

# Secuencia de mudas y plumajes de *Volatinia jacarina* y *Sporophila intermedia* en el valle del Magdalena

## Molt and plumage sequences in Blue-Black Grassquit and Gray Seedeater in the Magdalena Valley

Miguel Moreno-Palacios<sup>1,2</sup>, Sergio Losada-Prado<sup>2</sup>, María Ángela Echeverry-Gálvis<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Grupo de Investigación Naturatu, Facultad de Ciencias Naturales y Matemáticas, Universidad de Ibagué, Ibagué, Colombia.

<sup>2</sup>Grupo de Investigación en Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia.

<sup>3</sup>Departamento de Ecología y Desarrollo Territorial, Facultad de Estudios Ambientales y Rurales, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia.

✉ miguel.moreno@unibague.edu.co, slosada@ut.edu.co, ma.echeverryg@javeriana.edu.co

### Resumen

La información suministrada por las estrategias de muda es importante para entender las historias de vida de las aves, sin embargo su estudio aún es limitado, lo que dificulta la investigación comparada de sus ciclos de vida. Con el objetivo de profundizar en la estrategia de muda de *Volatinia jacarina* y *Sporophila intermedia*, dos tráupidos granívoros comunes en las zonas bajas del norte de Suramérica, presentamos las descripciones de las secuencias de sus mudas y plumajes, en una localidad del valle alto del Magdalena, utilizando el sistema de clasificación de edades basado en ciclos de muda Wolfe-Ryder-Pyle y suplementado con material fotográfico. Tanto *V. jacarina* como *S. intermedia* mostraron una Estrategia Alternativa Compleja, lo cual es consistente con lo descrito para algunas otras especies de Thraupidae y otros Passeriformes. La muda prebásica en ambas especies fue completa, al igual que la muda preformativa, mientras que la muda prealternativa fue parcial. La extensión completa de la muda preformativa, así como la presencia de una muda prealternativa pueden asociarse a los hábitos de estas especies de áreas abiertas con mayor exposición solar, por lo tanto requiriendo un reemplazo más frecuente de plumas. Sin embargo, la muda prealternativa podría estar asociada a procesos de selección sexual en ambas especies. La secuencia de mudas y plumajes permitió identificar 11 clases de edad en *V. jacarina* y ocho en *S. intermedia*, lo que involucró aves en primer y segundo ciclo, así como individuos en ciclo de muda definitiva, información que apoya el uso del sistema WRP, que puede proveer información relevante para el estudio de la estructura de edades y los ciclos de vida en Passeriformes neotropicales.

**Palabras clave:** estrategia de muda, extensión de la muda, *Sporophila intermedia*, *Volatinia jacarina*

### Abstract

Information on molt strategies is important for understanding the life history of birds but their study is still limited, hindering the comparative study of their life cycles. In order to better understand the molt strategies of the Blue-black Grassquit (*Volatinia jacarina*) and the Gray Seedeater (*Sporophila intermedia*), two common granivorous tanagers in the lowlands of northern South America, we present descriptions of the sequence of molts and plumages, at a locality in the upper Magdalena valley (Colombia), using the Wolfe-Ryder-Pyle age system based on molt cycles and supplemented with photographic material. Both *V. jacarina* and *S. intermedia* showed a Complex Alternate Strategy, consistent with that described for some other tanagers and other passerines. The prebasic molt in both species was complete, as was the performative molt, while prealternate molt was partial. The full extent of the performative molt and the presence of a prealternate molt may be associated with the habits of these species occupying open areas with high sun exposure and therefore requiring more frequent replacement of feathers. However, the prealternate molt might be associated with sexual selection processes. The sequence of molts and plumages identified 11 age classes in *V. jacarina* and eight in *S. intermedia*, involving birds in their first and second cycles and individuals in definitive molt cycles, supporting the use of WRP system, which can provide relevant information for the study of the age structure and life cycles in neotropical passerines.

**Key words:** molt strategy, molt extent, *Sporophila intermedia*, *Volatinia jacarina*

## Introducción

Las estrategias de muda (*sensu* Howell *et al.* 2003) son el concepto que incorpora todos los patrones conocidos de sucesión del plumaje, y su estudio proporciona un marco para el análisis y comparación de los ciclos de muda en las aves. La información suministrada por las estrategias de muda es de importancia para la comprensión de las historias de vida de las aves, debido a las interacciones que se presentan con otros ciclos como la reproducción o la migración. A pesar de su relevancia, el estudio de estas estrategias en aves neotropicales es aún limitado, lo que dificulta la comparación de sus ciclos de vida.

La extensión de la muda del plumaje está definida como aquellos grupos de plumas que son reemplazados durante un evento de muda (Pyle 1997a). La diferencia en los grupos de plumas involucrados en un proceso de muda ha llevado a la definición de cinco tipos de muda (ver métodos, Pyle 1997a). En Passeriformes y otros grupos relacionados, las mudas prebásicas (*sensu* Howell *et al.* 2003) o aquellas que demarcan el principio y final de un ciclo de muda, son completas en extensión, por lo que todas las plumas del cuerpo y del vuelo son reemplazadas. En los casos de mudas insertadas dentro del ciclo básico (*e.g.*, muda preformativa, muda prealterna), se ha observado que estas son generalmente limitadas, parciales e incompletas, en donde ciertos grupos de plumas son reemplazados, pero otros son retenidos. Cuando esto ocurre, aparecen visibles los límites de muda, que se definen como “los límites entre plumas reemplazadas y retenidas” (Pyle 1997a). Estos límites han sido reconocidos como criterios para estudiar la extensión de las mudas (Mulvihill 1993, Jenni & Winkler 1994, Pyle 1997b, Pyle *et al.* 2004) y por el hecho de que los eventos de muda ocurren en momentos específicos del ciclo de vida de las aves, los límites de muda son útiles en

la determinación de la edad en muchas especies (Froehlich 2003, Ryder & Durães 2005, Hernández 2012).

Howell (2010) menciona que en Norteamérica, a pesar de las diferencias en tamaños, apariencias e historias de vida, los Passeriformes exhiben una estrategia de muda básica compleja o alterna compleja, lo que podría sugerir que existe una señal filogenética. Por otro lado, Mulvihill (1993) y Pyle (1997a) indican que con pocas excepciones, los Passeriformes de Norteamérica presentan mudas prebásicas completas, mientras que las mudas preformativas son parciales a incompletas. Esto quiere decir que la mayoría de Passeriformes en esa región exhiben estrategias de muda que permiten que un individuo con plumas juveniles retenidas pueda ser correctamente clasificado como un ave de primer año. Wolfe *et al.* (2009a) advierten que la diferencia en las historias de vida de las aves neotropicales se podría ver reflejada en distintos patrones y secuencias de plumaje. Sin embargo, estudios preliminares muestran que la mayoría de residentes del Neotrópico presentan estrategias de muda similares a las registradas en zonas templadas (Foster 1975, Ryder & Wolfe 2009, Wolfe *et al.* 2009a, Hernández 2012), lo que incluye mudas preformativas parciales a incompletas y mudas prebásicas completas, que ocurren generalmente posterior a la reproducción (Pyle 1997a, Wolfe *et al.* 2009a).

