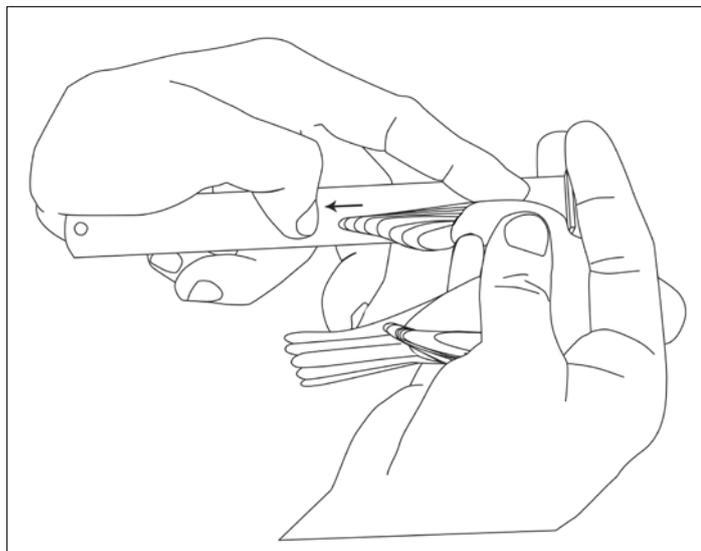


Resultados generales

- **Aspecto externo**
- **Morfometría esquelética y masa**
- **Morfometría alar y caudal**
- **Tamaño**
- **Estructuras sexuales externas**
- **Determinación del sexo**
- **Neumatización craneal**
- **Muda**
- **Datación mediante variables semicuantitativas**
- **Ciclos vitales**



Aspecto externo

El aspecto externo, y en particular el plumaje, es lógicamente una de las características de las aves que más atención ha recibido. Su descripción permite identificar especies muy semejantes entre sí (Kaufman, 1990) o determinar el sexo y la edad de los individuos de una especie (Baltosser, 1987; Pyle, 1997); la forma del pico permite estudiar la influencia de la competencia en procesos evolutivos (Grant & Grant, 2006); el estudio de las trazas de isótopos de elementos como el nitrógeno o el oxígeno en las plumas permite determinar su procedencia geográfica (Chamberlain et al., 1997) o su nicho ecológico (Bearhop et al., 2004); la morfometría alar permite explicar el gasto energético durante la migración (Bowlin & Wikelski, 2008); los pigmentos que colorean las plumas abren un amplísimo campo a estudios etológicos (Rohwer & Rohwer, 1978), sociales (Beauchamp & Heeb, 2001), evolutivos (Götmark, 1994) y fisiológicos (Hill, 1992); su estructura es estudiada por paleontólogos para establecer el origen del vuelo (Ostrom, 1979; Bock, 1985); y un largo etcétera. Posiblemente, las sutiles diferencias en el color y el diseño del plumaje entre individuos desempeñan un papel importante en el reconocimiento del sexo, la edad, el estatus, la condición física e incluso la identidad individual. Este papel es modulado por su interacción con el tamaño (ver "Tamaño") así como por la conducta (Fusani et al., 2007), la voz (Bradbury & Vehrencamp, 1998) y el olor (Bonadonna et al., 2007).

Identificación y semejanza entre especies

Las aves que pertenecen a una misma especie reconocen muy probablemente el sexo de sus conespecíficos utilizando no solamente caracteres que podemos detectar sino también mediante otros que superan nuestras capacidades perceptivas normales como son los patrones de coloración que se encuentran más allá del espectro visual humano (Burkhardt, 1989), por ejemplo, en el periquito *Melopsittacus undulatus* (Pearn et al., 2001) o en el herrerillo común *Cyanistes caeruleus* (Delhey & Kempenaers, 2006). Sin embargo, hasta el momento sólo se ha descrito una especie de paseriforme dicromática en el ultravioleta y monocromática a la

vista humana, precisamente una de las especies aquí estudiadas, *I. virens* (Mays et al., 2004). Actualmente existen técnicas moleculares que permiten sexar la mayoría de aves monocromáticas (Griffiths, 1998).

En especies muy semejantes, la identificación específica no siempre puede realizarse *in situ*, por lo que requiere la aplicación de técnicas *in vitro* para llegar a efectuarse con plena garantía. Es el caso de especies del género *Empidonax* recientemente escindidas como *E. difficilis* y *E. occidentalis* (Johnson & Marten, 1988). El número de especies que plantean retos a la identificación irá en aumento previsiblemente a medida que continúen definiéndose especies mediante criterios genéticos (McKittrick & Zink, 1988; Zink & McKittrick, 1995).

Los métodos que se emplean para separar estas especies hermanas en condiciones de campo suelen estar basadas en reglas discriminantes de tipo heurístico: el investigador evalúa el porcentaje de separación que proporciona individualmente un grupo de variables biométricas y cualitativas y reúne en una sola fórmula aquellas que dan mejor resultado (Pyle, 1997; Svensson, 2001). Sin embargo, esta aproximación no asegura una maximización de la dispersión intergrupala y una minimización de la intragrupal que es, en el fondo, el objetivo que se persigue. Algunas técnicas estadísticas multivariantes como el análisis discriminante y la regresión logística están específicamente desarrolladas para intentar solucionar este tipo de problemas. Aquí se ha tratado el complejo *E. difficilis* / *E. occidentalis* como una sola especie.

Una clasificación cualitativa basada en los errores de identificación más frecuentes que cometen los observadores cuando se enfrentan por primera vez a la identificación en mano de las paseriformes del Occidente de México indica que 24 de las especies tratadas (32% del total) pueden confundirse con especies que se encuentran dentro del área de estudio (tabla 13). Todas ellas son monocromáticas, excepto las pertenecientes a la familia Cardinalidae, en la que sólo las hembras crean problemas de confusión.

Hasta el 53% de las especies tratadas presentan una estrecha semejanza en su aspecto con otras con las que se solapan en algún punto de su área de distribución.

Tabla 13. Especies estudiadas que pueden llegar a confundirse y especies presentes en el área de estudio con las que pueden hacerlo.

* Especies escasas en el área de estudio, de estatus mal conocido pero aparentemente transeúntes.

Especies presentes	Especies semejantes
<i>X. flavigaster</i>	<i>Lepicolaptes leucogaster</i>
<i>E. difficilis-occidentalis</i>	<i>Empidonax affinis</i>
<i>M. tuberculifer</i>	<i>Deltarhynchus flammulatus</i> , las otras tres especies de <i>Myiarchus</i> presentes
<i>M. cinerascens</i>	las otras tres especies de <i>Myiarchus</i> presentes
<i>M. nuttingi</i>	las otras tres especies de <i>Myiarchus</i> presentes
<i>M. tyrannulus</i>	las otras tres especies de <i>Myiarchus</i> presentes
<i>P. sulphuratus</i>	<i>Megarhynchus pitangua</i>
<i>V. nelsoni</i>	<i>Vireo atricapilla</i>
<i>T. brunneicollis</i>	<i>T. aedon</i>
<i>T. aedon</i>	<i>T. brunneicollis</i>
<i>P. caerulea</i>	<i>Polioptila nigriceps</i>
<i>C. aurantirostris</i>	las otras dos especies de <i>Catharus</i> residentes
<i>C. occidentalis</i>	las otras dos especies de <i>Catharus</i> residentes
<i>C. frantzii</i>	las otras dos especies de <i>Catharus</i> residentes
<i>C. ustulatus</i>	<i>Catharus guttatus*</i>
<i>S. noveboracensis</i>	<i>S. motacilla</i>
<i>S. motacilla</i>	<i>S. noveboracensis</i>
<i>M. lincolni</i>	<i>Melospiza melodia</i>
<i>P. melanocephalus</i>	<i>Pheucticus ludovicianus</i>
<i>C. parellina</i>	<i>P. versicolor</i>
<i>P. leclancherii</i>	<i>P. ciris</i>
<i>P. versicolor</i>	<i>Passerina cyanea*</i> , <i>Amaurospiza relicta*</i> , <i>Passerina amoena*</i> , <i>C. parellina</i>
<i>P. ciris</i>	<i>P. leclancherii</i>
<i>I. cucullatus</i>	<i>I. pustulatus</i>

Las especies no residentes en el área de estudio proceden de poblaciones de origen desconocido y, probablemente en muchos casos, heterogéneo. Así lo ponen de manifiesto algunas especies con razas que pueden diferenciarse a simple vista como, por ejemplo, *V. celata orestera* y *V. celata sordida* y *W. pusilla pileolata* y *W. pusilla chryseola*.

Coloración del plumaje

Tanto el color como los patrones de coloración (el diseño) del plumaje son algo más que características que identifican a las distintas especies. También son señales que transmiten información sobre alguna cualidad del individuo (Griffiths et al., 2006; Quesada & Senar, 2007). *Carpodacus mexicanus* en Norte América (Hill, 1991, 2002) y *Parus major* en Europa (Figuerola & Senar, 2000) han sido dos de las especies mejor estudiadas en este sentido. En concreto, han sido los ornamentos sexuales de las especies dicromáticas los aspectos del plumaje que más atención han recibido (Järvi & Bakken, 1984; Tarof et al., 2005), pero también han sido objeto de estudio las variaciones en la coloración de especies monocromáticas (Figuerola et al., 1999; Mennill et al., 2003).

En resumen, la variabilidad en la coloración del plumaje que muestran los individuos de una especie

puede relacionarse con causas poblacionales (Peterson, 1996), fenotípicas tanto en el componente genético (Sheldon et al., 1997) como en el ambiental (Hill & Montgomerie, 1994), parasitarias (Merilä et al., 1999), jerárquicas (Møller, 1987; Hill & MacGraw, 2006), sexuales o asociadas a la edad (Hill & McGraw, 2006). Si a esto se añaden las múltiples interacciones que pueden darse entre ellas, es aconsejable ser muy prudente a la hora de atribuir únicamente a la edad y/o al sexo las diferencias entre el plumaje de distintos individuos, particularmente de especies poco estudiadas. Por lo menos 11 de las 47 especies residentes tratadas muestran una considerable variabilidad en la coloración del plumaje, sin duda en función de la edad y el sexo pero también por efecto de otros factores menos evidentes que pueden explicar en algunos individuos una fracción considerable de esta variabilidad. Esta variación se da sobre todo en especies monocromáticas sexualmente como *A. pileatus*, *M. miniatus* y *C. rubrifrons*; sin embargo, también puede apreciarse en ornamentos de especies dicromáticas como, por ejemplo, en la extensión e intensidad de la coloración de la capucha de los machos de *P. erythrocephala* (fig. 14).

Normalmente, las especies de plumaje azul y/o irizado presentan coloración estructural que no está producida por pigmentos sino por la reflexión de la luz en la matriz de la pluma. Dentro de este grupo se han es-



Figura 14. Variación en la extensión e intensidad de la coloración de la capucha de dos machos inmaduros de *P. erythrocephala*: el de la izquierda presentaba una gran carga de ectoparásitos, factor que podría explicar que su capucha fuera más pequeña y de un rojo mucho más claro de lo habitual.

tudiado siete especies: *M. caerulescens*, *V. jacarina*, *D. baritula*, *C. parellina*, *P. leclancherii*, *P. versicolor* y *P. ciris*.

Las especies con plumaje corporal amarillo y rojo y/o marcas alares amarillas incorporan pigmentos en la matriz de la pluma (normalmente carotenoides y también frecuentemente melaninas). El tipo de pigmento es particularmente importante porque mientras los carotenoides sólo se pueden incorporar mediante la dieta, las melaninas son sintetizadas *de novo*. Así las coloraciones basadas en carotenoides son candidatas al estudio de señales honestas sobre la condición física (Hill & McGraw, 2006), mientras que las basadas en melaninas (el grupo de pigmentos típico de las marcas negras de muchas aves) tienen un mayor componente genético y pueden indicar cualidades hereditarias (Quesada & Senar, 2009). Los dos tipos de coloraciones, de hecho, pueden estar sujetos a la selección de pareja (Andersson, 1994). Dentro de esta categoría se encuentran todos los tiránidos tratados (salvo *M. phaeocercus*), *V. hypochryseus*, *V. flavoviridis*, *V. ruficapilla*, *P. superciliosa*, *P. pitayumi*, *D. petechia*, *O. tolmiei*, *G. trichas*, *G. poliocephala*, *W. pusilla*, *B. belli*, *I. virens*, *A. pileatus*, *P. leclancherii*, *I. pustulatus*, *I. graduacauda* y *C. notata*. Son en total 30 especies entre las cuales algunas presentarían múltiples señales, como, por ejemplo, *C. notata* que posee bandas alares y partes inferiores amarillas y capucha negra. La probable señalización múltiple de esta especie podría ser muy semejante a la de un congénere del Paleártico con un diseño de plumaje parecido, *Carduelis spinus*, el cual ha sido estudiado desde los años noventa (Senar & Camerino, 1998; Senar & Escobar, 2002).

Dimorfismo: mono y dicromatismo

El estudio del dimorfismo sexual en las 76 especies tratadas se ha limitado al dicromatismo en el plumaje y al dimor-

fismo en el tamaño. Se ha observado dimorfismo sexual inverso en la longitud del pico de *C. parellina*, y, probablemente, también de *P. versicolor*; no obstante, el dimorfismo en el tamaño será tratado en "Morfometría esquelética y masa", "Morfometría alar y caudal" y "Tamaño".

Entre las passeriformes es más frecuente el monocromatismo que el dicromatismo y no se da ningún caso de dicromatismo inverso, por ejemplo, no existe ninguna especie en la que las hembras posean un plumaje más colorido que los machos (Badyaev & Hill, 1999), como el que se da en los géneros *Jacana* o *Phalaropus*. El monocromatismo en especies de linaje previamente dicromático puede ser resultado de la adquisición del colorido brillante por parte de las hembras o a la pérdida del plumaje llamativo por parte de los machos. Aparentemente, a lo largo de la evolución de las passeriformes las transiciones entre dimorfismo y monomorfismo han tenido lugar 150 veces como mínimo, aunque la tasa de cambio es superior para la transición de dimorfismo a monomorfismo que a la inversa (Price & Birch, 1996). También hay que mencionar que ocasionalmente las hembras suelen adquirir coloraciones andróginas (Gurney, 1988), especialmente al alcanzar una edad avanzada (Owens & Short, 1995).

En ningún caso se ha observado dimorfismo en la macroestructura del plumaje, por ejemplo presencia de estructuras especializadas ausentes en alguno de los dos sexos (crestas, colas muy largas, etc.). Sólo 28 de las especies tratadas son dicromáticas, algunas de forma muy leve (*I. virens*) o estacional (los machos de *P. caerulea* adquieren la ceja negra a partir de la muda de finales de invierno); de ellas, sólo la mitad son residentes. También se da un caso de variación geográfica en el grado de dimorfismo: una fracción (posiblemente perteneciente a una población diferenciada en la costa, ver ficha correspondiente) de individuos de *I. pustulatus* en el área de estudio también puede sexarse. Se ha descrito un

carácter dimórfico para *C. notata*, probablemente homólogo al de sus congéneres europeos *Carduelis carduelis*: los márgenes de las coberteras marginales en las hembras son verdes mientras que en los machos son negros.

El grupo de los migrantes neárticos es el que presenta dicromatismo con una mayor frecuencia (Badyaev & Hill, 1999): 16 de las 30 especies tratadas son dicromáticas (15 de 48 en el caso de las residentes). En cambio, las dos especies migrantes neotropicales son monocromáticas (hay que señalar que la suma total supera las 76 especies tratadas porque hay especies con individuos residentes y con individuos migrantes).

Variación intraanual

La variación intraanual en el aspecto del plumaje puede darse a través del desgaste (un ejemplo de cambio dramático en el aspecto a causa del desgaste es el de *Emberiza schoeniclus*, Cramp & Perrins, 1994), la muda (Dwight, 1902) u otros factores abióticos como la oxidación o la fotooxidación (Blanco et al., 2005).

El desgaste es el mecanismo por el cual algunas especies adquieren el plumaje más brillante de su ciclo anual en el momento en que las señales de dominancia y condición física son imprescindibles para competir con individuos del mismo sexo y/o atraer posibles parejas del sexo contrario (Møller, 1988a). Por lo menos ocho de las especies estudiadas han adoptado este mecanismo, siete de ellas parúlidos. Los cambios que experimentan no son drásticos y podrían calificarse más bien de ajustes. En el extremo contrario se encuentran las especies que muestran un plumaje excesivamente gastado durante la época reproductiva, lo que sugiere que han dejado atrás el momento en que la señalización debe alcanzar su pico; este es el caso de *C. parellina* y de las tres especies del género *Passerina*.

La muda es la causa que produce los cambios intraanuales más conspicuos en el aspecto de todas las aves estudiadas. Se ha observado en cinco especies (tabla 14).

Plumaje juvenil

El plumaje juvenil es siempre más apagado y, con frecuencia, posee un diseño críptico que mejora el camuflaje, una función muy útil para un individuo sin experiencia (Götmark, 1997). Suele ser reemplazado muy rápidamente, en ocasiones menos de un mes después de que el volantón abandone el nido (Pyle, 1997). Las plumas que lo constituyen tienen una textura más suelta que las del adulto debido a que poseen menos barbas (están más separadas entre sí) y menos bárbulas con barbicelas, sobre todo en sus ápices, lo que las hace más vulnerables a la abrasión (Göhringer, 1951). Además, el plumaje juvenil consta de menos plumas

Tabla 14. Especies estudiadas que presentan variación intraanual en el plumaje y causa que produce esta variación en el aspecto.

Especie	Causa de la variación
<i>P. caerulea</i>	muda
<i>V. ruficapilla</i>	muda
<i>P. superciliosa</i>	desgaste
<i>P. pitiayumi</i>	desgaste
<i>D. coronata</i>	muda
<i>D. nigrescens</i>	desgaste
<i>D. townsendi</i>	desgaste
<i>D. graciae</i>	desgaste
<i>M. varia</i>	muda
<i>G. trichas</i>	desgaste
<i>G. poliocephala</i>	desgaste
<i>V. jacarina</i>	muda
<i>P. melanocephalus</i>	desgaste

que el adulto (Berthold & Berthold, 1971). Una característica adaptativa del plumaje juvenil es la menor longitud de rémiges y rectrices; sin embargo, suelen tener las primarias externas más largas, lo que les confiere un ala aún más redondeada que, en principio, los dotaría de mayor maniobrabilidad para escapar de los depredadores (Alatalo et al., 1984). Asimismo las plumas de vuelo son más estrechas y poseen ápices más puntiagudos, es decir tienen una menor superficie, especialmente las rectrices. Esta última característica resulta muy útil para datar túrdidos y parúlidos (Morris & Bradley, 2000) y aquí se ha utilizado también para *E. difficilis/occidentalis* y *M. lincolni*.

Además de proporcionar camuflaje, la coloración del plumaje juvenil podría servir para obtener la atención de los progenitores durante el período previo a la emancipación o para evitar ser agredidos si continúan permaneciendo en su territorio (Lack, 1943). En el caso de especies en las que apenas existen diferencias entre adultos y juveniles en la coloración del plumaje esta función podría ser cumplida por la evidente diferencia de textura. De las 13 familias estudiadas, Turdidae, Parulidae y Emberizidae suelen presentar plumajes juveniles moteados. En especies dicromáticas, el plumaje juvenil siempre posee una tipología femenina: en las 28 especies dicromáticas estudiadas sólo algunos juveniles de *P. erythrocephala* desarrollan algunas plumas rojas en la cabeza que permiten sexarlos como machos. En las especies monocromáticas o levemente dicromáticas carece de caracteres señaladores de estatus tales como listas pileales (por ejemplo, *M. similis*), pileos llamativos (por ejemplo, *M. miniatus*, fig. 15) o capuchas (por ejemplo, *C. notata*).

Maduración retrasada del plumaje

La maduración retrasada del plumaje es el fenómeno según el cual los machos de numerosas especies di-



Figura 15. Juvenil de *M. miniatus* capturado el 26 VII 05. Se aprecia la textura suelta del plumaje, la ausencia de rojo en el píleo y la coloración apagada de las partes inferiores. Aún conserva las comisuras bucales y las rectrices no han acabado de crecer. Las patas apenas han comenzado a melanizarse (ver "Datación mediante variables semicuantitativas").

mórficas lucen un plumaje indistinguible, o casi, del de las hembras durante su primer ciclo anual; el porcentaje de individuos inmaduros que lo presentan varía según las especies y, dentro de las especies, según las poblaciones (Potti & Montalvo, 1991). Evidentemente, la existencia de maduración retrasada del plumaje es un factor crucial a la hora de sexar y datar una especie. Por ejemplo, si se desconoce que los machos de *P. versicolor* o de *C. parellina* presentan maduración retrasada del plumaje cualquier individuo marrón será considerado hembra; dado que la muda posjuvenil de esta última especie es completa (ver ficha), ni siquiera puede determinarse su edad.

Las hipótesis que intentan explicar la maduración retrasada del plumaje se dividen en dos grupos (Senar, 2004):

- Es una forma de aumentar el éxito reproductivo de los machos inmaduros (individuos en su primer ciclo anual tras haber realizado la muda posjuvenil) mediante el engaño (Rohwer, 1978).
- Es una estrategia para aumentar la supervivencia de los machos inmaduros, aunque esto suponga una disminución de su éxito reproductivo (Lawton & Lawton, 1986; Lyon & Montgomerie, 1986; Stutchbury, 1991).

El segundo grupo de hipótesis es el que mayor aceptación ha ganado. Una de las predicciones que se desprende de ellas es que la esperanza de vida de las aves de primer año que presentan maduración retrasada del plumaje debería ser mayor que en el caso de las aves que no lo presentan. Dado su dimorfismo poblacional variable *Junco hyemalis* sería una especie ideal para testar esta predicción.

A pesar de que este fenómeno ha sido estudiado preferentemente en los machos, en esta obra la definición de maduración retrasada del plumaje se ha extendi-

do también a las hembras inmaduras (Thompson & Leu, 1995): en ciertas especies se observa que las hembras no desarrollan el aspecto del plumaje adulto después de la muda posjuvenil. El valor adaptativo que pueda tener en hembras inmaduras es un tema que apenas se ha estudiado (Thomas & Leu, 1995) pero podría tratarse de un fenómeno colateral del desarrollo ontogenético sin ninguna consecuencia para la condición física y la validez para la reproducción del individuo.

Las 10 especies estudiadas que presentan maduración retrasada del plumaje pertenecen a dos familias: Parulidae y Cardinalidae. Mientras que los machos de *P. melanocephalus* y de todos los parúlidos adquieren el aspecto adulto en primavera, *C. parellina* y las tres especies de *Passerina* no lo adquieren hasta su primera muda posnupcial (tabla 15).

Tabla 15. Especies que muestran maduración retrasada del plumaje y las hipótesis que podrían explicar este fenómeno: Si. Aumento de la supervivencia invernal; Rac. Reducción de agresiones por parte de los machos adultos durante la época de cría para conseguir cópulas mediante engaño. * maduración retrasada en hembras.

Especie	Hipótesis explicativa
<i>V. celata</i>	*
<i>V. ruficapilla</i>	*
<i>D. coronata</i>	Si
<i>D. townsendi</i>	* / Si
<i>M. varia</i>	Si
<i>O. tolmiei</i>	Si
<i>W. pusilla</i>	*
<i>P. melanocephalus</i>	Si
<i>C. parellina</i>	Si/Rac
<i>P. leclancherii</i>	*
<i>P. versicolor</i>	Si/Rac
<i>P. ciris</i>	Si/Rac
<i>I. cucullatus</i>	Si/Rac



Figura 16. Pico de *D. baritula*. Izquierda: hembra adulta con la maxila serrada capturada el 30 IV 05. Derecha: juvenil sin dientes capturado el 5 X 05.

Partes no plumadas: patas y pico

Las aves muestran, como mínimo, tres áreas corporales desnudas de plumas: los ojos, el pico y las patas (cuando menos parcialmente). Muchas especies presentan, además, áreas sin plumas en la cabeza, y algunas incluso estructuras especializadas, como por ejemplo el cuerno de *Oreophasis derbianus* o el saco gular de *Cephalopterus glabricollis*. Entre las estudiadas *I. graduacauda* y, menos claramente, *I. pustulatus* poseen un parche postocular negro implume.

Coloración

El proceso de pigmentación y cornificación de patas y pico es relativamente rápido en la mayoría de paseriformes (Lucas & Stettenheim, 1972), aunque algunos córvidos del Occidente de México, como *Cyanocorax sanblasianus*, constituyen una interesante excepción (Peterson, 1991). La coloración del iris se comenta en "Datación mediante variables semicuantitativas".

Cuatro de las especies tratadas poseen pico de coloración brillante: *C. aurantirostris*, *C. frantzii*, *T. rufopalliatum* y *P. pitayumi*. Por lo menos en los tres túrdidos, el pigmento implicado parece ser un carotenoide y, debido a que este sólo puede ser incorporado a través de la dieta, podría estar actuando como señalizador de la condición física del individuo.

Ninguna de las especies estudiadas posee patas de coloración brillante que puedan sugerir señalización de estatus, condición física o sexo. *P. pitayumi* posee patas de color naranja pardusco que podrían funcionar como una señal débil.

Forma y dimensiones

Las patas y el pico son las estructuras externas que en un ave que mejor reflejan las adaptaciones al medio, su forma y tamaño relativo están fuertemente ligados a la función que desempeñan (Proctor & Lynch, 1993; Grant, 1999). Entre las especies estudiadas hay que destacar los picos de *D. baritula* y de *X. flavigaster* y las largas patas de las especies del género *Catharus*.

El pico de *D. baritula* está especializado en la perforación del cáliz de las flores: la maxila presenta unos dientes subapicales y un pronunciado gancho terminal y la mandíbula un ángulo gonidial muy agudo (fig. 16).

Todas las especies estudiadas poseen una organización anisodáctila y un patrón de escamas escutelado (Proctor & Lynch, 1993).

La longitud del tarso y el tamaño en las especies insectívoras estudiadas están sólo moderadamente correlacionados, reflejo de cómo la función que realizan determina sus dimensiones. Las especies del género *Catharus* poseen tarsos mucho más largos de lo esperado para su tamaño; también algunos parúlidos poseen tarsos muy largos. En el otro extremo, algunos Tyrannidae (particularmente *M. phaeocercus* y *M. luteiventris*) presentan tarsos mucho más cortos de lo esperado para su tamaño (fig. 17). Aunque no se ha tomado el diámetro del tarso, este es muy grueso en especies de hábitos trepadores, como es el caso de *X. flavigaster*, ya que debe soportar fuerzas de flexión muy superiores y proporcionar una superficie de inserción mayor para la musculatura tibial.

Se ha considerado que la masa es la variable que mejor describe el tamaño del ave cuando se comparan especies sin controlar su relación filogenética (ver "Morfometría esquelética y masa").

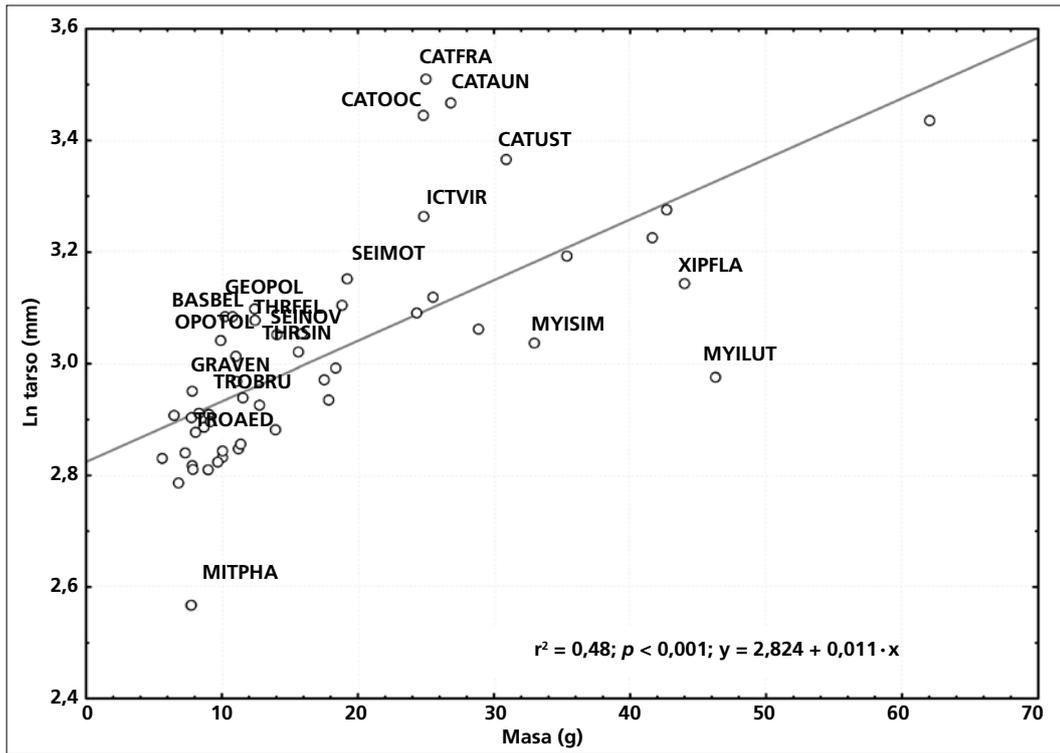


Figura 17. Regresión lineal de la masa sobre el logaritmo de la longitud del tarso para las 56 especies insectívoras tratadas. Se señala mediante el código de seis letras la posición de las especies que más se separan de los valores esperados.

Morfometría esquelética y masa

En este apartado se comentan los resultados obtenidos a partir de los descriptores esqueléticos y la masa de las especies estudiadas. A pesar de que la longitud del ala también contiene un elemento esquelético (el carpo-metacarpo, que explica un 4% de la varianza total en *Serinus serinus*, Pasqual & Senar, 1996), se trata en "Morfometría alar y caudal".

Pico

La forma del pico viene determinada por la dieta de la especie, aunque el grado de adaptación a la misma está limitado por las restantes funciones que debe desempeñar, es decir, el acicalamiento, el cortejo, la construcción del nido, etc. (Proctor & Lynch, 1993). Sin embargo, la forma y dimensiones del pico están sujetas a otras fuentes de variación menos evidentes como la edad, el sexo y el desgaste.

Cuando se efectúa un análisis de componentes principales con la longitud del pico desde la articulación nasofrontal más la longitud, la anchura y la altura medidas desde el extremo distal de las narinas se obtiene que los dos primeros factores, cp1 y cp2 (tabla 16, fig. 18) explican el 96,03% de la varianza y proporcionan un índice del tamaño y la forma, respectivamente.

Hay que tener en cuenta que las medidas de la longitud del cráneo determinan principalmente la longitud de la ranfoteca y, en menor grado, la longitud de la premaxila (Borràs et al., 2000).

Estatus migratorio

El tamaño y la forma del pico de las aves migratorias también están influidos por el estatus migratorio, de manera que cuanto menor sea su masa (Leisler & Winkler, 2003) y más aerodinámica sea su forma (Rayner & Maybury, 2003) menos gasto en forma de trabajo y fricción, respectivamente, generarán en los vuelos de largo recorrido. Milà et al. (2008) han observado, no obstante, que el pico de las subespecies migratorias de *D. coronata* es más ancho y alto que el de las subespecies residentes, lo que sugiere que la dieta puede ser un factor con mayor influencia aún sobre la morfología del pico.

Entre las especies estudiadas, la comparación entre *T. brunneicollis* y *T. aedon* indica que la primera posee un pico más grande (mayor cp1, aunque las diferencias no son significativas) y, en particular, más alto ($t_{10} = 3,37$; $p = 0,007$) y más largo (longitud medida desde la articulación nasofrontal; $t_{11} = 2,44$; $p = 0,033$).

a

	cp1	cp2	cp3	cp4
Longitud cráneo	-0,897384	-0,419214	0,001213	0,137696
Longitud narinas	-0,906526	-0,397950	0,013170	-0,140261
Anchura	-0,880838	0,402101	-0,249874	-0,001387
Altura	-0,863801	0,443114	0,239721	0,005563

b

	cp1	cp2	cp3	cp4
Eigenvalue	3,149116	0,692140	0,120078	0,038666
% varianza total	78,73	17,30	3,00	0,97

Tabla 16. a) Componentes principales obtenidos a partir de los cuatro descriptores biométricos del pico empleados. b) Valores propios (eigenvalues) y la varianza que explican.

