

Ciclos de muda en *Diglossa albilatera* (Thraupidae) y evidencia de un patrón en la adquisición del dicromatismo sexual en el género *Diglossa*

MOLTING CYCLES IN *DIGLOSSA ALBILATERA* (THRAUPIDAE) AND EVIDENCE OF A PATTERN IN THE ACQUISITION OF SEXUAL DICHROMATISM IN THE GENUS *DIGLOSSA*

Esteban Botero-Delgadillo^{1,2}, Nicholas Bayly² & Camila Gómez-Montes²

¹Facultad de Ciencias Básicas, Universidad Militar “Nueva Granada”, Bogotá DC, Colombia.
E-mail: esteban.botero@selva.org.co

²Dirección actual: SELVA Investigación para la Conservación en el Neotrópico, Calle 43 27A-55 Of. 201, Bogotá DC, Colombia.

Resumen

Con el fin de aportar al conocimiento sobre la muda en aves Neotropicales, describimos la estrategia, ciclos de muda y la secuencia de plumajes en *Diglossa albilatera*. Observando aves capturadas en campo y especímenes de museo, encontramos que como otras especies del Neotrópico, *D. albilatera* presenta una estrategia compleja-básica, con una muda pre-juvenil y una muda pre-formativa parcial en el primer ciclo de muda y una muda pre-básica completa a partir del segundo ciclo. Aunque las estrategias de muda difieren entre especies dicromáticas del género *Diglossa*, encontramos que el dicromatismo sexual evidente parece ser adquirido en todas las especies en el primer ciclo de muda durante la muda pre-formativa. Posteriores estudios permitirán profundizar sobre la variación latitudinal y altitudinal en los ciclos y estrategias de muda en el género *Diglossa*, con el fin de analizar las determinantes ecológicas y evolutivas de dichas variaciones.

Palabras clave: Aves Neotropicales, datación y sexado, dicromatismo sexual, estrategias de muda, secuencias de plumaje.

Abstract

In order to contribute to our knowledge of molt in Neotropical birds, we describe molt strategies, molt cycles and plumage sequences in *Diglossa albilatera*. Through the examination of captured individuals and museum specimens, we found that, as in other Neotropical species, *D. albilatera* shows a complex-basic strategy with a pre-juvenile and a partial pre-formative molt during its first molt cycle, and a complete pre-basic molt starting from its second cycle. Although molt strategies differ among dichromatic species of the genus *Diglossa*, we found that sexual dichromatism would appear to be attained during the pre-formative molt of the first cycle in the entire group. Further study would facilitate an understanding of latitudinal and altitudinal variation in molt strategies and cycles among *Diglossa* species, and to analyze the ecological and evolutionary determinants of such variations.

Keywords: Ageing and sexing, molt strategies, Neotropical birds, plumage sequences, sexual dichromatism.

Introducción

El entendimiento detallado de las estrategias y ciclos de muda a lo largo del ciclo de vida de las aves residentes de Europa y Norteamérica ha facilitado el desarrollo de criterios precisos y consistentes para la determinación de la edad y el sexo de la mayoría de especies que habitan en esas regiones (Pyle *et al.* 1987,

Pyle 1997a, 1997b, Svensson 1984). El reconocimiento de la importancia que este tipo de información tiene para la ejecución de estudios ecológicos y monitoreos poblacionales, ha motivado el desarrollo de algunos estudios en Centro y Suramérica para documentar patrones de muda en especies residentes del Neotrópico (Davis 1971, Doucet *et al.* 2007, DuVal 2005, Foster 1975, Pyle *et al.* 2004, Wolf 1969, Wolfe *et al.* 2009a,

2009b, Zerda *et al.* 1986); no obstante, el conocimiento sobre los patrones de muda en muchas especies de la región sigue siendo limitado (Echeverry-Gálvis & Córdoba-Córdoba 2008, Ryder & Wolfe 2009, Wolfe *et al.* 2009a) y se ha enfocado principalmente en especies de tierras bajas.

