita dos actividades de muda; anterior a esta, ocurre una muda prealterna limitada-parcial y posterior a esta, una muda prebásica completa anual. Esto concuerda con lo descrito por Pyle (1997a) y Guallar *et al.* (2009) para aves de Norteamérica y México respectivamente.

En base a estos resultados se pudo esquematizar el posible ciclo de vida de *C. analis* (Anexo 4), en el cual se muestran las diferentes mudas y plumajes que un individuo podría realizar o adquirir durante cada ciclo de vida. Sin embargo, se necesitan una mayor tasa de capturas, especialmente en los meses donde no se capturaron aves, para confirmar esto.

4.4 CRITERIOS ALTERNOS PARA LA DETERMINACIÓN DE LA EDAD Y EL SEXO DE *C. analis*

Una correcta determinación de la edad y el sexo de las aves debe basarse en una síntesis o combinación de todas las características disponibles (sean o no definitivas), las cuales pueden o no coincidir con las de algunas especies en particular, subespecies, o clases de edad o sexo (Pyle 1997a). Además, es importante entender y aceptar que individuos intermedios y excepciones siempre ocurrirán, y no siempre serán confiablemente identificados en sus diferentes clases de edad y sexo por criterio en la mano únicamente.

Por estas razones, se decidió identificar aquellas características de *C. analis* que pudieran representar de mejor manera la variabilidad y la complejidad de la identificación de clases de edad y sexo.

4.4.1 Determinación del nivel de osificación según las categorías de edad de *C. analis*

Se utilizó el nivel de osificación como un carácter alternativo al plumaje para determinar la edad de *C. analis*. Se agruparon los individuos capturados, recapturados y los examinados en colecciones científicas para aumentar el tamaño de muestra. Se reconocieron 6 niveles, los cuales estuvieron basados en el porcentaje de osificación craneal de cada individuo.

Todos los individuos examinados de *C. analis* ($n = 101$) siguieron un patrón de osificación de línea media (Figura 6), y presentaron una asociación significativa con la edad de los individuos examinados ($X^2 = 64,567$, $gl = 35$, $p = 0,0017091$). Las áreas del cráneo no osificadas se evidenciaron de color rosado pálido, mientras que las zonas osificadas de color blanco o grisáceo, mostrando además pequeños puntos blancos correspondientes a las columnas que conectan las dos capas de hueso del cráneo. En algunos casos resultó complicada la evaluación del nivel de osificación debido a que algunos individuos estuvieron mudando las plumas de la cabeza, por lo que resultó difícil separar las plumas de la cabeza y evidenciar la piel.

Con respecto a los individuos examinados de primer ciclo, se observó que individuos juveniles (FPJ y FCJ) presentaron bajos niveles de osificación, a excepción de un individuo que presentó una osificación de nivel 4 (Anexo IV, Tabla 2). El mismo patrón se evidenció en individuos categorizados como FPF, a excepción de uno que alcanzó el máximo grado de osificación (nivel 6), por lo que se podría suponer que algunos individuos *C. analis* completan el proceso de osificación durante la muda preformativa (Tabla 2). Sin embargo, la culminación del proceso de osificación se evidenció de mejor manera en individuos categorizados como FCF, debido a que el 65 por ciento de los individuos examinados alcanzaron altos niveles de osificación ($Oss \geq 5$) (Anexo IV).

Con respecto a individuos a partir del segundo ciclo (SPB, DPB, DCB y DCA), el 100 por ciento alcanzó niveles de osificación altos ($Oss \geq 5$), a excepción de uno que presentó una osificación de nivel cuatro. Todos los individuos que estuvieron realizando mudas prebásicas (SPB y DPB) completaron el proceso de osificación. Con respecto a individuos con plumajes básicos definitivos (DCB), el 74,36 por ciento alcanzó el nivel 6 de osificación; el 23,1 por ciento retuvieron pequeñas ventanas en el cráneo; y el 2,56 por ciento presentaron ventanas medianas (Anexo IV, Tabla 2). Por lo tanto, los resultados obtenidos demuestran que algunos individuos adultos (DCB) nunca lleguen a completar el proceso de osificación.

Tabla 2. Tabla de contingencias del nivel de osificación del cráneo en relación a las categorías de edad de los individuos examinados de *C. analis*

| | Códigos de ciclo | | | | | | | | Total | |
|-------|------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-------|-----|
| | FCJ | FPF | FCF | FCA | SPB | DPB | DCB | DCA | | |
| | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| | 2 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 |
| | 3 | 0 | 1 | 7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 8 |
| | 4 | 1 | 2 | 5 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 9 |
| | 5 | 0 | 5 | 11 | 0 | 0 | 0 | 9 | 2 | 27 |
| | 6 | 0 | 1 | 15 | 1 | 1 | 3 | 29 | 2 | 52 |
| Total | | 3 | 10 | 40 | 1 | 1 | 3 | 39 | 4 | 101 |

La determinación del nivel de osificación del cráneo es útil cuando se conoce la velocidad y la extensión a la cual el cráneo osifica en cada especie, relacionándolo, de esta forma, con el tiempo y el estado del plumaje (Pyle, 1997a). En el presente estudio se reconoció el proceso de osificación como una técnica alterna útil para la determinación de la edad de *C. analis*. Se evidenció que la especie en estudio puede completar el proceso de osificación durante el primer ciclo de muda, coincidiendo con la mayoría de especies de la familia Thraupidae (Pyle 1997b, Johnson y Wolfe 2017).