Parte de la dificultad en la definición del ciclo de muda es la obtención de tamaños de muestra adecuados para cada clase de edad/sexo en las poblaciones bajo estudio, razón por la cual es aconsejable comenzar la descripción de los patrones de muda de las especies con mayor tasa de captura en una comunidad. *Volatinia jacarina* y *Sporophila intermedia* son dos tráupidos comunes en las zonas bajas del norte de Suramérica. Estas especies se distribuyen en casi todo Colombia, en alturas por debajo de 1.500

m, generalmente asociadas a áreas abiertas y matorrales, aunque también a bordes de bosque. Ambas especies son representativas del bosque seco tropical en el departamento de Tolima, en donde se encuentran unas de las poblaciones más estudiadas del país. En el norte del departamento se ha registrado que los periodos reproductivos de *V. jacarina* y *S. intermedia* se extienden de seis a siete meses, con un incremento en el número de individuos reproductivos durante o inmediatamente después del pico de lluvia del segundo semestre (septiembre-noviembre). *Volatinia jacarina* exhibe rasgos reproductivos más dispersos a través del año, mientras que *S. intermedia* muestra una temporada reproductiva marcada (septiembre-abril). En ambos casos, las especies tienden a suspender los eventos reproductivos durante los meses más secos (enero y julio) (Moreno-Palacios *et al.* 2013). En estudios previos, Moreno-Palacios *et al.* (2012, 2013) discutieron la importancia del uso del sistema de clasificación basado en ciclos de muda Wolfe-Ryder-Pyle WRP (Wolfe *et al.* 2010) para el análisis de la dinámica de la estructura etaria en ambas especies, logrando identificar 11 clases de edad en cada una. No obstante, y tras algunas sugerencias, hemos considerado realizar la descripción formal de la secuencia de mudas y plumajes encontrada en ambas especies, con el fin de apoyar la utilización de las clases de edad.

Presentamos las descripciones detalladas de la secuencia y extensión de la muda y los plumajes resultantes en *V. jacarina* y *S. intermedia* en una localidad del valle alto del Magdalena, utilizando el sistema WRP y suplementado con material fotográfico de referencia. Esperamos que la información suministrada estimule el interés por el estudio de los ciclos de muda en aves residentes neotropicales, con el fin de mejorar nuestro entendimiento sobre la historia natural de estas especies.

## Materiales y métodos

El estudio se llevó a cabo en el Centro Universitario Regional del Norte CURDN de la Universidad del Tolima, municipio de Armero-Guayabal, norte del departamento de Tolima, Colombia (05°00'N, 74°54'W; 280 m), en un bosque seco tropical. Presenta una temperatura promedio de 28°C y precipitación de 1791 mm, distribuidos en un régimen bimodal, con temporadas lluviosas entre marzo-mayo y octubre-diciembre.

La fase de campo se desarrolló entre febrero de 2011 y enero de 2012. Durante ese tiempo se realizaron capturas de aves en matorral secundario, con el uso de 10 redes de niebla (12 x 2.5 m, 36 mm malla), entre las 06:00 y 17:00 h, durante tres días al mes, asegurando un esfuerzo mensual de 150 h-red. Los individuos de *V. jacarina* y *S. intermedia* fueron marcados con una combinación única de anillos de colores, procesados y liberados siguiendo metodologías internacionales (NABC 2001). Aunque la mejor forma de establecer la secuencia de mudas y plumajes sería a través del seguimiento del ciclo en los mismos individuos, la baja tasa de recaptura y la imposibilidad de mantener aves en cautiverio implicaron que los ciclos de muda debieron ser descritos a partir de los patrones observados en diferentes individuos capturados, lo que puede introducir variabilidad en la muestra, pero al mismo tiempo, al funcionar como un muestreo completamente aleatorio, reduce los efectos individuales no controlados (*e.g.* componente genético, salud, dieta).

Para el área de estudio se conoce que ambas especies llevan a cabo eventos de muda de primarias que pueden tardar entre 59–100 días (Moreno-Palacios 2013), lo que indica que una periodicidad mensual puede ser suficiente para obtener al menos un par de datos sobre un

evento de muda en la población. En consecuencia, se estableció una periodicidad de entre 20–30 días durante un ciclo anual de lluvias para el desarrollo de las jornadas de anillamiento, asegurando que todos los procesos de muda quedaran representados.

La extensión de la muda se estableció según Pyle (1997a) como la descripción de los grupos de plumas involucrados en el proceso de muda, lo cual resulta en la definición de las siguientes categorías: ausente, limitada, parcial, incompleta y completa. Para la identificación de estas categorías de extensión, se registraron las características de la muda presente en cada individuo, a través de una carta de muda modificada de Rohwer (2008) y se fotografiaron las aves y sus alas desplegadas. De manera general, se requirió de la clasificación de todas las plumas de vuelo de cada individuo, en categorías como “nueva”, “vieja” o “en crecimiento” y la descripción de cada pluma de vuelo como una fracción de su longitud total, información que fue utilizada para evaluar otros aspectos de la muda de ambas especies (Moreno-Palacios 2013). Adicionalmente, se registraron los grupos de plumas de cuerpo que se encontraban en muda, y se anotó la presencia de otros caracteres complementarios para la determinación de la edad, como grado de osificación craneal, coloración del pico, color de la comisura, presencia de protuberancia cloacal o parche de incubación.

A causa de que distintas mudas pueden diferir en extensión y que estos procesos se encuentran relacionados con la edad, en este estudio se adoptaron las categorías de edad sugeridas por el sistema WRP (Wolfe *et al.* 2010, Johnson *et al.* 2011). Asimismo, se describieron los plumajes resultantes de cada muda discriminando por sexo. La traducción al español de los códigos del

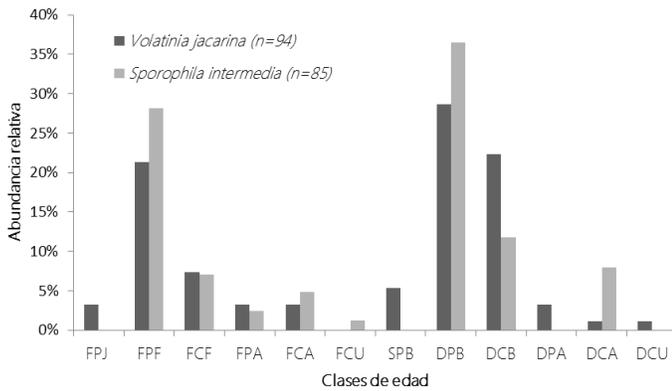
sistema de clasificación utilizados en el presente manuscrito se puede encontrar en el Anexo 1.

## Resultados

Luego de un esfuerzo de muestreo de 1.800 h-red, se logró la captura de 179 individuos de las especies focales, incluyendo a 94 individuos para *V. jacarina* (5.2 ind./100h-red), correspondientes a 52 machos, 39 hembras, y tres indeterminados, y 85 individuos para *S. intermedia*, (4.7 ind./100h-red), correspondientes a 39 machos y 46 hembras. Aunque se obtuvo una tasa de recaptura del 11% para *V. jacarina* (10 ind.) y del 21% para *S. intermedia* (18 ind.), estos individuos se recapturaron en pares de meses consecutivos o en épocas muy distantes (10 a 12 meses), por lo cual las características de plumaje no permitieron inferir acerca de la secuencia de mudas.

Del total de individuos de *V. jacarina*, el 65% (61 ind.) registraron muda. De estos, 52% fueron aves que se encontraban realizando muda prebásica definitiva (DPB/SPB), el 33% realizaban una muda preformativa (FPF), el 10% una muda prealterna (FPA/DPA) y el 5% una primera muda prebásica (FPJ). De los individuos de *V. jacarina* que no estaban mudando (33 ind.), el 64% se encontraban en plumaje básico definitivo (DCB), mientras que el 21% exhibían un plumaje formativo (FCF), el 12% un plumaje alterno (FCA/DCA) y un individuo (3%) con plumaje no determinado (DCU) (Fig. 1).

En el caso de *S. intermedia*, el 67% (57 ind.) de los individuos se encontraban en muda. De estos, el 54% se hallaban en muda prebásica definitiva (DPB), el 42% en muda preformativa (FPF), y el 4% en muda prealterna (FPA). De aquellos individuos que no estaban mudando (28 ind.), el 36% fueron descritos en plumaje básico definitivo



**Figura 1.** Distribución de individuos de *V. jacarina* y *S. intermedia* en cada muda y plumaje encontrados durante el estudio. Los códigos hacen referencia al sistema WRP (Wolfe *et al.* 2010, actualizado por Johnson *et al.* 2011). El significado y traducción al español de los códigos se

(DCB), mientras que el 39% en plumaje alterno definitivo (DCA), el 21% en plumaje formativo (FCF), y un individuo (4%) en plumaje no determinado (FCU) (Fig. 1).