En esta nota documentamos la estrategia de muda y la secuencia de plumajes en *Diglossa albilatera*, un ave que en Colombia se asocia a hábitats montañosos entre los 1400 y 2600 m.s.n.m a lo largo de las tres cordilleras y la Sierra Nevada de Santa Marta (Restall *et al.* 2007). *D. albilatera* hace parte de la familia Thraupidae, un grupo con escasa información al respecto y con estrategias de muda altamente variables entre sus especies (Gómez *et al.* en prensa, Ryder & Wolfe 2009). Cerca de la mitad de sus especies exhiben dicromatismo sexual (Burns 1998), pero la edad o el ciclo de muda en los cuales ambos sexos se diferencian es variable (Ryder & Wolfe 2009, Wolfe *et al.* 2010). Este trabajo describe además el ciclo de muda al cual se asocia la adquisición del dicromatismo en *D. albilatera* y con base en información disponible para el género *Diglossa* (Gómez *et al.* en prensa, Schondube *et al.* 2003), discutimos la posible existencia de un patrón en las especies con dicromatismo evidente: *D. albilatera*, *D. venezuelensis*, *D. sittoides*, *D. baritula* y *D. plumbea* (ver Vuilleumier 1969).

Métodos

Un total de 122 individuos vivos fueron capturados y analizados entre marzo–agosto de 2008 y septiembre 2009–abril 2010 en tres estaciones de captura ubicadas a 2020, 2340 y 2605 m.s.n.m en la Reserva “El Dorado” de la Fundación ProAves, en la Cuchilla de San Lorenzo, Sierra Nevada de Santa Marta (11°06' N, 74°04' W). Para contrastar los patrones en el plumaje observados en campo, examinamos 150 especímenes de museo, cuyas revisiones incluyeron la colección del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, el Museo de la Universidad de la Salle y la colección ornitológica del Claustro San Agustín del Instituto Alexander von Humboldt. Todos los individuos vivos y especímenes de museo analizados fueron de la subespecie *D. a. albilatera*, aunque de las 150 pieles, 80 provenían de regiones distintas a la Sierra Nevada de Santa Marta.

La datación de los individuos capturados en campo fue basada en los criterios propuestos por Pyle (1997a, 1997b), los cuales consideran el porcentaje de

osificación del cráneo; la presencia de apteria en los flancos y en el área infra-alar; la presencia de boqueras prominentes; la forma, desgaste y consistencia del plumaje corporal y de vuelo; la presencia de parches de incubación o protuberancias cloacales; la presencia de límites de muda. Para los ejemplares de museo sólo consideramos aquellos que tenían información del sexo en la etiqueta; determinamos la edad utilizando la forma de las plumas de vuelo y la presencia/ausencia de límites de muda (Mulvihill 1993, Pyle 1997a, 1997b, Pyle *et al.* 2004).

Siguiendo la terminología y los criterios recientemente propuestos para categorizar la edad, ciclos de muda y estrategias de muda en aves Neotropicales (Wolfe *et al.* 2009a, Wolfe *et al.* 2010), los individuos capturados en campo y los especímenes de museo fueron asignados a tres clases de plumaje–edad: plumaje juvenil, que incluyó individuos en su primer ciclo de muda con el plumaje resultante de la primera muda pre-básica (FCJ *sensu* Wolfe *et al.* 2010); plumaje formativo, que incluyó individuos en su primer ciclo de muda pero después de su muda pre-formativa (FCF); plumaje definitivo, incluyendo individuos en al menos su segundo ciclo de muda y con el plumaje característico de aves adultas de la especie (DCB).

Resultados

Evaluación de aves capturadas en campo - Entre 2008 y 2010 capturamos 66 individuos de *D. a. albilatera* con plumaje definitivo que se encontraban al menos en su segundo ciclo de muda, exhibiendo una sola generación de plumas (ver Wolfe *et al.* 2010). Los machos exhibieron un plumaje negro lustroso en todas las regiones del cuerpo y el ala (Fig. 1a y 1b); las hembras por su parte, exhibieron un plumaje oliváceo en la región dorsal y color acanelado en la región ventral, con las plumas de las alas de tono café oscuro. El plumaje definitivo en las hembras fue semejante al descrito para las otras cuatro especies dicromáticas del género *Diglossa* (Hilty 2011).

Entre mayo y agosto de 2008, siete individuos con plumaje juvenil fueron capturados junto con algunos adultos reproductivos (i.e., aves con signos evidentes de actividad reproductiva como parches de incubación vascularizados o protuberancias cloacales). La coloración corporal de estos individuos se asemejó a una combinación del plumaje definitivo de hembras y

machos, pero con una tonalidad opaca; en todas estas aves observamos cráneos poco osificados y boqueras prominentes en la comisura del pico (Fig. 1c). Como se esperaba observar en aves con plumaje juvenil, el desgaste y opacidad del plumaje de vuelo fue uniforme (Pyle 1997b, Ryder & Wolfe 2009). Tres de estos

individuos fueron recapturados entre agosto–septiembre de 2008; éstos evidenciaron límites de muda en las alas y un reemplazo total del plumaje corporal, sugiriendo que la muda pre-formativa es parcial y que tiene lugar entre uno a tres meses luego de que el juvenil abandona el nido (ver Guallar *et al.* 2009, Pyle 1997b).