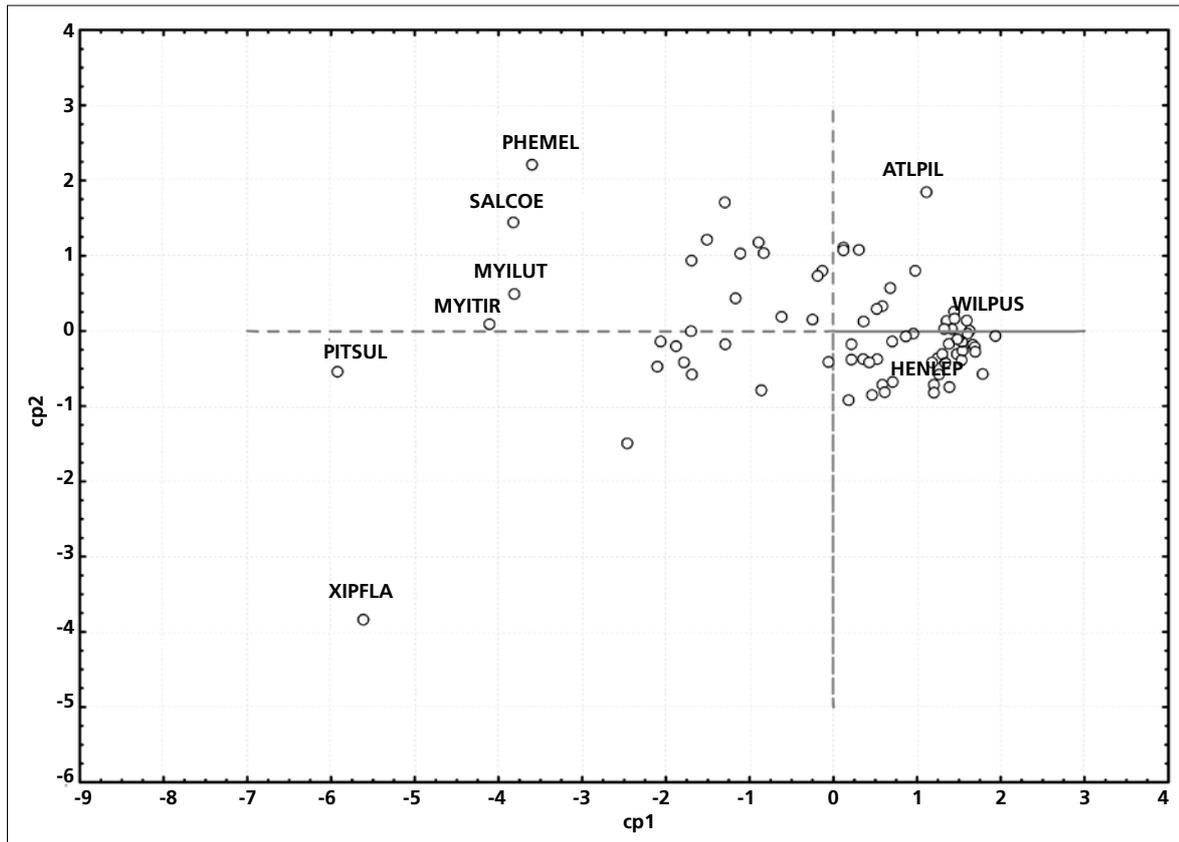


Figura 18. Representación del pico de las 76 especies estudiadas sobre los ejes cp1 y cp2. *X. flavigaster* posee el pico proporcionalmente más estrecho en relación a su longitud, *P. melanocephalus* es la especie que presenta un pico más robusto, *A. pileatus* tiene el pico más grueso y corto, mientras que *H. leucophrys* es una de las especies que muestra un pico más corto y delgado.

Gremio trófico

Las especies estudiadas se han encuadrado en cuatro gremios tróficos según Del Hoyo et al. (2003-2008) y Poole (2005): insectívoros, omnívoros, granívoros y nectarívoros. *A. D. baritula* se la ha clasificado en un gremio propio debido a su alto grado de especialización.

Los valores promedio de cp2 para cada uno de estos gremios ponen de manifiesto que el pico de los granívoros a la altura de las narinas es el más grueso mientras que el de los nectarívoros es el más estrecho en relación a su longitud (fig. 19). Omnívoros e insectívoros poseen picos de forma semejante aunque es más grueso en aquellos.

Sexo

Cuando se comparan los coeficientes de dimorfismo sexual (cociente entre la media de la variable para los machos y para las hembras) para la longitud del ala y los descriptores biométricos del pico de las 27 especies estudiadas para las que $n \geq 5$, se aprecia que el dimorfismo para el ala es un 4,3% mayor en promedio (tabla 17) y que el dimorfismo sexual para el pico es, en general, muy reducido (rango = 0,95–1,09; mediana = 1,00).

Hay que destacar que *C. notata*, *P. erythrocephala* y *V. flavoviridis* muestran coeficientes de dimorfismo sexual en la longitud del pico mayores a los de la longitud del ala.

Las diferencias entre sexos en la forma del pico no solamente revelan una diferencia en tamaño sino también en las proporciones y podrían estar asociadas a distintas dietas (Gosler, 1987). Por ejemplo: las hembras de *C. notata* poseen un pico un 6% más corto, un 9% más estrecho y un 2% más alto, y las hembras de *C. parellina* poseen un pico un 5% más largo pero sólo un 3% más grueso.

Estos resultados han de tomarse con precaución debido a la baja repetibilidad que poseen las medidas del pico, especialmente en especies de pequeño tamaño (tabla 12, "Consideraciones sobre los análisis").

Edad

El pico de las paseriformes aparentemente alcanza su total desarrollo pocas semanas después de abandonar el nido. Sin embargo, es bien conocido por los ornitólogos que se dedican al estudio de los colibríes que los inmaduros presentan estriaciones en la ranfoteca (Ortiz-Crespo, 1972) y que estas perduran hasta los seis meses de edad o incluso más (Yanega et al., 1997).

Tabla 17. Coeficientes de dimorfismo sexual para el pico, el tarso y el ala de las 27 especies estudiadas para las que $n \geq 5$ en ambos sexos. Las diferencias entre el ala y las variables del pico son significativas ($t_{s2} < -4,5$; $p < 0,001$): * Dimorfismo sexual inverso $> 2\%$.

	picoc	picon	picoan	picoal	tarso	ala
<i>P. aglaiae</i>	0,96*	0,95*	0,92*	0,96*	0,98	1,01
<i>V. flavoviridis</i>	1,06	1,07	0,97*	1,02	0,98	1,04
<i>T. sinaloa</i>	1,07	1,09	1,03	1,05	1,05	1,09
<i>M. occidentalis</i>	0,99	1,00	1,03	0,98	1,01	1,03
<i>C. occidentalis</i>	1,01	0,98	0,97*	1,02	1,04	1,06
<i>T. assimilis</i>	1,01	1,00	0,94*	1,00	1,01	1,03
<i>M. caerulescens</i>	1,01	0,99	0,99	1,00	1,03	1,04
<i>V. ruficapilla</i>	1,02	1,02	0,99	1,01	1,05	1,05
<i>M. varia</i>	1,01	0,99	0,95*	1,01	0,96*	1,05
<i>O. tolmiei</i>	1,02	0,99	1,00	1,01	1,02	1,05
<i>G. poliocephala</i>	1,02	0,99	0,99	1,02	1,06	1,06
<i>W. pusilla</i>	1,01	1,00	0,98	1,01	0,98	1,03
<i>M. miniatus</i>	1,00	1,00	0,97*	0,98	0,99	1,06
<i>B. belli</i>	1,00	1,00	0,95*	1,01	1,02	1,06
<i>I. virens</i>	0,99	0,97*	0,98	1,03	1,01	1,01
<i>P. erythrocephala</i>	1,04	1,04	1,00	1,00	1,01	1,03
<i>V. jacarina</i>	1,04	1,08	1,05	1,04	-	1,04
<i>D. baritula</i>	1,02	1,03	1,03	0,98	1,00	1,04
<i>A. pileatus</i>	1,03	0,99	1,00	1,00	1,02	1,08
<i>A. virenticeps</i>	1,00	0,99	1,03	1,01	1,01	1,05
<i>P. melanocephalus</i>	1,04	1,00	0,98	0,97*	1,00	1,03
<i>C. parellina</i>	0,95*	0,94*	0,97*	0,98	1,00	1,05
<i>P. leclancherii</i>	1,01	1,01	1,00	1,00	0,98	1,06
<i>P. versicolor</i>	0,97*	0,97*	0,94*	1,02	1,01	1,06
<i>P. ciris</i>	1,00	0,99	1,00	1,01	0,99	1,05
<i>I. pustulatus</i>	1,02	1,06	0,92*	1,01	1,01	1,07

De forma análoga, el proceso de cornificación de la ranfoteca de las passeriformes podría prolongarse más de lo que se cree y dar lugar a una leve contracción del filo del pico que se extendería a lo largo de bastantes semanas o incluso meses. La comparación de la anchura del pico en *O. tolmiei* entre inmaduros y adultos sugiere la existencia de este efecto (tabla 18).

Las diferencias observadas no son explicadas por el sexo (fig. 20) ni tampoco parecen debidas a una des-

compensación en el tamaño de muestra de los grupos analizados ($n_{\sigma^{nm}} = 2$, $n_{\varphi^{inm}} = 9$, $n_{\sigma^{ad}} = 3$, $n_{\varphi^{ad}} = 7$). El inesperado aumento en la anchura del pico de los adultos en primavera podría ser debido tanto a una hipotética variación intraanual (por ejemplo, Gosler [1987], encontró evidencias de que *Parus major* presenta una variación intraanual en la altura del pico) como a un artefacto resultado de la combinación del insuficiente tamaño de muestra y del error de medida.

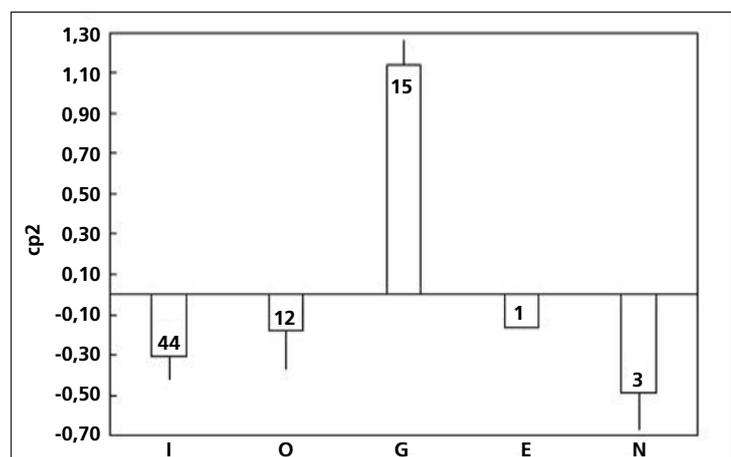


Figura 19. Variación de la forma del pico (cp2) en los cinco gremios tróficos definidos (ver texto): insectívoros, omnívoros, granívoros, un especialista (*D. baritula*) y nectarívoros. Se presenta la media, el error estándar y el tamaño de muestra.

Tabla 18. Diferencias en la anchura del pico de *O. tolmiei* entre inmaduros y adultos en otoño (septiembre y octubre) y en primavera (marzo y abril).

	Otoño			Primavera		
	$\bar{x} \pm de$	t_{19}	p	$\bar{x} \pm de$	t_6	p
Inmaduros (11,5)	2,964 \pm 0,103	3,19	0,005	2,860 \pm 0,055	0,75	0,48
Adultos (10,3)	2,820 \pm 0,103			2,900 \pm 0,100		

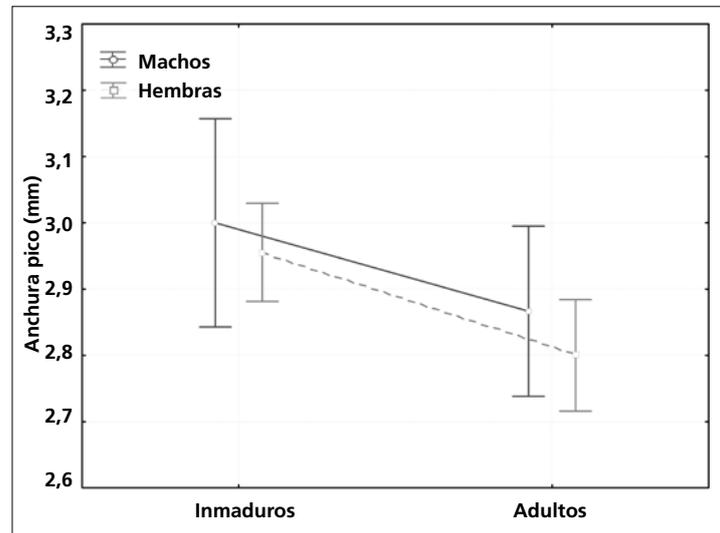


Figura 20. Las diferencias en la anchura del pico observadas en otoño son explicadas por la edad ($F_{1,17} = 6,91$; $p = 0,02$). No existen diferencias significativas entre sexos ni interacción (GLM: $F_{3,17} = 3,62$; $p = 0,03$; $R^2 = 0,40$).

El error de medida de la anchura del pico en esta especie es $1-r_i = 20,8\%$ (tabla 12, "Consideraciones sobre los análisis") mientras que el cambio promedio observado es de sólo un $4,86\%$ por lo que las diferencias obtenidas podrían deberse al azar. Por otro lado, en otoño el tamaño de efecto asociado es $d_{Cohen} = 1,39$ (correlación $r_{vi} = 0,57$) y la potencia del test es muy elevada ($1-\beta = 0,855$).

Variaciones intraanuales

Es bien conocido por quienes poseen aves como mascotas que sus picos se alargan y deforman si no tienen algún objeto con el que puedan afilárselos, como por ejemplo un pedazo de cal o la raspa de una sepia, que suplen el desgaste que sufriría en condiciones naturales. Así pues, no es sorprendente que la longitud del pico en las aves silvestres presente variaciones intraanuales (Packard, 1967) como consecuencia de un cambio estacional en la conducta de alimentación (Davis, 1954, 1961), una reducción en la ingesta de proteínas asociada al cambio estacional en la dieta inducida por cambios en la abundancia o en la disponibilidad de recursos (por ejemplo debido a la competencia con los adultos; Gosler, 1987), un cambio en el reparto entre procesos fisiológicos con los que entra en competencia, particularmente la muda posnupcial (Morton & Morton, 1987) o una combinación de los mismos. Mientras que estos dos últimos efectos se detectarían, en principio, en cualquier especie, el primero de ellos, sin embargo, sólo sería evi-

dente en especies granívoras que se alimentan durante una parte del año (generalmente la época reproductiva) de insectos u otros alimentos blandos pero que durante el resto del tiempo se alimentan de granos u otros alimentos cuya obtención y/o procesamiento provoca un mayor desgaste de la punta del pico.

La variación de la longitud del pico medido desde el extremo distal de las narinas en *A. virenticeps* y *M. miniatus*, dos especies residentes, sugiere que el efecto del desgaste podría ser menor de lo previsto entre los granívoros y las especies que escarban con el pico (por lo menos entre algunas de las especies estudiadas; tabla 19, fig. 21) y que entre los insectívoros podría estar actuando un factor distinto a los comentados. En cualquier caso hay que tener en cuenta que los errores de medida de la longitud del pico en estas especies son del $34,2\%$ y del $27,8\%$, respectivamente (tabla 12) mientras que el cambio promedio observado es de sólo un $8,2\%$ y de un $11,1\%$, respectivamente, por lo que las diferencias obtenidas podrían deberse al azar.

Tarso-metatarso

El tarso de las aves está fusionado parcialmente con la tibia y con el metatarso. Las medidas del "tarso" en realidad corresponden al tarso-metatarso (Proctor & Lynch, 1993).

Las fuerzas derivadas de la locomoción a las que está sometido el tarso-metatarso son las de flexión y,

principalmente, torsión (García & Leal da Silva, 2006), ambas relacionadas positivamente con la masa del individuo y las aceleraciones generadas durante la carrera o el salto. La resistencia a estas fuerzas depende de su sección transversal (fig. 22): la resistencia a la flexión aumenta con el grosor de la corona ósea y la longitud del eje que está sometido al esfuerzo (Casinos & Cubo, 1998), mientras que la resistencia a la torsión aumenta con el radio de la sección transversal total (De Margerie et al., 2005).

Tabla 19. Media, desviación estándar y coeficiente de variación para la variación anual de la longitud del pico medido desde el extremo distal de las narinas de *A. virenticeps* (granívoro-escarbador) y de *M. miniatus* (insectívoro). Se han tomado los promedios de los adultos e inmaduros en su segundo año para evitar un posible efecto de elongación del pico entre los inmaduros de primer año (fase final de crecimiento). No se ha podido controlar por el sexo aunque el coeficiente de dimorfismo sexual es 0,99 y 1,00, respectivamente.

	$\bar{x} \pm de$	cv
<i>A. virenticeps</i> (n = 81)	11,59 ± 0,25	2,3
<i>M. miniatus</i> (n = 56)	6,30 ± 0,21	3,3

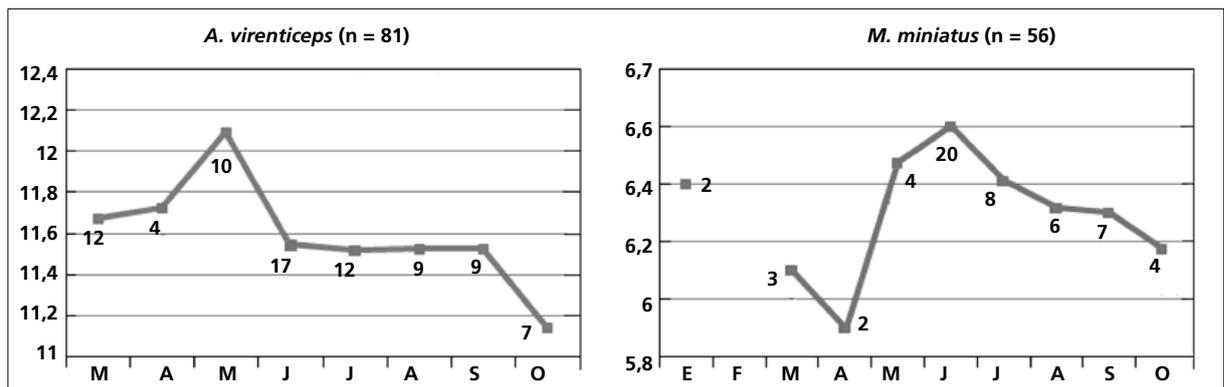


Figura 21. Variación mensual de la longitud del pico medido desde el extremo distal de las narinas (mm) en dos especies residentes: un granívoro (*A. virenticeps*) y un insectívoro (*M. miniatus*). El acusado descenso primaveral de la longitud del pico en este último podría ser un artefacto causado por el reducido tamaño de la muestra.

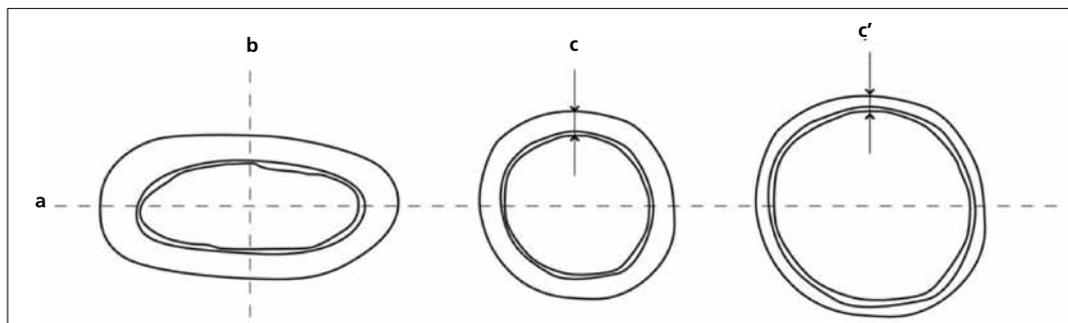


Figura 22. Sección transversal del tarso-metatarso. Izquierda: Tarso-metatarso de *Podiceps* sp. La resistencia a la flexión es máxima en el eje anteroposterior a (b = eje lateral). Centro y derecha. Grosor de la corona ósea: c es mayor que c' pero el diámetro de la sección transversal correspondiente es inferior. El ave puede incrementar su resistencia a la flexión modificando el grosor de la corona o bien el diámetro de la sección transversal. (Modificado de De Margerie et al., 2005.)

A pesar de que estas variables permiten inferir el tipo e intensidad del esfuerzo que deben realizar las aves en la locomoción, los estudios ecomorfológicos tradicionalmente se han basado en una combinación de caracteres de las extremidades posteriores en las que no se incluye la sección transversal del tarso-metatarso. Por ejemplo, Miles & Ricklefs (1984) muestran una fuerte correlación entre la longitud del tarso-metatarso y el uso del sustrato y entre la longitud del dedo central y la forma de alimentarse en 18 especies de paseriformes de una comunidad forestal de aves; además, constituyen los descriptores morfométricos que

mejor explican dónde y cómo se alimentan las aves, por lo menos en la comunidad estudiada. Moermond & Denslow (1985) muestran una correlación entre la longitud y la forma del tarso-metatarso y el modo en que alcanzan frutos las aves frugívoras neotropicales. Keast et al. (1995), al comparar *Setophaga ruticilla* con un conjunto de siete especies de la familia Tyrannidae y tres de la familia Parulidae, muestran, sin embargo, que la longitud del tarso-metatarso no permite inferir que es un cazador aéreo (aunque hay que tener en cuenta que esta modalidad de alimentación sólo le proporciona el 40% de sus presas).

Los enfoques ecomorfológicos producen resultados mucho más precisos cuando se limitan a un grupo emparentado filogenéticamente (Leisler & Winkler, 1985). Moreno & Carrascal (1993) muestran que la longitud del tarso-metatarso está correlacionada con el desarrollo de la musculatura flexora de las patas en cuatro especies del género *Parus*, y esta con el tipo de posturas que emplean cuando se alimentan: cuanto más tienden a alimentarse colgados con el dorso dirigido hacia el suelo, más musculatura flexora poseen y más corto es su tarso-metatarso.

Una de las correlaciones ecomorfológicas más sorprendentes es la que se da entre la longitud del tarso y la distancia recorrida en algunas aves migratorias, como por ejemplo en el género *Sylvia* (Calmaestra & Moreno, 1998) y en la familia Tyrannidae (Murphy, 1989), puesto que por lo menos en las especies migratorias de larga distancia se observa que el tarso se acorta cuanto mayor es la distancia recorrida. Esta correlación podría explicarse por el desarrollo de la masa muscular femoral puesto que el gasto energético aumenta lógicamente con la masa (Commisso, 1988). Especies con hábitos locomotores que requieren mayor musculatura femoral (por ejemplo, *Geothlypis* sp.) tienen el fémur más largo y la longitud del tarso-metatarso se incrementa proporcionalmente con la de aquel (Rüggeberg, 1960), por lo menos en las especies de estos dos taxones. Sin embargo, el tarso-metatarso se acorta cuanto mayor es la masa del ave en las aves trepadoras (por ejemplo, *X. flavigaster* posee una relación tarso:masa 2,4 veces menor que la de *S. griseicapillus*) o en las que se cuelgan con el dorso dirigido hacia el suelo mientras se alimentan (Carrascal & Moreno, 1993).

Aunque no se ha medido, entre las especies estudiadas se aprecia claramente que el tarso-metatarso más delgado es el de los tiránidos cuya estrategia de alimentación, consistente en la espera desde una percha y la caza al vuelo de insectos generalmente por encima de ellos (de modo que básicamente se impulsan con las alas en el despegue), es muy poco exigente con las extremidades posteriores, que sólo cumplen una función de sujeción al sustrato (Fitzpatrick, 1980).

Masa

La masa es el descriptor morfométrico que presenta un mayor coeficiente de variación entre individuos. El promedio entre las 76 especies estudiadas es $cv = 8,05$ (rango = 4,42-13,32); sólo en 18 de ellas no es el descriptor con mayor cv , siendo la longitud de la p10 y la anchura del pico los descriptores que con mayor frecuencia lo superan en estos casos (ver tablas de biometría general en las fichas de especies). La masa depende lógicamente del tamaño (principalmente cuando el ave está aún en pleno desarrollo), pero numerosos factores adicionales actúan sobre este: la condición física (por ejemplo, Boja-

rinova et al., 1999), la estación y la hora del día (Lehikoinen, 1987; Haftorn, 1989), el estatus residencial y social y la edad (Gosler, 1996; Broggi & Brotons, 2001), la muda (Wikelski et al., 2003), la migración (Blem, 1990; Berthold, 1996), y el sexo, sobre todo en relación con la reproducción (Ricklefs & Hussell, 1984).

Es el único descriptor biométrico que varía a diario y, además, suele hacerlo de forma cíclica. También es el descriptor que muestra mayores variaciones intra-anales, especialmente en las hembras y los migrantes. Así, la masa, en condiciones normales, covaría con los fenómenos de periodicidad anual como la migración, la muda y la reproducción.

Las paseriformes que habitan en regiones templadas y boreales ganan masa durante el invierno como adaptación a la disminución de la temperatura y la duración del día (Lehikoinen, 1987); sin embargo, el efecto del fotoperiodo es relativamente más intenso que el de la temperatura como factor determinante de la recuperación de los niveles de masa del resto del año (Haftorn, 1989).

Entre las especies estudiadas no se da el patrón antes descrito, posiblemente debido a que las temperaturas y la duración del día varían poco a lo largo del año en el área de estudio (ver "Medio físico"). Así, la evolución intraanual entre especies residentes de seis familias diferentes indica que la masa alcanza máximos durante la muda y la reproducción y mínimos durante el resto del año y, en especial, en invierno (fig. 23). Este patrón es variable y, por ejemplo, *T. assimilis* muestra el máximo absoluto en diciembre, justo después de concluir la muda (fig. 23), quizá debido a la abundante disponibilidad de un recurso presente hasta enero. *D. baritula*, una vez más, posee el patrón más complejo y presenta tres máximos que coinciden con las dos temporadas reproductivas y la muda primaveral (fig. 26).

Entre las especies invernantes *C. ustulatus* mantiene una masa aproximadamente constante hasta abril (fig. 23), mes en el que la acumulación de grasa para la migración determina un aumento de hasta un 21% de la masa media. Este efecto se aprecia prácticamente en la mayoría de las especies migratorias de larga distancia que invernán en el área de estudio.

La franja horaria (o intervalo de horas), la grasa, la muda y el desarrollo de estructuras sexuales externas son variables que, como se verá en los siguientes subapartados, actúan sobre la masa, aunque también pueden hacerlo otras como el hábitat (Clark, 1979) o el año (Johnson et al., 1990). Estas variables explican una gran parte de la variabilidad encontrada en las hembras adultas de *M. miniatus* capturadas en 2005 y 2007 (tabla 20a); sin embargo, en los machos adultos prácticamente no explican la variabilidad observada, y solamente la muda alcanza valores significativos (tabla 20b). Tanto la intensidad de la muda como la grasa y la franja horaria guardan una relación positiva con la masa en las hembras adultas; por su parte, el desarro-

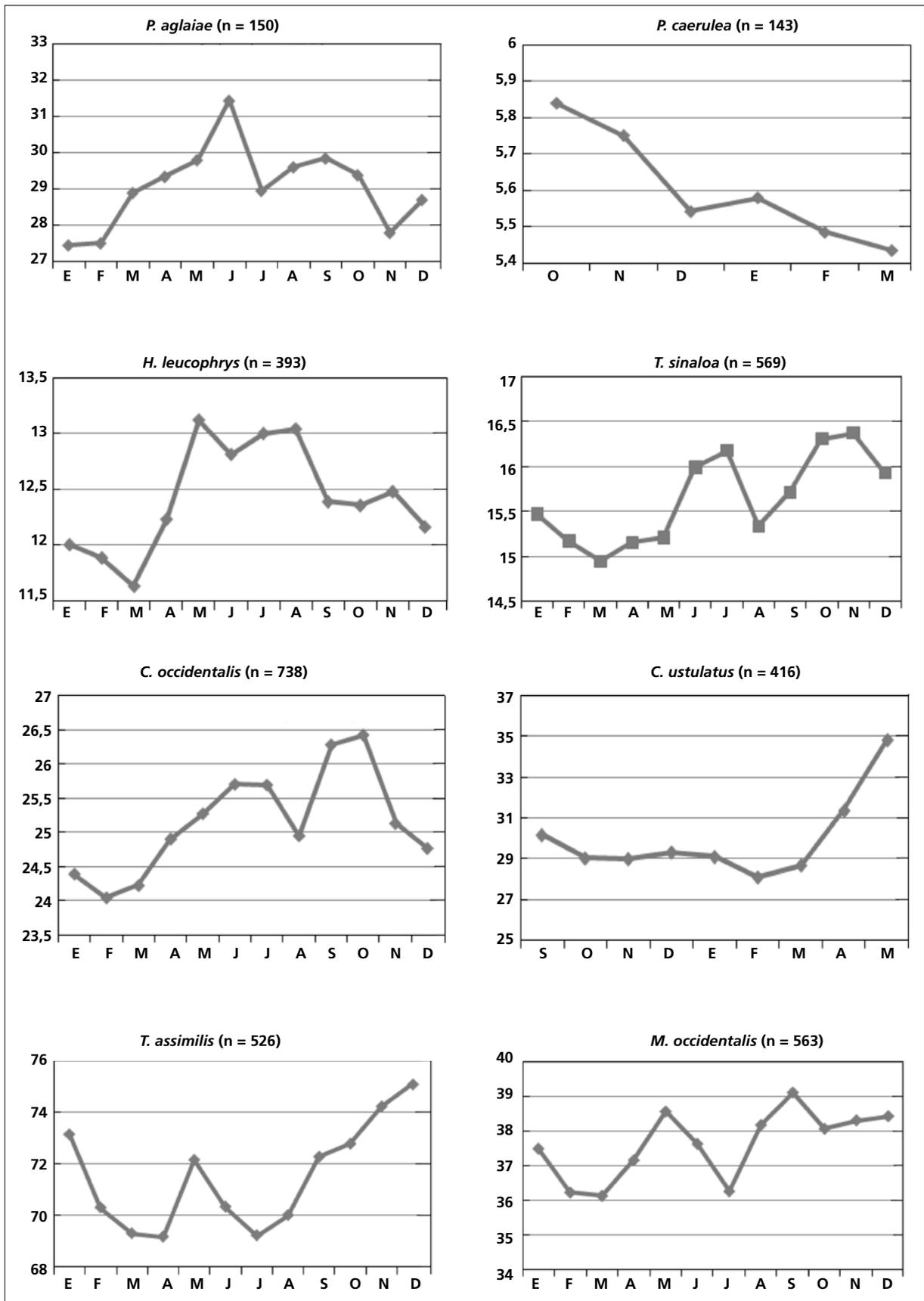


Figura 23. Variación mensual de la masa en gramos (media de todas las capturas) de 16 especies pertenecientes a ocho familias presentes en el área de estudio. Entre las especies residentes los mínimos coinciden con los periodos en los que no se produce la reproducción ni ningún episodio de muda, de modo que la masa replica con bastante precisión la ocurrencia de estos estadios en el ciclo anual. *T. assimilis* presenta una prolongación invernal del pico de masa máxima quizás debido a la disponibilidad de algún recurso alimentario. Los mínimos de agosto y julio en *C. occidentalis* y *M. occidentalis*, respectivamente, están causados por la emergencia de los volantes (masa adultos = 25,84 g y 38,31 g, respectivamente). Entre las especies migratorias la masa mínima se alcanza en invierno.