### *Volatinia jacarina*

**Primera muda prebásica o muda prejuvenil (n=3) (febrero-mayo).**- Es una muda completa, todas las plumas del cuerpo, así como rémiges y rectrices crecen simultáneamente. En consecuencia, el primer plumaje básico (plumaje juvenil) resultante presenta una sola generación de plumas. El primer plumaje básico es café claro, similar a la hembra adulta pero decolorado; es especialmente distinguible en las coberteras mayores y medias; con estrías negruzcas en el pecho, rémiges y rectrices delgadas y puntiagudas. No hay diferencias aparentes en el plumaje juvenil entre sexos (Figs. 2A y 2B).

Por su apariencia, este plumaje es diagnosticable, lo cual facilita la separación de individuos juveniles de las siguientes clases de edad. Otros caracteres que complementaban la descripción de los juveniles fueron la presencia de una

evidente comisura amarilla, el pico claro especialmente en la mandíbula y 0%–30% de osificación craneal.

**Muda preformativa (n=27) (enero-junio).**- Es una muda completa, con un plumaje formativo resultante que presenta una sola generación de plumas y permite separar entre sexos. Los machos exhiben las coberteras secundarias menores y medias negras con estrecho borde azul metalizado y extremos blanquecinos; coberteras mayores de color variable desde negro a café oscuro, en el 100% de los casos con borde café claro y extremos ante. Las coberteras primarias fueron gris oscuro, presentando indicios de margen azul y extremo ante. Las rémiges muestran borde exterior café claro: las primarias varían entre negro y café, mientras que las secundarias son negras en el 90% de los casos, con indicios de azul en el borde anterior. Las rectrices negras con margen azul metalizado; en el 50% de los individuos, las rectrices R5–R6 muestran el extremo ante. Todos los individuos presentaron un parche blanco oculto en hombro. La cabeza y el manto son café, mientras que el pecho y abdomen son blanquecinos, esta coloración varía en extensión entre machos, a causa de algunas plumas que al emerger son café o blanquecino y a medida que crecen adquieren una coloración oscura o azul metalizado; la distribución de estas plumas no es uniforme y por tanto resulta en un patrón aleatorio de pequeños parches oscuros, principalmente en el pecho (Figs. 2C y 2D).

Las características más contrastantes de la muda preformativa con respecto a la hembra son las coberteras secundarias menores, medias y mayores, así como coberteras de las primarias, gris oscuro con borde café. Las rémiges son de color gris con margen café, donde las secundarias son invariablemente más oscuras y el margen café es más amplio que en las rémiges primarias.



**Figura 2.** Individuos juveniles y machos de *V. jacarina*. (A), (B) (FCJ, 26 feb): plumaje café opaco, raquis de plumas son café, las plumas de vuelo translucidas con alto desgaste en los extremos. Se aprecia claramente la comisura amarilla. (C) (FPF, 24 feb) y (D) (FCF, 25 mar): alas y cola oscuras, mientras que cabeza, manto, pecho y abdomen café o crema con manchas azules. Coperteras medianas, y mayores son oscuras o azules, se ven nuevas y frescas pero el borde es aún café o crema. Se observa contraste entre plumas juveniles y adultas; las primeras de menor longitud, café opaco, raquis café, desgaste alto, más puntiagudas o redondeadas y más angostas. (E) y (F) (FPA, 28-29 oct). Las aves obtienen algunas plumas azul metalizado brillante, incluyendo plumas en cabeza, pecho y manto. Note que las coperteras menores y medias presentan poco o nada de borde claro.

Las rectrices son negras con delgado margen ante en el extremo, el cual se pierde por desgaste. Las partes superiores son café claro, mientras que las partes inferiores son ante. El pecho presenta estrías negruzcas (Figs. 3A y 3B).

Todos los individuos dentro de esta categoría de edad presentaron una osificación craneal entre el 30%–60% y una comisura pálida conspicua, caracteres que complementan la correcta determinación de esta edad.

**Primera muda prealterna (n=6) (octubre-enero).-**

Muda parcial que involucra todas las plumas del cuerpo, 90%–100% de las coberteras secundarias menores y medias, 60%–100% de las coberteras mayores, 1–3 terciarias, y en el 50% de los individuos, también las rectrices centrales. Los machos formativos que pasan por la muda prealterna muestran todavía una variable cantidad de plumas café en el cuerpo, entre mezcladas con plumas azul metálico brillante, más evidentes en cabeza, manto y las coberteras secundarias. Esta mezcla de colores obedece a que la primera fracción de algunas plumas es ante (pecho) o café (cabeza y espalda) y la parte basal es azul (Figs. 2E y 2F).

A diferencia del plumaje formativo, el cual mostró la cabeza y manto café, con pecho y partes bajas blanquecino manchado de azul, el primer plumaje alterno exhibe plumas azules brillantes en cabeza, manto, garganta y en las partes bajas, de tal manera que los individuos machos en este plumaje se observan, de forma general, más oscuros que los individuos formativos. En las hembras fue más compleja la identificación del primer plumaje alterno, debido a que no se encontró un cambio de color marcado como en los machos (*i.e.*, de café a azul). Sin embargo, en el 33% de los individuos se detectaron límites de muda en las coberteras secundarias medias, mayores e incluso en las rémiges terciarias, las

cuales contrastan en color y desgaste (lucen nuevas y frescas), en comparación con las plumas adyacentes (Figs. 3C y 3D).

Otros criterios como procesos de osificación incompletos (50%–99%), pueden ser evidencia de individuos en su primer año de vida, y por lo tanto, pueden apoyar la idea de que se trata de una primera muda prealterna y no una muda prealterna definitiva.

**Segunda muda prebásica (n=5) (febrero-marzo).-**

Es una muda completa, en la que la mezcla de colores azul/café en los machos, permitió detectar la presencia de plumas formativas (60% de los casos), principalmente las coberteras de las primarias, así como las rémiges primarias y secundarias. Esta muda puede ser identificada en las hembras por las mismas razones, aunque los contrastes de color pueden ser sutiles. El resultado de esta muda, el cual técnicamente es referido como el segundo plumaje básico, es indistinguible de plumajes sucesivos, por lo cual se nombró como plumaje básico definitivo (ver siguiente muda).

**Muda prebásica definitiva (n=48) (enero-mayo, ocasionalmente suspendida hasta agosto-octubre).-**

Es una muda completa, donde el plumaje básico definitivo resultante es indistinto de plumajes básicos posteriores. Los machos exhiben azul metálico uniforme; en el 50% de los casos con estrechos márgenes café en extremo de plumas del manto y/o la cabeza; con rémiges y rectrices negras con margen azul, y presentan un parche blanco oculto en el hombro (Figs. 4A y 4B). Las hembras, por su lado, muestran café amarillento por encima, con coberteras café oscuro y ancho margen café amarillento, las rémiges también presentan margen café, especialmente amplio en plumas secundarias; las rectrices son negruzcas. El pecho es ante con estrías oscuras y partes bajas de color crema



**Figura 3.** Hembras de *V. jacarina*. (A) (FPF, 21 ene) y (B) (FCF, 30 abr): Se resalta el contraste entre plumas juveniles que están siendo mudadas y plumas formativas. (C) y (D) (FPA, 16 jun): Se observa la presencia de coberteras secundarias menores, medias y mayores nuevas y frescas en contraste con las retenidas.