Algunas especies tienen periodos de osificación más prolongados que otras; es decir, una vez que el proceso ha comenzado, el tiempo para completarlo no es el mismo para todas las especies (McKinney 2004). Más aún, Winkler (1979) afirma que el tiempo para alcanzar el mayor grado de osificación varía entre individuos de la misma especie. Según Verheyen (1953), el proceso de osificación puede ser suspendido temporalmente antes de que continúe completándose más adelante en la misma temporada.

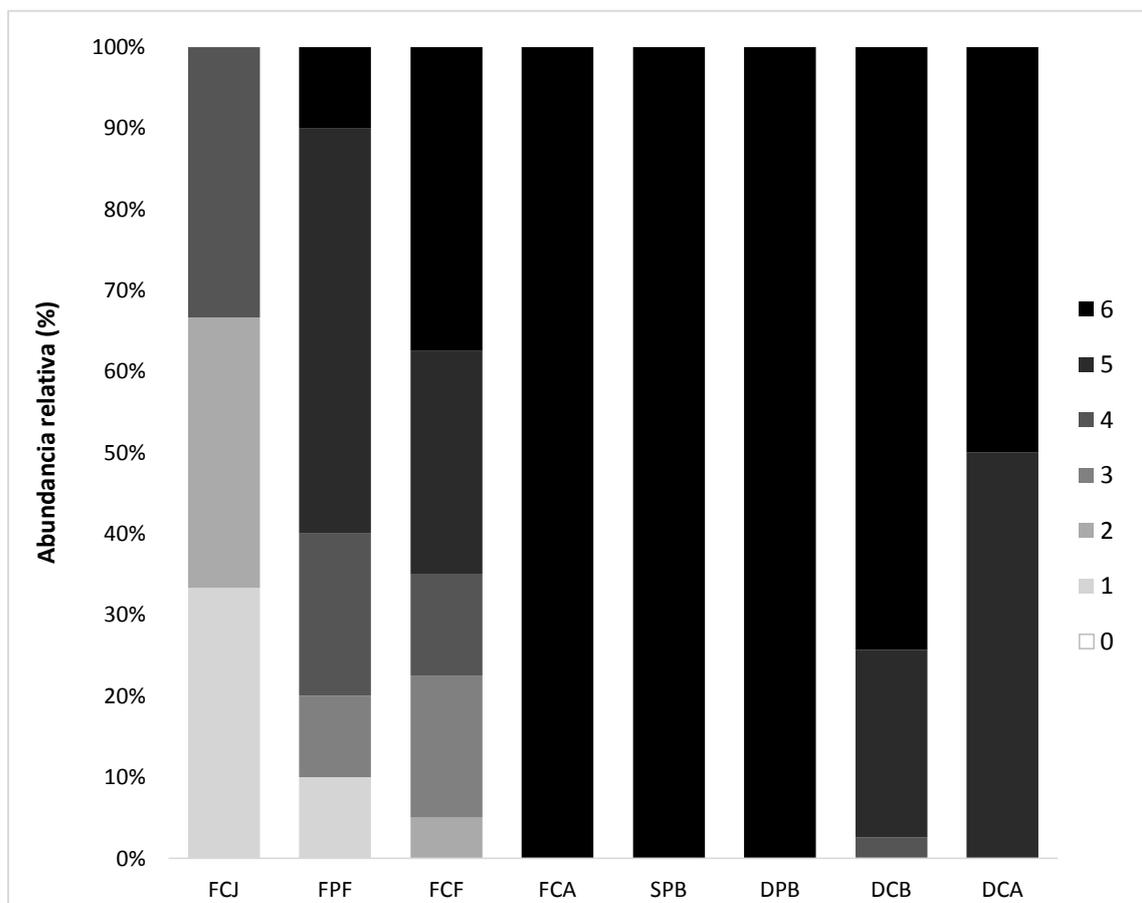


Figura 39: Porcentaje del nivel de osificación según las 7 categorías de edad en *C. analis*

Wiley y Piper (1992) sugieren que uno de los factores influyentes en la prolongación del proceso de osificación es el estado nutricional de las aves jóvenes, el cual se ve afectado por la competencia con individuos más experimentados, y otras especies que comparten el mismo nicho. De esta manera, el éxito en la dominancia de una especie puede estar correlacionado indirectamente con el proceso de osificación. Otro factor influyente es la época del año donde nació el ave (Hammel *et al.* 1983), la cual si se conoce podría ser un indicador más preciso de su edad.

4.4.2 Criterios morfométricos para la determinación de la edad y el sexo de *C. analis*

Se analizaron datos morfométricos de individuos capturados en campo y aquellos examinados en colección científicas, con el fin de aumentar el tamaño de muestra. Algunos individuos capturados en las redes de neblina estuvieron mudando el ala o la cola, por lo que no se tomaron en estos casos las medidas correspondientes. Con respecto a los especímenes examinados en colecciones científicas, se obtuvieron los datos de peso y sexo de sus correspondientes etiquetas.