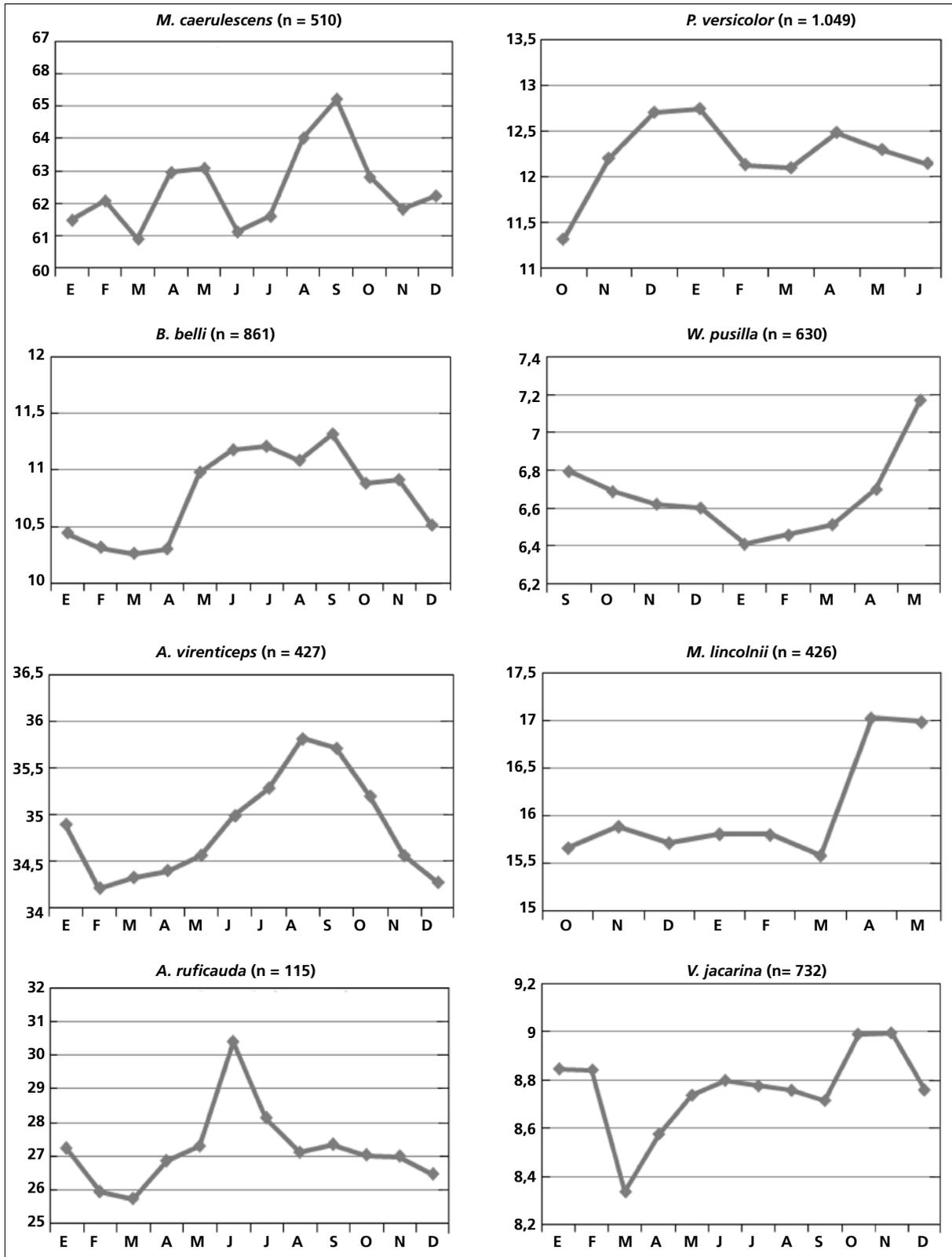


Figura 23. (Cont.)

llo de la placa incubadora guarda una relación más compleja, coincidiendo con los resultados de Blem & Blem (2006): la masa aumenta durante la puesta y la incubación y disminuye en las fases posteriores (fig. 24). En los machos adultos, la grasa y la intensidad de la muda siguen el mismo patrón, pero el desarrollo de

la protuberancia cloacal y la franja horaria no parecen provocar un incremento en la masa, en concordancia con Ricklefs & Hussell (1984). En conjunto, los machos varían muy poco de masa durante el periodo reproductivo Merkle & Barclay (1996), pero las hembras lo hacen drásticamente (Cichoń, 2001).

Tabla 20. Resultados de un GLM del efecto de la franja horaria, la grasa, la muda y el desarrollo de las estructuras sexuales externas sobre la masa de las hembras (a) y los machos (b) de *M. miniatus*. La variabilidad explicada por el modelo para las hembras es $R^2 = 0,71$ ($p < 0,001$) y por el modelo para los machos es $R^2 = 0,04$ ($p = 0,385$). Se han tomado 33 machos capturados entre los meses de marzo a octubre de los años 2005 y 2007 y 35 hembras entre los meses de febrero a septiembre de los mismos años.

Franja horaria: 1 = primeras dos horas del día; 2 = 3ª y 4ª hora del día; 3 = 5ª a 8ª hora del día; 4 = resto del día.

Intensidad de la muda: 0 = muda no activa; 1 = menos de 10 plumas del cuerpo en muda activa; 2 = menos de 1/3 de las plumas del cuerpo en muda activa; 3 = más de 1/3 de las plumas del cuerpo en muda activa, y 4 = muda activa de primarias.

La puntuación de la grasa sigue la propuesta por Kaiser (1993). La puntuación de las estructuras sexuales externas sigue a Ralph et al. (1993): 0 = ausencia; 1 = comienzo vascularización (PI) / inicio de la protrusión (PC); 2 = inicio del edema (PI) / desarrollo intermedio (PC); 3 = vascularización máxima (PI) / desarrollo máximo (PC); 4 = regresión de PI.

a

Efecto	F _{13,18}	p	Valores
Franja horaria	6,50	0,004	1 a 4
Grasa	3,32	0,043	0 a 3
Placa incubadora	4,08	0,005	0 a 4
Intensidad de la muda	6,03	0,016	0 a 4

b

Efecto	F _{8,19}	p	Valores
Franja horaria	0,17	0,912	1 a 3
Grasa	0,24	0,787	0 a 2
Protuberancia cloacal	0,77	0,525	0 a 3
Intensidad de la muda	4,15	0,030	0 y 4

Sin duda, una muestra más amplia, bien distribuida entre todos los meses del año, permitiría recoger mejor la variabilidad intraanual representada en la figura 25. El resto de la variabilidad no atribuible a efectos estocásticos probablemente es debida al tamaño, pero este no se ha incluido en el modelo por falta de muestra.

Efectos circadianos

La hipótesis de la masa óptima (Lima, 1986) predice que las aves ajustan su masa en el tiempo para mantener un balance entre las funciones que se ven afectadas por ella como el vuelo y la regulación de la temperatura. Por ejemplo, las reservas subcutáneas aumentan

Figura 24. Variación de la masa con el desarrollo de la placa incubadora en *M. miniatus* (ver capítulo 10). Se observa un aumento de la masa en las fases de puesta e incubación. A partir de esta última comienza a disminuir (los códigos empleados se explican en la tabla 20). Se muestran las medias y los intervalos de confianza del 95%.

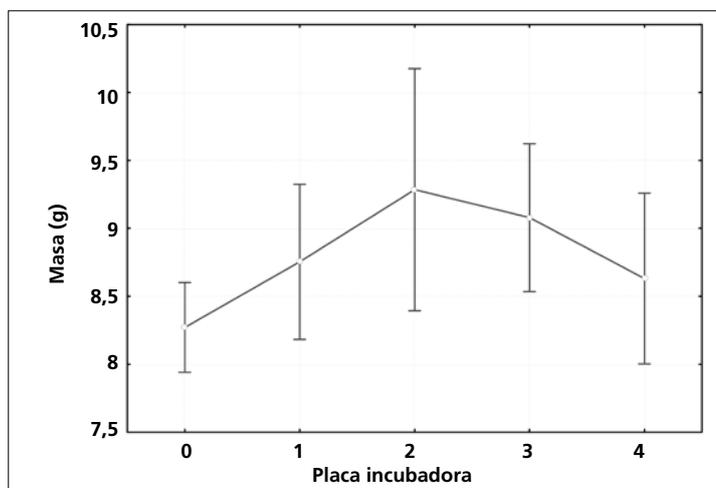
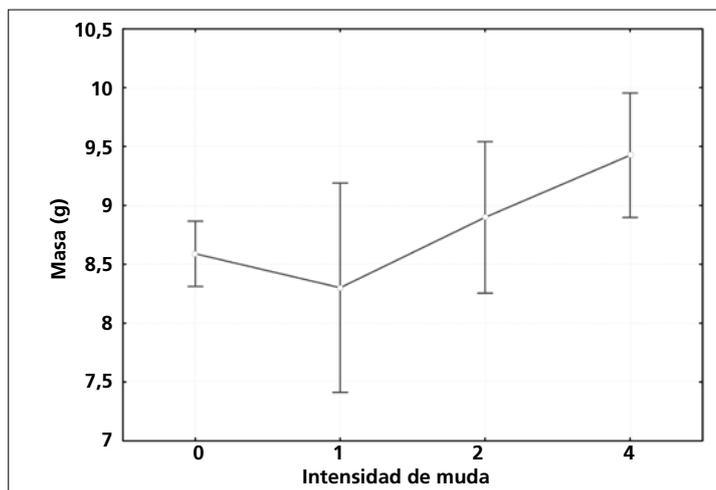


Figura 25. Variación de la masa con la intensidad de muda en las hembras de *M. miniatus* (los códigos empleados se explican en la tabla 20). Se muestran las medias y los intervalos de confianza del 95%.



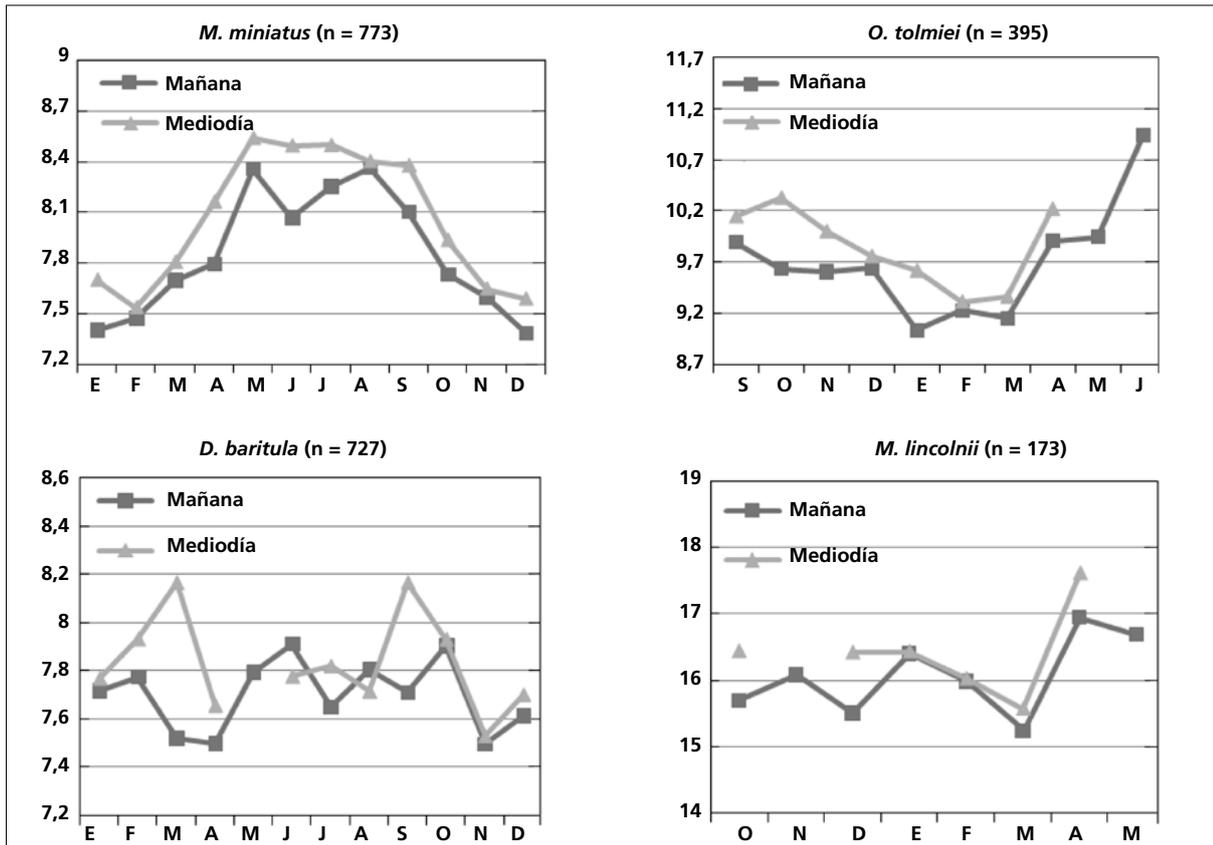


Figura 26. Variación mensual de la masa de cuatro especies pertenecientes a dos familias presentes en el área de estudio (masa promedio en gramos de todos los individuos). Los dos parúlidos presentan el mismo patrón. A la izquierda residentes, a la derecha invernantes.

tanto más cuanto menos predecible es la obtención de recursos y el riesgo de depredación (McNamara & Houston, 1990). Las aves transeúntes o los inmaduros que llegan por primera vez a los cuarteles de invierno se encuentran en esta circunstancia y muestran incrementos de masa mayores que las aves residentes o más experimentadas y, por tanto, se enfrentan a riesgos de depredación mayores (Broggi & Brotons, 2001).

Entre las especies residentes estudiadas se puede observar un aumento de la masa entre las dos primeras horas de la mañana y el tercer intervalo de dos horas del día (test de valores apareados de Wilcoxon: $Z = 5,27$; $p < 0,001$; $n = 128$; realizado con las medias mensuales obtenidas para *H. leucophrys*, *M. occidentalis*, *C. occidentalis*, *T. assimilis*, *M. caerulescens*, *M. miniatus*, *B. belli*, *P. erythrocephala*, *D. baritula*, *A. pileatus* y *A. virenticeps*). Se observa el mismo patrón para las especies invernantes (fig. 26; Calder & Contreras-Martínez, 1995). El incremento de masa entre la mañana y el mediodía en invierno (periodo diciembre-marzo) y en el resto del año no presenta diferencias significativas.

Efecto del sexo y la reproducción

El aumento de masa en las hembras durante la reproducción se debe al desarrollo de ovarios y oviductos, mientras que la pérdida de masa se debe a su atrofia (Ricklefs & Hussell, 1984).

Los cambios en la masa de las hembras durante la reproducción constituyen una adaptación impuesta por las exigencias del vuelo durante la fase de crianza de los pollos y volantones y no una consecuencia de ellas (Hillström, 1995). En especies pequeñas el incremento de masa que suponen la gravidez y la incubación determina un aumento proporcional de la carga alar y, en consecuencia, una disminución de las capacidades de vuelo y un mayor riesgo de depredación. Este hecho probablemente, determina una conducta más discreta y un balance entre la duración de este periodo y la viabilidad del embrión, de modo que aquellas hembras que reducen la duración del periodo de gravidez e incubación deberían tener mayor supervivencia pero a costa de un menor éxito reproductivo, sea en forma de menos huevos, menos volantones o mayor riesgo de malformaciones en estos (Nilsson & Persson, 2004).

Merkle & Barclay (1996) mostraron que el patrón logarítmico de pérdida de masa tras la incubación se mantiene incluso cuando las hembras disponen de alimento extra. Esta pérdida de masa repercute, por tanto, en el éxito reproductivo (Norberg, 1981).

El efecto del sexo sobre la masa se manifiesta como un desfase en el ciclo anual de variación de esta última, de modo que el máximo alcanzado por las hembras durante el pico de la reproducción puede coincidir con un mínimo en los machos (fig. 27).

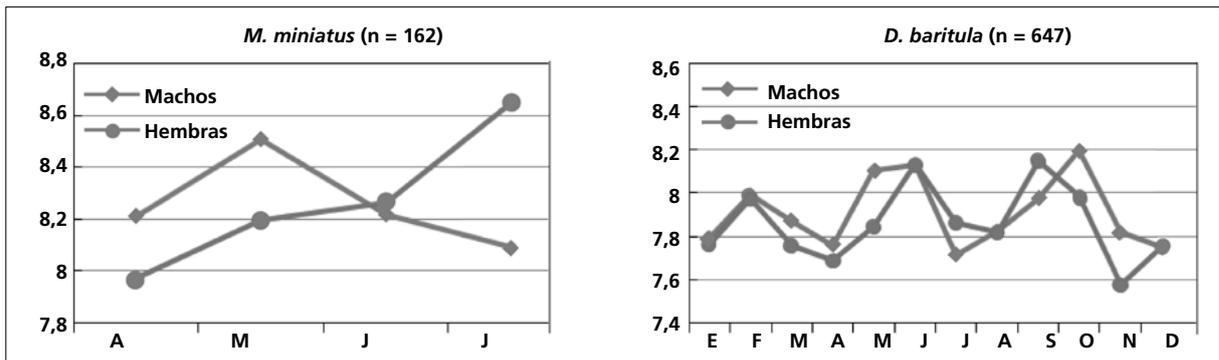


Figura 27. Variación mensual de la masa de dos especies residentes desglosada por sexo (masa promedio en gramos de todos los individuos). En *M. miniatus* se observa que el máximo en las hembras coincide con el mínimo en los machos.

La masa de las hembras de especies monocromáticas sólo se conoce en el momento del ciclo anual en que son más pesadas, durante la cría, por lo que crea una sobreestimación de su tamaño cuando se utiliza como predictor del mismo. El incremento de masa debido al efecto de la reproducción guarda una relación negativa con el tamaño y mientras que en *T. assimilis* y *M. caerulescens* no alcanza el 10%, llega a superar el 15% en especies como *D. baritula*, *B. belli* y *H. leucophrys*.

Efecto de la migración

Los paseriformes acumulan grasa al iniciar la migración (Berthold, 2001) aunque la forma en que lo hacen depende tanto de su estrategia (Klaassen & Åls-tröm, 1996) como del punto del viaje migratorio en que se encuentren (Erni et al., 2002). Algunas de las especies migratorias neárticas que invernan en el área de estudio o la atraviesan muestran un incremento de masa muy pronunciado previo a su partida del área de estudio como, por ejemplo, *C. ustulatus*, *W. pusilla* y *O. tolmiei* (figs. 23, 28). Sin embargo, no todas ellas presentan este patrón; por ejemplo, *P. caerulea*, *V. ruficapilla* y *P. versicolor* disminuyen de masa antes de abandonar el área de estudio (figs. 23, 28).

La evolución de primeras capturas de *V. ruficapilla* en Las Joyas entre 1991 y 2004 indica que es una especie muy abundante entre diciembre y marzo (fig. 29). No obstante, su tasa de recaptura media anual en el

periodo enero-marzo es mucho menor que la de *W. pusilla*, una especie que es abundante en Las Joyas a lo largo de todo el invierno (tabla 21).

La baja tasa de recaptura de *V. ruficapilla* sugiere que la mayoría de individuos que llegan a Las Joyas no permanecen en la zona durante un periodo largo sino que la atraviesan en su viaje de regreso hacia el norte. Por otro lado, las correlaciones globales entre el número de primeras capturas y el de individuos recapturados de *V. ruficapilla* y de *W. pusilla* son muy semejantes (tabla 21) y sugieren una capturabilidad equiparable; no obstante, la misma correlación para el periodo enero-marzo es radicalmente distinta (tabla 21): mientras que sólo desciende un 13,4% en *V. ruficapilla* (es decir, se mantiene casi constante la capturabilidad debido al flujo de nuevos efectivos) en *W. pusilla* deja de depender del número de individuos presente, lo que apoya la interpretación de que *V. ruficapilla* es un transeúnte en la zona tal y como ya describió Santana (2000). Además, tampoco la utiliza como escala previa a un vuelo de larga distancia porque apenas acumula grasa (Yohannes et al., 2009; fig. 29).

Efecto de la muda

Teóricamente, la muda puede determinar un aumento de la masa corporal debido a que el aumento del anabolismo proteico incrementa los requerimientos energéticos y nutricionales (Murphy & King, 1992). Sin embargo, la estrategia de muda (más lenta en

Tabla 21. Promedio y rango de la tasa de recaptura de *W. pusilla* y *V. ruficapilla* (número de primeras capturas). En las columnas de la derecha se muestra la correlación entre el número de primeras capturas y el de individuos recapturados para el periodo enero-marzo y la correlación entre el número de primeras capturas global y el de individuos recapturados. Sólo se han incluido los años en que el número de primeras capturas ha sido igual o mayor a 25. La tasa de recaptura se ha calculado como el promedio de individuos recapturados respecto al de primeras capturas en el periodo enero-marzo de cada año, luego se han promediado las tasas calculadas para los años en los que ha habido 25 primeras capturas o más.

	Tasa de recaptura %(rango)	R ² enero-marzo	R ² global
<i>V. ruficapilla</i> (n = 917)	3,92 (0,00-9,64)	0,547	0,632
<i>W. pusilla</i> (n = 245)	29,76 (6,67-53,85)	0,008	0,676

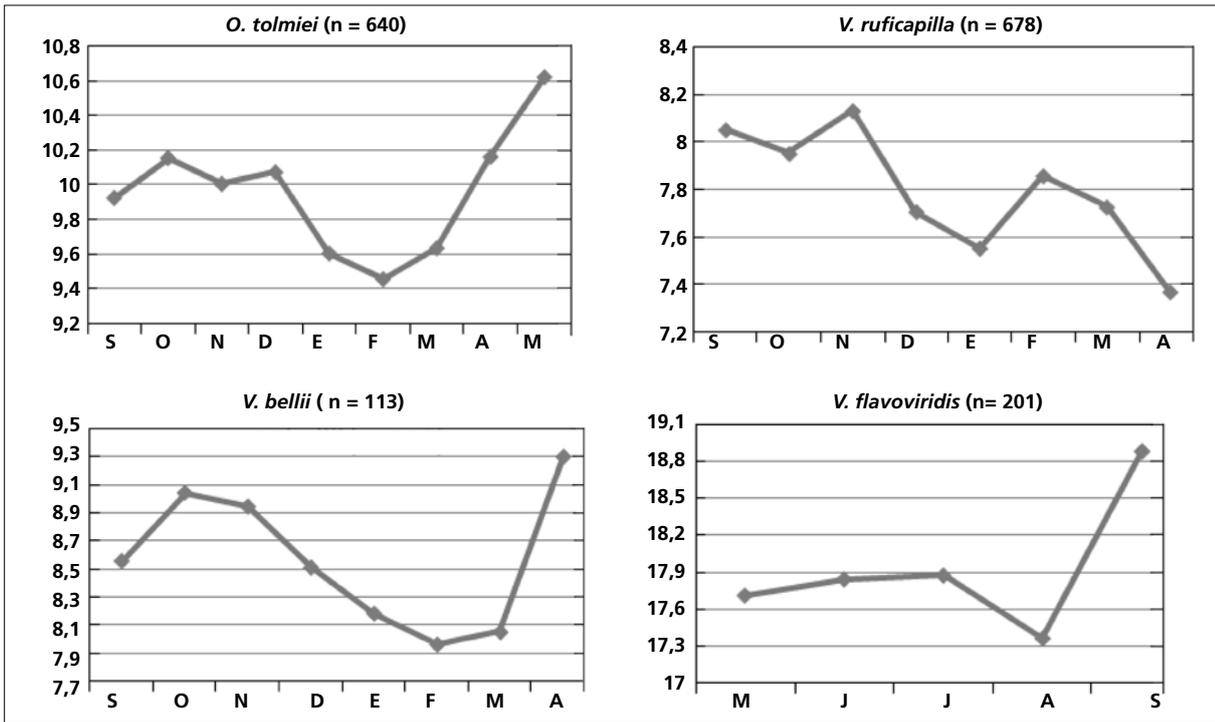


Figura 28. Variación mensual de la masa de cuatro especies migratorias (masa promedio en gramos de todos los individuos). El aumento de masa de *V. flavoviridis* en septiembre podría estar parcialmente explicado por la muda.

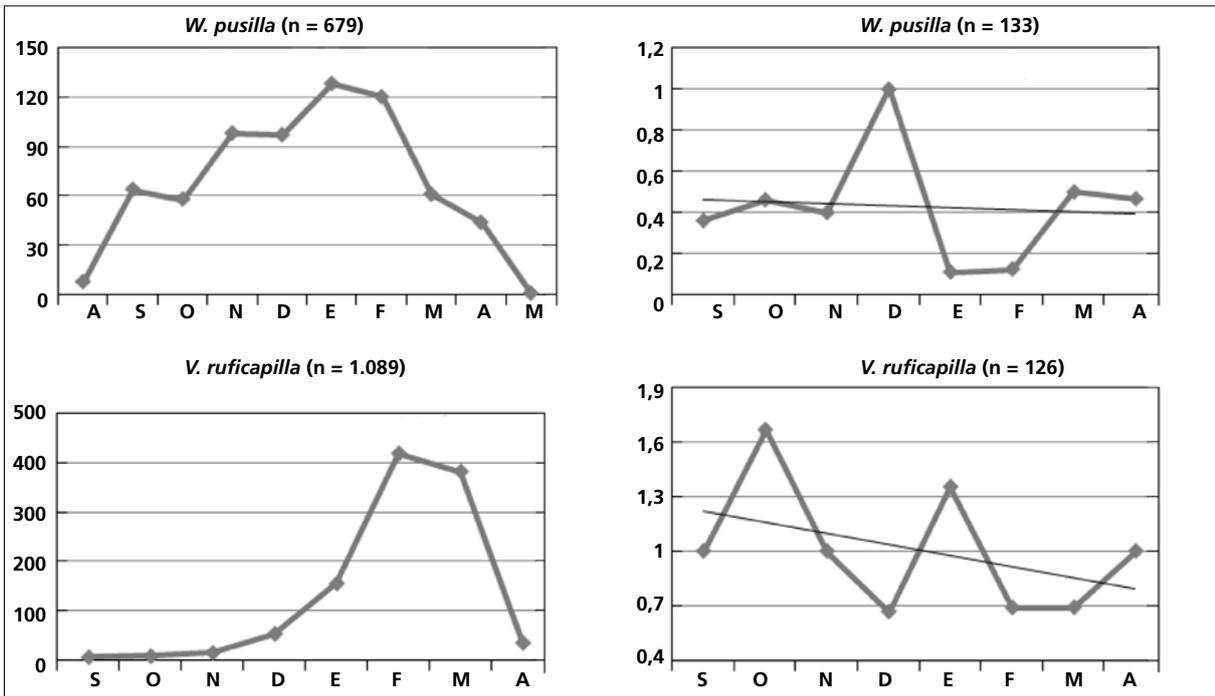


Figura 29. Derecha: número de primeras capturas mensual en Las Joyas en el periodo 1991-2004. Izquierda: puntuación de las reservas de grasa (rango 0-3, según Ralph et al., 1993) y línea de tendencia.

especies residentes o más rápida en especies migratorias; Jenni & Winkler, 1994) puede modular este proceso, especialmente en el caso de la muda completa, una de cuyas consecuencias es una pérdida de funcionalidad en el vuelo debido a las brechas en la

superficie alar que produce (Bensch & Grahn, 1993). Las especies migratorias suelen tener un margen de tiempo mucho más ajustado para llevar a cabo los distintos episodios que componen su ciclo anual y la necesidad de acelerar la muda fuerza una aceleración de

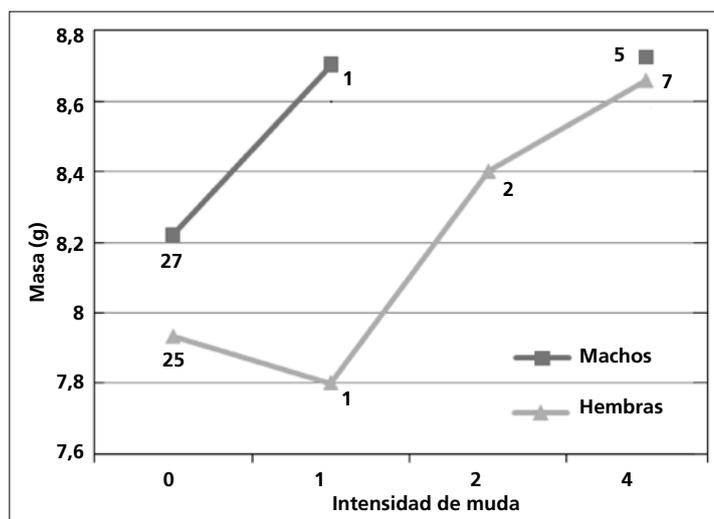


Figura 30. Variación de la masa con la intensidad de muda en *M. miniatus* desglosada por sexos (los códigos empleados se explican en la tabla 20). Se muestran las medias y el tamaño de muestra para cada categoría.

la tasa metabólica (Wikelski et al., 2003) y de todos los procesos y requerimientos asociados a ella, como la ingestión de alimento y la retención de líquidos. Este efecto está lógicamente asociado a un aumento del riesgo de depredación (Carrascal & Polo, 1999) y a la percepción que de ella tiene el individuo (Gentle & Gosler, 2001). Bajo estas premisas, la reducción de la superficie alar durante la muda completa tendría como efecto concomitante una reducción de la masa para compensar el aumento de la carga alar y la inevitable pérdida de maniobrabilidad y agilidad (Witter & Cuthill, 1993). Sin embargo, los resultados de diferentes estudios son contradictorios (Van der Veen & Lindström, 2000, Senar et al., 2002), incluso de los realizados por los mismos investigadores sobre la misma especie (Lind & Jakobsson, 2001; Lind et al., 2004), lo que sugiere que este es un efecto complejo que puede variar con la metodología de estudio y otros factores específicos o subespecíficos, por ejemplo, con el estatus migratorio (por ejemplo, especies residentes respecto a migratorias) y el clima.

Las gráficas de fenología de muda de las especies estudiadas muestran máximos de masa coincidiendo con los periodos de muda (fig. 23, ver fichas), respaldando así los resultados en apoyo de un aumento de masa con la muda. Asimismo, los modelos obtenidos para *M. miniatus* muestran un efecto positivo de la muda sobre la masa aunque más intenso en hembras que en machos (tabla 20; figs. 27, 30); sin embargo, no se ha podido corregir por el tamaño del individuo debido a la insuficiencia de datos.

La evaluación del efecto de la progresión de la muda sobre la masa se ha realizado mediante la comparación intraindividual en 43 individuos de 20 especies diferentes dentro de la misma temporada de

muda (y año). Los resultados indican que las diferencias en la intensidad de muda son significativas (t de Student para datos apareados: $t_{42} = 5,07$; $p < 0,001$; fig. 31). Idealmente este análisis debería ser corregido por el efecto de la franja horaria pero requeriría una muestra mayor de la disponible. Otros factores que podrían afectar potencialmente el resultado de este análisis son el sexo, la edad y el episodio concreto del ciclo de muda, aunque probablemente su influencia no es importante.

El incremento de la masa está, además, relacionado positivamente con la progresión de la muda (fig. 32). Sólo siete casos muestran un incremento negativo de la masa: tres de ellos son, cuando menos parcialmente, atribuibles a un cambio de la franja horaria (de mediodía a mañana) y los restantes no están asociados a un incremento de la intensidad de la muda.

Además, las diferencias obtenidas son debidas fundamentalmente a la muda de primarias ($t_{23} = 5,01$; $p < 0,001$). La muda corporal no muestra diferencias significativas tras aplicar una corrección de Bonferroni ($t_{19} = 2,13$; $p = 0,046$). Una intensidad de muda = 1 no da lugar a incrementos de masa en promedio.

Los requerimientos fisiológicos de la muda determinan probablemente un aumento de masa cuando comienzan a ser elevados y estos ya comienzan a tener importancia para intensidades de muda que implican menos de un tercio de las plumas del cuerpo. En este sentido, el aumento de la carga alar producido por brechas en la superficie del ala (Senar et al., 2002) sugiere que la muda de primarias determina inevitablemente un aumento del riesgo de depredación y que la cuestión primordial para el individuo es hasta qué punto puede controlar el aumento de masa para minimizar este efecto.

Figura 31. Variación intraindividual de la masa con la intensidad de la muda dentro de la misma temporada de muda en los años 2005 y 2007 (n = 43, 20 especies). No se ha corregido el efecto de la franja horaria.