Figura 1. Características del plumaje asociadas a la edad en machos de *Diglossa albilatera* capturados en la Sierra Nevada de Santa Marta. (A) Macho con plumaje definitivo; (B) Ala de un macho con plumaje definitivo; (C) Individuo con boqueras prominentes y plumaje juvenil de color intermedio entre machos y hembras adultos; (D) Límites de muda tras una muda pre-formativa parcial, con notorio contraste entre coberteras menores, medias y mayores proximales versus coberteras mayores distales, coberteras de las primarias, álula, primarias y secundarias (Fotos: EB-D).

Adicional a los tres “juveniles” recapturados, analizamos 39 individuos con plumaje pre-formativo, cuyo plumaje corporal se asemejó al plumaje definitivo de uno u otro sexo. En el 100% de los casos observamos límites de muda en las alas, evidencia de una muda pre-formativa parcial. En 24 de las 39 capturas registramos la extensión de la muda, encontrando que el 83% de estos 24 individuos mudó todas las coberteras menores y el 67% reemplazó todas las coberteras medias. En el 92% de tales casos encontramos alguna de las coberteras mayores reemplazadas, usualmente entre una a tres y

siempre las más proximales (Fig. 1d). Asimismo, en menos del 15% de las aves notamos indicios de muda de terciarias o rectrices. Los límites de muda fueron más evidentes en los machos que en las hembras debido al contraste entre las plumas retenidas de tono parduzco y el color negro de las reemplazadas (Fig. 1d); en el caso de las hembras, los contrastes fueron evidentes en la forma del ápice de las primarias y rectrices externas y la intensidad del pigmento en el raquis. Ninguno de los individuos con plumaje pre-formativo presentó porcentajes de osificación superiores al 70%, como lo

han documentado también otros autores (Pyle 1997a, 1997b, Pyle *et al.* 2004, Wolfe *et al.* 2009a, 2009b).

De modo similar a otras especies de passeriformes (Pyle 1997b), la longitud del ala (cuerda alar) varió entre los sexos y las categorías de plumaje–edad, lo cual puede ser útil junto a otra información para categorizar a los individuos cuando son capturados: macho con plumaje definitivo 57–65 mm (n = 27); hembra con plumaje definitivo 53–60 mm (n = 39), macho con plumaje pre-formativo 56–60 mm (n = 22); hembra con plumaje pre-formativo 53–56 mm (n = 17).

Revisión de especímenes de museo - Las observaciones de los ejemplares analizados en las colecciones concordaron con nuestras observaciones en campo y sugieren un patrón general de muda para la especie. Todos los machos con plumaje definitivo que fueron revisados (n = 47) presentaron plumaje negro lustroso homogéneo (Fig. 2a, 2b y 2c), mientras todas las hembras (n = 39) exhibían la región dorsal de tono café-oliváceo y pecho y abdomen acanelados (Fig. 2b). En ninguno de los especímenes hubo evidencia de una muda

parcial o incompleta (i.e., no observamos límites de muda).

Los machos con plumaje pre-formativo (n = 33) presentaron un color gris–negruzco en el cuerpo, mientras las hembras (n = 23) exhibieron un café–oliva claro; al igual que para las aves examinadas en campo, encontramos en todos los casos evidencia de una muda parcial. El 88% de las aves con plumaje pre-formativo reemplazó todas las coberteras menores, mientras el 69% mudó todas las coberteras medias. En todas estas aves encontramos alguna de las coberteras mayores reemplazadas, usualmente las dos o tres más proximales (96%) y escasamente la totalidad de ellas (4%). En menos del 12% hubo reemplazo de una o dos terciarias, las cuales mostraban un tono negruzco. En todas las aves de esta categoría observamos la retención de las coberteras primarias, álula, primarias, secundarias y rectrices, las cuales presentaban una coloración café–oliváceo (Fig. 2a). Las aves con plumaje juvenil (n = 8) de ambos sexos exhibieron un plumaje corporal de coloración intermedia comparando con machos y hembras de plumaje definitivo, lo cual los hace indistinguibles al ojo humano (Fig. 2b).