4.4.2.1 Medidas morfométricas generales

Tabla 3: Tamaño de muestra, valores extremos (mínimo y máximo), promedio y desviación estándar correspondientes a medidas morfométricas de todos los individuos examinados.

| | Cuerda alar (mm) | Longitud del tarso (mm) | Longitud del pico (mm) | Longitud de cola (mm) | peso (g) |
|----------|---------------------|----------------------------|---------------------------|--------------------------|-------------------|
| N | 192 | 122 | 185 | 176 | 155 |
| Min | 59,0 | 16,0 | 5,1 | 43,0 | 8,8 |
| Max | 69,0 | 23,0 | 7,0 | 62,0 | 15,0 |
| Media | 63,39635 | 18,215 | 6,062162 | 50,5517 | 11,62619 |
| DE | 2,1514 | 1,042103 | 0,3735489 | 3,048971 | 0,9443642 |
| VAR | 4,628521 | 1,085979 | 0,1395388 | 9,296226 | 0,8918237 |
| IC (95%) | [63.09; 63.70] | [18.03; 18.40] | [6.01; 6.12] | [50.10; 51.00] | [11.48; 11.77] |

Los individuos medidos de *C. analis* presentaron en promedio (\pm DE) una cuerda alar de $63,39 \pm 2,15$ mm. ($n = 192$), una longitud de tarso de $18,22 \pm 1,04$ mm ($n = 122$), una longitud de pico de $6,06 \pm 0,37$ mm. ($n = 185$), una longitud de cola de $50,55 \pm 3,05$ mm ($n = 176$), y un peso de $11,63 \pm 0,94$ g ($n = 155$) (Tabla 3).

La longitud del ala y la cola fueron las medidas que mostraron las varianzas más altas (4,63 y 9,29 respectivamente) (Tabla 3), lo cual podría deberse a diferencias entre categorías de edad y sexo (Alatalo *et al* 1983); estos resultados son mostrados en las siguientes secciones. Además, posiblemente valores pequeños de estas medidas se deban a que estas partes del ave estaban en muda activa.

El tamaño de muestra de la longitud del tarso fue el más bajo porque esta medida no fue tomada en especímenes de colección, debido al carácter frágil de las pieles. Asimismo, Pyle (1997a) afirma que la longitud del tarso es una medida relativamente difícil de llevar a cabo en aves vivas, además es una medida no recomendable porque su variación es generalmente pequeña. Posiblemente valores extremos (máximos y mínimos) se deban a error humano, como otros autores han documentado (Francis y Wood 1989, Pyle 1997a).

4.4.2.2 Relación entre las medidas morfométricas y las categorías de edad

Se determinó la media de las cinco medidas morfométricas por cada categoría de edad, sin discriminar el tamaño de muestra, con el objetivo de presentar de manera rápida y sencilla la variabilidad de los valores (Tabla 4). Las categorías FPJ, FCJ, FCA, SPB, DPB y DCA presentaron tamaños de muestra muy pequeños ($n \leq 5$), por lo que no fueron tomados en cuenta para estudios comparativos de edades. Por otro lado, las categorías FPF, FCF y DCB si presentaron tamaño de muestras lo suficientemente altos para realizar la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (Tabla 5). Asimismo, se realizaron pruebas de comparaciones múltiples para las tres categorías de edad mencionadas (Tabla 6).

Tabla 4: Número de muestra y media de las medidas morfométricas correspondientes a cada categoría de edad de *C. analis*.

| | | Cuerda alar (mm) | Longitud del tarso (mm) | Longitud del pico (mm) | Longitud de cola (mm) | peso (g) |
|-----|-----------|---------------------|-------------------------|------------------------|-----------------------|----------|
| FPJ | N | 2 | 1 | 1 | 1 | 2 |
| | \bar{x} | 64 | 17,6 | 6,0 | 51,0 | 12,7 |
| FCJ | N | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | \bar{x} | 64.0 | 18.3 | 5.8 | 53.0 | 11.6 |
| FPF | N | 19 | 19 | 19 | 16 | 18 |
| | \bar{x} | 62,6 | 18,2 | 5,9 | 49,3 | 11,6 |
| FCF | N | 34 | 32 | 33 | 30 | 30 |
| | \bar{x} | 62,5 | 18,3 | 6,0 | 49,0 | 11,6 |
| FCA | N | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | \bar{x} | 68.0 | 17.9 | 6.1 | 47.0 | 12.0 |
| SPB | N | 2 | 3 | 3 | 2 | 2 |
| | \bar{x} | 61,5 | 17,4 | 6,2 | 51,5 | 12,8 |
| DPB | N | 2 | 3 | 3 | 2 | 2 |
| | \bar{x} | 65,0 | 18,7 | 6,1 | 53,0 | 11,7 |
| DCB | N | 26 | 26 | 26 | 25 | 25 |
| | \bar{x} | 64,4 | 18,1 | 6,0 | 52,1 | 11,6 |
| DCA | N | 5 | 4 | 4 | 4 | 4 |
| | \bar{x} | 66,2 | 18,0 | 6,4 | 50,8 | 11,2 |