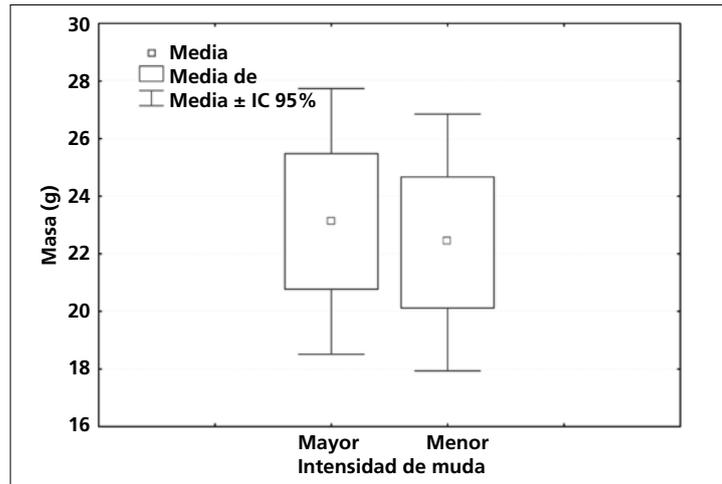
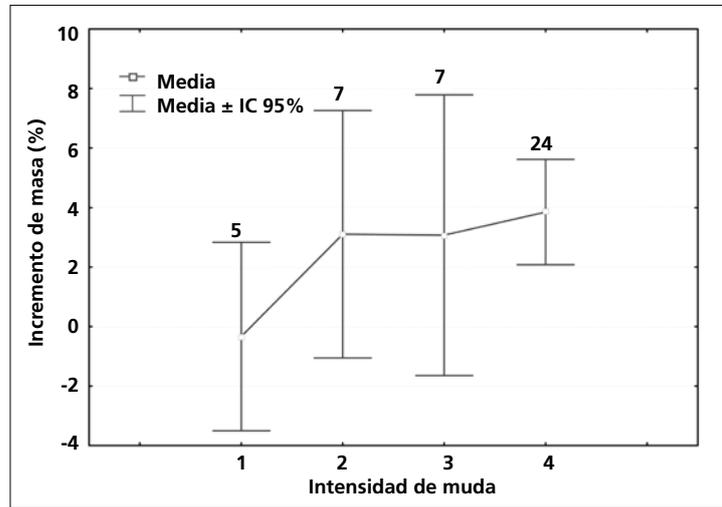


Figura 32. Incremento de la masa con la intensidad de la muda calculado como $(m_{if} - m_{i0}) \cdot 100 / m_{if}$ (los códigos empleados se explican en la tabla 20). Sobre las barras se muestran los tamaños de muestra.



Morfometría alar y caudal

En este apartado se presentan los resultados de los diversos descriptores morfométricos del ala y la cola que se han empleado para las 76 especies estudiadas y se testa su variación con algunos de los principales factores que actúan sobre los mismos; para ello sólo se han tomado los datos de 2005. La longitud de la décima primaria y la distancia entre la p10 y la punta de las coberteras primarias se trata de forma indirecta en el subapartado “Número de rémiges y otros tractos alares”. La longitud de la p8 y la cuerda no son tratados en un subapartado propio y los resultados y comentarios relacionados se incluyen en “Consideraciones sobre los análisis”. En “Recolección de datos y variables registradas” se exponen las referencias donde se definen los estándares empleados para cada una de estas medidas.

Este apartado está dividido en un subapartado donde se trata el ala y otro donde se trata la cola. Cada subapartado se ha organizado en dos secciones: en la primera se trata un aspecto muy poco estudiado como es el número de plumas que constituyen los distintos tractos, y en la segunda se aborda un tema estudiado por extenso aunque se presentan algunos aspectos que han recibido insuficiente atención como las emarginaciones, la proyección primaria y la relación entre la longitud de las coberteras infracaudales y la longitud de la cola.

La tabla 32 muestra las categorías de hábitat y estatus migratorio que se han utilizado en los distintos análisis de este capítulo y sintetiza los valores que toman los diferentes índices estudiados para cada una de las especies.

Ala

El ala de las aves es una estructura resultado de complejas adaptaciones determinadas por presiones selectivas tales como el estatus migratorio (Mönkkönen, 1995), el hábitat donde viven (Keast, 1996), la edad (Alatalo et al., 1984), el sexo (Selander, 1966), etc. El equilibrio entre estas presiones, por ejemplo, permite predecir mayores diferencias entre la longitud del ala para las especies residentes, en las que el estatus migratorio no ejerce una presión selectiva hacia alas más largas y puntiagudas.

Número de rémiges y otros tractos alares

El número de rémiges en las passeriformes es constante y asciende a 19:10 primarias, seis secundarias y tres terciarias. No obstante, el número de primarias suele reducirse a nueve, en cuyo caso la primaria distal es vestigial y queda oculta bajo la novena cobertera primaria (Stegmann, 1962). Por esta razón resulta más correcto hablar de passeriformes con nueve o 10 primarias visibles (Hall, 2005).

El número de primarias visibles suele ser una apomorfía a nivel de familia. No obstante, un cierto número de familias consta de algún género compuesto tanto por especies de nueve como por especies de 10 primarias visibles. Un caso es el del género *Vireo*, que constituye una excepción dentro de la familia de 10 primarias visibles Vireonidae (tabla 22). *Vireo* consta mayoritariamente de especies con 10 primarias visibles pero posee especies

Tabla 22. Número de primarias visibles en cada una de las 14 familias tratadas.

Familia	Primarias
Dendrocolaptidae	10
Tyrannidae	10
<i>P. aglaie</i> (Incertae sedis)	10
Vireonidae	9 ó 10
Troglodytidae	10
Silviidae	10
Turdidae	10

Familia	Primarias
Mimidae	10
Parulidae	9
Thraupidae	9
Emberizidae	9
Cardinalidae	9
Icteridae	9
Fringillidae	9

con sólo nueve como *Vireo olivaceus* y *V. flavoviridis*, ambas migratorias de largo recorrido. El resto de especies migratorias de largo recorrido del género presentan diez primarias visibles aunque muestran tendencia a acortar y estrechar la décima. Esta tendencia no sólo se asocia a una reducción de la primaria distal (Kokshaysky, 1973; Gaston, 1974) sino también a un progresivo aguzamiento de la forma de la punta del ala (Mullvihill & Chandler, 1991; tabla 23), como muestra la elevada correlación entre estos dos parámetros ($r^2 = 0,97$). El equilibrio entre los diversos factores ecológicos y evolutivos que moldean la forma alar determina el número final de primarias visibles (Winkler & Leisler, 1992; Hall, 2005).

Tabla 23. Longitud relativa de la p10, estatus migratorio (EM) e índice de la forma de la punta del ala de Holynski (I_H) en las especies del género *Vireo* capturadas en el área de estudio. El tamaño de muestra aparece junto a la especie (n_{p10} , n_H). Hay que destacar, por un lado, la discordancia entre el estatus migratorio y la morfometría de *V. plumbeus* y, por otro, el ajuste al patrón esperado de *V. nelsoni* y *V. atricapilla*, dos especies muy cercanas filogenéticamente (Murray et al., 1994). R = residente; M = migratoria.

Especie	EM	p10/ala	I_H
<i>V. brevipennis</i> (11, 7)	R	37,20	0,456
<i>V. nelsoni</i> (13, 11)	R	35,57	0,353
<i>V. hypochryseus</i> (25, 8)	R	33,94	0,319
<i>V. huttoni</i> (3, 3)	R	29,32	0,312
<i>V. belli</i> (20, 3)	M	30,47	0,304
<i>V. atricapilla</i> (3, 3)	M	28,04	0,227
<i>V. gilvus</i> (7, 3)	M	22,34	-0,042
<i>V. plumbeus</i> (1, 1)	R	19,61	-0,216
<i>V. flavoviridis</i> (0, 13)	M	-	-0,779

El número de coberteras primarias sigue un patrón semejante al de las primarias y varía entre nueve y 10, aunque en este último caso casi siempre está reducida y puede ser o no visible. Las especies con 10 primarias visibles pueden mostrar 10 coberteras primarias visibles como las familias Tyrannidae y Troglodytidae o nueve, como en el resto de familias tratadas. Hall (2005) encontró que el estado más frecuente entre los Oscines es el de poseer nueve coberteras primarias. Entre las especies de la familia Troglodytidae la décima cobertera primaria puede ser visible o no incluso entre individuos dentro de una misma especie, pero en cualquier caso no suele emerger más de 2 mm.

La cobertera carpal es una sola pluma y está presente en todas las especies estudiadas.

El número de grandes coberteras asimismo varía entre nueve y 10, pero la proximal tiende a ser de menor tamaño y parece ser transicional entre este tracto y el de las escapulares tanto por su morfología como por mudarse frecuentemente aparte del resto de plumas del tracto. Probablemente el número de grandes coberteras depende del tamaño del ala (e indirectamente del tamaño del ave) ya que se ha observado que entre especies de tamaño semejante las

de ala corta, como *D. baritula* o *V. jacarina*, poseen nueve grandes coberteras y las de ala larga, como *V. ruficapilla*, 10. Este carácter no sólo varía entre individuos dentro de una misma especie sino que puede variar dentro de un mismo individuo: un *T. sinaloa* capturado el 24 de octubre de 2005 mostraba nueve grandes coberteras en el ala derecha y 10 en la izquierda.

El álula está compuesta por tres plumas, mostrando la proximal o pequeña características de cobertera ya que tiene una morfología semejante a la de las coberteras marginales y frecuentemente se muda junto con ellas en la muda posjuvenil (ver "Muda").

Morfometría alar

Longitud del ala

Las plumas están sometidas a la abrasión producida por el rozamiento y la fotooxidación (Test, 1940; Bergman, 1982) pero también por los parásitos (Loye & Zuk, 1991; Burt & Ichida, 1999). La abrasión en las zonas más expuestas de la pluma lima su contorno y causa una pérdida de funcionalidad con el paso de los meses que constituye una de las razones por las que se produce la renovación cíclica del plumaje (Jenni & Winkler, 1994) y de la prevalencia de las melaninas (Butler & Johnson, 2004; Bush et al., 2006), especialmente en la punta de las primarias (Bergman, 1982). Por ejemplo, la abrasión causa un progresivo acortamiento de las primarias que en algunas especies puede traducirse en variaciones importantes en su longitud entre el inicio y el final del ciclo de muda (Burt, 1979; Barrowclough & Sibley, 1980). El efecto de la abrasión varía con el hábitat (mayor cuanto más cerrado debido al mayor rozamiento), la exposición al sol (mayor cuanto mayor sea esta; Horie, 1990), el tiempo transcurrido desde la muda (mayor cuanto más tiempo; Figuerola & Senar, 2005), la especie (mayor cuanto más laxa sea su textura), la pigmentación (mayor en plumas no pigmentadas; Bonser, 1995) y la edad (mayor en plumas juveniles que posjuveniles, Merilä & Hemborg, 2000). Respecto a este último efecto, Alonso & Arizaga (2006) encontraron que el ala de *Serinus citrinella* se acorta un 0,6% entre otoño y primavera y que existe una interacción entre la edad y la estación que sugiere que el desgaste varía entre adultos e inmaduros.

El efecto de la abrasión no se ha corregido en los análisis cuyos resultados se presentan a continuación.

Efecto del estatus migratorio

Las especies muestran adaptaciones para optimizar la eficiencia de los vuelos prolongados o de largo recorrido. Su coste se reduce aumentando la *aspect ratio* de las alas (envergadura²/superficie) y, por tanto, aumentando su convexidad (las alas más cóncavas, como las de Charadriidae y Scolopacidae, tienen menor superficie) y/o, sobre todo, su longitud (Videler, 2005).

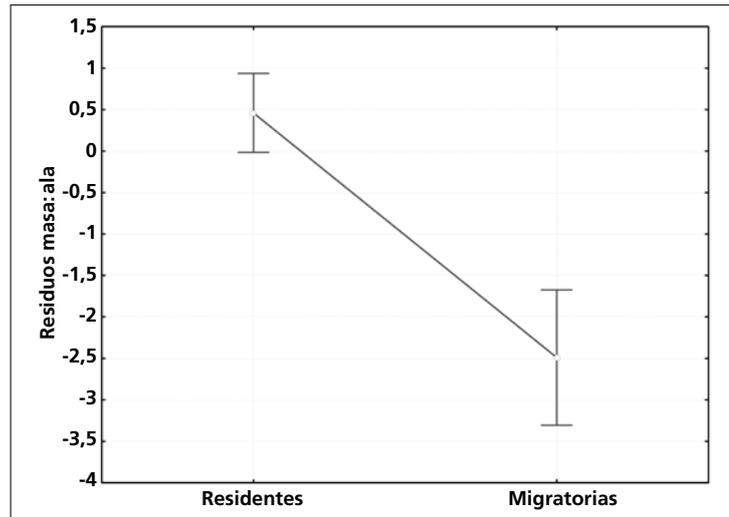


Figura 33. Diferencias en la longitud del ala según el estatus migratorio en 27 de las especies estudiadas. Los residuos corresponden a una regresión lineal del ala sobre la masa: cuanto menor es el residuo mayor es la longitud del ala para una misma masa. Medias e intervalos de confianza del 95% (barras).

Tabla 24. Resultados del modelo del efecto del estatus migratorio (= estatus), el hábitat, el sexo y la edad sobre la longitud del ala. Se ha empleado como variable dependiente los residuos de una regresión lineal del ala sobre la masa. Modelo GLMMIX con la especie como factor aleatorio. La variabilidad explicada por el modelo es $R^2 = 0,21$ ($p < 0,01$).

Efecto	F _{15,844}	p
Estatus	37,48	< 0,001
Hábitat	60,49	< 0,001
Edad	0,73	< 0,001
Sexo	19,37	0,393
Estatus *hábitat	1,25	< 0,001
Estatus*edad	1,91	0,264
Hábitat*edad	0,26	0,167
Estatus*sexo	3,30	0,611
Hábitat*sexo	0,56	0,069
Edad*sexo	2,67	0,455
Estatus*hábitat*edad	0,35	0,103
Estatus*hábitat*sexo	2,04	0,554
Estatus*edad*sexo	2,64	0,154
Hábitat*edad*sexo	0,04	0,104
Estatus*hábitat*edad*sexo	0,02	0,837

El análisis del efecto del estatus migratorio sobre la longitud del ala de las especies estudiadas indica que esta es más larga en las migratorias que en las residentes, incluso después de ajustar para el tamaño mediante el empleo de los residuos de una regresión lineal del ala sobre la masa ($r^2 = 0,81$), y controlar la edad, el sexo y el hábitat (fig. 33; tabla 24). No obstante, la longitud no está relacionada con la distancia recorrida (Mönkkönen, 1995).

Efecto de la edad

El ala de los adultos es más larga que la de los juveniles, por lo menos en todos los paseriformes estudiados (Francis & Wood, 1989; Jenni & Winkler, 1994). Dos hipótesis podrían explicar este patrón: la limitación del alimento durante el crecimiento del plumaje (Slagsvold, 1982; Wysocki & Kiriaka, 2007) y el incremento de la maniobrabilidad y rapidez en el despegue (Alatalo et al., 1984); sin embargo, una mayor mortalidad de inmaduros de ala corta podría ser un efecto subyacente que ampliaría las diferencias entre edades a nivel poblacional (Figueroa & Gutiérrez, 2000).

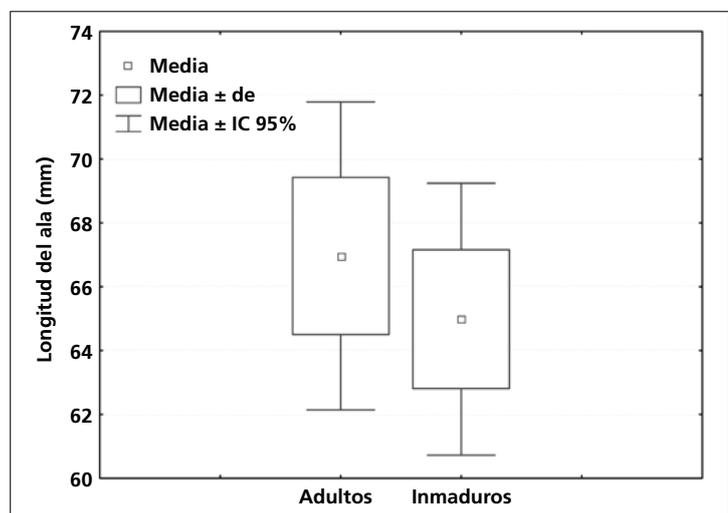


Figura 34. Diferencias entre clases de edad en la longitud del ala en 18 especies (n = 29 individuos), todas ellas estudiadas aquí excepto dos especies de colibríes (*Lampornis amethystinus* e *Hylocharis leucotis*). Para 24 de ellos se ha encontrado un aumento en la longitud del ala, para dos no se ha observado incremento y para tres colibríes se ha registrado una reducción.

El análisis de 29 individuos anillados como inmaduros y recapturados como adultos corrobora el incremento de la longitud del ala (t de Student para muestras dependientes: $t_{28} = 4,53$; $p < 0,001$; fig. 34). Las diferencias han variado entre el -3,7% y el 9,9%. Aparentemente este incremento es mayor en las especies residentes del género *Catharus*. Curiosamente, tres de los cinco individuos pertenecientes a dos especies de colibríes incluidos en el análisis mostraban el patrón inverso y uno mostraba un incremento nulo; no obstante, las diferencias registradas son inferiores a su error de medida asociado (5,9% y 11,7%, respectivamente, para *Lampornis amethystinus* e *Hylocharis leucotis*; $n = 14, 18$), por lo que las diferencias observadas podrían deberse a un error causado por la baja repetibilidad de la medida en estas especies y no a un efecto real.

El efecto de la edad para la longitud del ala, como se verá a continuación, es consistente con el que tiene sobre la forma de la punta del ala y las emarginaciones.

Efecto del sexo

En la mayoría de paseriformes los machos son mayores que las hembras (Selander, 1972), aunque se conoce algún caso de dimorfismo inverso (Swaddle et al., 2000).

El análisis del efecto del sexo sobre la longitud del ala de las especies estudiadas indica que esta es más larga en los machos que en las hembras, incluso después de ajustar para el tamaño mediante el empleo de los residuos de una regresión lineal del ala sobre la masa ($r^2 = 0,81$) y controlar la edad, el estatus migratorio y el hábitat (fig. 35; tabla 24). Estas diferencias son principalmente atribuibles al grupo de especies residentes (test de Bonferroni, $p < 0,001$) probablemente porque las hembras grávidas poseen residuos mayores a causa del aumento de masa (10 de las 18 especies residentes analizadas son monocromáticas y sólo han podido sexarse durante el periodo de cría). Aunque la interacción entre el sexo y la edad no es significativa, el análisis *post hoc* revela que existen diferencias significativas entre machos y hembras adultos (test de Tuckey, $p < 0,001$).

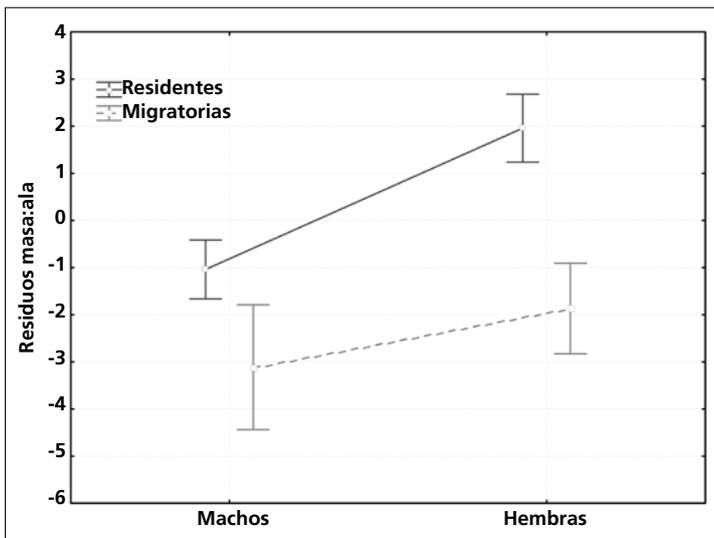


Figura 35. Variación de la longitud del ala con el sexo y el estatus migratorio para 27 de las especies estudiadas. Los residuos corresponden a una regresión lineal del ala sobre la masa: cuanto menor es el residuo mayor es la longitud del ala. Medias e intervalos de confianza del 95% (barras).

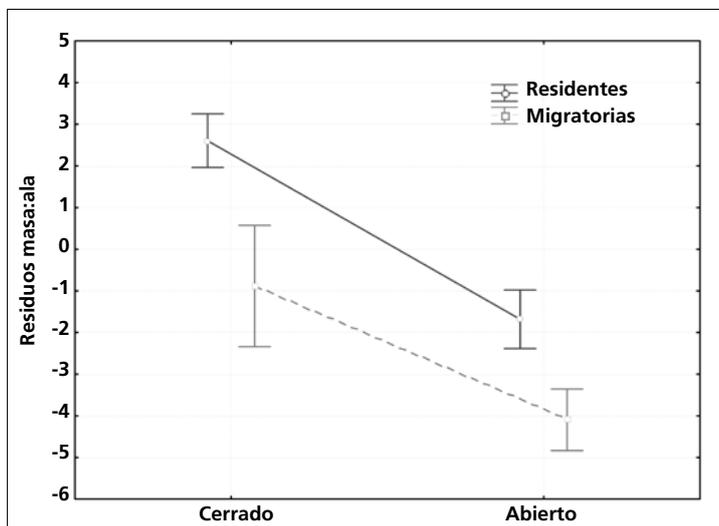


Figura 36. Variación de la longitud del ala con el hábitat y el estatus migratorio para 27 de las especies estudiadas. Los residuos corresponden a una regresión lineal del ala sobre la masa: cuanto menor es el residuo mayor es la longitud del ala. Medias e intervalos de confianza del 95% (barras).

Efecto del hábitat

Las especies que habitan espacios muy tupidos, como por ejemplo un sotobosque denso, minimizan la longitud de sus alas para aumentar la maniobrabilidad y reducir el rozamiento con estructuras del medio (Keast, 1996). El análisis del efecto del hábitat sobre la longitud del ala de las especies estudiadas indica que esta es más larga entre las que habitan espacios abiertos, incluso después de ajustar para el tamaño y controlar la edad, el sexo y el estatus migratorio (fig. 36; tabla 24); este efecto es más acusado entre las especies residentes.

La longitud del ala en relación al hábitat podría también ser resultado de interacciones sociales intraespecíficas. Por ejemplo, en el área de estudio se ha detectado que los machos adultos de *W. pusilla* tienen alas más largas en hábitats boscosos que los machos en matorral, aparentemente producto de la exclusión de los machos más pequeños, las hembras y los inmaduros (Santana, 2000).

La caracterización del hábitat se ha realizado a partir de una valoración cualitativa del espacio que puede recorrer un ave sin tener que sortear obstáculos: cerrado < 2 m (habitualmente < 1 m), abierto > 2 m (habitualmente > 5 m). Ver tabla 32.

Emarginaciones

Las emarginaciones son constricciones en la sección distal del vexilo externo de las primarias que forman hendiduras en la superficie alar cuando esta está abierta durante el vuelo. Todas las paseriformes muestran emarginaciones, aunque frecuentemente son someras y sólo forman hendiduras en forma de V, las menos eficientes en la formación de un flujo laminar en el ápice del ala, según Savile (1957). Estas hendiduras, que permiten aumentar la fuerza de empuje durante el vuelo y ralentizar la caída (Savile, 1957), constituyen una solución aerodinámica en el caso de las paseriformes residentes, que poseen alas

cortas con un bajo perfil aerodinámico o *aspect ratio* (como se ha visto en el subapartado anterior, son más redondeadas que las de las especies migratorias pertenecientes a la misma familia), lo que les proporciona una alta maniobrabilidad pero a la vez les obliga a mantener una frecuencia y un ángulo de batida elevados (Kokshaysky, 1973).

Según Alatalo et al. (1984), una mayor vulnerabilidad ante los depredadores debida a la inexperiencia habría determinado por selección natural que los inmaduros tengan alas más cortas y redondas que los adultos porque estos caracteres proporcionan una mayor ventaja a la hora de despegar y evitar a los depredadores. Cabría esperar, por lo tanto, que cualquier carácter que pudiera incrementar la maniobrabilidad fuera favorecido por la selección natural, como, por ejemplo, un mayor número de emarginaciones. La comparación del número promedio de primarias emarginadas entre adultos e inmaduros en las seis especies de la familia Emberizidae estudiadas que no renuevan las primarias tras la muda posjuvenil (*M. lincolnii*, *D. baritula*, *A. pileatus*, *A. virenticeps*, *A. rufivirgatus* y *P. ocai*; tabla 25) revela que el número de primarias emarginadas es significativamente superior en los inmaduros (GLM con la especie y la edad como factores más su interacción; el efecto edad es significativo $F_{1,94} = 9,761$; $p = 0,002$; fig. 37). Para el mismo grupo de especies no se observan diferencias significativas en el número de emarginaciones entre hembras y machos adultos por lo que no parece que las diferencias entre edades puedan ser un artefacto causado por diferencias entre sexos (ANOVA; $p > 0,9$). Sin embargo, este patrón no se observa en las especies migratorias de larga distancia ni en otras familias, como la de los Parulidae, en la que este carácter es muy constante, lo que sugiere que existe un equilibrio entre la selección de caracteres del ala juvenil que optimizan el vuelo sostenido (es decir, para la migración) y la de los que mejoran la maniobrabilidad.

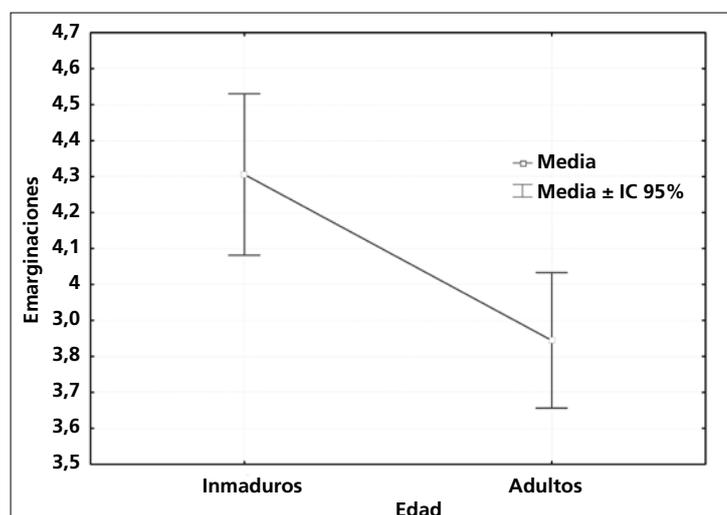


Figura 37. Número de emarginaciones en los adultos y en los inmaduros para seis especies estudiadas de la familia Emberizidae. Sólo se incluyen aquellas en las que se dispone de datos en ambas clases de edad (ver tabla 25).

Tabla 25. Número de emarginaciones promedio en los adultos y en los inmaduros para las seis especies estudiadas de la familia Emberizidae que realizan una muda posjuvenil parcial.

Especie (n _{imm} , n _{ad})	Inmaduros	Adultos
<i>A. virenticeps</i> (11, 17)	4,36	4,12
<i>A. rufivirgatus</i> (2, 7)	4,56	3,64
<i>A. pileatus</i> (8, 21)	4,21	3,88
<i>D. baritula</i> (6, 13)	4,28	3,82
<i>M. lincolni</i> (2, 14)	3,64	3,73
<i>P. ocai</i> (5, 9)	5,31	4,38

Forma alar

La geometría del ala está moldeada por la interacción de factores ecológicos (Norberg, 1981) y aerodinámicos (Pennycuik, 1989), aunque también pueden intervenir otros menos evidentes como, por ejemplo, factores sociales (Hedenström & Møller, 1992). Las diversas influencias pueden entrar en conflicto entre sí, de manera que la forma definitiva del ala refleja un compromiso entre ellas.

Debido a la complejidad de la geometría alar, su estudio se ha enfocado a partir de la cuantificación de algunos de sus principales elementos estructurales. En relación con los factores mencionados, han recibido especial atención la forma de la punta y la superficie alares.

La forma de la punta del ala se ha empleado para estudiar cómo varían las fuerzas selectivas con la edad (Alatalo et al., 1984; Green et al., 2009) y con el hábitat (Leisler & Winkler, 1985) y, en particular, para estudiar la interrelación entre migración y morfología alar (Mönkkönen, 1995; Bowlin, 2007; Bowlin & Wikelski, 2008). Swaddle & Lockwood (2003) encontraron en *Sturnus vulgaris* que la forma de la punta del ala no está relacionada con la velocidad del vuelo batido ni con la habilidad de evitar obstáculos pero sí lo está con la capacidad de lograr un mayor ángulo de despegue y, por tanto, evitar con más opciones el ataque de un depredador.

La forma de la punta del ala se ha cuantificado mediante numerosos índices (una revisión aparece en Lockwood et al., 1998). Aquí se emplean el de Holyński (1965) y el derivado del análisis de componentes corregido para el tamaño de Lockwood et al. (1998). Los valores promedio obtenidos para cada especie se presentan en la tabla 32. Ambos índices (de ahora en adelante I_H y C_2 , respectivamente) están altamente correlacionados entre sí ($r^2 = 0.79$ en este trabajo; $r^2 = 0,76$ en Lockwood et al., 1998).

La carga alar (masa/superficie alar) se ha utilizado para estudiar el efecto de la acumulación de grasa durante la migración (Mueller et al., 2004), para contrastar la capacidad de escapar de los depredadores (Burns & Ydenberg, 2002; Senar et al., 2002) y para estudiar su relación con la estrategia de muda (Pyle,

2005). Aquí se ha estimado a partir del coeficiente masa/ala = M/A . La correlación entre I_H y C_2 y el coeficiente M/A es baja ($r^2 = 0,32$ y $0,20$, respectivamente). Los valores promedio obtenidos para cada especie se presentan en la tabla 32. Cuanto mayor es esta más rápido ha de volar un pájaro para mantenerse en el aire aunque su influencia sobre el coste del vuelo es débil (Rayner, 1988).

A continuación se comentan los efectos que tienen el estatus migratorio, la edad, el sexo y el hábitat sobre la geometría alar de las especies estudiadas a través de M/A , I_H y, cuando ha sido posible, de C_2 (ver tabla 32). No se ha corregido en ningún caso por el tamaño del individuo, por lo que en análisis en los que el tamaño de muestra es reducido puede haber dado lugar a sesgos. Tampoco se ha corregido por la distancia recorrida en la migración.

Efecto del estatus migratorio

Los vuelos migratorios largos ejercen una presión selectiva que favorece las alas más puntiagudas (Norberg, 1995). Por ejemplo, Winkler & Leisler (1992) mostraron para 25 especies europeas de la familia Sylviidae que una diferencia más pronunciada entre las dos primarias distales (es decir, un ala más puntiaguda) estaba correlacionada con una mayor distancia recorrida durante la migración. Mulvihill & Chandler (1991) eliminaron cualquier posible efecto filogenético limitando sus análisis a una única especie, y demostraron que las poblaciones migratorias de *Junco hyemalis* poseen alas más puntiagudas que las poblaciones sedentarias.

La razón de que las alas puntiagudas sean más aptas para los vuelos prolongados se debe a que reducen la energía invertida en el vuelo porque minimizan el arrastre inducido al optimizar la configuración de los vórtices en la punta (Tucker, 1993).

El análisis del efecto del estatus migratorio sobre la forma de la punta del ala de las especies estudiadas corrobora que esta es más puntiaguda en las migratorias que en las residentes, incluso después de corregir para la edad y el hábitat (tabla 27). Además, la punta del ala se desplaza hacia las primarias más distales (tabla 28, fig. 42).

Las aves migratorias reducen su carga alar para optimizar la energía invertida en los viajes migratorios (Pennycuik, 1989; Bowlin, 2007). El análisis del efecto del estatus migratorio sobre el coeficiente M/A de las especies estudiadas corrobora que este es mayor en las residentes que en las migratorias, incluso después de corregir para la edad y el hábitat (tabla 29).

Efecto de la edad

Un ala más redonda genera mayor proporción de empuje en la zona distal de la misma, donde la velocidad lineal es superior. Este empuje extra proporciona una mayor aceleración y por tanto permite incrementar la reacción en el despegue y mejorar la maniobrabilidad,

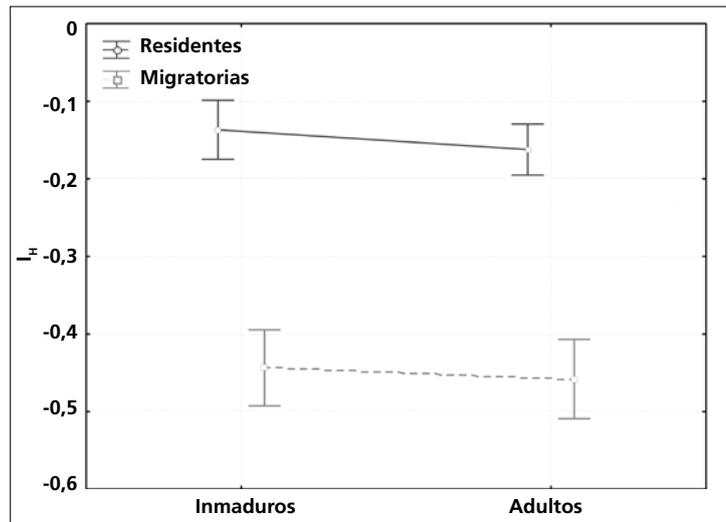


Figura 38. Variación de la forma de la punta del ala (más puntiaguda cuanto menor es I_w) con la edad. Medias e intervalos de confianza del 95% (barras).

dos cualidades muy importantes para escapar de los depredadores (Kullberg et al., 1998). Por otro lado reduce el coeficiente aerodinámico, por lo que es menos eficaz en vuelos de largo recorrido. De este modo, el equilibrio entre la selección de caracteres del ala juvenil que optimizan el coste de los vuelos de largo recorrido (es decir, para la migración) y la de los que mejoran la maniobrabilidad y la rapidez en el despegue debería reflejarse en mayores diferencias entre los índices obtenidos para los inmaduros y para los adultos en las especies residentes. Esta predicción fue corroborada por los resultados obtenidos por Pérez Tris & Tellería (2001) pero sólo recibe un débil respaldo de los aquí obtenidos (fig. 38). Green et al. (2009) han mostrado que el efecto de la edad sobre la forma de la punta del ala puede tener más influencia que el estatus migratorio cuando las distancias recorridas en la migración son cortas.