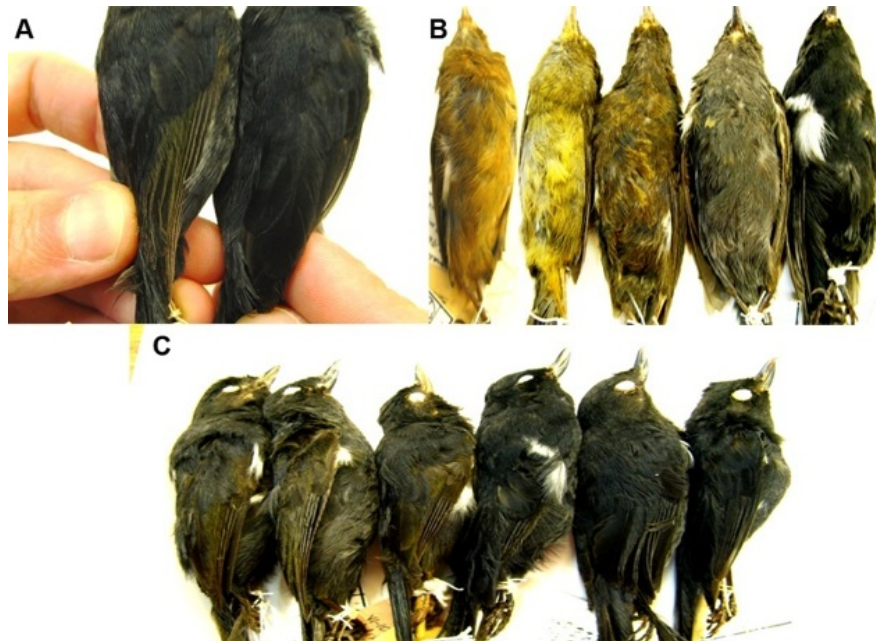


Figura 2. Características del plumaje asociadas a edad y sexo en especímenes de museo de *Diglossa albilatera*. (A) Diferencias entre las plumas de vuelo de un macho con plumaje pre-formativo (izq.) y otro con plumaje definitivo (der.); (B) Variaciones en plumaje corporal en la especie, encontrando de izquierda a derecha: hembra con plumaje definitivo, hembra con plumaje pre-formativo, individuo con plumaje juvenil, macho con plumaje pre-formativo, macho con plumaje definitivo; (C) Diferencias entre machos con plumaje pre-formativo y definitivo en coloración corporal y en plumas de vuelo, marcadamente desgastadas en los primeros (tres primeros a la izq.) (Fotos: EB-D).

Comentarios sobre el plumaje en *Diglossa* - Las observaciones conjuntas permiten concluir que *D. albilatera* presenta una estrategia de muda básica-compleja, con un primer ciclo de muda comprendido por una primera muda pre-básica o “pre-juvenil” y una muda pre-formativa parcial y un segundo ciclo con muda pre-básica completa (ver Gómez *et al.* en prensa, Wolfe *et al.* 2010). Esta es una estrategia común para la mayoría de paserinos norteamericanos y varias aves Neotropicales hasta ahora estudiadas (Doucet *et al.* 2007, DuVal 2005, Pyle 1997a, 1997b, Pyle *et al.* 2004, Wolfe *et al.* 2009a, 2009b). No obstante, otras estrategias anteriormente poco descritas en especies del Neotrópico parecen ser más comunes de lo esperado; por ejemplo, la presencia de una muda pre-formativa incompleta en el primer ciclo de muda o la ocurrencia de mudas pre-alternas en todos los ciclos parecen presentarse en varias especies de Tyrannidae, Thraupidae y Emberizidae (Gómez *et al.* en prensa, Guallar *et al.* 2009, Ryder & Wolfe 2009).