Tabla 5: Valores de H y su probabilidad asociada para las pruebas de Kruskal-Wallis realizados para examinar las diferencias morfométricas entre 3 edades de *C. analis*. * = Significativo.

| | Cuerda alar | Longitud de cola | Longitud de pico | Longitud de tarso | Peso |
|------|----------------|------------------|------------------|-------------------|-------------|
| Edad | H = 16,02 | H = 18,14 | H = 1,388 | H = 1,297 | H = 0,01966 |
| | p = 0,0002685* | p = 0,00009466* | p = 0,4958 | p = 0,5217 | p = 0,99 |

Tabla 6: Valores de probabilidad asociada a la prueba de comparaciones múltiples de Kruskal-Wallis realizada para examinar las diferencias en los valores morfométricos entre tres edades de *C. analis*
 * = Significativo.

| | FPF vs FCF | FPF vs DCB | FCF vs DCB |
|-------------------|------------|------------|------------|
| Cuerda alar | 0,7562 | 0,002413* | 0,0001388* |
| Longitud de cola | 0,3675 | 0,00343* | 0,0001332* |
| Longitud de pico | 0,3439 | 0,3042 | 0,6283 |
| Longitud de tarso | 0,9145 | 0,369 | 0,3049 |
| Peso | 0,9575 | 0,8921 | 0,946 |

Se encontraron diferencias significativas a nivel de edad para la longitud de ala y cola (Tabla 5), mas no para la longitud del pico, el tarso y el peso. Individuos FPF y FCF presentaron medidas morfométricas muy similares (Tabla 4) y no se encontraron diferencias significativas (Tabla 6), debido posiblemente a la cercanía temporal entre estas, de una a pocas semanas (Figura 38). La medida del peso resulto ser la medida que menos presentó diferencias, siendo su media la misma en las tres categorías de edad analizadas (Tabla 4)

Por otro lado, los individuos FPF y FCF presentaron diferencias significativas para la longitud de ala y cola con respecto a los individuos DCB (Tabla 6). Esto se debería a que los individuos en su primer ciclo de vida enfrentan una mayor limitación de nutrientes y estrés, posiblemente debido a que su primera muda prebásica es completa y simultánea, y, por ende, no desarrollan plumas largas (Alatalo *et al.* 1983).

4.4.2.3 Relación entre las medidas morfométricas y el sexo

Las medias de cada medida morfométrica resultaron ser mayores en los machos, a excepción del peso (Tabla 7). Sin embargo, solos se encontró diferencias significativas a nivel de sexo para la longitud de ala (Tabla 8), la cual es considerada como la medida que mejor representa el tamaño del cuerpo en aves paseriformes (Spencer 1984). Los

resultados concuerdan con lo descrito por muchos autores (Amadon 1959, Gosler *et al.* 1995, Pyle 1997a), quienes afirman que los machos son generalmente más grandes que las hembras, lo cual es atribuido a la selección sexual en machos como resultado de la competencia por acceso a las hembras (Andersson 1994).

Asimismo, los resultados concuerdan con lo descrito para thraúpidos y especies relacionadas de zonas neotropicales (Ryder y Wolfe 2009, Wolfe *et al.* 2009, Pyle *et al.* 2015, Johnson y Wolfe 2017), los cuales evidencian diferencias significativas a nivel de sexo para la medida de la cuerda alar.

Tabla 7: Número de muestra, media y valores extremos (mínimo – máximo) correspondientes a las medidas morfométricas de ambos sexo de *C. analis*.

| | | Cuerda alar (mm) | Longitud del tarso (mm) | Longitud del pico (mm) | Longitud de cola (mm) | peso (g) |
|--------|---------|------------------|-------------------------|------------------------|-----------------------|-------------|
| | N | 54 | 53 | 53 | 52 | 49 |
| Macho | Media | 64,0 | 18,28 | 6,12 | 51,07 | 11,68 |
| | Min-Max | 60 - 68 | 16,9 – 23,0 | 5,2 – 7,4 | 39,0 – 58,0 | 10,6 – 13,3 |
| | N | 34 | 33 | 30 | 31 | 30 |
| Hembra | Media | 62,62 | 18,35 | 5,94 | 50,29 | 10,0 – 14,2 |
| | Min-Max | 60 - 66 | 16,7 – 20,6 | 5,2 – 6,6 | 46,0 – 54,0 | 11,60 |

Tabla 8: Valores de U y su probabilidad asociada para las pruebas de Mann-Whitney realizados para examinar las diferencias morfométricas entre machos y hembras de *C. analis*. * = Significativo.

| | Cuerda alar | Longitud de cola | Longitud de pico | Longitud de tarso | Peso |
|------|---------------|------------------|------------------|-------------------|------------|
| Sexo | U = 592 | U = 634 | U = 599,5 | U = 823,5 | U = 685,5 |
| | p = 0,004818* | p = 0,1036 | p = 0,06352 | p = 0,6533 | p = 0,6201 |

4.4.2.4 Relación entre las medidas morfométricas de cada categoría de edad y sexo

Se analizaron solo las categorías de edad FCF y DCB debido a que estas presentaron un tamaño de muestra lo suficientemente grande. La categoría FPF no fue tomada en cuenta porque en esta clase de edad no se pudo determinar con exactitud el sexo de los individuos.