La carga está inversamente relacionada con la capacidad de maniobrar y la velocidad punta que pueden alcanzar los individuos de una especie (Burns & Ydenberg, 2002) y, por tanto, cabe esperar que sea inferior en los inmaduros, ya que están sujetos a un mayor riesgo de depredación por su inexperiencia. El coeficiente M/A es superior en adultos que en inmaduros y ha mostrado diferencias cercanas a la significación (tabla 28); sin embargo, la interacción con el hábitat indica que estas diferencias se deben principalmente a las diferencias observadas en los hábitats cerrados (fig. 41).

Efecto del sexo

Mulvihill & Chandler (1990) correlacionaron las diferencias en la forma de la punta del ala con la distancia recorrida en la migración y observaron que aunque las hembras de *Junco hyemalis* realizan desplazamientos

migratorios más largos no poseen alas significativamente más puntiagudas que los machos. Pérez Tris & Tellería (2001) encontraron el mismo efecto en las poblaciones migratorias de *Sylvia atricapilla* pero no en las sedentarias, lo que sugiere que la migración diferencial podría ser la causa de estas diferencias morfométricas. Posiblemente, sólo se dan diferencias morfométricas apreciables cuando la distancia recorrida por los machos y las hembras es muy distinta.

En este trabajo no se han encontrado diferencias significativas en la forma de la punta del ala relacionadas con el sexo.

La carga alar aumenta durante el periodo de gravidéz y de incubación de las hembras porque es el momento en que su masa alcanza el máximo anual (ver "Tamaño"). Este efecto se da de forma paralela al causado por la edad (tabla 26; fig. 39). Posiblemente, la pérdida de maniobrabilidad, capacidad de despegue (Ouellet et al., 2008) y velocidad asociadas a este aumento del coeficiente M/A influyen en la conducta de las hembras ya que las hace más vulnerables al riesgo de depredación. Este efecto, unido a las precauciones para mantener oculta la localización del nido, explicaría la caída en la detectabilidad de las hembras durante este período crítico del ciclo anual.

Tabla 26. Resultados del modelo del efecto de la fase de cría (incubando y no incubando) y la edad sobre el coeficiente M/A para las hembras de 17 especies residentes. Modelo GLMMIX con la especie como factor aleatorio. La variabilidad explicada por el modelo es $R^2 = 0,06$ ($p < 0,01$).

Efecto	$F_{3,201}$	p
Edad	1,06	0,305
Fase de cría	7,61	0,006
Edad*fase de cría	0,02	0,880

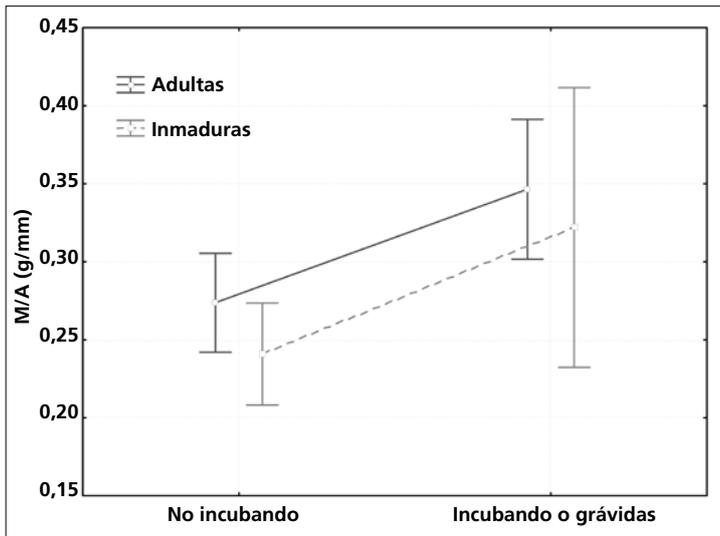


Figura 39. Variación del coeficiente M/A (masa/ala) con la fase reproductiva de las hembras de las 17 especies residentes para las que se dispone de datos. Medias e intervalos de confianza del 95% (barras).

Efecto del gremio alimentario y del hábitat

Aunque el gremio alimentario al que pertenece un ave podría influir en la forma de la punta del ala, sobre todo en especies sedentarias, en las que el efecto de otros factores no se ve enmascarado por los requerimientos de la migración (ver "Efecto de la migración"), las diferencias que pueden detectarse son consideradas aquí como una correlación espuria: las especies insectívoras que se alimentan en el estrato arbóreo suelen realizar desplazamientos más largos y frecuentes que las que lo hacen en el estrato arbustivo, y no necesitan sortear tantos obstáculos (C_2 para la pareja *M. miniatus*-*B. belli* = 1,83-1,93); puede aplicarse el mismo razonamiento para las especies omnívoras (C_2 para la pareja *M. occidentalis*-*C. aurantirostris* = 1,21-2,10) y granívoras (C_2 para la pareja *A. pileatus*-*A. virenticeps* = 2,26-2,72). Así pues, es el hábitat y no el gremio alimentario el factor que determinaría las posibles diferencias en la morfología del ala entre las aves sedentarias de una determinada comunidad. La predicción de que las especies que explotan ambientes más abiertos poseen alas más puntiagudas que las especies que se mueven en sotobosques espesos u otros hábitats muy densos (Keast, 1996) queda corroborada por los resultados de este trabajo (tabla 27);

Tabla 28. Resultados del modelo del efecto del estatus migratorio, el hábitat y la edad sobre el coeficiente M/A (masa/ala, equivalente a una pseudocarga alar). Modelo GLMMIX con la especie como factor aleatorio. La variabilidad explicada por el modelo es $R^2 = 0,13$ ($p < 0,01$).

Efecto	$F_{7,2314}$	p
Estatus migratorio	274,07	< 0,001
Hábitat	4,57	0,033
Edad	2,99	0,084
Estatus migratorio*hábitat	1,72	0,190
Estatus migratorio*edad	0,03	0,863
Hábitat*edad	2,77	0,096
Estatus migratorio*hábitat*edad	0,05	0,818

Tabla 27. Resultados del modelo del efecto del estatus migratorio, el hábitat y la edad sobre la forma de la punta del ala. Modelo GLMMIX con la especie como factor aleatorio. La variabilidad explicada por el modelo es $R^2 = 0,53$ ($p < 0,01$). La interacción entre el hábitat y la edad podría ser un artefacto e indica que los inmaduros de las especies de hábitats cerrados poseen alas más redondas que los adultos pero que los inmaduros de las especies de hábitats abiertos poseen alas más puntiagudas.

Efecto	$F_{7,764}$	p
Estatus migratorio	185,54	< 0,001
Hábitat	364,31	< 0,001
Edad	0,81	0,368
Estatus migratorio*hábitat	49,75	< 0,001
Estatus migratorio*edad	0,06	0,802
Hábitat*edad	9,70	0,002
Estatus migratorio*hábitat*edad	0,75	0,388

además, son las especies sedentarias las que muestran diferencias más acusadas (fig. 40). La punta del ala se desplaza hacia las primarias más distales en especies de hábitats abiertos (tabla 29; fig. 42).

Asimismo, hay que esperar que las especies que explotan hábitats cerrados posean cargas alares mayores como un efecto secundario del acortamiento de sus alas. Esta predicción se ha corroborado en las 76 especies estudiadas, aunque las diferencias encontradas parecen haberse debido al bajo valor del coeficiente M/A para los inmaduros de las especies que viven en hábitats abiertos.

Tabla 29. Resultados del modelo del efecto del estatus migratorio y el hábitat sobre la primaria que forma la punta del ala. Modelo GLMMIX con la especie como factor aleatorio. La variabilidad explicada por el modelo es $R^2 = 0,55$ ($p < 0,01$).

Efecto	$F_{3,71}$	p
Estatus migratorio	274,07	< 0,001
Hábitat	4,57	< 0,001
Estatus migratorio*hábitat	2,99	0,005

Figura 40. Variación de la forma de la punta del ala (más puntiaguda cuanto menor es I_H) con el estatus migratorio y el tipo de hábitat en las especies estudiadas excepto *M. kieneri*, para la que no se dispone de datos. Medias e intervalos de confianza del 95% (barras).

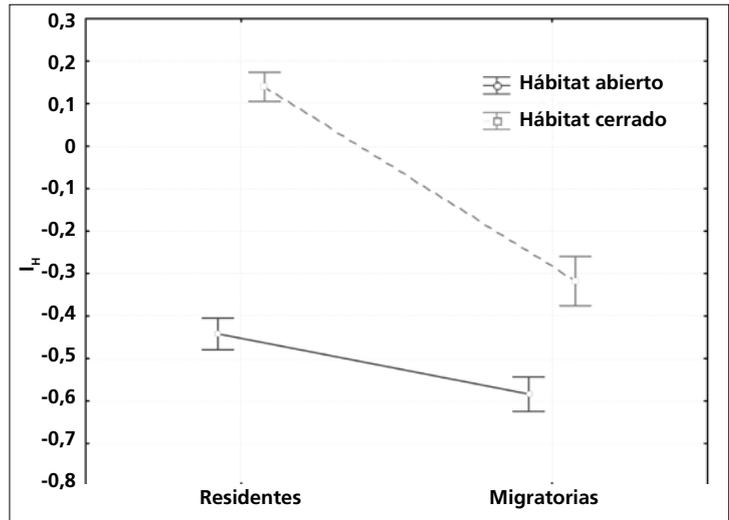


Figura 41. Variación del coeficiente M/A (masa/ala) con la edad y el tipo de hábitat para las 76 especies estudiadas. Medias e intervalos de confianza del 95% (barras).

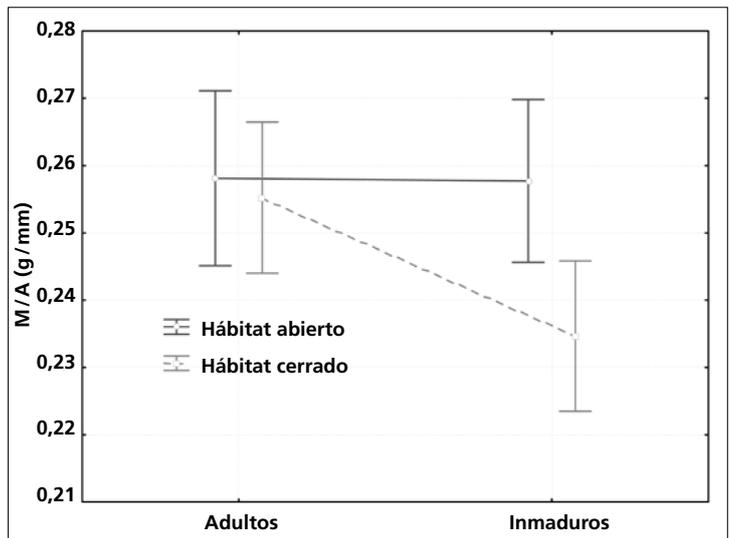
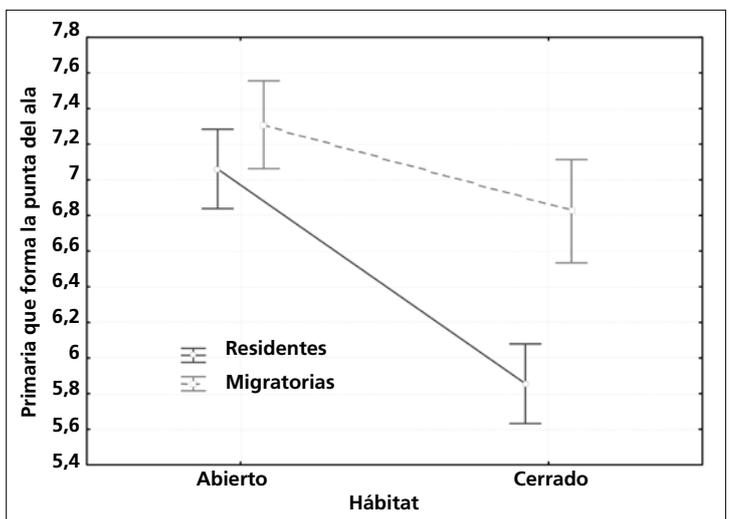


Figura 42. Primaria que forma la punta del ala con el estatus migratorio y el tipo de hábitat para las especies estudiadas excepto *M. kieneri*, para la que no se dispone de datos. La primaria promedio que forma la punta del ala está moderadamente correlacionada con I_H ($r^2 = 0,71$) mientras que el número de primarias apenas está correlacionado con I_H ($r^2 = 0,16$). Medias e intervalos de confianza del 95% (barras).



No ha sido posible realizar una corrección filogenética mediante el modelo empleado; sin embargo, la comparación de cinco parejas de congéneres de igual estatus migratorio pero que ocupan dos tipos de hábitats distintos (más abierto y más cerrado: *V. gilvus-V. bellii*, *C. occidentalis-C. aurantirostris*, *M. miniatus-B. belli*, *V. celata-V. crissalis*, *A. pileatus-A. virenticeps*) continúa dando diferencias significativas para la forma de la punta del ala (ANOVA de medidas repetidas: $F_{1,4} = 0,15$; $p = 0,009$).

Proyección primaria

La proyección primaria ha sido empleada en numerosas guías (Kaufman 1990) y manuales (Svensson, 1992; Howell & Webb, 1995; Sibley, 2000) como carácter útil para la identificación de especies conflictivas. Este descriptor está moderadamente correlacionado con la longitud del ala ($r^2 = 0,46$) y escasamente con l_H ($r^2 = 0,23$) y con la distancia entre la p1 y la punta del ala en las 132 especies capturadas ($r^2 = 0,24$). Muestra una correlación nula con el tamaño.

Al efectuar una regresión parcial por mínimos cuadrados (PLS) con la masa, el ala e l_H como predictores continuos la primera componente C1 explica el 89,65% de la variabilidad, cuyas mayores cargas corresponden a la masa y el ala. La correlación entre C1 y la proyección primaria es $r^2 = 0,42$, inferior a la correlación directa entre ala y proyección primaria, por lo que estas variables no son buenas predictoras de la proyección primaria y quizá ciertos factores como el hábitat o la conducta podrían explicar mejor la variación en este carácter.

Las terciarias cubren el resto de rémiges cuando el ala está cerrada, por lo que hay que esperar un menor desgaste en la sección de las rémiges protegidas. Así, las especies de hábitats abiertos, con exposición continua al sol, poseerían proyecciones primarias más largas con objeto de reducir el desgaste en el resto de plumas de vuelo (Willoughby, 1991). Un caso extremo lo constituyen las especies de las familias Alaudidae y Motacillidae, en las que las terciarias llegan a formar la punta del ala. Entre los aláudidos, las terciarias podrían haber sido objeto de selección sexual, puesto que el aumento de la superficie alar debido a las terciarias determina una reducción de la carga alar y, por tanto, un menor gasto energético durante el cernido en los vuelos nupciales (Hedenström & Møller, 1992; Hedenström & Alerstam, 1995), por lo que cabría esperar que los machos tuvieran terciarias más largas que las hembras. Las especies de la familia Motacillidae no realizan vuelos nupciales por lo que, en su caso, las terciarias estarían asociadas a otras funciones como, por ejemplo, amplificar la señal de calidad individual (Hasson, 1989) ya que son renovadas durante la muda prenupcial (Jenni & Winkler, 1994). La función de señalizador de la calidad del individuo podría ser un denomina-

tor común entre las numerosas especies que renuevan plumas de este tracto durante la muda prenupcial, aunque no necesariamente deberían actuar como una señal honesta. Finalmente, este carácter en la mayoría de especies podría estar sujeto a selección neutral dentro de unos márgenes.

Cola

Al igual que el ala, la cola de las aves es una estructura resultado de complejas adaptaciones determinadas tanto por la selección sexual (Zahavi, 1975) como por la selección natural (Thomas, 1993, 1996). La cola actúa como un estabilizador del vuelo (Sachs, 2007) y dota al ave de mayor versatilidad puesto que le permite optimizar el rendimiento tanto en el vuelo rápido como en el lento (Thomas, 1996).

Las funciones de señalización que puede realizar la cola (calidad del plumaje, exhibición, estado anímico, etc.) se sustentan en tres elementos característicos de las mismas: longitud, marcas y forma. Estas características pueden variar de forma independiente y no estar obligatoriamente asociadas (Fitzpatrick, 1997). Así, entre las 76 especies estudiadas no se observa correlación entre la frecuencia de marcas pálidas y la longitud de la cola.

Esta sección se ha organizado en dos subsecciones, de forma análoga a la anterior. En la primera se discute la discrepancia en el número de rectrices que presentan ciertas especies respecto a la supuesta condición ancestral en el orden de seis pares de plumas y en la segunda se aborda la morfometría caudal y el efecto que sobre ella ejercen la edad, el sexo, el estatus migratorio y el hábitat.

Número de rectrices

El número de rectrices es de 12 en todas las especies estudiadas excepto en *H. leucophrys* que sólo posee 10. Esta especie posee además la cola más corta (29,09 mm en promedio) y el cociente cola/masa (2,34 mm/g en promedio) menor entre todas las estudiadas. Los cálamos son también más cortos y delgados que en las restantes especies.

Dentro de la familia Troglodytidae hay cinco géneros que presentan reducción en el número de rectrices: *Ferminia*, *Henicorhina*, *Hylorchilus* y *Thryorchilus*, que poseen cinco pares de rectrices, mientras que *Microcerculus* sólo tiene cuatro pares. Todas ellas son especies que habitan ambientes con vegetación muy tupida, fundamentalmente estratos arbustivos cercanos al suelo en los que penetra escasa luz.

La causa próxima de la reducción de rectrices habría que buscarla en una disminución de la extensión del pterilio caudal y del tamaño del primordio folicular durante la morfogénesis de las plumas (Yu et al.,

2002). Las fuerzas selectivas que podrían haber causado en última instancia la aparición de este carácter probablemente se vinculan a una pérdida de función asociada al ambiente cerrado en el que habitan y a sus costumbres poco voladoras. Según el principio de sinmorfosis, las estructuras anatómicas poseen el tamaño y la organización suficientes para servir a las necesidades funcionales que deben cumplir (Futuyma, 1998). No parece que la cola de *H. leucophrys* actúe como señal de condición física (Fitzpatrick, 1998) ni que el empuje adicional que proporciona durante el vuelo sea sustancial, por lo que las únicas funciones que parece realizar son las relacionadas con la comunicación del estado emocional en encuentros agonísticos o para mantener el contacto entre una pareja mientras se mueve entre vegetación densa. *H. leucophrys* tiene un sistema de reproducción aparentemente monógamo y la pareja defiende activamente el territorio a lo largo del año (Brewer, 2001); es frecuente ver a ambos miembros desplazarse juntos con la cola erecta (observación personal).

Morfometría caudal

Longitud de la cola

En especies en las que la cola no es una estructura ornamental hay que esperar que su longitud no sea desproporcionadamente grande y que, en general, sean los factores aerodinámicos los que más influyan en su forma y dimensiones. No obstante, y de forma menos evidente, factores mecánicos no directamente relacionados con las propiedades aerodinámicas también pueden ejercer influencia (Romero-Pujante et al., 2005); así, la larga cola que poseen las especies de las familias Trogonidae y Momotidae posiblemente funciona como una estructura que permite mantener el equilibrio (aunque parece haber sido reclutada para realizar funciones ornamentales y comportamentales de forma secundaria) ya que sus patas son muy cortas

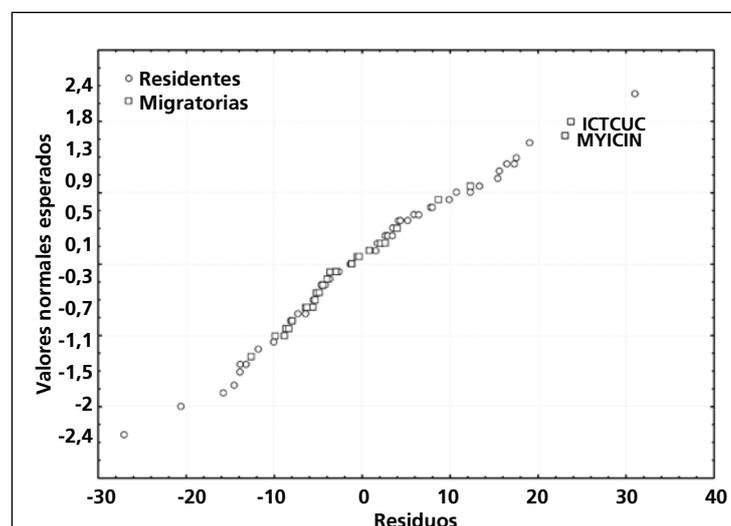
y endebles para contrarrestar el momento generado por la elevada posición de su centro de gravedad. Se sabe, además, que las especies de la familia Trogonidae se ayudan de su larga cola mientras se alimentan ya que la emplean como freno al atrapar frutos o insectos al vuelo (Moermond & Denslow, 1985; Moermond et al., 1986; Santana et al., 1986). Entre las especies estudiadas, la larga cola de *M. occidentalis* (fig. 43) también parece cumplir esta función. *S. griseicapillus* y *X. flavigaster* poseen colas muy largas que actúan como palanca de apoyo para trepar.

Efectos del estatus migratorio y el hábitat

La distribución de los residuos de una regresión lineal entre la masa y la longitud de la cola de las 76 especies estudiadas ($r^2 = 0,69$) muestra que las especies residentes son las que poseen longitudes de cola extremas y que las migratorias se encuentran mayoritariamente en una posición intermedia (fig. 43). Esta disposición sugiere que el balance entre las fuerzas de arrastre y empuje que actúan sobre la cola (Thomas & Balmford, 1995) podría ser un factor determinante de la longitud de la misma, por lo menos en las aves migratorias. Este posible efecto queda de manifiesto al comparar los residuos de la pareja de especies hermanas *T. aedon* (migratoria) y *T. brunneicollis* (residente): -9,95 y -13,89, respectivamente. *I. cucullatus* y *M. cinerascens* son las dos únicas especies migratorias entre las estudiadas con longitudes de cola extremadamente largas.

La longitud relativa de la cola disminuye con la *aspect ratio* (Thomas & Balmford, 1995) y esta varía con el estatus migratorio como se ha comentado en el subapartado "Longitud del ala", aunque también con el tipo de hábitat (fig. 45). Entre las 76 especies estudiadas las migratorias poseen una relación cola/ala inferior a las residentes, pero las diferencias no son significativas (tabla 30); sin embargo, cuando se analizan únicamente las especies de la familia Parulidae se obtienen diferencias significativas ($t_{21} = -2,97$; $p = 0,007$; fig. 44).

Figura 43. Distribución de los residuos de una regresión lineal de la masa sobre la longitud de la cola de las 76 especies estudiadas. Las especies residentes son las que poseen longitudes de cola extremas; sin embargo, *I. cucullatus* y *M. cinerascens* poseen colas muy largas.



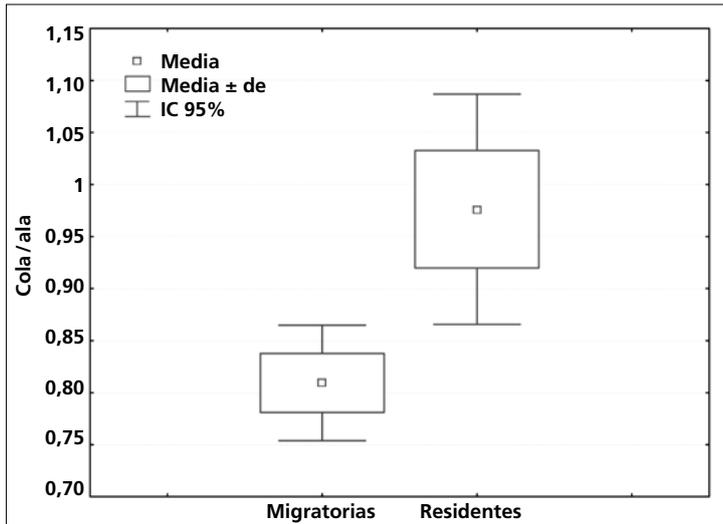


Figura 44. Efecto del estatus migratorio sobre la relación cola/ala en 14 especies migratorias y 7 residentes de la familia Parulidae estudiadas. No se ha realizado un control del tamaño aunque este es bastante homogéneo entre las especies incluidas con la excepción de *I. virens*.

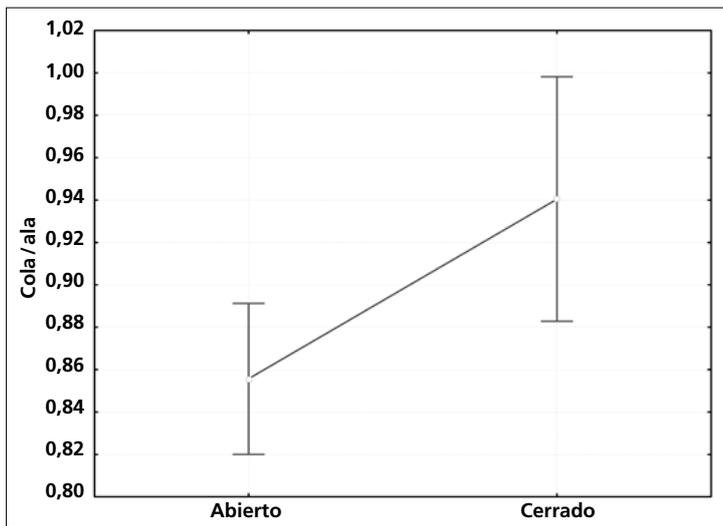


Figura 45. Efecto del tipo de hábitat sobre la relación cola/ala en 14 especies migratorias y siete residentes de la familia Parulidae estudiadas. No se ha realizado un control del tamaño aunque este es bastante homogéneo entre las especies incluidas con la excepción de *I. virens*. Medias e intervalos de confianza del 95% (barras).

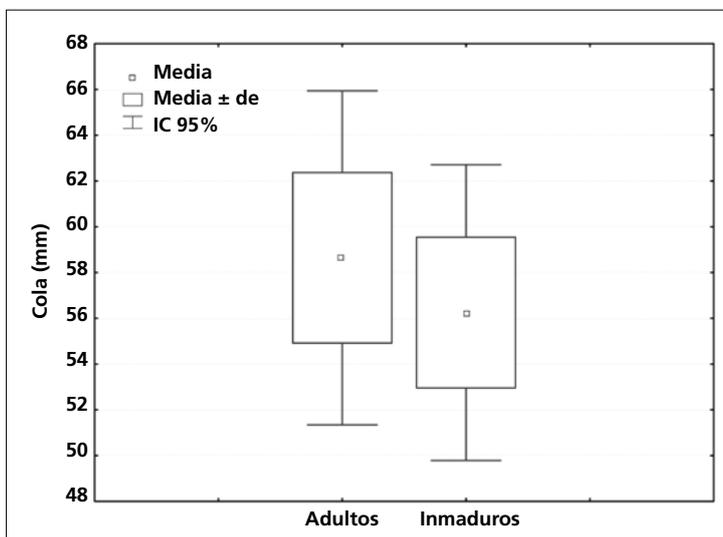


Figura 46. Diferencias en la longitud de la cola en 24 individuos anillados como inmaduros y recapturados como adultos pertenecientes a 17 especies, todas ellas estudiadas aquí excepto los colibríes *Lampornis amethystinus* e *Hylocharis leucotis*, que llegan a presentar incrementos negativos.

Tabla 30. Resultados del modelo del efecto del estatus migratorio y el hábitat sobre la relación cola/ala. Modelo GLMMIX con la especie como factor aleatorio. La variabilidad explicada por el modelo es $R^2 = 0,15$ ($p < 0,01$).

Efecto	$F_{3,72}$	p
Estatus migratorio	3,32	0,072
Hábitat	6,22	0,015
Estatus migratorio*hábitat	0,38	0,538

Efecto de la edad

El análisis de 24 individuos anillados como inmaduros y recapturados como adultos muestra un incremento positivo de la longitud de la cola (t de Student para muestras dependientes: $t_{23} = 2,96$; $p < 0,007$; fig. 46), y coincide con los resultados obtenidos por otros investigadores (Alonso & Arizaga, 2006; Green et al., 2009). Las diferencias han variado entre el -4,7% y el 12,1%. Aparentemente, el alargamiento es mayor en las especies residentes del género *Catharus*. Dos de los cuatro individuos pertenecientes a dos especies de colibríes incluidos en el análisis mostraban el patrón inverso y uno no mostraba incremento; no obstante, las diferencias registradas son inferiores a su error de medida asociado (13% y 36%, respectivamente, para *Lampornis amethystinus* e *Hylocharis leucotis*; $n = 15, 17$), por lo que las diferencias observadas podrían deberse a un error causado por la baja repetibilidad de la medida en estas especies y no a un efecto real.

El acortamiento de las rectrices posiblemente es un producto secundario del mismo proceso que causa el de las rémiges, tanto si está determinado por factores ambientales (por ejemplo, nutricional; Slagsvold, 1982) como si está fijado genéticamente (Alatalo et al., 1984), y no conferiría ninguna ventaja selectiva obvia excepto en casos de hiperornamentación como en *Pavo cristatus* o *Tyrannus forficatus*.

Efecto del sexo

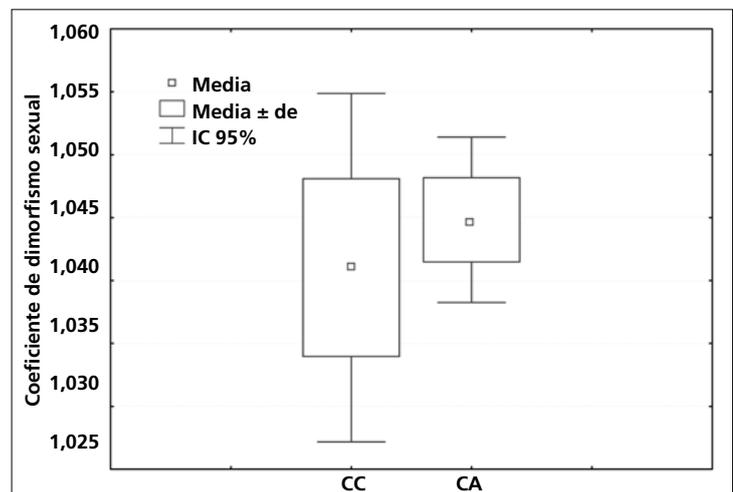
Como ya se ha comentado para la longitud del ala, los machos son mayores que las hembras y el dimorfismo

Tabla 31. Coeficientes de dimorfismo sexual para el ala (CA) y la cola (CC) en 29 especies estudiadas.