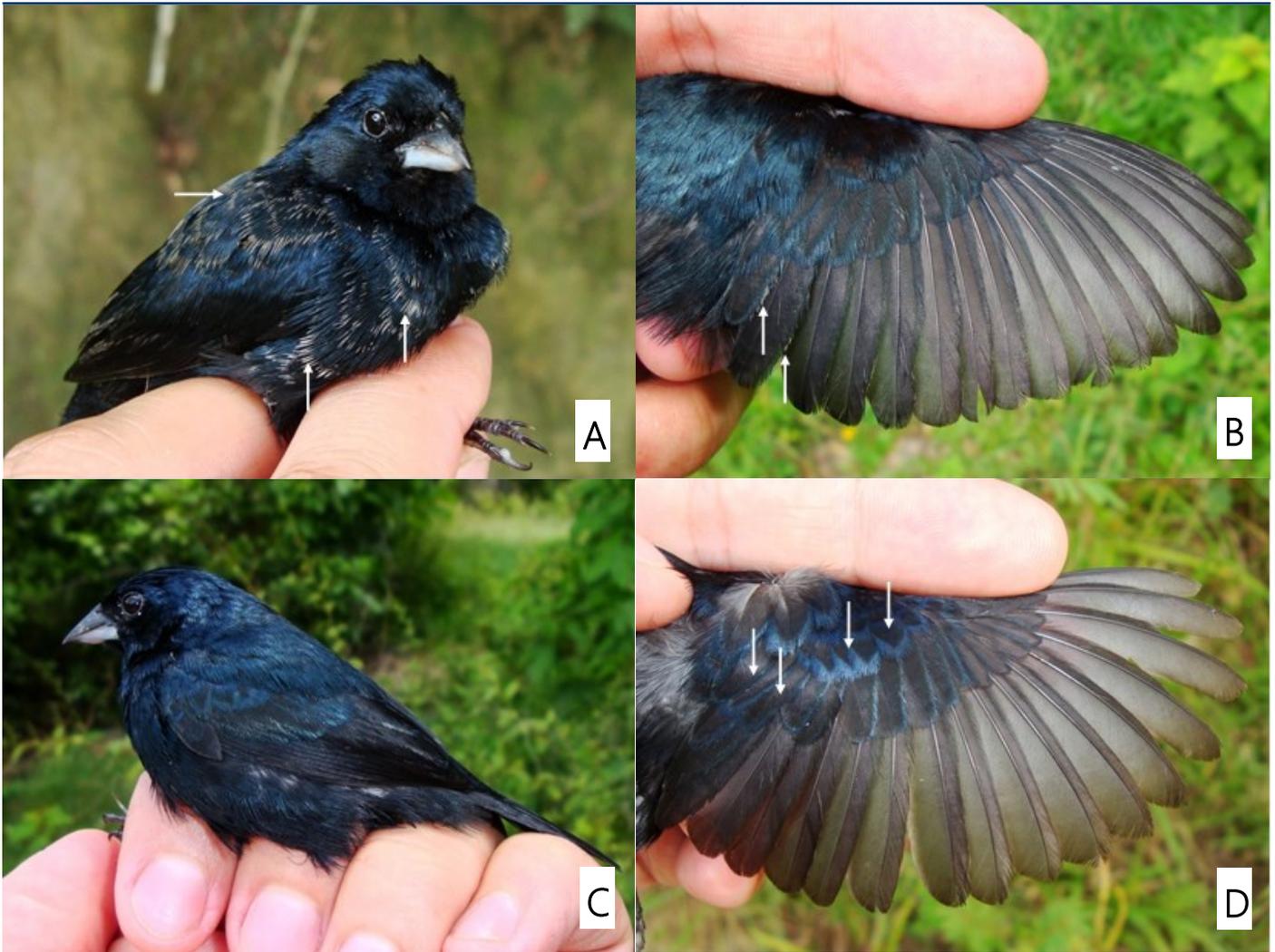
(Figs. 5A y 5B). El 94% de los individuos presentó una osificación craneal del 100%, mientras que tres individuos mostraron 95%–99% de osificación.

**Muda prealterna definitiva (n=4) (octubre-enero).**- Es una muda parcial, que involucra todas las plumas del cuerpo, todas las coberteras secundarias menores y medias, la mayor parte o la totalidad de las coberteras mayores y 1–3 terciarias. En machos, el plumaje alterno definitivo resultante es completamente azul metalizado y brillante, sin márgenes café en plumas de la cabeza o manto (Figs. 4C y 4D). En las hembras, este plumaje es

semejante en coloración al plumaje básico definitivo; por lo tanto, su descripción estuvo basada únicamente en la detección de límites de muda, principalmente en coberteras secundarias mayores y en plumas terciarias (Figs. 5C y 5D). Todos los individuos presentaron 100% de osificación craneal.

### *Sporophila intermedia*

**Primera muda prebásica o muda prejuvenil.**- No se capturaron individuos juveniles. Aunque no fue posible describir el plumaje juvenil en esta especie, las aves que se encontraban



**Figura 4.** Machos de *V. jacarina*. (A) y (B) (DCB, 29 abr, 24 mar). Aunque el plumaje es azul metalizado, se observan terciarias, coberteras menores y medias, y variable cantidad de plumas en manto y pecho, con borde café. (C) y (D) (DCA, 24 mar, 21 ene): Tanto coberteras menores, medias y mayores como terciarias son nuevas y brillantes. El límite de muda es visible entre coberteras mayores, medias y mayores, y entre terciarias y secundarias externas

comenzando la muda preformativa permitieron comparar algunos atributos generales del plumaje juvenil de la especie, en contraste con las plumas formativas nuevas (color café claro del vexilo y el raquis, menor densidad de barbas, mayor desgaste en los bordes, extremos de coberteras secundarias y primarias de color claro), lo que sumado a caracteres como baja osificación craneal (0%–20%), comisura sobresaliente y ausencia de espejo alar proporcionan información suficiente para identificar esta clase de edad.

**Muda preformativa (n=30) (diciembre-julio, ocasionalmente suspendida hasta agosto-septiembre).**- En 29 individuos se registró una muda completa y solo una hembra presentó muda incompleta. Todas las plumas del cuerpo, así como las rémiges primarias, secundarias y rectrices son reemplazadas. El plumaje formativo en machos es gris en la cabeza, nuca, manto y rabadilla, con el 30–80% de las plumas marginadas oliva; blanco en partes inferiores y el pecho ante claro. Las primarias y secundarias así como rectrices, gris opaco, 50% de las ocasiones