No se encontraron diferencias significativas entre individuos FCF, por lo que se descartaría el uso de medidas morfométricas para determinar su sexo, siendo el patrón de coloración de cuerpo y coberteras secundarias los indicadores más confiables. Por otro lado, si se encontraron diferencias significativas para la cuerda alar y la longitud de cola de individuos DCB machos y hembras. Como se mencionó anteriormente, la mayoría de paseriformes machos tienden a ser más grandes que las hembras, y la medida de la cuerda alar es la que mejor representa el tamaño de un individuo

Tabla 9: Probabilidad asociada para las pruebas de Mann-Whitney realizadas para examinar las diferencias morfométricas entre machos y hembras de individuos FCF y DCB. * = Significativo.

| | FCF ♂ vs FCF ♀ | DCB ♂ vs DCB ♀ |
|-------------------|----------------|----------------|
| Cuerda alar | 0,9224 | 0,003417* |
| Longitud de cola | 0,3815 | 0,01713* |
| Longitud de pico | 0,8399 | 0,1378 |
| Longitud de tarso | 0,4431 | 0,542 |
| Peso | 0,8812 | 0,2898 |

V. CONCLUSIONES

1. El semillero de cola bandeada (*Catamenia analis*) presentó una Estrategia Alternativa Compleja para un matorral desértico montano tropical., con una muda prebásica completa anual, una muda preformativa parcial, y una muda prealternativa limitada-parcial.
2. Se distinguió una maduración retrasada del plumaje en individuos machos a partir de su segundo ciclo de vida, alcanzando un plumaje básico definitivo a partir de su tercer ciclo de vida.
3. El nivel de osificación del cráneo resultó ser una característica útil en la determinación de edad de los individuos capturados.
4. Se encontraron diferencias significativas a nivel de edad para las medidas de cuerda alar y longitud de cola, y a nivel de sexo para la medida de cuerda alar.

VI. RECOMENDACIONES

- Capturar y anillar individuos de *Catamenia analis* pero en distintas localidades del Perú, pues los patrones y estrategias de muda podrían variar geográficamente y tener diferentes criterios para categorizar la edad y el sexo.
- Poner más énfasis en las recapturas mediante la instalación de más redes de neblina en el área de estudio, y de esa manera localizar en que ciclo de muda los machos con maduración retrasada del plumaje alcanzan el ciclo definitivo.
- En futuros estudios sobre *C. analis*, registrar datos adicionales como el tamaño del parche blanco de la cola, encorvadura de las rectrices, y coloración del pico y del iris.
- Promover el estudio de mudas y plumajes, mediante la formación de más estaciones de anillamiento a lo largo del Perú, con proyectos a largo plazo y esfuerzo constante, además de fomentar el análisis de datos de especies con altas tasas de captura.

VII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alatalo, RV; Gustafsson, L; Lundberg, A. 1983. Why do young passerine birds have shorter wings than older birds? *The Ibis* 126: 410–415.
- Amadon, D. 1959. The significance of sexual differences in size among birds. *Proceedings of the American Philosophical Society* 103:531-536.
- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton, USA. Princeton University Press. 624 p.
- Botero-Delgado, E. 2010. Criterios morfométricos y cualitativos para la determinación de la edad y el sexo en *Mionectes olivaceus* (Tyrannidae). *El Hornero* 25:9-16.
- Botero-Delgado, E; Bayly, N; Gómez-Montes, C. 2012. Ciclos de muda en *Diglossa albilatera* (Thraupidae) y evidencia de un patrón en la adquisición del dicromatismo sexual en el género *Diglossa*. *Boletín SAO* 22:10-16
- Bridge, E. 2011. Mind the gaps: what is missing in our understanding of feather molt. *Condor* 113:1-4.
- Burns, KJ; Shultz, AJ; Title, PO; Mason, NA; Barker, FK; Klicka, J; Lovette, IJ. 2014. Phylogenetic and diversification of tanagers (Passeriformes: Thraupidae), the largest radiation of Neotropical songbirds. *Molecular phylogenetics and evolution*.75:41-77.

- Burt, EH; Ichida, JM. 1999. Occurrence of feather-degrading bacilli in the plumage of birds. *Auk* 116: 364-372.
- Chu, PC. 1994. Historical examination of delayed plumage maturation in the shorebirds (Aves: Charadriiformes). *Evolution* 48:327–350.
- Climate-data. 1982-2012. Open Data Commons Open Database License (ODbL) Consultado el 8 de Enero de 2018. Disponible en <https://es.climate-data.org/location/765123/>
- Díaz Campos, AO. 2015. Patrones de muda y criterios de determinación de edad y sexo para la “Tangara Azul y Amarilla” *Pipraeidea bonariensis* (Aves: Thraupidae). Tesis Lic. Lima, Perú, Universidad Nacional Federico Villarreal. 80 p.
- Dickerman, RW. 1986. Notes on the Plumages of the Paramo Seedeater (*Catamenia homochroa*). *Auk* 103:227-230.
- Dickey, DR.; Van Rossem, AJ. 1938. The birds of El Salvador. *Field Museum of Natural History* 23:1-609.
- Domínguez, M. 1998. La Muda del plumaje de las aves. Madrid, España, Sociedad Española de Ornitología. Consultado 20 Ago. 2017. Disponible en: <http://www.seomalaga.org/document/552.pdf>
- Doucet, SM. 2002. Structural plumage coloration, male body size, and condition in the Blue-black Grassquit. *The Condor* 104:30-38.
- 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* 124:29–43.