Especie	CA	CC	CA-CC
<i>E. difficilis/occidentalis</i>	1,03	1,01	0,02
<i>P. aglaiae</i>	1,01	0,98	0,03
<i>V. flavoviridis</i>	1,04	1,06	-0,02
<i>T. sinaloa</i>	1,09	1,15	-0,06
<i>P. caerulea</i>	1,05	1,00	0,05
<i>M. occidentalis</i>	1,03	1,04	-0,01
<i>C. occidentalis</i>	1,06	1,07	-0,01
<i>T. assimilis</i>	1,03	1,01	0,02
<i>M. caerulescens</i>	1,04	1,03	0,01
<i>V. ruficapilla</i>	1,05	1,04	0,01
<i>D. coronata</i>	1,03	1,04	-0,01
<i>M. varia</i>	1,05	1,03	0,02
<i>O. tolmiei</i>	1,05	1,05	0,00
<i>G. poliocephala</i>	1,06	1,03	0,03
<i>W. pusilla</i>	1,03	1,02	0,01
<i>M. miniatus</i>	1,06	1,04	0,02
<i>B. belli</i>	1,06	1,02	0,04
<i>I. virens</i>	1,01	0,99	0,02
<i>P. erythrocephala</i>	1,03	1,03	0,00
<i>D. baritula</i>	1,04	1,05	-0,01
<i>A. virenticeps</i>	1,05	1,05	0,00
<i>P. melanocephalus</i>	1,03	1,01	0,02
<i>C. parellina</i>	1,05	1,04	0,01
<i>P. leclancherii</i>	1,06	1,08	-0,02
<i>P. versicolor</i>	1,06	1,05	0,01
<i>P. ciris</i>	1,05	1,03	0,02
<i>I. cucullatus</i>	1,06	1,15	-0,09
<i>I. pustulatus</i>	1,07	1,07	0,00
<i>C. notata</i>	1,02	1,02	0,00

sexual en la cola también refleja este patrón; sin embargo, la varianza del dimorfismo para la cola (CC) es cuatro veces mayor que la del dimorfismo para el ala (CA, fig. 47), lo que sugiere que no está sujeta a constricciones funcionales tan marcadas como el ala o las estructuras esqueléticas (ver "Morfometría esquelética

Figura 47. Coeficientes de dimorfismo sexual para la cola (CC) y el ala (CA) de 29 especies en las que se tiene $n_{\text{cola}} \geq 5$. Las diferencias no son significativas pero la variancia en el dimorfismo de la cola sugiere que esta no está sujeta a constricciones funcionales tan rigurosas como el ala.



y masa"). De las 29 especies de las que se posee una muestra aceptable de CC (para ambos sexos $n_{\text{cola}} \geq 5$, tabla 31), 23 poseen $|CA-CC| \leq 2\%$ y covarian con el tamaño de manera aproximadamente constante. Cuatro más presentan $3\% \leq CA-CC \leq 5\%$. *T. sinaloa* e *I. cucullatus* muestran el patrón inverso ($CA-CC < -2\%$): en estas dos especies la cola podría ser un carácter que está sujeto a selección sexual.

Forma caudal

Según Fitzpatrick (1997), la forma de la cola puede clasificarse, según la distancia relativa de las rectrices, en graduada, lirada, en punta, redondeada, recta, hendida y ahorquillada. De todas estas, la forma de la cola de las especies estudiadas ha encajado en las siguientes categorías (se han redefinido ligeramente las longitudes relativas; tabla 32):

- Hendida: la longitud de las rectrices centrales está entre el 90% y el 98% de la longitud de la cola. Las tres especies estudiadas con la cola más hendida son, por orden descendente, *P. superciliosa*, *S. motacilla* y *V. ruficapilla*.
- Recta: la longitud de todas las rectrices está entre el 102% y el 98% de la longitud de la cola.
- Redondeada: la longitud de las rectrices externas está entre el 90% y el 98% de la longitud de la cola.
- Graduada: la longitud de las rectrices externas es inferior al 90% de la longitud de la cola. Las tres especies estudiadas con la cola más graduada son,

por orden descendente, *S. griseicapillus*, *T. felix* y *X. flavigaster*. La cola de las dos especies de la familia Dendrocolaptidae, con raquis en forma de gancho proyectado más allá de los vexilos, está fuertemente adaptada a la función trepadora.

- Lirada: las rectrices están curvadas. La única especie entre las estudiadas que podría entrar en esta categoría es *C. notata*, que posee rectrices curvadas hacia los lados. Posee, además, una cola ahorquillada (rectrices centrales $< 90\%$ cola).

Las especies de la familia Troglodytidae poseen un tipo de graduación caudal peculiar, que podría definirse como escalonada, ya que presentan una cola redondeada con la rectriz distal súbitamente más corta.

La relación entre la longitud de las coberteras infracaudales y la longitud de la cola ($cic/cola$) ha sido empleada en identificación por algunos autores (Dunn & Garrett, 1997). Aunque no se ha analizado en este trabajo, esta relación varía ostensiblemente entre aves en plumaje juvenil y aves en plumajes posjuveniles ya que las coberteras infracaudales juveniles son proporcionalmente más cortas (observación personal). Entre las 70 especies estudiadas de estatus migratorio conocido, esta relación es mayor en las migratorias que en las residentes ($t_{68} = 6,58$; $p < 0,001$; tabla 32), también tras controlar el factor filogenético a nivel de familia (ANOVA factorial: $F_{1,44} = 22,08$; $p < 0,001$). Este parámetro podría estar relacionado con la optimización del perfil aerodinámico de la cola en vuelos de larga duración y velocidad, reduciendo el arrastre debido al perfil, que es proporcional a la superficie (Thomas & Balmford, 1995).

Tabla 32. Índices morfométricos de la cola y el ala de las especies estudiadas. EM (estatus migratorio). R = residente; I = invernante; E = estival. Estas dos últimas categorías corresponden a especies migratorias, la mayoría de ellas de larga distancia.

H (hábitat); a = abierto; c = cerrado.

ic (índice caudal): cociente entre la distancia de la rectriz más corta a la punta de la cola y la longitud de esta.

fc (forma caudal). a = ahorquillada; g = graduada; h = hendida; rc = recta; rd = redondeada. Ver texto para la definición de cada categoría.

I_H: índice de forma de la punta alar definido por Hotoyński (1965).

C₂: índice de forma de la punta alar definido por Lockwood et al. (1998) a partir del método del análisis de componentes corregido para el tamaño. Alas más puntiagudas corresponden a índices menores.

#PP (número promedio de primarias que forman la punta del ala).

PA (punta del ala): primaria que forma la punta del ala calculada a partir de la media ponderada.

Especie	EM	H	cola/ala	cic/cola	ic	fc	M/A	I _H	C ₂	#PP	PA
<i>S. griseicapillus</i>	R	a	1,09	0,30	0,41	g	0,17	-0,58	-	2,18	7,38
<i>X. flavigaster</i>	R	a	0,90	0,33	0,33	g	0,39	-0,35	-	2,34	7,14
<i>M. viridicata</i>	I	a	1,00	0,39	-	-	0,16	-0,42	-	2,08	7,28
<i>M. phaeocercus</i>	R	a	0,88	0,44	0,01	rc	0,12	-0,92	-	2,25	8,33
<i>E. difficilis/occidentalis</i>	R, I?	a	0,90	0,48	0,04	rd	0,16	-0,64	0,93	1,94	7,45
<i>M. tuberculifer</i>	R	a	0,98	0,46	0,01	rc	0,21	-0,41	-	2,10	7,14
<i>M. cinerascens</i>	I	a	0,98	0,46	0,08	rd	0,28	-0,51	-	2,14	7,40
<i>M. nuttingi</i>	R	a	0,98	0,42	0,02	rc	0,28	-0,35	-	2,17	7,38
<i>M. tyrannulus</i>	R, I?	a	0,95	0,47	0,02	rc	0,39	-0,52	-	2,00	7,50
<i>P. sulphuratus</i>	R	a	0,78	0,56	0,05	rd	0,64	-0,50	-	1,34	7,50
<i>M. similis</i>	R	a	0,80	0,57	-	-	0,36	-0,43	-	2,00	8,00
<i>M. luteiventris</i>	E	a	0,74	0,50	-	-	0,40	-1,04	-	1,17	8,15
<i>P. aglaiae</i>	R	a	0,77	0,52	0,05	g	0,33	-0,44	-	1,67	7,40
<i>V. brevipennis</i>	R	c	1,03	0,46	0,11	g	0,21	0,46	-	2,43	5,71
<i>V. bellii</i>	I	c	0,87	0,59	0,00	rc	0,16	0,30	-	2,00	6,17
<i>V. nelsoni</i>	I	c	0,83	0,55	0,03	rd	0,15	0,35	-	2,37	5,96
<i>V. hypochryseus</i>	R, I	c	0,90	0,49	0,03	rd	0,20	0,32	-	2,80	6,07
<i>V. gilvus</i>	I, R?	a	0,73	0,64	0,00	rc	0,16	-0,04	-	2,75	7,09
<i>V. flavoviridis</i>	E	a	0,70	0,67	0,05	rd	0,23	-0,78	-	1,77	7,48
<i>T. sinaloa</i>	R	c	0,81	0,47	0,20	g	0,26	0,45	-	3,41	5,59
<i>T. felix</i>	R	c	0,98	0,39	0,37	g	0,26	0,50	-	3,67	4,81
<i>T. brunneicollis</i>	R	c	0,85	0,46	0,22	g	0,25	0,30	2,12	3,47	6,44
<i>T. aedon</i>	I	c	0,87	0,62	0,22	g	0,19	0,19	1,83	3,14	6,63
<i>H. leucophrys</i>	R	c	0,58	0,58	0,19	g	0,25	0,57	2,78	3,87	5,10
<i>P. caerulea</i>	I, R?	a	0,98	0,48	0,12	g	0,10	0,16	-	2,67	6,96
<i>M. occidentalis</i>	R	a	1,00	0,43	0,10	rd	0,37	-0,13	1,21	1,76	6,61
<i>C. aurantirostris</i>	R	c	0,85	0,50	0,11	g	0,34	0,29	2,10	1,50	6,33
<i>C. occidentalis</i>	R	c	0,91	0,49	0,04	rd	0,30	0,16	1,61	1,10	6,09
<i>C. frantzii</i>	R	c	0,88	0,52	0,09	rd	0,31	0,20	1,84	1,44	6,31
<i>C. ustulatus</i>	I	a	0,77	0,67	0,04	rd	0,33	-0,43	-	1,21	7,76
<i>T. assimilis</i>	R	a	0,80	0,52	0,05	rd	0,59	-0,08	1,09	1,55	6,57
<i>T. rufopalliatus</i>	R	a	0,82	0,51	0,02	rc	0,59	0,06	-	1,45	6,61
<i>M. caerulescens</i>	R	c	1,12	0,39	0,25	g	0,58	0,36	2,10	2,20	5,63
<i>V. celata</i>	I	a	0,81	0,60	0,03	rd	0,14	-0,57	0,99	2,27	7,03
<i>V. ruficapilla</i>	I	a	0,75	0,64	-0,04	h	0,13	-0,68	0,52	2,27	7,17
<i>V. crissalis</i>	I	c	0,90	0,50	0,05	rd	0,15	-0,39	1,39	1,58	6,46
<i>P. superciliosa</i>	R	a	0,78	0,50	-0,07	h	0,14	-0,75	-	1,50	7,67
<i>P. pitiayumi</i>	R	a	0,80	0,58	0,04	rd	0,13	-0,41	-	2,83	7,06
<i>D. petechia</i>	I	a	0,74	0,68	0,00	rc	0,14	-0,70	-	3,17	7,50
<i>D. coronata</i>	I	a	0,76	0,57	0,01	rc	0,15	-0,82	0,35	2,00	7,25
<i>D. nigrescens</i>	I	a	0,79	0,54	-	-	0,12	-0,64	-	3,00	7,00
<i>D. townsendi</i>	I	a	0,79	0,59	0,03	rd	0,13	-0,83	-	1,92	7,48
<i>D. graciae</i>	R, I?	a	0,82	0,52	-	-	0,13	-0,98	-	2,00	7,50
<i>M. varia</i>	I	a	0,73	0,67	0,02	rc	0,14	-0,90	0,42	1,80	7,50
<i>S. aurocapilla</i>	I	c	0,72	0,69	0	rc	0,24	-0,89	-	2,00	7,90
<i>S. noveboracensis</i>	I	c	0,71	0,74	-	-	0,21	-0,94	-	2,00	7,50
<i>S. motacilla</i>	I	c	0,64	0,77	-0,06	h	0,25	-0,98	-	2,00	7,50
<i>O. tolmiei</i>	I	c	0,96	0,58	0,08	rd	0,17	-0,33	0,96	2,71	6,89

Tabla 32. (Cont.)

Especie	EM	H	cola/ala	cic/cola	ic	fc	M/A	I _H	C ₂	#PP	PA
<i>G. trichas</i>	I, R?	c	0,98	0,58	0,14	g	0,19	-0,36	-	2,34	6,86
<i>G. poliocephala</i>	R	c	1,15	0,42	0,20	g	0,22	-0,06	-	2,67	6,04
<i>W. pusilla</i>	I	a	0,91	0,60	0,07	rd	0,12	-0,56	0,90	1,89	6,84
<i>C. rubrifrons</i>	I	a	0,88	0,52	0,02	rc	0,13	-0,68	-	2,50	6,80
<i>M. miniatus</i>	R	a	1,14	0,37	0,15	g	0,13	-0,25	1,83	1,94	6,24
<i>B. belli</i>	R	c	1,00	0,39	0,11	g	0,19	-0,12	1,93	2,18	5,80
<i>I. virens</i>	I	c	1,05	0,52	0,19	g	0,32	-0,32	-	1,78	6,31
<i>G. venustus</i>	R	c	1,14	0,34	0,15	g	0,19	-0,07	-	1,80	5,89
<i>P. erythrocephala</i>	R	a	0,94	0,41	0,05	rd	0,27	-0,33	1,68	2,51	6,15
<i>V. jacarina</i>	R	c	0,89	0,55	0,16	g	0,18	-0,11	-	2,75	6,09
<i>D. baritula</i>	R	c	0,82	0,47	0,02	rc	0,15	-0,24	1,66	2,44	6,25
<i>A. pileatus</i>	R	c	1,10	0,36	0,12	g	0,33	-0,02	2,26	2,54	5,89
<i>A. virenticeps</i>	R	c	1,07	0,41	0,21	g	0,45	0,14	2,72	2,21	5,19
<i>A. rufivirgatus</i>	R	c	0,88	0,41	0,11	g	0,35	0,16	-	3,50	6,11
<i>M. kieneri</i>	R	c	0,94	0,36	-	-	0,49	-	-	-	-
<i>P. ocai</i>	R	c	1,16	0,40	0,11	g	0,63	0,02	-	2,58	5,52
<i>A. ruficauda</i>	R	c	1,22	0,34	0,29	g	0,41	-0,09	-	2,75	6,09
<i>M. lincolni</i>	I	c	0,94	0,54	0,11	g	0,26	-0,35	1,22	2,29	6,95
<i>S. coeruleescens</i>	R	a	0,98	0,50	0,12	g	0,49	-0,04	-	2,67	5,88
<i>P. melanocephalus</i>	R, I	a	0,80	0,50	0,07	rd	0,47	-0,77	0,45	2,00	7,38
<i>C. parellina</i>	R	c	0,82	0,55	0,05	rd	0,24	-0,11	-	2,38	5,84
<i>P. leclancherii</i>	R	c	0,81	0,49	0,03	rd	0,21	-0,20	-	2,69	6,03
<i>P. versicolor</i>	I	c	0,84	0,62	0,06	rd	0,20	-0,63	1,35	2,66	6,50
<i>P. ciris</i>	I	c	0,80	0,61	0,01	rc	0,23	-0,59	-	2,64	7,07
<i>I. cucullatus</i>	I	a	1,07	0,38	0,19	g	0,30	-0,37	1,40	2,66	7,50
<i>I. pustulatus</i>	R	a	0,94	0,40	0,12	g	0,39	-0,25	-	2,50	6,00
<i>I. graduacauda</i>	R	a	1,04	0,34	0,29	g	0,45	-0,24	-	2,32	6,08
<i>C. notata</i>	R	a	0,63	0,59	-0,13	a	0,17	-1,04	0,11	1,76	7,77

Tamaño

El tamaño es un concepto relacionado con nuestra percepción del volumen de los cuerpos, por lo que depende tanto del observador como del propio objeto y de su contexto, es decir, del fondo, la luz, el color, los objetos cercanos, etc. (Pinillos, 1986). El volumen de un objeto está, a su vez, directamente relacionado con su masa a través de la densidad. Las aves tienen la capacidad de aumentar su tamaño mediante el incremento de la longitud de sus plumas, manteniendo, por lo tanto, su volumen casi constante. Esto puede ponerse de manifiesto al comparar aves de dimensiones semejantes (tabla 33).

Tabla 33. Masa y longitud del ala y de la cola de tres especies capturadas en el área de estudio con una longitud de ala similar. La longitud del brazo y de la cola (estructuras esencialmente bidimensionales y muy ligeras) de *Nyctidromus albigollis* son proporcionalmente mayores que las de las otras dos especies, de ahí que su masa sea muy inferior. Los rangos de longitudes de la cola se han tomado de Pyle (1997).

	n	Ala	Cola	Masa
<i>Zenaida asiatica</i>	2	156,5±0,71	85-132	144,0±9,19
<i>Nyctidromus albigollis</i>	12	154,1±4,56	128-180	61,5±4,32
<i>Ceryle alcyon</i>	1	156,5	81-97	155,5

La variación en el tamaño tiene importantes consecuencias ecológicas (Peters, 1986) y, por ejemplo, se asocia a estrategias como la dominancia (Brown & Maurer, 1986) y la competencia intrasexual (Barnard, 2003); no solamente se utiliza para testar hipótesis sobre variación geográfica (Murphy 1985) y dimorfismo sexual (Rising, 1987) sino también para controlar el posible efecto del tamaño en numerosos análisis de comparación de medias (Senar et al., 2002; este trabajo). Por analogía con otros organismos como, por ejemplo, los reptiles (Williams & Rand, 1977; Wymann & Whiting, 2003), es probable que en las aves el tamaño también desempeñe un papel en el reconocimiento entre especies y sexos (Andersson, 1994) e incluso individuos.

La medición del tamaño se realiza mediante una aproximación multivariante (Rising & Somers, 1989; Freeman & Jackson, 1990). Sin embargo, este procedimiento obliga a medir numerosas estructuras esqueléticas del ave cuya toma *in vivo* o bien es inviable o bien ocasiona errores de medida excesivos (Lougheed et

al., 1991) que se traducen en errores de tipo II inaceptables (ver "Consideraciones sobre los análisis"), por lo que en la práctica se realiza mediante una aproximación univariante. Según Rising & Somers (1989), el tibio-tarso es el mejor estimador intraespecífico del tamaño aunque cualquier otro hueso largo de la pata posee igual capacidad predictora. Sorprendentemente, el tarso-metatarso es mejor predictor del tamaño que la propia masa debido a que esta varía con el sexo, la hora del día, la muda, etc. (ver "Morfometría esquelética y masa"), de modo que su coeficiente de variación es mucho mayor que el del tarso-metatarso. No obstante, las variaciones intraespecíficas en la longitud del tarso-metatarso no se deben solamente a diferencias en el tamaño entre individuos sino que se sabe que pueden ser una respuesta a presiones selectivas diversificadoras (Senar et al., 2006).

Por otra parte, tal y como se comenta en "Aspecto externo" y "Morfometría esquelética y masa", el tarso-metatarso guarda una correlación interespecífica moderada con la masa ($r^2 = 0,56$ para las 76 especies estudiadas) debido a que su longitud está determinada por la función que desempeña. Así pues, la masa resulta ser el mejor predictor del tamaño cuando se desea comparar un conjunto de especies heterogéneo como, por ejemplo, el de una comunidad. Con todo, es recomendable controlar los factores de variación conocidos que mayor influencia puedan tener (por ejemplo, la hora del día) y comparar individuos en la misma fase de su ciclo anual puesto que las interacciones dependientes del sexo y de la edad pueden ser demasiado complejas (hay que recordar que los individuos que están mudando primarias o las hembras grávidas aumentan sustancialmente su masa).

En este apartado se comentan las variaciones en el tamaño asociadas a la población, la edad y el sexo. Sin embargo, existen factores adicionales que influyen de forma compleja en el tamaño como, por ejemplo, la latitud y el clima predichos por la regla de Bergmann (Graves, 1991); la nutrición durante el crecimiento; el tamaño y número de la puesta (primera, segunda, etc.), así como el orden de eclosión entre los hermanos. Todos estos factores pueden determinar tanto el tiempo que puede tardar el ave en alcanzar su tamaño definitivo como el propio tamaño (Ricklefs, 1968).

Variaciones poblacionales

Las poblaciones de una misma especie difieren tanto en su historia como en las condiciones ecológicas actuales. Las presiones selectivas a las que han estado sometidas y las que operan en el presente se traducen en una divergencia genética que no tiene por qué verse reflejada en forma de diferencias morfológicas externas (Zink, 2004), aunque es frecuente que así sea. Una de las maneras en que se expresa esta divergencia es el tamaño.

Poblaciones de una especie, incluso aquellas que están muy próximas entre sí y entre las que se da flujo génico, pueden divergir morfológicamente (Garant et al., 2005) si las fuerzas selectivas que actúan sobre ellas durante el periodo en que están en contacto y el resto del año difieren entre sí y, además, el periodo en que no están en contacto es suficientemente largo (Senar et al., 2006).

Los sitios de muestreo de Las Joyas y el río Ayuquila están separados unos 20 km en línea recta pero comparten un número muy reducido de paseriformes nidificantes, únicamente tres entre las especies estudiadas: *P. aglaiae*, *T. felix* y *M. caerulescens*. Por lo menos, esta última se sospecha que realiza movimientos entre estas dos zonas, ya que su número de capturas en el Ayuquila

la aumenta en gran medida entre noviembre y marzo (fig. 48).

La comparación del ala y de la masa entre los sitios de muestreo sugiere una posible divergencia entre poblaciones (tabla 34). Sin embargo, el reducido tamaño muestral para los diversos descriptores biométricos por clase de edad y sexo ha impedido controlar el efecto del sexo, de la hora y del periodo del año sobre la masa y, en el caso de *P. aglaiae*, también de la edad.

El estatus migratorio es otro determinante poblacional del tamaño. Las aves de poblaciones sedentarias son mayores que las de poblaciones migratorias (Wikelski et al., 2003), efecto que se explica por la optimización de la masa en relación a las necesidades energéticas impuestas por el vuelo de largo recorrido. Este efecto podría entrar en competencia con el efecto latitudinal puesto que, en principio, tanto la distancia recorrida en la migración como el tamaño aumentan con la latitud. Así pues, cabría esperar que en las poblaciones reproductoras parcialmente migratorias los individuos residentes fueran los de mayor tamaño, aunque, nuevamente, esta predicción se ve complicada por factores intrínsecos, como la condición física o la dominancia, y extrínsecos, como la disponibilidad de alimento (Boyle, 2008).

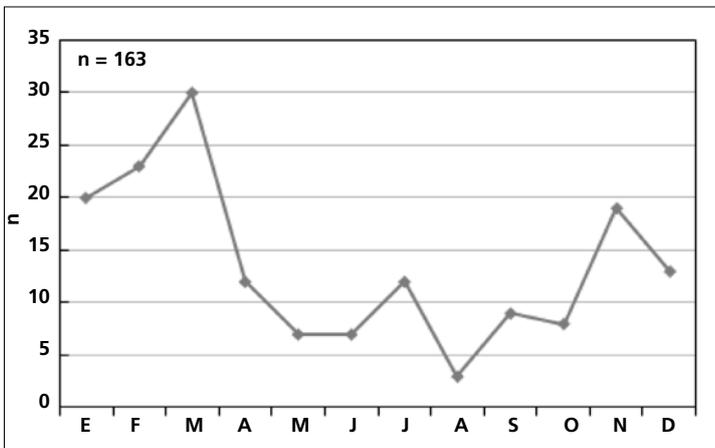


Figura 48. Número de primeras capturas mensuales de *M. caerulescens* en el río Ayuquila. El esfuerzo y el horario (las seis primeras horas del día) de muestreo entre meses es constante.

Tabla 34. Media y desviación estándar del ala y la masa de tres especies que nidifican tanto en Las Joyas como en el río Ayuquila y resultado de la t de Student. Se ha supuesto que en Las Joyas no hay inmigración de estas especies y se ha tomado toda la muestra disponible; para el Ayuquila se ha tomado sólo la muestra disponible para el periodo reproductivo. El análisis para *P. aglaiae* se ha realizado con toda la muestra, para *T. felix* se han eliminado las aves que no han concluido la muda posjuvenil y para *M. caerulescens* sólo se han analizado los adultos.

		Ayuquila		Las Joyas		t	p
		n	$\bar{x} \pm de$	n	$\bar{x} \pm de$		
<i>P. aglaiae</i>	ala	79	88,04 ± 2,67	18	88,89 ± 2,73	1,44	0,16
	masa	93	29,75 ± 2,28	16	27,35 ± 2,32	-3,83	<0,01
<i>T. felix</i>	ala	51	55,23 ± 2,67	129	54,73 ± 2,35	1,23	0,22
	masa	50	14,46 ± 1,38	121	13,88 ± 1,30	2,60	0,01
<i>M. caerulescens</i>	ala	11	109,50 ± 3,69	398	106,65 ± 4,85	-1,93	0,05
	masa	20	63,64 ± 5,11	577	61,83 ± 5,11	-1,56	0,12

Entre las especies estudiadas, *T. aedon* es un 21% más ligero que *T. brunneicollis* (hay que recordar que la AOU considera que son conespecíficos).

Variaciones dependientes de la edad

Los principales patrones relacionados con el dimorfismo entre edades que surgen de la descripción morfométrica de las especies estudiadas indican que:

- Los adultos poseen elementos no esqueléticos significativamente mayores que los inmaduros (tabla 35).
- Los adultos también suelen poseer elementos esqueléticos mayores aunque sólo ocasionalmente (tabla 35).
- Los adultos son más pesados que los inmaduros.

En "Morfometría esquelética y masa" y "Morfometría alar y caudal" se ha comentado ya el efecto de la edad sobre cada uno de los descriptores por separado.

El que los elementos esqueléticos entre clases de edad suelen ser diferentes sugiere la existencia de una

selección negativa sobre los inmaduros, que se desvían de los valores que presentan los adultos (Grant & Grant, 1995).

La inferior masa de los inmaduros podría tener tres explicaciones no excluyentes entre sí: es una estrategia adaptativa para no incrementar la carga alar; es un efecto de su inferior posición jerárquica y, por tanto, de un acceso más limitado al alimento, y es una consecuencia directa de su menor tamaño.

Variaciones dependientes del sexo

Los tres principales patrones relacionados con el dimorfismo sexual que surgen de la descripción morfométrica de las especies estudiadas indican que:

- Los machos poseen elementos no esqueléticos mayores que las hembras.
- Las hembras no son meras versiones de los machos a menor escala, sino que las proporciones de los diversos elementos anatómicos difieren. En general, esta variación es mayor en el elemento no esquelético (tabla 36; ver tabla 17).

Tabla 35. Coeficientes de dimorfismo entre edades (adultos:inmaduros) de ocho descriptores morfométricos en dos parejas de especies residentes para las que $n \geq 10$ (Parulidae y Turdidae). Las dos últimas filas sintetizan el dimorfismo promedio para los descriptores no esqueléticos (ala, p8 y cola) y esqueléticos (pico y tarso).

	<i>B. belli</i>	<i>M. miniatus</i>	<i>C. occidentalis</i>	<i>T. assimilis</i>
ala	1,05	1,03	1,06	1,04
p8	1,05	1,03	1,05	1,06
cola	1,06	1,00	1,08	1,06
picoc	0,98	1,00	1,01	0,98
picon	0,97	0,99	1,00	1,02
picoan	1,01	0,97	1,00	0,99
picoal	1,01	0,99	1,02	1,02
tarso	1,00	1,00	1,00	1,01
masa	1,05	1,00	1,02	1,04
Elemento no esquelético (%)	5,3	2,0	6,3	5,3
Elemento esquelético (%)	1,7	1,0	1,0	1,6

Tabla 36. Coeficientes de dimorfismo sexual (machos:hembras) de ocho descriptores morfométricos en dos parejas de especies monocromáticas residentes (Parulidae y Turdidae). Las dos últimas filas sintetizan el dimorfismo promedio para los descriptores no esqueléticos (ala, p8 y cola) y esqueléticos (pico y tarso). Cuando menos en estas cuatro especies, el dimorfismo inverso en el elemento esquelético es debido a la anchura del pico.

	<i>B. belli</i>	<i>M. miniatus</i>	<i>C. occidentalis</i>	<i>T. assimilis</i>
ala	1,06	1,06	1,06	1,03
p8	1,05	1,06	1,06	1,03
cola	1,02	1,04	1,07	1,01
picoc	1,00	1,00	1,01	1,01
picon	1,00	1,00	0,98	1,00
picoan	0,95	0,97	0,97	0,94
picoal	1,01	0,98	1,02	1,00
tarso	1,02	0,99	1,04	1,01
Elemento no esquelético (%)	4,3	5,3	6,3	2,3
Elemento esquelético (%)	1,6	1,2	2,4	1,6

- El pico de las hembras tiene una forma distinta y, con frecuencia, es más ancho que el de los machos.

Esta variación en las proporciones podría ser una característica utilizada en el reconocimiento entre sexos, tal como ocurre en la especie humana (Gratiot-Alphan-déry & Zazzo, 1982). Además, algunos de los coeficientes de dimorfismo sexual en humanos son de un orden de magnitud semejante al de las 76 paseriformes tratadas. Por ejemplo, la estatura media mexicana, aunque varía mucho con el origen, la generación y la zona geográfica, se ha estimado recientemente en 153,7 cm para las mujeres de 20 a 49 años y en 165,7 cm para los hombres de 20 años o más (SSA, 2006). Según un informe técnico realizado por el Hospital Vall d'Hebron en 2002 (<http://www.elpais.com/articulo/sociedad/altu->

ra/circunstancias/elpporsoc/20060731elpepisoc_2/Tes), la estatura media española a los 18 años de edad es de aproximadamente 173 cm en los hombres y de 164 cm para las mujeres. Los coeficientes de dimorfismo sexual que se obtienen son de 1,08 y 1,05, respectivamente.

Como ya se ha mencionado, el tamaño puede cuantificarse mediante un análisis multivariante como el de componentes principales (ACP). La primera componente está positivamente correlacionada con el tamaño. Este enfoque puede resultar especialmente útil para revelar individuos fronterizos o atípicos en especies monocromáticas (fig. 49). Entre las especies monocromáticas tratadas, tres poseen un tamaño muestral suficiente como para realizar este tipo de análisis: *T. sinaloa*, *C. occidentalis* y *M. miniatus* (figs. 49-51).