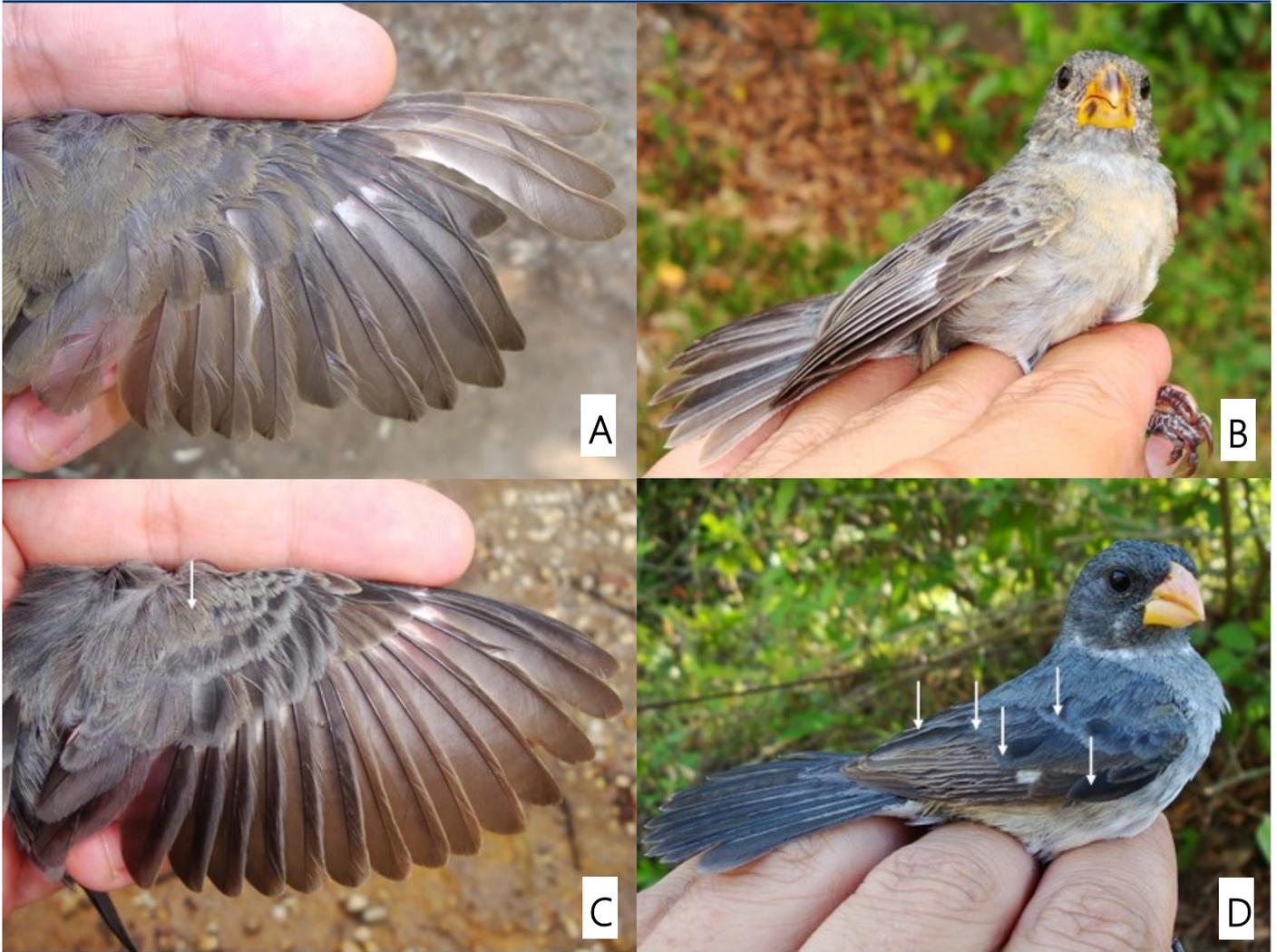


**Figura 5.** Hembras de *V. jacarina* en (A) y (B) (DCB, 11 dic). El plumaje se observa homogéneo, con poco signo de desgaste. (C) y (D) (DCA, 17 jun): Las coberteras menores, medias y mayores y las terciarias son nuevas.

con margen externo oliva. Las primarias P4–P7 con el margen externo de la base blanco, lo cual forma el espejo alar característico de la especie, pero que se observa mejor desarrollado en machos adultos (ver plumaje básico definitivo). El 40% de los machos mostró el espejo reducido a la altura de las coberteras primarias, y por lo tanto, poco visible. Las coberteras de las secundarias presentan negro hacia el centro de la pluma y margen ancho gris, el 50% de las veces presentaron también oliva en el extremo. Las coberteras de las primarias y el álula son grises hasta café opaco e igualmente exhiben el margen externo oliva (Figs. 6A y 6B). Las hembras muestran oliva amarillento por encima y amarillo

pálido en partes bajas. Las primarias, secundarias y rectrices son grises con margen externo oliva. Coberteras secundarias son gris oscuro en el centro y con amplio margen oliva en el extremo. Las hembras no presentan espejo alar blanco en las plumas primarias (Figs. 7A y 7B). La hembra que presentó una muda preformativa incompleta mostró rémiges reemplazadas hasta P6 y S1. Sin embargo, únicamente fueron mudadas la cobertera de las primarias más interna, la cobertera mayor más externa, la cobertera carpal y el álula (Fig. 7e).

El 20% de los individuos desarrolló la muda de plumas del cuerpo con antelación a la muda de



**Figura 6.** Machos de *S. intermedia*. **(A)** (FPF, 26 may) y **(B)** (FCF, 4 ago): Las plumas del cuerpo y coberteras están terminando de mudar, pero continúan oliva en el borde. El espéculo alar es difuso. De frente aún presenta manchas crema y el pico no es totalmente amarillo. **(C)** y **(D)** (FCA, 11 feb y 27 ago): Han sido reemplazadas las plumas del cuerpo y coberteras secundarias menores, medias y mayores, en su mayoría negras con borde gris. Sin embargo todavía se observan plumas con rastros oliva.

plumas de vuelo, esto resultó en que estas aves fueran inicialmente asignadas a una muda parcial. Sin embargo, gracias a las recapturas de algunos individuos ( $n=4$ ), fue posible constatar que la muda de rémiges y rectrices sucedió efectivamente a la muda de cuerpo. Los individuos dentro de esta categoría de edad presentaron entre 10%–50% de osificación craneal. Adicionalmente, todos los machos formativos presentaron patrones variables en la proporción del color amarillo en el pico, entre 10%–70%, pero ninguno mostró el pico

totalmente negro, como en las hembras, o totalmente amarillo, como en machos adultos.

**Primera muda prealterna ( $n=6$ ) (agosto).**- Es una muda parcial que involucra todas las plumas del cuerpo y coberteras menores, medias y mayores. La muda de las coberteras secundarias mayores inicia desde las plumas proximales (*i.e.*, aquellas cercanas al cuerpo) hacia las plumas distales (*i.e.*, aquellas cercanas a las coberteras primarias). Esta muda es distinguible en los machos por los límites entre plumas formativas de color café y plumas



**Figura 7.** Hembra de *S. intermedia* (A) y (B) (FPF, 28 abr): Se observa el desgaste de las plumas juveniles. Aún es visible la comisura. (C) y (D) (FCA, 25 ago): Se detecta la presencia de plumas nuevas en las coberteras secundarias menores, medias y mayores, con raquis negro, en contraste con coberteras de las primarias. (E) (FPF incompleta, 30 sep): Se observa que algunas de las coberteras de las primarias no fueron mudadas con sus respectivas plumas de vuelo.

alternas grises (aunque éstas pueden tener márgenes oliva), en las coberteras secundarias. El primer plumaje alterno en machos y hembras (Figs. 6C, 6D, 7C y 7D) es similar al plumaje formativo, los límites de muda son la única evidencia. Los individuos en esta categoría mostraron 60%–100% de osificación craneal.

Esta muda puede ser altamente variable en coloración. El 50% de los individuos no presentaron plumas formativas café/oliva, lo que podría sugerir que se trata de otra muda (una

segunda muda prealterna).

**Muda prebásica definitiva (n=41) (diciembre-mayo, ocasionalmente suspendido hasta julio-octubre).**- Es una muda completa, donde el plumaje básico definitivo en los machos es gris oscuro lustroso en cabeza, nuca, manto y rabadilla. El pecho es igualmente gris, y se observa un delgado collar blanco que llega hasta la altura de los auriculares. Los flancos son grisáceos y el abdomen blanco. Las rémiges y rectrices son del mismo gris del cuerpo. Las



**Figura 8.** Machos de *S. intermedia*. (A) (DPB, 20 ene) y (B) (DCB, 20 may). El plumaje es gris homogéneo, sin rastros oliva, la diferencia entre las plumas viejas y las nuevas en crecimiento es apenas detectable por el grado de desgaste. Adicionalmente, el pico es completamente amarillo y el espéculo alar es evidente. (C) y (D) (DCA, 27-28 oct): Se observa un límite de muda en las coberteras secundarias medias y mayores.

coberteras secundarias son negras hacia el centro y con un amplio margen gris oscuro. El espejo alar es blanco y contrastante con el plumaje; en el 61% de los machos, este espejo abarca desde P1–P7 (Figs. 8A y 8B). En el caso de las hembras, el plumaje básico definitivo es de color oliva amarillento en cabeza, nuca, manto y rabadilla y ante en garganta, pecho y abdomen. Las rémiges, rectrices y coberteras son grises con margen externo oliva; este gris en las hembras se decolora con el tiempo hasta alcanzar una tonalidad café (Figs. 9A y 9B).

El 32% de los individuos presentó una variable cantidad de oliva en las plumas nuevas, lo que

sugiere que estos individuos podrían ser categorizados como en segunda muda prebásica/segundo plumaje básico, similar a lo ocurrido en *V. jacarina*. El 80% (33) de los individuos en esta categoría de edad presentaron 100% de osificación craneal, los individuos restantes se encontraron en un rango entre 80%–99%.