Las descripciones de la muda para otros miembros del género *Diglossa* sugieren que las estrategias varían entre las especies dicromáticas del género. Capturas provenientes de monitoreos en la Sierra Nevada de Santa Marta sugieren que la población de *D. sittoides* allí presente exhibe ciclos de muda semejantes a *D. albilatera*, pero con una muda pre-formativa incompleta (Gómez *et al.* en prensa). Un estudio realizado entre 1994 y 1998 en el occidente de México sugiere que *D. baritula* sigue una estrategia alterna-compleja con una y dos mudas al año en hembras y machos adultos respectivamente, con estos últimos pasando por una muda incompleta durante la estación seca y una completa durante la estación lluviosa (Schondube *et al.* 2003). Aunque desconocemos si estas diferencias entre especies son consistentes a lo largo de su rango geográfico, la variación en las estrategias de muda descritas (*D. albilatera* y *D. sittoides* versus *D. baritula*) podrían ser una consecuencia de las diferencias en la estacionalidad entre regiones sub-tropicales (e.g., México) y tropicales húmedas (e.g., Sierra Nevada de Santa Marta). De hecho, la información hasta ahora publicada revela que los ciclos más complejos y las mudas pre-alternas son comunes en aves de bosques deciduos o altamente estacionales en comparación con las de bosques húmedos (ver Gómez *et al.* en prensa, Guallar *et al.* 2009, Wolfe *et al.* 2009a, 2009b).

A pesar de las diferencias en estrategias de muda que parecen presentarse entre las especies de *Diglossa*, es posible identificar un patrón común en el género: en *D. albilatera*, *D. sittoides* y *D. baritula* el dicromatismo sexual evidente (al ojo humano) es adquirido durante el primer ciclo de muda, específicamente en la muda pre-formativa (Gómez *et al.* en prensa, Schondube *et al.* 2003). Aunque las otras especies dicromáticas del género no cuentan con descripciones detalladas de estrategias de muda y secuencias de plumaje, la información descrita en algunas guías de campo (e.g., Hilty 2011, Restall *et al.* 2007) sugiere el mismo patrón para *D. venezuelensis* y *D. plumbea*.

Conclusiones

Establecer criterios para asignar edad y sexo a partir del estudio de las estrategias y ciclos de muda facilitará el desarrollo de estudios demográficos y monitoreos poblacionales de aves en el Neotrópico. En el caso de *Diglossa* spp., la documentación minuciosa y la publicación de los patrones permitirán entender aspectos ecológicos y evolutivos del género. Las poblaciones de *Diglossa* spp. parecen presentar diferentes estrategias de muda, por lo cual es necesario describir la variación geográfica en los límites de muda y determinar su relación con la variación ambiental tanto a escala intra-específica como inter-específica. Integrar esto con la información sobre la evolución de otros rasgos en los miembros de *Diglossa* (e.g., Moynihan 1979, Schondube & Martínez del Río 2003) facilitará elaborar una interpretación del valor adaptativo de la adquisición del dicromatismo durante el primer ciclo de muda (i.e., pocos meses después de la salida de las aves del nido) y no de manera tardía, como ha sido reportado para otras especies de aves (Procter-Gray & Holmes 1981, Rohwer 1978).

Agradecimientos

Agradecemos especialmente a Carlos Daniel Cadena, Gloria Lentijo y Paul Hamel por sus comentarios a versiones iniciales del manuscrito y a Jaime A. Garizabal y dos revisores anónimos por sus valiosas sugerencias para la mejora del mismo. A Fundación ProAves por las facilidades logísticas durante la toma de información, parte de esta colectada por interés personal. Queremos agradecer a F. G. Stiles, Fernando Forero y Oscar Laverde por permitirnos examinar los especímenes en

las colecciones del Instituto de Ciencias Naturales, Instituto Alexander von Humboldt y Museo La Salle respectivamente. Las capturas fueron realizadas en el marco del Programa de Monitoreo de Aves Migratorias de Fundación ProAves en la Reserva “El Dorado”, y el

Proyecto “Cruzando el Caribe” de la Asociación para la investigación SELVA, mediante permiso concedido por la autoridad ambiental local CORPAMAG. Fernando Forero gentilmente autorizó las fotografías de los especímenes en la colección del Instituto Humboldt.