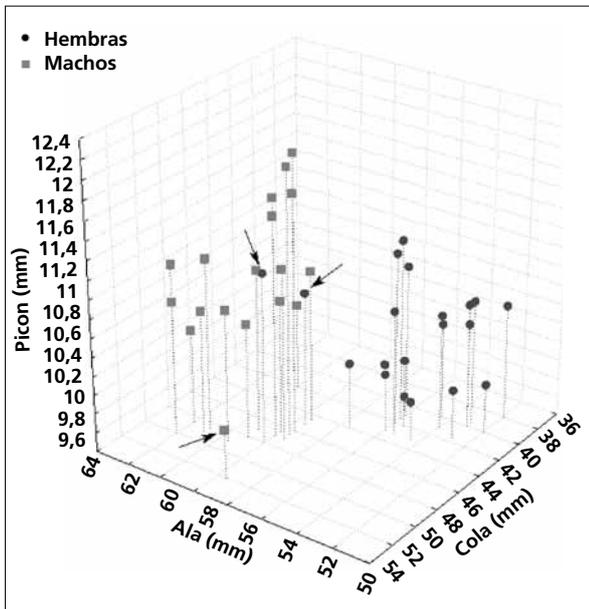


Figura 49. Gráfico de dispersión y resultado del ACP para *T. sinaloa*. La variabilidad explicada por los dos primeros componentes es del 91,19%. Las flechas indican dos hembras fronterizas y un macho atípico (posiblemente un artefacto debido a errores de medida).

	cp1	cp2
ala	-0,940	0,185
cola	-0,914	-0,269
picon	-0,576	0,814
tarso	-0,909	-0,054

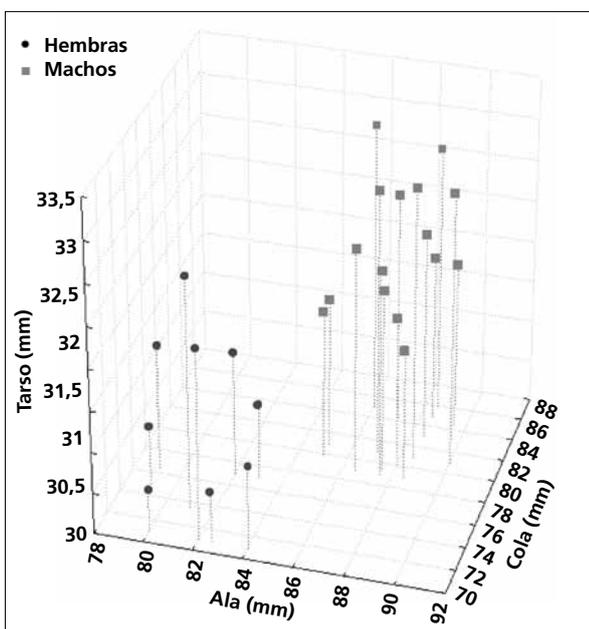
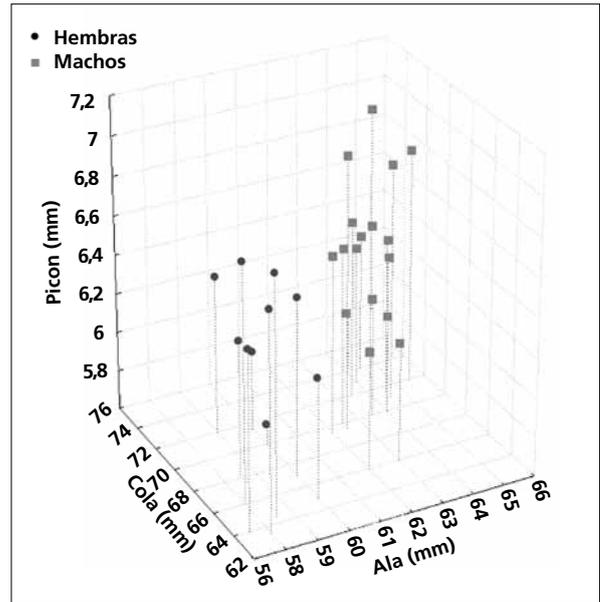


Figura 50. Gráfico de dispersión y resultado del ACP para *C. occidentalis*. La variabilidad explicada por los dos primeros componentes es del 83,78%.

	cp1	cp2
ala	0,915	0,089
cola	0,894	-0,064
picon	0,199	0,968
tarso	0,809	-0,267

Figura 51. Gráfico de dispersión y resultado del ACP para *M. miniatus*. La cp1 pone de relieve el pequeño peso relativo que tienen los elementos esqueléticos en el tamaño; el tarso, de hecho, está inversamente relacionado con los elementos no esqueléticos. La variabilidad explicada por los dos primeros componentes es del 73,08%.

	cp1	cp2
ala	-0,887	0,255
cola	-0,924	0,063
picon	0,054	0,810
tarso	0,377	0,642



Estructuras sexuales externas

El aparato genital de las passeriformes es interno y se halla en la cavidad abdominal (Proctor & Lynch, 1993), aunque durante la época reproductiva desarrollan unas estructuras especiales externas: el parche de incubación y la protuberancia cloacal. En la mayoría de especies estudiadas el pico de desarrollo del parche de incubación se da entre mayo y julio y el de la protuberancia cloacal se extiende desde abril hasta agosto (*D. baritula* muestra una recrudescencia del desarrollo de estructuras sexuales en enero-marzo, ver ficha). Sin embargo, las poblaciones parecen adaptarse a la temporada de lluvias (probablemente, al pico de productividad asociado), por lo que las aves en Cuixmala, en consonancia con el régimen de lluvias más restringido, presentan temporadas de reproducción más tardías y cortas (tabla 37, ver "Medio físico").

Tabla 37. Media, desviación estándar y (moda) del inicio y duración de las temporadas de reproducción de las especies para las que se posee esta información en Las Joyas (n = 20) y Cuixmala (n = 4). Se han transformado los meses en su número ordinal desde enero a diciembre. El inicio es significativamente más temprano en Las Joyas ($Z = 2,87$; $p = 0,004$) aunque no la duración, posiblemente debido al pequeño tamaño muestral para Cuixmala. Debido a esta última razón, tampoco se han podido realizar comparaciones intraespecíficas entre sitios.

Sitio	Duración (meses)	Inicio (mes)
Cuixmala	3,25 ± 1,26 (3)	6,50 ± 0,70 (6)
Las Joyas	3,30 ± 0,73 (4)	4,80 ± 0,58 (5)

Parche de incubación

En las passeriformes, la placa incubadora o parche de incubación es una especialización temporal del apterio ventral que desarrollan las hembras durante la época reproductiva (Proctor & Lynch, 1993; fig. 52). También los machos de un reducido número de especies la presentan, aunque su grado de desarrollo varía en función de su implicación en la incubación; por ejemplo, los machos de *Hirundo rustica* pueden presentar placa o no (Ball, 1983), mientras que todos los machos de *Chamaea fasciata* la poseen siempre (Poole, 2005) y alcanza un grado de desarrollo equivalente al de las hembras (Pyle, 1997).

El parche de incubación optimiza la transferencia de calor a los huevos (Turner, 1997) así como a los pollos mientras estos no son capaces de regular su temperatura corporal. Se debe tener presente que las plumas constituyen el aislante térmico más eficiente entre los vertebrados (Schmidt-Nielsen, 1997) y que los machos que incuban pero que no desarrollan placa, aunque reducen la velocidad con que se enfrían los huevos, no mantienen la temperatura óptima de los mismos (Voss et al., 2008). Esto explica el que sean las hembras las que incuban durante las horas más frías y, en particular, por la noche (Bailey, 1952). Así pues, la incubación por parte de los machos muy probablemente ayuda



Figura 52. Parche de incubación de una hembra de *H. leucophrys* capturada el 26 VII 05. La formación del edema indica que se halla en la etapa II del desarrollo de esta estructura (ver texto).

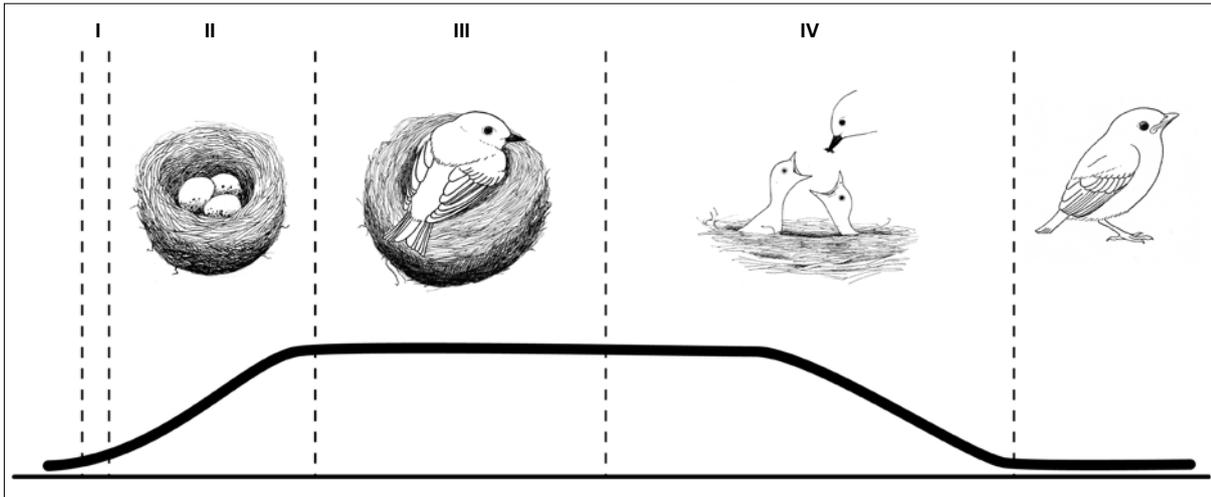


Figura 53. Relación entre el desarrollo de la placa incubadora y la reproducción (modificado de Bailey, 1952). La curva indica la evolución de la placa a lo largo del ciclo: I. Pérdida de plumas en el apterio ventral; II. Vascularización y formación del edema; III. Máximo desarrollo de la placa; IV. Fase de regresión de la placa. La recuperación de los folículos se difiere hasta la muda posnupcial.

a que las hembras puedan alimentarse durante más tiempo mientras abandonan el nido sin peligro de perder la puesta y aumentando, por lo tanto, su propio rendimiento reproductivo (Voss et al., 2008).

El desarrollo del parche de incubación está asociado a la reproducción (fig. 53) y a los cambios hormonales correspondientes. Consta de cuatro etapas según Bailey (1952):

- Pérdida de las plumas del apterio ventral. Desde el margen anterior del pecho hasta la cloaca y lateralmente hasta ambos márgenes de los tractos ventrales. Tiene lugar pocos días (habitualmente uno o dos) antes de la puesta del primer huevo y se completa en 24 horas.
- Vascularización de la dermis del apterio ventral. Da lugar a un incremento del número y tamaño de los capilares, se pierden las papilas de las plumas, comienza a formarse un edema y a engrosarse la epidermis. Esta etapa concluye con la puesta del último huevo.
- Edema del apterio ventral. Está asociado a la atrofia y desaparición de la musculatura dérmica y a un aumento del número de estratos que componen la epidermis. Se prolonga a lo largo de toda la incubación y parte del empoillamiento.
- Regresión de la placa. Se inicia con la desaparición del edema, aproximadamente cuando los pollos tienen cuatro o cinco días, y a continuación se produce una progresiva normalización de la vascularización, que se alcanza aproximadamente cuando los pollos abandonan el nido.

En caso de que haya una puesta posterior, las etapas 2 a 4 se repiten. La recuperación de las plumas no se produce hasta la muda posnupcial.

Pueden darse variaciones de este esquema, que se basa en la descripción de *Zonotrichia leucophrys*. Así,

por ejemplo, Lloyd (1965) describe que en *Sturnus vulgaris* la vascularización ya se inicia un mes antes de la puesta.

El desarrollo del parche de incubación está controlado por dos hormonas sexuales: el estradiol, que regula la vascularización y la pérdida local de plumas, y la prolactina, que regula la formación del edema (Bailey, 1952).

Las reglas discriminantes basadas en descriptores morfométricos y/o el empleo de la presencia de estructuras sexuales externas son dos técnicas que permiten sexar a las aves monocromáticas en condiciones de campo. Sin embargo, su poder de clasificación es limitado: por ejemplo, la ausencia de parche de incubación en el pico reproductivo no es condición suficiente para afirmar que un individuo no es una hembra, ya que podría tratarse de una hembra fértil pero que no se ha apareado o de una hembra estéril. Tampoco proporcionan una total fiabilidad: el sexado de un individuo cuya longitud de ala se sitúa dentro del intervalo de confianza del 95%, para los machos tiene un 5% de incertidumbre. Sólo se puede lograr una total fiabilidad *in vivo* mediante técnicas intrusivas como la laparoscopia (Richner, 1989) o a partir de análisis moleculares (Griffiths et al., 1998).

Así pues, la presencia de parche de incubación es un carácter que permite sexar durante la época de cría aunque hay que tener presentes varias posibles fuentes de error:

- La presencia de parche de incubación en los machos (por ejemplo, *Chamaea fasciata*). En este estudio no se ha encontrado ningún caso en que los machos desarrollen placa incubadora.
- Las posibles deficiencias congénitas que impiden el desarrollo de placa. No se ha encontrado información.
- La senescencia reproductiva. Es un aspecto del ciclo biológico de las paseriformes muy mal co-



Figura 54. Protuberancia cloacal de un macho de *M. miniatus* capturado el 9 VI 07.

nocido por la dificultad de su estudio. Está relacionada con el balance entre el coste de la reproducción y de la supervivencia (Ricklefs, 1973; Promislow et al., 1994) y en el caso de las hembras permite formular dos predicciones: una disminución de la fecundidad al alcanzar una edad avanzada (Bennett & Owens, 2002) y un aumento de la inversión en la reproducción en la etapa final de la vida (Williams, 1966; Velando et al., 2006).

La senescencia reproductiva es conocida en aves no paseriformes cautivas en zoos, observándose que diferentes órdenes muestran patrones de senescencia distintos (Scheuerlein & Ricklefs, 2006). Perrins & Moss (1974) y Dhondt (1985) encontraron evidencias de que la eficiencia reproductiva de *Parus major* se reducía al alcanzar la edad de cinco años. Sin embargo, la senescencia reproductiva podría, como en los humanos, afectar de forma diferente a machos y hembras (Reid et al., 2003). La senescencia, además de reflejar un descenso en la fecundidad, también se asocia a la reducción de la supervivencia dependiente de la edad (Bronikowski & Promislow, 2005). La tasa de senescencia aumenta con la latitud y también es mayor en especies residentes que en migratorias (Møller, 2007), y dentro de las especies migratorias disminuye con la distancia recorrida (Møller, 2007), por lo que parece estar más fuertemente asociada a factores de mortalidad abióticos (climáticos, sobre todo; Newton, 1998), que son más comunes en latitudes elevadas, que con factores bióticos (por ejemplo, parásitos; Martin, 2004).

En este estudio, una hembra de *D. baritula* presentaba parche de incubación cuando fue recapturada a la edad de 11 años. Este dato da

idea de la extensión que puede tener la vida reproductora de una paseriforme neotropical de tan pequeño tamaño y, de hecho, sugiere la ausencia de senescencia reproductiva en esta especie (Botkin & Miller, 1974; Finch & Austad, 2001), en contra de la predicción de Bennett & Owens (2002) según la cual las especies de pequeño tamaño y elevada tasa de mortalidad instantánea son las que experimentan una senescencia reproductiva más rápida.

- La exclusión de la reproducción. Puede ser debida a una competencia por la limitación de territorios o por una *sex ratio* que se desvía fuertemente de la proporción 1:1. Parece poco probable que afecte a las hembras en las paseriformes.

Protuberancia cloacal

En las paseriformes, la protuberancia cloacal es una protrusión de la región cloacal que desarrollan los machos durante la época reproductiva como resultado del crecimiento de las vesículas seminales (Salt, 1954; fig. 54). El máximo desarrollo de la protuberancia cloacal en los machos de *Tachycinetta thalassina* coincide con el periodo de puesta de sus parejas y declina con el del empollamiento (fases II y IV del desarrollo del parche de incubación; fig. 53), coincidiendo con la gradual reducción de oportunidades para reproducirse (Lombardo, 2001). Según Quay (1986), este crecimiento no está claramente correlacionado con el de los testículos y, por tanto, no es un buen indicador del estado reproductivo del individuo. Por el contrario, Sax & Hoi (1998) muestran que los machos de *Panurus biarmicus* sin aparear no desarrollan protuberancia cloacal y que existe una elevada correlación entre su desarrollo y la condición reproductiva.

Estas conclusiones opuestas indican que se trata de un carácter que varía de forma específica.

También las hembras de un escaso número de especies presentan protuberancia cloacal (aunque muy diferente histológicamente), y en *Prunella collaris* actúa como una señal de estímulo dirigida a los machos cuando las hembras solicitan la cópula (Chiba & Nakamura, 2002). Nuevamente, *Chamaea fasciata* constituye el único caso descrito entre las paseriformes mexicanas (Poole, 2005); la protuberancia de las hembras alcanza un grado de desarrollo equivalente al de los machos (Pyle, 1997).

Las vesículas seminales actúan a modo de depósito donde se almacena, madura y ayuda a ser expulsado el semen en las paseriformes (Wolfson, 1954; Lake, 1981). No obstante, la ausencia de protuberancia cloacal en muchas especies (la situación predominante en el Occidente de México, como en seguida se comentará) pone de manifiesto que no es una estructura imprescindible para realizar estas funciones, lo que obliga a plantearse si la ausencia de protuberancia se debe a que las vesículas seminales no alcanzan el mismo grado de desarrollo y si guarda relación con el tamaño de los testículos e, indirectamente, con el sistema social de reproducción.

Una de las adaptaciones de los machos a la competencia espermática es el aumento del tamaño de los testículos, puesto que los testículos de mayor tamaño producen eyaculaciones de mayor volumen y con mayor concentración de esperma (Møller, 1988b). De acuerdo con la hipótesis de la competencia espermática (que se produce cuando una hembra es inseminada por más de un macho en cada ocasión que nidifica), la calidad y frecuencia de la eyaculación están relacionadas con el sistema social de reproducción (Birkhead, 1998). Así, las especies polígamas, que crían colonialmente, aquellas que tienen un mayor tamaño de puesta o aquellas en que los machos no alimentan a su descendencia poseen mayores testículos (Pitcher et al., 2005); en cambio, las especies monógamas con menos cópulas extramaritales y, por tanto, escasa competencia espermática, tienden a tener testículos más pequeños (Møller & Briskie, 1995).

La protuberancia cloacal también puede actuar como órgano fálico, como se ha demostrado en *Prunella modularis* (Birkhead et al., 1991) y *Panurus biarmicus* (Sax & Hoi, 1998). En esta especie la protuberancia cloacal involucrena y vuelve a desarrollarse con cada nueva puesta; no obstante, esta regresión nunca se ha observado en las especies estudiadas y probablemente su desarrollo y evolución estacional sigue un patrón semejante al descrito para *Prunella collaris* por Nakamura (1990): unas seis semanas antes de que tengan lugar las cópulas la región cloacal se hincha progresivamente hasta alcanzar su máximo tamaño coincidiendo con el inicio de las cópulas y se mantiene a lo largo del periodo reproductivo de las hembras.

Probablemente, la regresión de la protuberancia esté relacionada con las expectativas reproductivas de la temporada y con la condición física. Tres posibles contingencias determinarían la regresión:

- Tras una o dos nidadas exitosas un macho puede decidir no continuar invirtiendo más recursos en la reproducción a pesar de tener hembras reproductivas disponibles.
- Tras algunas semanas de intentos fracasados por conseguir fecundar a alguna hembra, un macho cuya condición física es precaria puede decidir primar la inversión de recursos en la supervivencia y no en la reproducción.
- Tras un inicio tardío de la temporada reproductiva, un macho puede decidir maximizar su inversión en la fase tardía del periodo fértil de las hembras para, de esta forma, poder minimizar la competencia con otros machos posiblemente más dominantes. Esta podría ser una estrategia seguida principalmente por los inmaduros.

En cualquier caso, la regresión de la protuberancia parece estar correlacionada con el inicio de la muda posnupcial. En *B. belli* se ha observado que entre la primera pñntada en que se detecta el primer macho mudando primarias (la 35, que se inicia el 4 de junio) y la última en que se detecta un macho con protuberancia cloacal (la 42, que se inicia el 29 de julio) se obtiene una $r^2 = 0,62$ ($p < 0,05$; $n = 85$).

A pesar de que Quay (1986) advierte sobre el uso de la protuberancia cloacal como indicador de la condición reproductiva, las evidencias muestran que todos los machos que la han desarrollado poseen testículos agrandados. Así pues, la presencia de protuberancia cloacal puede emplearse como un carácter que permite sexar durante la época de cría aunque hay que tener presentes varias posibles fuentes de error:

- Los machos de muchas especies no desarrollan protuberancia cloacal.

Este es un carácter que aparentemente muestra una variación máxima entre familias (tabla 38). Sin embargo, dentro de algunas de ellas también se da una gran variación y presentan todo el espectro de estadios desde la ausencia en el 100% de los machos hasta la presencia de una protuberancia bien desarrollada en casi el 100% de los machos. Entre las estudiadas, esta variación se observa en las familias Vireonidae y Troglodytidae: *V. brevipennis* y *H. leucophrys* no desarrollan protuberancia; un reducido porcentaje de machos de *V. hypochryseus*, *T. brunneicollis*, *T. sinaloa* y *T. felix* llegan a presentarla; las especies migratorias de larga distancia la desarrollan plenamente (incluyendo *V. flavoviridis*, aunque es pequeña y no supera puntuaciones de $PC = 2$).

La comparación directa entre dos especies hermanas como *T. aedon* y *T. brunneicollis* indica que es la especie migratoria de la pareja la única

que desarrolla protuberancia cloacal. Sería interesante confirmar si se trata de un patrón general comprobándolo en otras especies muy cercanas que constituyen un binomio residente-migrante como por ejemplo *V. leucophrys* y *V. gilvus*. Este patrón podría incluso darse de modo intraespecífico: según Pyle (1997), en especies de la familia Tyrannidae que se encuentran tanto en Estados Unidos como en el Occidente de México (por ejemplo, *M. tuberculifer* y *P. sulphuratus*), las poblaciones de Estados Unidos desarrollan una protuberancia reducida, mientras que las del Occidente de México no.

- La presencia de protuberancia cloacal en las hembras (por ejemplo, *Chamaea fasciata*). En el presente estudio no se ha encontrado ninguna especie cuyas hembras desarrollen protuberancia cloacal.
- Las posibles deficiencias congénitas que impiden el desarrollo de protuberancia. No se ha encontrado información.
- La senescencia reproductiva. En *Prunella modularis* se sabe que los machos con siete años de edad o más no se vuelven a aparear, mantienen pequeños territorios y se alimentan solos a lo largo de la temporada de cría (Davies, 1992).
- La exclusión de la reproducción. Hoi (1989) muestra que *Panurus biarmicus* presenta una ratio de machos a hembras de 2:1 y que esto determina un elevado porcentaje de machos no apareados durante la época de cría. Probablemente este es el caso de la mayoría de especies residentes ya que durante el pico reproductivo suele haber más de un 20% de individuos que no desarrolla estructuras reproductoras externas. De nuevo

parece que este es un carácter que muestra una variación máxima entre familias: las especies de la familia Turdidae muestran valores superiores al 90% de individuos con estructuras sexuales externas (*T. assimilis* alcanza el 99%), mientras que las especies de la familia Emberizidae no suelen rebasar el 75% (sólo un 31% en *P. ocai*).

La exclusión de la reproducción podría deberse a sesgos en la proporción de sexos y a la limitación de territorios y/o del sustrato necesario para construir el nido, pero también a la condición física y/o jerárquica del individuo; así, los machos inmaduros serían el grupo de edad con un mayor porcentaje de exclusión debido a la competencia con los machos adultos más dominantes y con territorios ya establecidos. La comparación de la frecuencia de individuos inmaduros y adultos que presentan protuberancia durante el pico reproductivo podría ser útil para determinar si este carácter actúa como indicador de la condición reproductiva. Por ejemplo, durante los dos picos reproductivos de 2005, 14 de los 15 machos adultos de *D. baritula* la desarrollaron, mientras que sólo uno de tres machos inmaduros lo hicieron ($\chi^2 = 3,54$; $p = 0,06$).

Las restantes especies estudiadas o bien son monocromáticas o bien no reúnen una muestra suficiente como para ser analizada. La comparación de la presencia de estructuras reproductoras externas durante el pico reproductivo de 2005 entre adultos e inmaduros para cuatro especies monocromáticas sugiere que la protuberancia cloacal podría actuar como un indicador de la condición reproductiva (tabla 39).

Tabla 38. Grado de desarrollo de la protuberancia cloacal (PC) entre las familias estudiadas. * La familia Vireonidae cuenta con especies que desarrollan protuberancia cloacal (las migratorias), otras en las que sólo una fracción de los machos la desarrollan y otras en las que no se ha detectado.

Con PC	Sin PC	H PC
Sylviidae	Dendrocolaptidae	*Vireonidae
Turdidae	Tyrannidae	Troglodytidae
Parulidae	Icteridae	Mimidae
Thraupidae		Cardinalidae
Emberizidae		<i>P. aglaiae</i>
Fringillidae		

Tabla 39. Frecuencias por clase de edad en la presencia de estructuras reproductoras externas (n) para cuatro especies monocromáticas que desarrollan protuberancia cloacal. Se desconoce la proporción de sexos en la muestra. Datos para el pico reproductivo de 2005 (el periodo en que se da el pico varía con la especie; ver fichas).

Especie	Inmaduros% (n)	Adultos% (n)	χ^2 ; p
<i>B. belli</i>	0 (3)	62 (8)	1,68; 0,20
<i>M. miniatus</i>	100 (4)	93 (15)	0,01; 0,93
<i>A. virenticeps</i>	0 (10)	81 (16)	6,72; 0,01
<i>A. pileatus</i>	57 (7)	100 (11)	0,55; 0,46

Determinación del sexo

En los cinco primeros apartados de la segunda parte se han comentado las diferencias en la morfometría externa que existen entre ambos sexos: el dimorfismo en el tamaño, el dicromatismo en el plumaje y el desarrollo de estructuras sexuales. En este apartado se comentan los criterios que se han empleado para determinar el sexo de las especies estudiadas junto a algunos resultados novedosos.

Las especies monocromáticas sólo se han sexado durante el periodo de cría mediante la presencia de estructuras reproductoras externas.

En especies dicromáticas, la determinación del sexo se ha supeditado a la de la edad, de manera que antes de realizar la primera operación se ha efectuado la

segunda. Una excepción la constituye *C. parellina*, una especie que realiza una muda completa y presenta maduración retrasada del plumaje. La operación inversa es la única que ha permitido determinar el sexo y la edad simultáneamente: una vez concluida la neumatización craneal sólo pueden datarse y sexarse los machos adultos; sin embargo, a partir de enero-febrero la melanización del pico en los machos inmaduros se hace evidente y permite determinar *ipso facto* la edad y el sexo. A partir de este momento se deduce que los individuos sin plumaje azul o sin pico negro son hembras (fig. 55).

El plumaje posjuvenil de los machos de *V. jacarina* podría dar lugar a confusión aunque la melanización de alas y cola sólo se da en los machos (fig. 56).



Figura 55. Aspecto de *C. parellina*: un macho inmaduro capturado el 14 VI 05 (izquierda) y una hembra capturada el 11 IX 05 (derecha). El pico de los machos se melaniza durante el invierno y durante la primavera-verano estos adquieren algunas plumas de tipología adulta (aunque un reducido porcentaje de individuos ya adquiere algunas durante la segunda muda posjuvenil). Este proceso permite separar los machos inmaduros de las hembras y, además, los identifica como inmaduros. Las hembras nunca presentan pico negro ni plumas de un azul tan intenso y sólo pueden datarse hasta que se completa la neumatización craneal (aunque también pueden datarse aquellas que realizan una segunda muda posjuvenil incompleta).



Figura 56. Aspecto del plumaje posnupcial de *V. jacarina*: macho capturado el 7 I 05 (izquierda) y hembra capturada el 16 III 05 (derecha). Los machos poseen rémiges y rectrices de un negro iridiscente y un plumaje corporal salpicado con algunas plumas negras. Las hembras carecen de negro puro.

En *C. notata* se ha observado el mismo patrón de dicromatismo que en *Carduelis carduelis* (Svensson, 1992): los márgenes de las coberteras marginales son del mismo color que las plumas del dorso en las hembras y casi siempre negros en los machos (fig. 57).

En algunas especies dicromáticas con maduración retrasada del plumaje, como *O. tolmiei* y *D. coronata* la determinación del sexo en los inmaduros sólo se ha realizado a partir de la muda de finales de invierno. En *P. versicolor* y *P. ciris* sólo se han sexado los inmaduros que poseen alguna pluma de tipología masculina adulta (fig. 58). Estos individuos se han considerado machos por tres razones:

- Todos los inmaduros que presentaban plumas de tipología masculina adulta y que fueron recapturados como adultos resultaron ser machos.
- Ninguna hembra adulta ha presentado una sola pluma de tipología masculina adulta.
- Parece muy improbable que una hembra inmadura pueda adquirir caracteres masculinos y luego revertirlos. Thompson (1991) expone que

el 5% de hembras inmaduras inspeccionadas poseía plumas azules en la cabeza pero posiblemente se trataba de especímenes mal sexados durante su preparación (Clench, 1976; Parkes, 1989; Lee & Griffiths, 2003).

La determinación del sexo en especies dicromáticas, como se acaba de ver, no siempre es trivial. Hay que tener en cuenta un fenómeno adicional que puede conducir a error: la masculinización de las hembras, especialmente en relación con la edad. En el sur de España, un 4,5% de las hembras de *Charadrius alexandrinus* muestra barra frontal negra (un carácter masculino) en el plumaje nupcial, probablemente como resultado de un desequilibrio hormonal condicionado por la edad, ya que es significativamente más frecuente que una hembra lo adquiera a medida que envejece (Amat, 2005). La expresión de caracteres masculinos en hembras de edad avanzada es un fenómeno reversible (Tella et al., 1996), de manera que un mismo individuo puede presentarlos un año y no mostrarlos al siguiente. En otras especies en las que se ha detectado la masculinización de las



Figura 57. Coberteras marginales de dos adultos de *C. notata* capturados el 11 X 06. En el macho (izquierda) los márgenes son negros y en la hembra verdes (derecha). Nótese la menor saturación de colores en la hembra. (Fotos G. Gargallo).



Figura 58. Cabeza de *P. versicolor*. A la izquierda, macho inmaduro capturado el 12 X 05: posee tres plumas iridiscentes de tipología masculina adulta en la frente (notar que se hallan en la misma zona que ocuparán en el adulto) y un anillo ocular rojizo que nunca presentan las hembras. A la derecha, macho adulto capturado el 8 I 05.

hembras se han propuesto la selección sexual (Tella et al., 1997), las señales honestas (Amundsen, 2000) y las señales deshonestas (Hockham & Ritchie, 2000) como hipótesis para explicar este fenómeno.

Entre las especies presentes en el Occidente de México este fenómeno es conocido en *Piranga ludoviciana* y *Vireo atricapilla* (observación personal en Oklahoma).

Neumatización craneal

La neumatización (o vaciamiento) de los huesos es una más de las adaptaciones de las aves al vuelo junto con la fusión y reducción del número de huesos, la presencia de sacos aéreos, la reducción de estructuras reproductoras durante el periodo no reproductivo y el almacenamiento de energía en forma de grasa durante la migración. La neumatización craneal es un proceso del desarrollo postembrionario que tiene lugar durante los primeros meses de vida en las passeriformes de pequeño tamaño. Consiste en la formación de una segunda capa ósea bajo la primera lámina de hueso que posee el cráneo de los juveniles de las passeriformes cuando abandonan el nido. La forma en que esta segunda capa se desarrolla y los cambios anatómicos observables a los que da origen en 34 especies de passeriformes neárticas han sido revisados por Yunick (1979, 1981). Yunick (1981) además proporciona un sencillo modelo que predice el patrón que seguirá una especie conociendo la longitud y anchura del neurocráneo. En general, las aves pequeñas tienden a seguir el denominado patrón periférico (fig. 59) y las aves medianas o grandes el de la línea media.

El cerebro de los pollitos de las passeriformes crece más allá de su tamaño adulto pero aproximadamente en el momento de abandonar el nido comienza a contraerse. Esta contracción está relacionada con el progreso de la neumatización (Stork, 1967). Schneider (1981), a partir de recapturas, determinó que la tasa de neumatización en *Spizella pusilla* se frena a medida que el proceso se acerca a su finalización, de forma que el crecimiento parece ajustarse a un modelo exponencial. Sin embargo, las estimaciones tanto de la duración como de la velocidad de la neumatización a escala poblacional se complican debido a que se mezclan individuos de diferente edad. Suponiendo que la duración del proceso se mantiene constante entre las diferentes puestas a lo largo de la temporada de cría, la duración mínima puede estimarse como la diferencia entre la fecha en que se observan los primeros inmaduros con cráneo completamente neumatizado y la fecha en que abandonan el nido los primeros volantones. La compleción de este proceso entre las passeriformes europeas y norteamericanas estudiadas requiere entre dos y ocho meses (Jenni & Winkler, 1994; Pyle, 1997).



Figura 59. Macho inmaduro de *W. pusilla* capturado el 10 X 06. La neumatización, aún incompleta (OC = 2), sigue el patrón periférico. (Foto G. Gargallo).

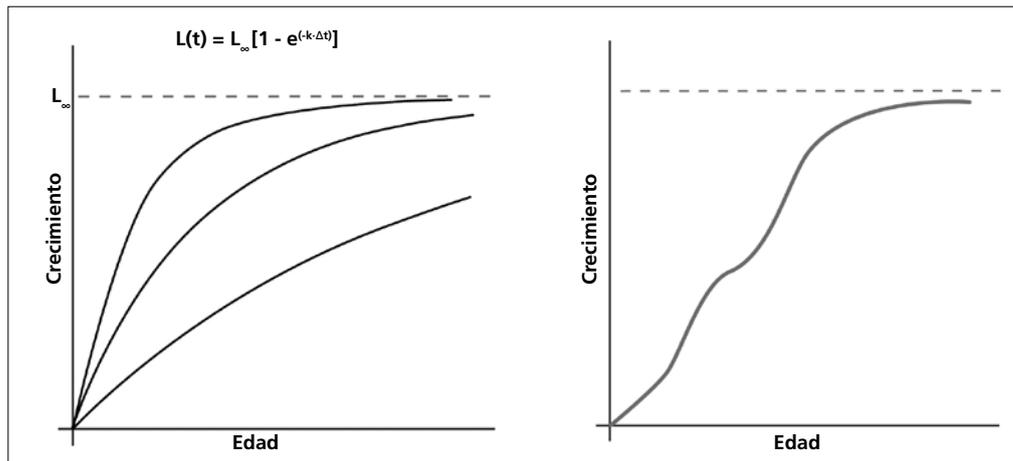


Figura 60. Funciones monótonicas crecientes. A la izquierda, modelo de crecimiento de Von Bertalanffy: cada curva corresponde a un valor de la constante k , cuanto mayor es este antes alcanza valores asintóticos el crecimiento. A la derecha, un modelo hipotético de crecimiento irregular con una fase central de ralentización.