**Muda prealterna definitiva (n=7) (agosto-diciembre).**– Es una muda parcial. El plumaje alterno definitivo es idéntico al plumaje básico definitivo, por lo cual la evidencia sobre esta muda procede de los límites encontrados entre las coberteras secundarias y entre terciarias y



**Figura 9.** Hembras de *S. intermedia*. (A) (DPB, 10 feb) y (B) (DCB, 10 dic). El plumaje es homogéneo. La hembra adulta puede tener un poco de amarillo en el pico. (C) y (D) (DCA, 11 dic). Se observa un límite de muda entre las coberteras secundarias medias y mayores.

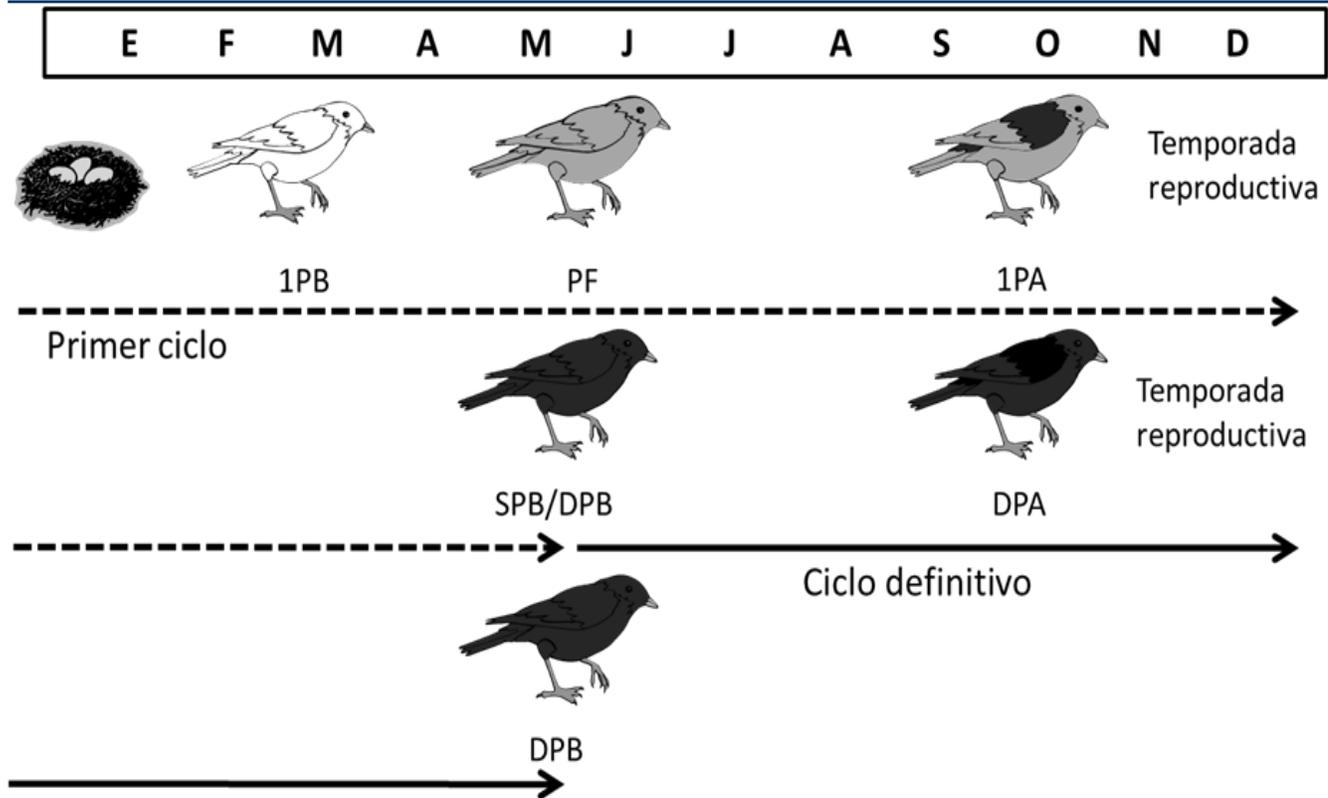
secundarias externas (Figs. 8C, 8D, 9C y 9D). Uno de los individuos presentó pequeñas ventanas en la coronilla (~2 mm), las demás aves presentaron osificación craneal completa.

## Discusión

Tanto *V. jacarina* como *S. intermedia* presentaron una Estrategia Alterna Compleja (EAC) (Fig. 10), es decir, que ambas especies mostraron más mudas insertadas dentro de su primer ciclo que en los subsiguientes. En el primer ciclo desarrollaron una muda preformativa, así como una muda prealterna, mientras que en los siguientes ciclos únicamente se encontró insertada una muda prealterna. Esta estrategia adoptada por *V. jacarina* y *S. intermedia* es consistente con lo descrito por Howell (2010) para los Passeriformes de Norteamérica, donde se documenta que este grupo de aves únicamente muestra dos tipos de estrategias de muda, la Estrategia Básica Compleja (EBC) y la EAC. Si bien *V. jacarina* y *S. intermedia* son especies exclusivamente tropicales, que podrían desarrollar estrategias diferentes, la sucesión de las mudas presentes en las pocas especies neotropicales estudiadas parece ser hasta el momento muy similar al descrito en aves de zonas templadas (Wolfe *et al.* 2009a). Según arreglos taxonómicos recientes (Remsen *et al.* 2014), estas dos especies fueron asignadas a la familia Thraupidae, en donde se han reportado EBC y EAC (Ryder & Wolfe 2009), siendo congruentes con la estrategia mostrada por las especies aquí evaluadas.

Las mudas prebásicas en *V. jacarina* y *S. intermedia* son completas al igual que en todos los Passeriformes a que se les conoce la extensión de esta muda (Pyle 1997a, Ryder & Wolfe 2009, Wolfe *et al.* 2009a, Wolfe *et al.* 2009b), pues se presume que las mudas básicas son homólogas en las aves (Humphrey & Parkes 1959, Howell

2010). La muda preformativa es completa en las dos especies, hecho que ha sido documentado para *V. jacarina* en dos localidades de Centroamérica (Dickey & Van Rossem 1938, Guallar *et al.* 2009); sin embargo, es la primera vez que se describe en *S. intermedia*, aunque Ryder y Wolfe (2009) sugirieron la posibilidad de que el género *Sporophila* presentara mudas preformativas parciales a incompletas. Esto resalta la necesidad de estudiar cada especie en detalle y utilizar las generalizaciones como hipótesis de trabajo, ya que a pesar de las afinidades taxonómicas, existen variables ecológicas que pueden modificar la extensión, no solo entre especies, sino también a nivel poblacional (Howell 2003). La muda de cuerpo en algunos individuos de *S. intermedia* (~5%) se realizó con anterioridad a la muda de las plumas de vuelo, por lo cual algunos de los primeros individuos capturados fueron descritos con un plumaje resultado de una muda parcial. Sin embargo, gracias a la recaptura de estos mismos individuos fue posible observar que la muda prosiguió, involucrando todas las plumas de vuelo. Aunque el patrón usual es que la muda de cuerpo ocurra mientras que las primarias se encuentran en crecimiento (Mallet-Rodrigues & Marinho 2001), algunos estudios también han mostrado que en ciertas especies estos dos grupos de plumas no mudan de manera simultánea, sino que la muda del cuerpo puede comenzar con anterioridad (Wolf 1977) o demorarse hasta un mes más después de las rémiges (Guallar *et al.* 2009). A pesar del bajo número de registros, esto sugiere que algunos individuos de *S. intermedia* pueden prolongar la muda completa, realizando el reemplazo de plumas de cuerpo y de vuelo en tiempos diferentes. Lo anterior podría permitir sobrellevar los altos costos energéticos requeridos por una muda simultánea (especialmente en tiempos de baja disponibilidad de alimento), como lo discutido en el género *Aimophila*, en donde los individuos jóvenes de



**Figura 10.** Esquema general del ciclo de vida de *V. jacarina* y *S. intermedia* en el CURDN-Tolima. Se utilizó enero como el mes de eclosión. Sin embargo, existen evidencias reproductivas desde noviembre, según datos de parche de incubación (Moreno-Palacios *et al.* 2013). Ambas especies presentan una estrategia alterna compleja, terminan la muda prejuvenil (1PB-completa) fuera del nido y dos o tres meses después desarrollan una muda preformativa (PF-completa). A más tardar para el mes de octubre, y acercándose o solapando con la temporada reproductiva, las aves realizan una muda prealternativa (PA-parcial). Finalmente, dos o tres meses después de la salida de los volantones, los adultos realizan la muda prebásica definitiva (DPB-completa).

todas las especies desarrollan una muda preformativa completa, en dos etapas, principalmente mudando las plumas del cuerpo con anterioridad a las plumas de vuelo, (pero ver Wolf 1977). Según Wolf (1997), este fenómeno podría ser considerado como una estrategia que permite a las aves jóvenes realizar simultáneamente dos actividades energéticamente costosas, por un lado continuar su crecimiento y desarrollo y por el otro, llevar a cabo el reemplazo de todas las plumas.