Literatura citada

- Burns, K. J. 1998. A phylogenetic perspective on the evolution of sexual dichromatism in Tanagers (Thraupidae): The role of female versus male plumage. *Evolution* 52: 1219–1224.
- Davis, D. 1971. Breeding and molt schedules of the Rufous-collared Sparrow in coastal Peru. *The Condor* 73: 127–136.
- Doucet, S. M., McDonald, D. B., Foster, M. S. & R. P. Clay. 2007. Plumage development and molt in Long-tailed Manakins (*Chiroxiphia linearis*) variation according to sex and age. *The Auk* 124: 29–43.
- DuVal, E. H. 2005. Age-based plumage changes in the Lance-tailed Manakin: a two-year delay in plumage maturation. *The Condor* 107: 915–920.
- Echeverry-Galvis, M. A. & S. Córdoba-Córdoba. 2008. Una visión general de la reproducción y muda en aves en el Neotrópico. *Ornitología Neotropical* 19: 197–205.
- Foster, M. 1975. The overlap of molting and breeding in some tropical birds. *The Condor* 77: 304–314.
- Gómez, C., Botero-Delgadillo, E., Bayly, N. J., Moreno, M. I. & C. A. Páez. En prensa. Documentando estrategias de muda en aves Neotropicales: ejemplos de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Ornitología Neotropical* 23 (Supplement): 00–00.
- Guallar, S., Santana, E., Contreras, S., Verdugo, H. & A. Gallés. 2009. Passeriformes del occidente de México: morfometría, datación y sexado. Institut de Cultura de Barcelona, Barcelona.
- Hilty, S. L. 2011. Family Thraupidae (Tanagers). En: del Hoyo, J., Elliot, A. & D. A. Christie (eds.). *Handbook of the birds of the world*. Págs. 46–329. Lynx Edicions, Barcelona.
- Moynihan, M. 1979. Geographical variation in social behavior and in adaptation to competition among Andean birds. Nuttall Ornithological Club, Cambridge, Massachusetts.
- Mulvihill, R. S. 1993. Using wing molt to age passerines. *North American Bird Bander* 18: 2–10.
- Procter-Gray, E. & R. T. Holmes. 1981. Adaptive significance of delayed attainment of plumage in male American Redstarts: tests of two hypotheses. *Evolution* 35: 742–751.
- Pyle, P., Howell, S. N. G., Yunick, R. P. & D. F. DeSante. 1987. Identification guide to North American Passerines. Slate Creek Press, Bolinas.
- Pyle, P. 1997a. Molt limits in North American Passerines. *North American Bird Bander* 22: 49–89.
- Pyle, P. 1997b. Identification guide to North American birds. Slate Creek Press, Bolinas.

- Pyle, P., McAndrews, A., Veléz, P., Wilkerson, R. L., Siegel, R. B. & D. F. DeSante. 2004. Molt patterns and age and sex determination of selected southeastern Cuban landbirds. *Journal of Field Ornithology* 75: 136–145.
- Restall, R., Rodner, C. & M. Lentino. 2007. Birds of northern South America *An identification guide*. Volume 2. Yale University Press, New Haven.
- Rohwer, S. 1978. Passerine subadult plumages and the deceptive acquisition of resources: test of a critical assumption. *The Condor* 80: 173–179.
- Ryder, T. B. & J. D. Wolfe. 2009. The current state of knowledge on molt and plumage sequences in selected Neotropical bird families: a review. *Ornitología Neotropical* 20: 1–18.
- Schondube, J. E. & C. Martínez del Río. 2003. The flowerpiercer's hook: an experimental test of an evolutionary trade-off. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B (Biology)* 270: 195–198.
- Schondube, J. E., Santana, E. & I. Ruán-Tejeda. 2003. Biannual cycles of the Cinnamon-bellied Flowerpiercer. *Biotropica* 35: 250–261.
- Svensson, L. 1984. Identification guide to European Passerines. Third edition. L. Svensson, Stockholm.
- Vuilleumier, F. 1969. Systematics and evolution in *Diglossa* (Aves: Coerebidae). *American Museum Novitates* 2381: 1–44.
- Wolf, L. L. 1969. Breeding and molting periods in a Costa Rican population of the Andean Sparrow. *The Condor* 71: 212–219.
- Wolfe, J. D., Chandler, R. B. & D. I. King. 2009a. Molt patterns, age, and sex criteria for selected highland Costa Rican resident landbirds. *Ornitología Neotropical* 20: 1–9.
- Wolfe, J. D., Pyle, P. & C. J. Ralph. 2009b. Breeding seasons, molt patterns, and gender and age criteria for selected northeastern Costa Rican resident landbirds. *The Wilson Journal of Ornithology* 121: 556–567.
- Wolfe, J. D., Ryder, T. B. & P. Pyle. 2010. Using molt cycles to categorize the age of tropical birds: an integrative new system. *Journal of Field Ornithology* 81: 186–194.
- Zerda, E., Rodríguez, P. & D. Snow. 1986. Periodos de muda del Copetón (*Zonotrichia capensis*) en el Jardín Botánico de Bogotá, Colombia. *Perez-Arbelaezia* 1: 371–376.