- Elrod, ML; Seavy, NE; Cormier, RL; Gardali, T. 2011. Incidence of eccentric molt in first-year Wrentits increases with fledge date. *Journal of Field Ornithology* 82:325–332.
- Francis, CM.; Wood, DS. 1989. Effects of age and wear on wing length of wood-warblers. *Journal of Field Ornithology* 60(4):495–503.
- Ginn, HB; Melville, DS. 1983. *Moult in birds*. Tring, UK. British Trust for Ornithology. 112 p.
- Gómez, C; Botero-Delgadillo, E; Bayly, N; Moreno, M; Páez, A. 2012. Documentando estrategias de muda en aves neo-tropicales: ejemplos de la sierra nevada de Santa Marta. *Ornitología Neotropical* 23:129-138.
- Gosler, AG; Greenwood, JJD; Baker, JK; King, JR. 1995. A comparison of wing length and primary length as size measures for small passerines. *Ring and Migration* 16(2): 65-78.
- Guallar, S; Santana, E; Contreras, S; Verdugo, H; Gallés, A. 2009. *Passeriformes del occidente de México: morfometría, datación y sexado*. Barcelona, España. Instituto de Cultura de Barcelona. 488 p.
- Guerra, ER. 1967. Nuevos aportes al conocimiento de *Catamenia analis*. *El Hornero* 10(4):389-402.
- Hall, KSS; Tullberg, BS. 2004. Phylogenetic analyses of the diversity of moult strategies in Sylviidae in relation to migration. *Ecology and Evolution* 18:85–105.
- Hammel, PB; Beacham, JL; Ross, AE. 1983. A laboratory study of cranial pneumatization in Indigo Buntings. *Journal of Field Ornithology* 54(1):58–66.

- Hammer, Ø; Harper, DAT; Ryan, PD. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1):9p. Disponible en http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Hawkins, GL; Hill, GE; Mercadante, A. 2012. Delayed plumage maturation and delayed reproductive investment in birds. *Biological Reviews* 87:257–274
- Hemborg, C; Lundberg, A. 1998. Cost of overlapping reproduction and moult in passerine birds: an experiment with the Pied Flycatcher. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 43: 19-23.
- Hernández, A. 2012. Molt patterns and sex and age criteria for selected landbirds of southwest Colombia. *Ornitología Neotropical* 23:215-223.
- Hill, GE. 1996. Subadult plumage in the house finch and tests of models for the evolution of delayed plumage maturation. *Auk* 113:858–874.
- Howell, SNG. 2010. Molt in North American birds. Boston, Massachusetts, USA. Houghton Mifflin Harcourt. 280 p.
- Howell, SNG; Corben, C; Pyle, P; Rogers, DI. 2003. The first basic problem: a review of molt and plumage homologies. *Condor* 105:635-653.
- Humphrey, PS; Parkes, KC. 1959. An approach to the study of molts and plumages. *Auk* 76:1-31.
- IOC (International Ornithological Congress). 2018. IOC World Bird List (v 8.1). Gill, F, Donsker, D (eds). Consultado 18 Feb. 2018. Disponible en: <http://www.worldbirdnames.org>. DOI: 10.14344/IOC.ML.8.1
- Jenni, L; Winkler, R. 1994. Moults and ageing of European passerines. Londres, Inglaterra. Academic Press. 224 p.

- Johnson, EI; Wolfe, JD; Ryder, TB; Pyle, P. 2011. Modifications to a molt-based ageing system proposed by Wolfe et al. (2010). *Journal of Field Ornithology* 82:422-424.
- Johnson, EI; Wolfe, JD. 2017. *Molt in Neotropical birds: life history and aging criteria*. Boca Raton, Florida, USA. CRC Press. 400 p.
- La Grotteria, J. 2010. Piquito de oro común (en línea, fotografía). La Pampa, Argentina. Consultado 10 Ene. 2018. Disponible en: <http://www.ecoregistros.org/site/imagen.php?id=922>
- Mandujano Collantes, JR. 2016. Patrones de muda de *Zonotrichia capensis* (Muller, 1776) (Aves: Emberizidae) en el bosque montano tropical de la provincia de Huarochiri-Departamento de Lima. Tesis Lic. Iquitos, Loreto, Universidad Nacional de la Amazonía Peruana. 61 p.
- McKinney, RG. 2004. Skull pneumatization in Passerines: a table of last dates many passerines in the northeast can be aged safely by skulling. *North American Bird Bander* 29:164–170.
- MINAM (Ministerio del Ambiente). 2012. Memoria Descriptiva del Mapa de Cobertura Vegetal del Perú. Lima, Perú, s.e. 104 p.
- Moreno-Palacios, M. 2013. Patrones de muda de *Volatinia jacarina* y *Sporophila intermedia* (Aves: Thraupidae), en un matorral secundario del bosque seco tropical del departamento de Tolima. Tesis Mag. Sc. Ibagué, Colombia. Universidad de Tolima.
- Moreno-Palacios, M; Losada-Prado, S; Echeverry-Gálvis, A. 2017. Secuencia de mudas y plumajes de *Volatinia jacarina* y *Sporophila intermedia* en el alto Magdalena. *Ornitología Colombiana* 16:eA02.