El plumaje básico de los machos de *V. jacarina* aquí descrito parece diferir con el observado en

otras latitudes (*e.g.*, México, Chile) (S. Howell, com. pers.), básicamente por la menor extensión de café en el plumaje. Aunque no es claro el mecanismo que subyace este tipo de variación, esta podría ser atribuida a efectos de la latitud o a la presencia de un régimen bimodal de lluvias. En este sentido, existe la asunción generalizada de que en los trópicos las aves presentan mayor coloración que en otras latitudes (Wilson & Von Neumann 1972), aunque sin explicación adecuada del fenómeno. Otra alternativa podría encontrarse en la bien conocida regla de Gloger, en la cual los animales tienden a presentar una pigmentación más oscura en ambientes con

mayor humedad (Gloger 1833), caso que podría explicar lo sucedido con *V. jacarina*, ya que posiblemente la precipitación a través del año en el valle del Magdalena es mayor en comparación con las localidades de zonas subtropicales en donde se distribuye la especie. Una discusión similar es la presentada por Friedman & Remeš (2017), quienes evaluaron el cambio en la coloración en dos familias de aves australianas (Meliphagidae y Acanthizidae), encontrando que la latitud no presenta una relación importante con diferentes variables de coloración del plumaje. Sin embargo, en Meliphagidae se observaron fuertes relaciones negativas entre el brillo de plumas dorsales y ventrales y la precipitación, concluyendo que la familia desarrolla plumajes más claros en zonas con mayores temperaturas, y menores precipitaciones. Estos resultados sugieren que la variación en la coloración del plumaje observada en *V. jacarina* podría estar relacionada con factores similares, con poblaciones de plumajes básicos con mayor pigmentación en zonas de mayor precipitación.

De otro lado, la extensión completa de la muda preformativa ha sido atribuida a un mayor y más rápido deterioro de las plumas juveniles, pues además de la baja calidad del primer plumaje básico (Froehlich 2003), se suma el hecho de vivir en un hábitat muy expuesto a la radiación solar, lo que resulta en la necesidad del reemplazo de todas las plumas (Wolf 1977) y no solo de una parte, como ocurre en muchos Passeriformes y especies relacionadas, en donde esta muda es parcial (Howell 2010, Svensson & Hedenström 1999).

Entre tanto, la muda prealterna presenta una extensión parcial en ambas especies. En *V. jacarina*, esta fue descrita inicialmente como una muda de cuerpo (Dickey & Van Rossem 1938), aunque Guallar *et al.* (2009) documentaron en detalle que la muda prealterna en la especie

incluye también las coberteras caudales y alares, así como las rémiges terciarias, lo cual se ajusta a lo encontrado en este estudio. De igual forma, *S. intermedia* presenta mudas prealternas parciales, congruente con observaciones hechas en *S. torqueola* (Pyle 1997a, Dickey & Van Rossem 1938), *S. corvina* (Wolfe *et al.* 2009a) y posiblemente *S. minuta* (Dickey & Van Rossem 1938) y que ha sido sugerido para todo el género *Sporophila* (Ryder & Wolfe 2009). La muda prealterna de extensión parcial también ha sido descrita en al menos otros tres géneros de tángaras como *Cyanerpes*, *Thraupis* y *Habia* (Dickey & Van Rossem 1938), mientras que *Piranga* presenta una muda prealterna incompleta (Pyle 1997a) (los últimos dos géneros actualmente ubicados en Cardinalidae). Desafortunadamente, es poca la información disponible sobre la presencia de la muda prealterna en tráupidos y relacionados, lo cual refleja el escaso conocimiento que tenemos sobre los ciclos de vida de estas especies.

El hecho de que ambas especies realicen mudas prealternas puede ser un indicativo de la semejanza en su historia natural y quizás se relacione con sus hábitos de mantener en áreas expuestas al sol, como pastizales y matorrales, pues la inserción de esta muda se explica de manera semejante a la muda preformativa, por un mayor deterioro de ciertos grupos de plumas, atribuido a la acción de la luz UV, razón por la cual estas especies requieren realizar mudas limitadas o parciales, con anterioridad al desarrollo de la muda completa (prebásica) (Howell 2010, Renfrew *et al.* 2011, Svensson & Hedenström 1999). A pesar de lo mencionado, es claro que este cambio ha sido incorporado dentro de las estrategias reproductivas de diferentes especies de aves, de tal manera que el reemplazo de plumas puede coincidir de manera variable con el cambio o aumento de la pigmentación, que al igual que otros ornamentos,

podría funcionar como una señal que informa sobre la salud, condición o estado de los machos (Searcy & Nowicki 2005), proceso que es mantenido por selección sexual. En este contexto, la muda prealterna parcial en *V. jacarina* y *S. intermedia* podría estar relacionada no solo con la necesidad de renovación de plumas, por efecto del daño producido por la luz en hábitat abiertos, sino que también podría estar asociada con procesos de selección, algunos de ellos documentados en *V. jacarina*, donde se ha demostrado que la coloración estructural está relacionada con la condición o calidad de los machos (Doucet 2002).

Los juveniles de ambas especies son reconocibles y diferenciables de individuos de otras edades, tal como sucede en diversas especies Passeriformes y relacionadas (*e.g.*, Pyle 1997a). A pesar de que tanto *V. jacarina* como *S. intermedia* son aves con dimorfismo sexual marcado, el primer plumaje básico (juvenil) en ambas especies es similar entre sexos, es decir que no es posible determinar el sexo de juveniles exclusivamente con base en el plumaje. Esto ocurre en una variedad de especies sexualmente dimórficas y probablemente refleja los caracteres ancestrales del plumaje (Humphrey & Parkes 1959). Sin embargo, se han sugerido algunas ventajas de este primer plumaje, entre los que se encuentran el camuflaje y la posibilidad de ser reconocidos como individuos jóvenes por los adultos territoriales, evadiendo comportamientos agresivos (Ligon & Hill 2009).

La secuencia de mudas y plumajes permitió identificar once clases de edad en *V. jacarina* y ocho en *S. intermedia*. Aunque en estudios previos hemos descrito individuos de *S. intermedia* en segunda muda prebásica y segunda muda prealterna (Moreno-Palacios *et al.* 2012, 2013), somos conscientes de que estas categorías podrían ser el resultado de la amplia variabilidad que presenta la primera muda

prealterna y la muda prebásica definitiva y por lo tanto sería conveniente aumentar el número de individuos para asegurar una adecuada descripción de estas edades potenciales (S. Howell, com. pers.). A pesar de ello, el estudio de las clases de edad involucró aves en primer y segundo ciclo, así como individuos en ciclo de muda definitivo, lo que sugiere que el conocimiento detallado de los ciclos de muda de estas especies puede ser de utilidad para el estudio de la dinámica demográfica de sus poblaciones, lo cual es parte de los objetivos de los programas de monitoreo. Finalmente, es importante resaltar la necesidad de continuar la descripción de las estrategias de muda en especies de la región, pues esta información es un insumo importante para el análisis y comparación de las historias de vida de aves neotropicales, y su incorporación a discusiones en contextos ecológicos y evolutivos.