- Mulvihill, RS. 1993. Using wing molt to age passerines. *North American Bird Bander* 18:1-10.
- NABC (North American Banding Council). 2001. *The North American Banders' Study Guide*. Point Reyes Station, Calif.: North American Banding Council. 166 p.
- NB (Neotropical Birds). 2010. Band-tailed Seedeater. Cornell Lab of Ornithology. Ithaca, USA. Consultado 10 Dec. 2017. Disponible en: <https://neotropical.birds.cornell.edu/Species-Account/nb/species/batsee1/overview>
- Pinilla, J. 2000. *Manual para el anillamiento científico de aves*. Madrid, España. SEO/BirdLife. 163 pp.
- Plenge, M. 2018. Referencias bibliográficas de las aves de Perú. *Boletín UNOP* 5:3-7.
- Pyle, P. 1997a. *Identification guide to North American birds, Part I. California, USA*. Slate Creek Press. 732 p.
- Pyle, P. 1997b. Molt limits in North American Passerines. *North American Bird Bander* 22: 49–89.
- Pyle, P; Engilis, A; Kelt, DA. 2015. *Manual para la Estimación del 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.
- Ralph, J; Geupel, G; Pyle, P; Martin, T; De Sante, D; Milá, B. 1996. *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. California, USA. Department of Agriculture. 46 p.

- Rohwer, S; Fretwell, SD; Niles, DM. 1980. Delayed maturation in passerine plumages and the deceptive acquisition of resources. *The American Naturalist* 115:400–437
- Ryder, TB; Durães, R. 2005. It's not easy being green: using molt limits to age and sex green plumage manakins (Aves: Pipridae). *Ornitología Neotropical* 16: 481–491.
- Ryder, TB; Wolfe, JD. 2009. The current state of knowledge on molt and plumage sequences in selected Neotropical bird families: a review. *Ornitología Neotropical* 20:1-18.
- Salt, WR. 1954. The structure of the cloacal protuberance of the Vesper Sparrow (*Pooecetes gramineus*) and certain other passerine birds. *Auk* 71:64-73.
- Senar, JC. 2004. Mucho más que plumas. Omedes, A (ed.). Barcelona, España. *Monografías del Museo de Ciencias Naturales*. 193 p.
- Schulenberg, TS; Stotz, DF; Lane, DF; O'Neill, JP; Parker, TA III. 2010. *Birds of Peru*. 2 ed. Princeton, Nueva Jersey, USA. Princeton University Press. 660 p.
- Spencer, R. 1984. *The Ringer's Manual*. 3 ed. Tring, UK. British Trust for Ornithology. 138 p.
- Stettenheim, P. 1976. Structural Adaptations in Feathers. *Proc. 16th. International Ornithological Congress* (13). 385-401.
- Svensson, L. 1984. *Identification guide to European Passerines*. 3 ed. Estocolmo, Suecia. BTO. 368 p.
- Svensson, E; Hedenström, A. 1999. A phylogenetic analysis of moult strategies in Western Palearctic warblers (Aves: Sylviidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 67:263-276.

- Thompson, CW; Leu, M. 1994. Determining homology of molts and plumages to address evolutionary questions: a rejoinder regarding Emberizid finches. *Condor* 96:769-782.
- Verheyen, R. 1953. A contribution to the study of the pneumatic structure of bird skulls. *Royal Institute of Natural Science of Belgium* 27:1–24.
- Wikelsky, M; Hau, M; Wingfield, JC. 2000. Seasonality of reproduction in a Neotropical rain forest bird. *Ecology* 81:2458-2472.
- Wiley, RH, Piper, WH. 1992. Timing of cranial pneumatization in White-throated Sparrows. *The Condor* 94: 336–343
- Willoughby, EJ. 1991. Molt of the genus *Spizella* (Passeriformes, Emberizidae) in relation to ecological factors affecting plumage wear. *Western Foundation of Vertebrate Zoology* 4:247–286.
- Winkler, R. 1979. Zur Pneumatisation des Schldeldachs der Vogel. *Ornithologische Beobachter* 76:49–118.
- Wolfe, JD; Ryder, TB; Pyle, P. 2010. Using molt cycles to categorize the age of tropical birds: an integrative new system. *Journal of Field Ornithology* 81:186-194.
- Wolfson, A. 1952. The cloacal protuberance - a means for determining breeding condition in live male passerines. *Bird Banding* 23:159-165.
- Zar, J. 1999. *Biostatistical analysis*. 4 ed. New Jersey, USA. Prentice Hall. 663 p.