## Agradecimientos

El presente estudio contó con el permiso de investigación en diversidad biológica, Resolución No. 1277 del 11 de abril de 2012, otorgado por CORTOLIMA. La investigación se desarrolló en el marco del Programa de Monitoreo de Aves del Grupo de Investigación en Zoología de la Universidad del Tolima (GIZ-UT) y del proyecto Evaluación de la biodiversidad faunística en el bs-T del norte del Tolima (Fase I). Agradecemos a Bilma Florido-Cuellar, Héctor F. Cruz, Jeyson Sanabria y Carolina Díaz, por su colaboración como auxiliares de campo, y a Steve Howell, Regina Macedo, Gary Stiles y Nick Bayly, por sus comentarios a versiones preliminares del manuscrito.

## Literatura citada

ANÓNIMO. 2001. The North American Banders' study guide. Point Reyes Station, California: The North American Banding Council.

- DICKEY, D., & A. VAN ROSSEM. 1938. Birds of El Salvador. Field Museum Natural History Zoology Series 23:1-658.
- DOUCET, S. 2002. Structural plumage coloration, male body size, and condition in the blue-black grassquit. *The Condor* 104:30-38.
- FOSTER, M. 1975. The overlap of molting and breeding in some tropical birds. *The Condor* 77:304-314.
- FRIEDMAN, N.R. & V. REMEŠ. 2017. Ecogeographical gradients in plumage coloration among Australasian songbird clades *Global Ecology and Biogeography* 26,261-274
- FROELICH, D. 2003. Ageing North American landbirds by molt limits and plumage criteria. Slate Creek Press, Bolinas, California.
- GLOGER, C.L. 1833. Das Abändern der Vögel durch Einfluss des Klimas. August Schulz, Breslau.
- GUALLAR, S., E. SANTANA, S. CONTRERAS, H. VERDUGO, & A. GALLÉS. 2009. Paseriformes del Occidente de México: Morfometría, datación y sexado. Monografies del Museu de Ciències Naturals no 5. Instituto de Cultura de Barcelona, Barcelona, España.
- HERNÁNDEZ, A. 2012. Molt patterns and sex and age criteria for selected landbirds of southwest Colombia. *Ornitología Neotropical* 23:215-223.
- HOWELL, S. 2010. Molt in North American Birds. Houghton Mifflin Harcourt, Boston.
- HOWELL, S., C. CORBEN, P. PYLE, & D. ROGERS. 2003. The first basic problem: a review of molt and plumage homologies. *The Condor* 105:635-653.
- HUMPHREY, P., & K. PARKES. 1959. An approach to the study of molts and plumages. *The Auk* 76:1-31.
- JENNI, L., & R. WINKLER. 1994. Moulting and Ageing of European Passerines. Academic Press, London, UK.
- JOHNSON, E. I., J. WOLFE, B. T. RYDER, & P. PYLE. 2011. Modifications to a molt-based ageing system proposed by Wolfe et al. (2010). *Journal of Field Ornithology* 82:422-424.
- LIGON, R. A., & G. E. HILL. 2009. Do adult eastern bluebird *Sialia sialis* males recognize juvenile-specific traits? *Animal Behavior* 77:1267-1272.
- MALLET-RODRIGUES, F., & M. MARINHO. 2001. Molt pattern in *Pyriglena leucoptera* with considerations about the study of molt. *Ararajuba* 9:51-55.
- MORENO-PALACIOS, M, LOSADA-PRADO, S. & M.A. ECHEVERRY-GÁLVIS. 2013. Ciclos de reproducción y muda del Volatinero negro (*Volatinia jacarina*) y el Semillero gris (*Sporophila intermedia*) en un matorral secundario al norte del Tolima, Colombia. *Ornitología Neotropical* 24:421-431.
- 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. Maestría en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad del Tolima.
- MORENO-PALACIOS, M., S. LOSADA-PRADO, & M. A. ECHEVERRY-GÁLVIS. 2012. Ciclos de muda en *Volatinia jacarina* y *Sporophila intermedia*: comparación de dos métodos. Memorias del XVI Congreso de la Sociedad Mesoamericana para la Biología y la Conservación. Ciudad de Panamá. Mesoamericana (Edición Especial) 16(2):84.
- MULVIHILL, R. 1993. Using wing molt to age passerines. *North American Bird Bander* 18:1-10.
- PYLE, P. 1997a. Identification Guide to North American Birds, Part I. Slate Creek Press, Bolinas, California.
- PYLE, P. 1997b. Molt limits in North American passerines. *North American Bird Bander* 22:49-89.
- PYLE, P., A. MCANDREWS, & P. VELÉZ. 2004. Molt patterns and age and sex determination of selected southeastern Cuban landbirds. *Journal of Field Ornithology* 75:136-145.
- REMSEN, J. V., J., C. D. CADENA, A. JARAMILLO, M. NORES, J. F. PACHECO, J. PÉREZ-EMÁN, M. B. ROBBINS, F. G. STILES, D. F. STOTZ, & K. J. ZIMMER. Versión [Marzo 2016]. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union.
- RENFREW, R. B., S. J. K. FREY, & J. KLAVINS. 2011. Phenology and sequence of the complete prealternate molt of Bobolinks in South America. *Journal of Field Ornithology* 82:101-113.
- ROHWER, S. 2008. A Primer on summarizing molt data for flight feathers. *The Condor* 110:799-806.
- RYDER, T., & R. DURÄES. 2005. It's not easy being green: using molt and morphological criteria to age and sex green-plumage manakins (Aves: Pipridae). *Ornitología Neotropical* 16:481-491.
- RYDER, T., & J. WOLFE. 2009. The current state of knowledge on molt and plumage sequences in selected Neotropical bird families: a review. *Ornitología Neotropical* 20:1-18.
- SEARCY, W.A., & S. NOWICKI. 2005. The evolution of animal communication: reliability and deception in signaling systems. Princeton University Press, New Jersey.
- SVENSSON, E., & A. HEDENSTRÖM. 1999. A phylogenetic analysis of the evolution of moult strategies in Western Palearctic warblers (Aves: Sylviidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 67:263-276.
- WILSON, M.F. & R.A.VON NEUMANN. 1972. Why are Neotropical birds more colorful than North American birds? *The Avicultural Magazine* 78,141-147
- WOLF, L. 1977. Species relationships in the avian genus *Aimophila*. *Ornithological Monographs*. 23:1-220.
- WOLFE, J., P. PYLE, & C. J. RALPH. 2009a. Breeding Seasons, Molt Patterns, and Gender and Age Criteria for selected northeastern Costa Rican resident landbirds. *Wilson Journal of Ornithology* 121:556-567.

WOLFE, J., R. CHANDLER, & D. KING. 2009b. Molt patterns, age, and sex criteria for selected highland Costa Rican resident landbirds. *Ornitología Neotropical* 20:1-10.

WOLFE, J., T. B. RYDER, & P. PYLE. 2010. Using molt cycles to categorize the age of tropical birds: an integrative new system. *Journal of Field Ornithology* 81:186-194.

*Recibido:* 06 de febrero de 2015 *Aceptado:* 01 de septiembre de 2017

**Editor asociado**

Nick Bayly

**Evaluadores**

Steve Howell / Regina Macedo / Lilian Manica

**Citación:** MORENO-PALACIOS, M., S. LOSADA-PRADO & M. Á. ECHEVERRY-GÁLVIS. 2017. Secuencia de mudas y plumajes de *Volatinia jacarina* y *Sporophila intermedia* en el alto Magdalena. *Ornitología Colombiana* 16:eA02.

**Anexo 1.** Definición de los códigos del sistema de clasificación de edades basado en ciclos de muda (WRP) (Wolfe *et al.* 2010), utilizados en este manuscrito.

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