VIII. ANEXOS

ANEXO 1: Ubicación geográfica de Pampa de Opica, Huarochirí, Lima



Datos Revisados por:

Fecha: / /

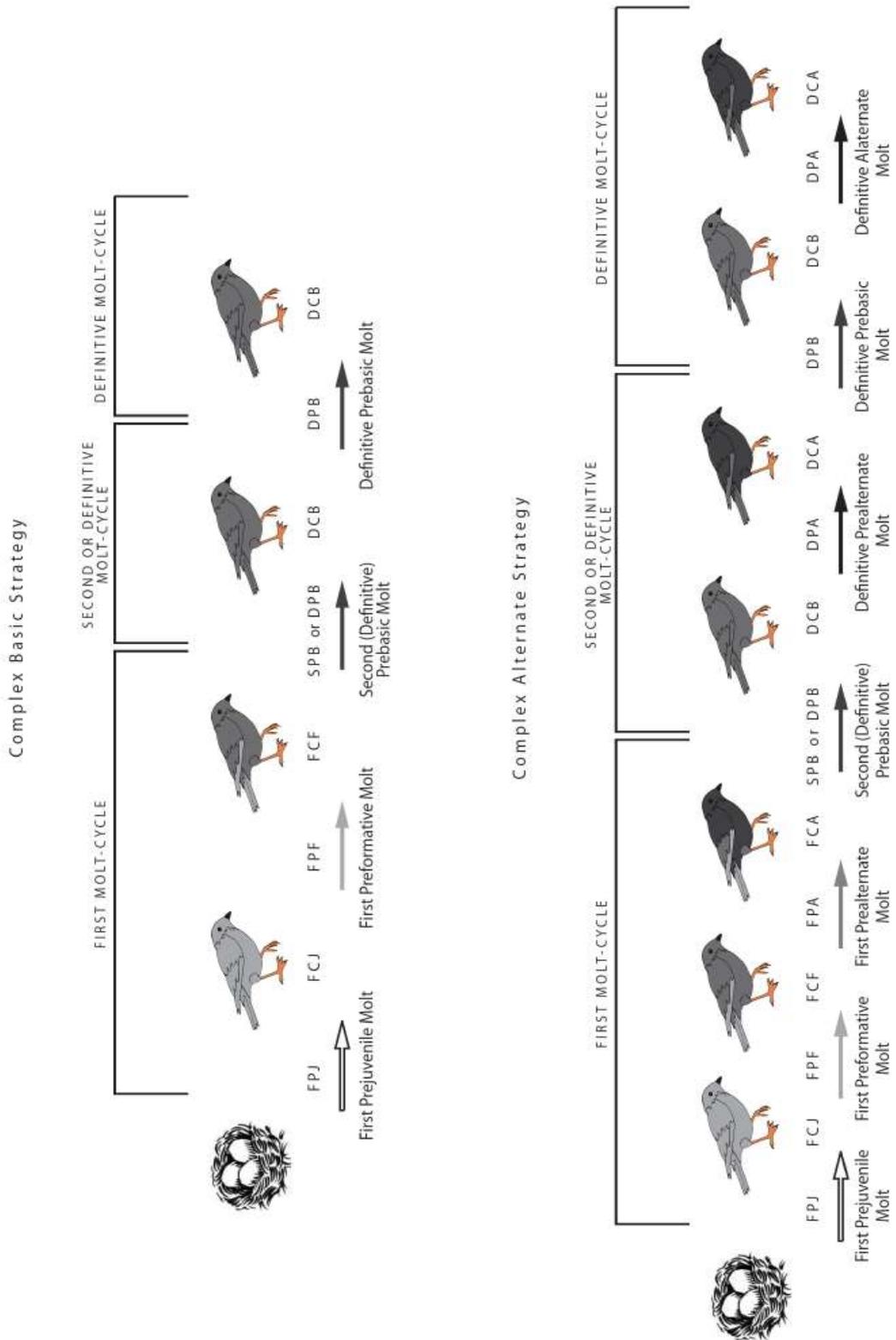
Datos ingresados por:

Fecha: / /

| Nota # | Cola | Tarso | Pico nar. | Corrug % | NOTAS | DIBUJO CRANEO |
|--------|------|-------|-----------|----------|-------------------------|---------------|
| 1 | | | | | | |
| 2 | | | | | | |
| 3 | | | | | | |
| 4 | | | | | | |
| 5 | | | | | | |
| 6 | | | | | | |
| 7 | | | | | | |
| 8 | | | | | | |
| 9 | | | | | | |
| 10 | | | | | | |
| 11 | | | | | | |
| 12 | | | | | | |
| 13 | | | | | | |
| 14 | | | | | | |
| 15 | | | | | | |
| 16 | | | | | | |
| 17 | | | | | | |
| 18 | | | | | | |
| 19 | | | | | | |
| 20 | | | | | | |
| | | | | | Dibujar Patrones de Oss | |

Instrucciones: Tener cuidado de colocar las respectivas notas en su fila correspondiente. Guarde del número de nota presente en cada fila. La corrugación del pico se mide en porcentaje (%) tomando como referencia el largo del pico del colibrí. Dibujar los patrones de oss en caso tenga absoluta seguridad de su observación y siempre utilizando el optivisor. Ante de forma clara y concisa, escriba de preferencia en letra imprenta y legible.

ANEXO III: Ciclo de muda de un ave con Estrategia Básica Compleja y Alternativa Compleja



ANEXO IV: Posible ciclo de vida de *C. analis*