Por lo menos desde mediados del siglo XX (Miller, 1946), la neumatización craneal ha sido empleada para poner en evidencia que un ave no ha alcanzado su desarrollo completo y, por tanto, es útil para datar. En la recolección de datos para este trabajo ("Recolección de datos y variables registradas") no se incluyeron notas para realizar la descripción de este proceso; no obstante, el modelo observado más frecuentemente ha sido el de la línea media.

En algunas especies es frecuente que los adultos nunca terminen el proceso de neumatización, aunque en la mayoría de especies prácticamente el 100% de los adultos lo concluyen. Este hecho parece más probable que se deba a una competencia por el espacio entre el tejido cerebral y el óseo (el causante de que no ganen la segunda capa ósea craneal mientras son pollitos) que a una hipotética limitación de la ventana temporal para que tenga lugar este proceso. En 13 de las especies tratadas se ha observado retención de ventanas en adultos: *S. griseicapillus*, *X. flavigaster*, *E. difficilis/occidentalis*, *T. sinaloa*, *H. leucophrys*, *C. aurantirostris*, *C. occidentalis*, *C. frantzii*, *B. belli*, *D. baritula*, *A. pileatus*, *A. virenticeps* y *P. ocai*.

Hasta el presente no se han estudiado las posibles consecuencias del resto de procesos del desarrollo postembrionario sobre la neumatización craneal aunque, teóricamente, la competencia por recursos energéticos, metabólicos o nutricionales podría tener relevancia y causar su ralentización. La neumatización tiene lugar simultáneamente a la muda posjuvenil en todas las especies aquí tratadas, y en las migratorias también se solapa con la migración posnupcial y la muda parcial a la llegada a los cuarteles de invierno. Además, en el caso de *V. bellii* y de un nutrido grupo de especies de las familias Cardinalidae y Emberizidae, se solapa con una segunda muda extensa que tiene lugar en otoño.

Los procesos de crecimiento se rigen a escala pobla-

cional por modelos exponenciales como las funciones logísticas de Gompertz o de Von Bertalanffy (Ricklefs, 1968). Todos ellos predicen un crecimiento monótonico y una fase final asintótica como la observada por Schneider (1981). Sin embargo, si la competencia con otros procesos alterara la tasa de crecimiento de forma temporal se esperaría que la curva real de crecimiento, por lo menos a escala individual, se desviara de la regularidad y mostrara variaciones bruscas de pendiente (fig. 60).

En el supuesto de que la competencia con otros procesos del desarrollo juvenil afectara a la tasa de neumatización craneal podría esperarse que esta: 1) se acelerase con el final de los procesos con los que compite, 2) se ralentizase durante su solapamiento, 3) fuera más constante en las especies residentes debido a la menor limitación temporal

Para testar estas predicciones sería necesario comparar aves de edad (es decir, puesta) y fase de muda conocidas. Además, la tercera predicción debería ser testada en especies (o poblaciones de una especie con diferente estatus migratorio) que criasen en la misma latitud para evitar el posible efecto de la variación en la tasa metabólica (Wiersma et al., 2007). Los escasos datos que se poseen no permiten realizar estos contrastes de hipótesis pero la exploración de las tasas de neumatización craneal (tabla 40) obtenidas a partir de las recapturas de siete especies de la familia Parulidae sugiere que la neumatización craneal se acelera con la finalización del periodo de solapamiento (fig. 61) aunque no permite esclarecer si las especies residentes muestran una tasa de neumatización craneal más constante.

Estos resultados podrían ser un artefacto producido por la forma en que se ha calculado la tasa de neumatización craneal, a partir de la puntuación (el incremento entre sucesivas puntuaciones no es lineal, especialmente para los incrementos de 0 a 1 y de 5 a 6, ver Schneider, 1981) y no del incremento de superficie

Tabla 40. Logaritmo de la tasa de neumatización craneal ($ltnc = \log(\Delta NC/t)$) para siete especies de la familia Parulidae. Los periodos de eclosión, muda, migración y finalización de la neumatización craneal se presentan para facilitar la interpretación de los resultados. NC = neumatización craneal; t = tiempo.

Especie (n)	ltnc	Período eclosión	Finalización NC	Muda	Migración
<i>G. poliocephala</i> (7)	-1,333	julio-agosto	diciembre-febrero	posjuvenil: septiembre-enero	
<i>I. virens</i> (4)	-1,376	mayo-agosto	diciembre-enero	posjuvenil: junio-septiembre otoño: septiembre-diciembre	agosto-octubre
<i>M. miniatus</i> (8)	-1,280	mayo-julio	noviembre-enero	posjuvenil: julio-noviembre	
<i>W. pusilla</i> (16)	-1,336	junio-julio	octubre-febrero	posjuvenil: julio-septiembre otoño: septiembre-noviembre	agosto-octubre
<i>B. belli</i> (8)	-1,392	mayo-julio	noviembre-marzo	posjuvenil: junio-octubre	
<i>V. celata</i> (4)	-1,305	marzo-julio	noviembre-febrero	posjuvenil: mayo-septiembre otoño: septiembre-octubre	junio-octubre
<i>O. tolmiei</i> (13)	-1,243	mayo-julio	noviembre-febrero	posjuvenil: julio-septiembre	julio-noviembre

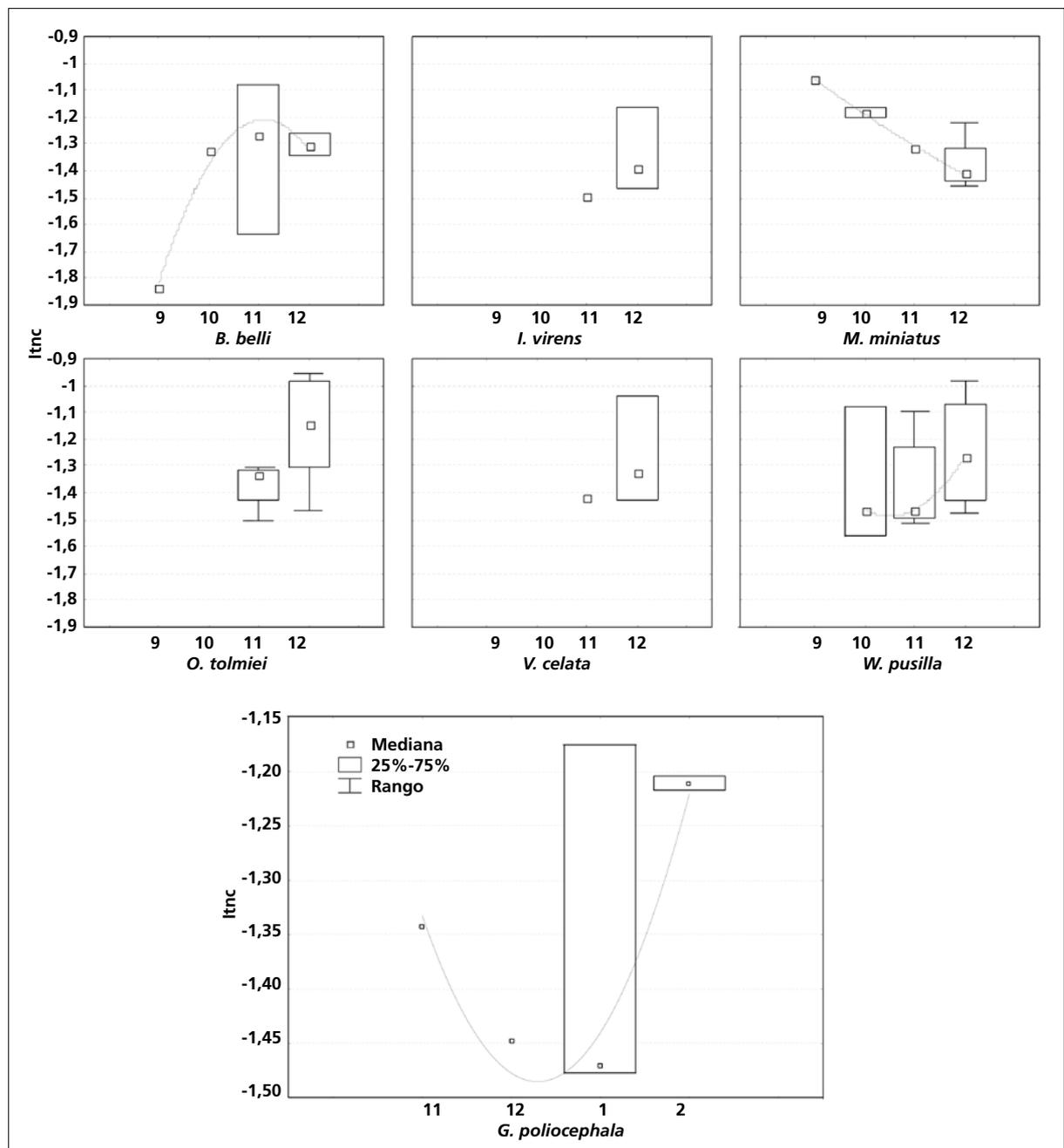


Figura 61. Variación mensual del logaritmo de la tasa de osificación craneal para siete especies de la familia Parulidae. Se presenta la mediana, los cuartiles centrales, el rango y una curva de ajuste polinómico. La leyenda se muestra en el gráfico de *G. poliocephala*, en la parte inferior.

neumatizada.

Tampoco puede descartarse que la neumatización craneal, además de la muda y la migración, compita con otros procesos como el desarrollo de la musculatura o del sistema inmunitario, por ejemplo, durante los primeros meses de vida.

La desviación más patente del patrón esperado es la de *M. miniatus* y no se ha encontrado una explicación para la misma.

La tasa de neumatización craneal de *I. virens* es superior a la esperada para una especie cuya masa media de 24,75 g es el doble de la masa de la segunda especie de mayor tamaño de la muestra, *G. poliocephala*, de sólo 12,35 g. Posiblemente esta discrepancia con el valor esperado (la tasa metabólica disminuye con el tamaño y cabe esperar lo mismo de la duración de los procesos de crecimiento) se deba a que los valores con los que se ha calculado proceden de la fase final del proceso cuando ya no existe solapamiento con la muda de otoño.

Muda

La muda es el proceso de reemplazo total o parcial del plumaje que ocurre de forma regular a lo largo del ciclo anual del ave. Sigue un programa espacial y temporal característico que lo diferencia de la renovación adventicia de las plumas perdidas accidentalmente (por ejemplo, como consecuencia de un intento de depredación; Lindström & Nilsson, 1988; Møller et al., 2006), y está inextricablemente ligada al mantenimiento del plumaje y al ajuste de sus funciones a lo largo del ciclo anual (Burt 1986; Jenni & Winkler, 1994; tabla 41). No obstante, la función de algunos episodios de muda es muy poco evidente y sugiere que podrían carecer de valor adaptativo. La conversión de excedentes proteicos en forma de queratina es un hipotético mecanismo que podría explicar algunas renovaciones que únicamente implican zonas limitadas del plumaje corporal en ciertos episodios del ciclo anual de muda (Foster, 1975) que, de manera incidental, afectan a una fracción limitada de la población. Este podría ser el caso de la muda primaveral con o sin solapamiento con la reproducción en las especies residentes y de la muda a la llegada a los cuarteles de invierno de las especies migratorias.

Esta dependencia del plumaje y del ciclo anual desaconseja referenciar las estrategias de muda a un sistema como el propuesto por Howell et al. (2003, 2004) que postula una desvinculación de la muda y el momento del ciclo anual y se basa en supuestas homología entre taxones (Jenni & Winkler, 2004).

La plasticidad del ciclo vital de las aves y, más concretamente, de su ciclo de muda (ver "Ciclos vitales") puede ponerse de manifiesto, por ejemplo, en los rápidos cambios en la estrategia de muda descritos por Orell & Ojanen (1980) en las poblaciones de *Parus major* tras su reciente colonización del norte de Finlandia.

En esta obra se ha utilizado una terminología descriptiva cuyo marco de referencia es el ciclo vital y, dentro de este, la estación del año y la extensión de la muda. Esta nomenclatura no es tampoco perfecta pero permite distinguir de forma inequívoca cada episodio en el contexto del ciclo de muda de cada especie. Valga como ejemplo el segundo episodio de muda del primer ciclo anual de *A. rufivirgatus*, un caso complicado que se ha denominado muda posjuvenil completa para

diferenciarlo del primer episodio denominado muda posjuvenil parcial con el que se solapa en el tiempo (ver ficha).

Tabla 41. Principales funciones del plumaje y episodios de muda en el Occidente de México que, en teoría, deberían estar más directamente relacionados. La reproducción tiene lugar entre finales de primavera y verano. Todas las especies, excepto *V. flavoviridis* (y quizá *M. luteiventris*), mudan sus rémiges una sola vez al año probablemente debido al importante gasto energético que supone (Murphy & King, 1992) y a los riesgos ligados a la pérdida de funcionalidad en el vuelo (Van der Veen & Lindström, 2000).

Función	Período	Muda
Aislamiento térmico	Invierno	Otoñal
Atracción sexual	Nupcial	Primaveral
Vuelo	Premigratorio	Posnupcial principalmente
Condición física/ estatus jerárquico	Fase territorial o gregaria	Varía con la especie

A pesar de la utilización generalizada de la muda para la datación de paseriformes tanto en proyectos científicos como en la extendida práctica del anillamiento con fines recreativos, continúa siendo sorprendentemente mal conocida desde el punto de vista fisiológico y celular (Yu et al., 2004), individual (Jenni & Winkler, 1994) y poblacional (Shirihai et al., 2001). Aún no se posee una descripción precisa de la extensión del plumaje renovado en cada episodio de muda para la mayoría de especies (incluso del Paleártico occidental y el Neártico), y, en el caso de la mayoría de las especies migratorias transaharianas ni siquiera se conoce el número de episodios que componen la fracción del ciclo anual que transcurre fuera de los territorios de cría. En parte, esta carencia se debe a la falta de consenso en la definición de lo que es un episodio de muda (Willoughby, 1986), de modo que es frecuente que episodios separados en el tiempo continúen considerándose un solo episodio dividido en dos etapas, por ejemplo, una muda suspendida (Svensson, 1992; Pyle, 1997), o bien, al contrario, que los diversos episodios que transcurren fuera de los territorios de cría se consideren una única muda continua (Pyle, 1997). Estas carencias dificultan la propia comprensión de la muda, su uso correcto como método de datación (por ejemplo,

el primer ciclo de muda de *Vireo olivaceus* descrito por Mulvihill & Rimmer, 1997) y los estudios encaminados a establecer homologías filogenéticas entre estrategias de muda (Howell et al., 2003).

En este apartado se definen los principales descriptores de la muda, se muestran los patrones seguidos por las especies estudiadas y se discuten posibles mecanismos explicativos para la variación en la extensión de la muda de los paseriformes y para el solapamiento entre la muda y la reproducción de aproximadamente un tercio de las especies residentes tratadas. Concluye con una sección dedicada al uso de la muda para la datación.

Elementos descriptores de la muda

Los elementos descriptores de la muda se pueden agrupar en tres categorías: la forma en que se efectúa la renovación (proceso), el resultado final de cada episodio (patrón) y el número de episodios en el ciclo anual, y su programa temporal (ciclo de muda). La forma en que una especie combina todos estos elementos es lo que puede denominarse estrategia de muda.

Proceso

Tres elementos componen el proceso de muda: secuencia, intensidad y duración.

Secuencia

Es el orden en que se reemplazan las plumas. La muda completa en los paseriformes sigue la denominada secuencia básica. Dicha secuencia se inicia por el reemplazo de la p1 y su correspondiente cobertera primaria y procede de manera consecutiva hasta la primaria más distal, mientras que la secuencia de reemplazo de rectrices y de secundarias va de la 1 a la 6, aunque está fijada más laxamente entre aquellas. Con relación al de las primarias, el reemplazo de los restantes tractos varía levemente entre especies (fig. 62), pero a grandes trazos sigue este esquema: las primeras rectrices y secundarias se mudan cuando el crecimiento de las primarias ha progresado hasta la p3, p4 o p5; las terciarias y grandes coberteras suelen hacerlo un poco antes; el reemplazo de plumas del cuerpo suele iniciarse también con el de las terciarias; el álula se muda con las últimas primarias aparentemente porque así se minimiza la pérdida temporal de

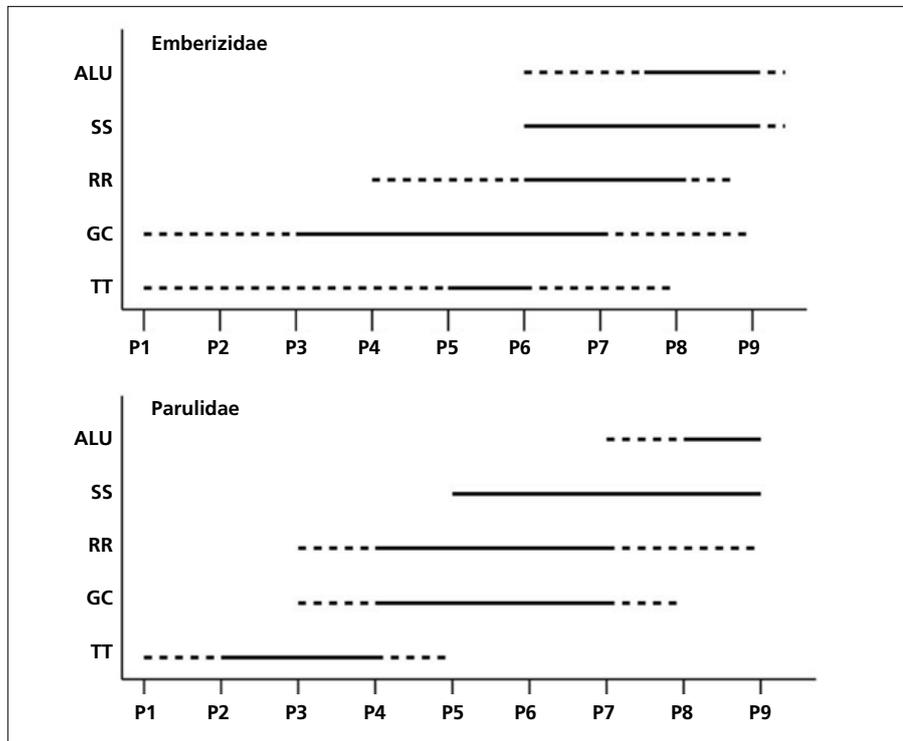


Figura 62. Secuencia de reemplazo relativa al progreso de la muda de primarias (eje de abscisas) en cinco tractos durante la muda completa de seis especies residentes. Las líneas continuas indican las secuencias comunes a todos los individuos.

Arriba: Emberizidae. Secuencia basada en cuatro especies: *A. pileatus*, *A. virenticeps*, *A. rufivirgatus* y *A. ruficauda*. Existe considerable variación entre especies. Las diferencias más amplias se dan en el reemplazo de terciarias: *A. rufivirgatus* inicia su muda justo al principio de la secuencia básica, mientras que *A. pileatus* la difiere hasta la p5. La muda de las plumas del álula y, sobre todo, de las secundarias (en ocasiones hasta tres quedan retrasadas) concluye después de que haya terminado la de primarias.

Abajo: Parulidae. Secuencia basada en dos especies: *M. miniatus*, *B. belli*. Ambas especies poseen una secuencia prácticamente idéntica. La conclusión de la muda de primarias y secundarias converge.

En todos los casos el reemplazo de la GC10 está desligado de la del resto de grandes coberteras y tiene lugar entre las p6 y p7.

La muda de las plumas del cuerpo, de las escapulares y de las coberteras alares y caudales se prolonga más allá del final de la muda de los tractos representados.

su función (Jenni & Winkler, 1994). Jenni & Winkler (1994) interpretan el que las coberteras medianas sean uno de los tractos que se reemplazan más tarde en la secuencia de muda (fig. 67) en primera instancia como una adaptación que permite proteger a los cañones en crecimiento de las grandes coberteras, y después como una consecuencia de su propia necesidad de protección, de manera que su muda se retrasa hasta que las nuevas coberteras marginales se hayan desarrollado.

Se conocen unas cuantas excepciones a esta secuencia: por ejemplo, *Locustella luscinioides* (Bensch et al., 1991) y *Lanius cristatus* (Stresemann & Stresemann, 1971) pueden iniciar la secuencia de muda completa en las primarias p3, p4 o p5 y reemplazar el resto de primarias de forma divergente; sin embargo, la mayor parte de los individuos se ajustan al modelo básico. Hasta el momento, la única excepción descrita en que todos los individuos de la especie siguen una secuencia diferente es la de *Muscicapa striata*, que reemplaza las primarias en el orden inverso al normal (Stresemann, 1963).

Podría considerarse también una leve variación de la secuencia básica la retención de secundarias que muestran algunos individuos de especies como *Sylvia communis* (Shirihai et al., 2001), *Sylvia borin* (Jenni & Winkler 1994, observación personal en Cataluña) o *D. baritula* (este trabajo), en las que la secuencia básica de muda se continúa hasta su finalización en todos los tractos excepto en las secundarias.

Posiblemente los episodios de muda parcial siguen también esta misma secuencia como se discutirá en el subapartado "Extensión de la muda. Patrones y mecanismos subyacentes".

Intensidad

Es la velocidad instantánea de muda y puede expresarse como el número de plumas que crecen simultáneamente (es más sencillo referirlo a porcentaje en el caso de tractos corporales).

Se sabe que los adultos que realizan puestas tardías aceleran la muda posnupcial aumentando su intensidad y, en menor medida, la tasa diaria de incremento de masa de cada pluma (Dawson, 2004); en algunas especies, este aumento de la velocidad de muda tiene como consecuencia adicional un acortamiento de la longitud de las rémiges (Hall & Fransson, 2000). La tasa diaria de aumento de masa de la pluma no puede exceder determinados límites metabólicos, por lo que por encima de ciertos valores de intensidad la pluma no puede alcanzar su masa normal, algo que sin duda afecta a la calidad de la misma (se desconoce la forma en que afecta a la estructura microscópica de la pluma pero probablemente causa su simplificación) y a las funciones que realiza, con la consiguiente repercusión sobre la supervivencia e, indirectamente, sobre la siguiente temporada reproductiva (Dawson et al.,

2000). La tasa de crecimiento de la pluma está controlada a través del fotoperiodo, con el que guarda una relación inversa (Dolnik & Gavrillov, 1980; Dawson, 2004): cuanto más se acorta el día más aumenta la tasa de crecimiento.

El método de Bensch & Grahn (1993) permite estimar la velocidad de muda de un individuo a partir de la puntuación del crecimiento de primarias y secundarias aunque tiene dos inconvenientes: exige un número de recapturas ≥ 30 para establecer la recta de regresión predictora (en la práctica esto supone varios años de toma de fichas de muda durante la época adecuada) y no permite corregir el efecto que tiene la fecha de inicio de la muda sobre su intensidad.

Las aves tropicales poseen una tasa metabólica inferior a las de latitudes templadas (Wiersma et al., 2007). Esta característica, unida a la menor variación del fotoperiodo a lo largo del año, permite predecir tasas de aumento de masa de la pluma inferiores y más constantes a lo largo de la muda.

Algunas especies pueden efectuar verdaderas suspensiones de la muda, es decir, tenerla y retomarla en el punto en que la dejaron tras un lapso de tiempo. Así, todas las especies de colibríes del área de estudio suspenden aparentemente la muda en diferentes momentos a lo largo del proceso (observación personal) como ya ha sido descrito en otras regiones (Stiles, 1995; Dittmann & Demcheck, 2006). Entre las paseriformes estudiadas sólo se ha comprobado suspensión de la muda en un *S. coerulescens* adulto y, posiblemente, en tres machos de *P. melanocephalus* (fig. 63).

Duración

Está íntimamente ligada a la intensidad. Dentro de una misma especie varía entre inmaduros en función de la fecha de eclosión (Bojarinova et al., 1999) y entre adultos en función de la finalización de la reproducción (Dawson et al., 2000). Entre especies varía lógicamente con el tamaño (Rohwer et al., 2009a) y, probablemente, el taxon.

La duración de la muda en las especies tropicales también debería reflejar su ritmo de vida más lento (Wiersma et al., 2007). La forma más directa de poner esto en evidencia sería comparar la duración de la muda de primarias de especies con poblaciones dentro y fuera de los trópicos. Entre las estudiadas, siete cumplen este requisito (*T. aedon*, *V. gilvus*, *E. difficilis* / *occidentalis*, *P. caerulea*, *G. trichas*, *I. virens* y *P. melanocephalus*), pero para ninguna de ellas se poseen suficientes datos. Sin embargo, el aumento de la duración de la muda debida a la menor tasa metabólica debe sumarse sin duda al efecto del aumento de la duración de la muda con la disminución latitudinal (Mewaldt & King, 1978).

A pesar de la dificultad de corregir los numerosos factores que pueden influir sobre ella (estatus migratorio, filogenia, dieta, tamaño, sexo, fecha de inicio),



Figura 63. Ala de un macho adulto de *P. melanocephalus* capturado el 12 I 09. La extensión de la mancha subapical, la forma del ápice y la decoloración general del vexilo delatan la retención de las secundarias 4 y 5, que debieron originarse en el verano-otoño de 2007. El escaso desgaste que sufren estas plumas podría explicar que el ave no necesite renovarlas anualmente.

la duración de la muda de primarias de las especies residentes del Paleártico occidental de tamaño similar (Ginn & Melville, 1983) y de las residentes del Occidente de México (este trabajo) muestra que la duración en estas es mayor, probablemente como efecto de la latitud y la tasa metabólica conjuntamente (tabla 42).

El método de Rother & Newton (2003) permite estimar las fechas de inicio y finalización de la muda a partir de la presencia/ausencia de muda activa; sin embargo, el análisis no converge si no se poseen suficientes datos al principio y al final del proceso. Mediante este método se ha podido estimar la duración de la muda de *T. sinaloa* en 93 ± 4 días (entre el 25 de septiembre $\pm 2,05$ días y el 27 de diciembre $\pm 1,61$ días; $n_{\text{inicio}} = 19$; $n_{\text{final}} = 39$); una estimación mucho más precisa si se tiene en cuenta el error estándar de más de 34 días obtenido para el inicio de la muda estimado mediante regresión lineal (el método de Prim [1978] tiende a producir sobreestimaciones moderadas). Aunque un

57% más ligero que *T. sinaloa*, *Troglodytes troglodytes* ($m \approx 9$ g en promedio), la única especie de la familia que se encuentra fuera del continente americano, completa la muda de primarias en unos 60 días (Ginn & Melville, 1983), es decir, un 50% más rápidamente.

La masa explica sólo un 35% de la variabilidad en la duración del reemplazo de primarias. Sin duda, el error en la estimación (debido al pequeño tamaño muestral), el número de primarias visibles, la dieta, la fecha de inicio de la muda (Dawson et al., 2000) y el factor filogenético explican un buen porcentaje de la restante variabilidad. Al analizar el efecto de la masa y del número de primarias visibles mediante un GLM se observa que la duración de la muda, lógicamente, aumenta con el número de primarias (fig. 64) y la variabilidad explicada aumenta hasta el 69% (tabla 43).

La duración relativa de la muda en cada tracto no es constante. Por ejemplo, las seis rectrices son mudadas en el mismo tiempo en que se mudan entre cuatro y cinco primarias. Estas diferencias no parecen debidas

Tabla 42. Duración media (D en días), inicio y final estimados para la muda de primarias en 11 especies del Occidente de México (OM) mediante regresión lineal de la puntuación de las primarias sobre la fecha juliana (Prim, 1978). Las columnas de la izquierda presentan la duración estimada de 11 especies del Paleártico occidental (PO) seleccionadas por su tamaño, dieta, hábitos y condición migratoria similares (Ginn & Melville, 1983).

Especies del OM	n	Masa (g)	Inicio-final	D(OM)	D(PO)	n	Especies del PO
<i>M. miniatus</i>	5	7,83	7/7-24/9	79	55	93	<i>Regulus</i>
<i>B. belli</i>	8	10,84	23/6-14/9	83	75	328	<i>Parus caeruleus</i>
<i>A. virenticeps</i>	19	35,01	21/7-20/10	91	55	341	<i>Emberiza citrinella</i>
<i>E. difficilis/occidentalis</i>	3	10,08	22/7-28/10	98	50	689	<i>Sylvia atricapilla</i>
<i>P. erythrocephala</i>	7	18,32	20/6-28/9	100	50	37	<i>Saxicola torquatus</i>
<i>P. ocai</i>	3	53,69	25/5-7/9	105	92	90	<i>Turdus viscivorus</i>
<i>T. sinaloa</i>	3	15,67	12/9-26/12	105	60	796	<i>Erithacus rubecula</i>
<i>M. occidentalis</i>	7	37,27	15/6-27/9	106	50	985	<i>Turdus philomelos</i>
<i>C. occidentalis</i>	4	24,90	12/7-27/10	107	54	577	<i>Prunella modularis</i>
<i>T. felix</i>	6	14,07	14/7-29/10	107	60	565	<i>Troglodytes troglodytes</i>
<i>M. caerulescens</i>	8	62,03	28/6-14/10	108	75	237	<i>Turdus merula</i>

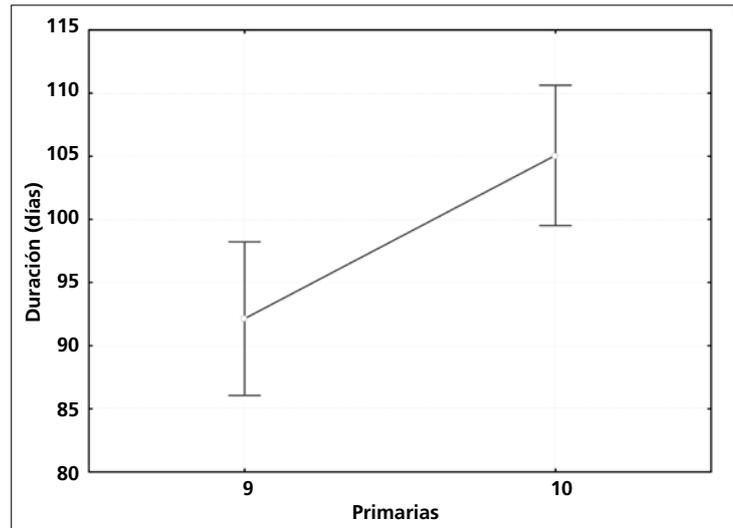


Figura 64. Diferencias en la duración de la muda de primarias en función del número de primarias visibles y la media de la masa como covariable en 11 de las especies estudiadas. (GLM: $F_{1,7} = 12,397$; $p < 0,01$). Se muestran las medias e intervalos de confianza del 95% (barras).

a la longitud de la pluma puesto que se mantienen en especies con rectrices más largas que las primarias, como *M. miniatus* (fig. 62) y sugieren la existencia de mecanismos de control del crecimiento de la pluma más rigurosos en las primarias que en las rectrices (Sarasola & Jovani, 2006). Este mismo efecto parece darse en terciarias, secundarias y grandes coberteras (Jovani & Blas, 2004).

Tabla 43. Resultados del modelo del efecto de la masa promedio de las 11 especies y el número de primarias visibles (PP) sobre la duración del reemplazo de primarias. La variabilidad explicada por el GLM es $R^2 = 0,69$ ($p = 0,01$).

Efecto	$F_{3,7}$	p
Masa	257,90	< 0,01
pp	407,94	0,026
masa x pp	99,00	0,126

Patrón

El patrón de muda puede descomponerse en la extensión del reemplazo y los plumajes que origina cada episodio.

Extensión

La extensión varía con el episodio de muda y, dentro del mismo, de forma inter e intraespecífica. Por ejemplo, la variación en la extensión de la muda posnupcial completa (la extensión más frecuente para este episodio; ver Jenni & Winkler, 1994 y tabla 44) tiende a ser nula, es decir, todos los adultos renuevan todo su plumaje. Por el contrario, la variación de la muda posjuvenil puede ser muy amplia y depende sobre todo de la fecha de eclosión, y en menor medida del sexo (Bojarinova et al., 1999), pero no de la condición física (Evans, 1986). Las diferencias latitudinales intraespecíficas en la extensión de la muda posjuvenil parcial

se explican aparentemente por el menor intervalo de tiempo disponible para efectuarla entre las poblaciones más septentrionales (Jenni & Winkler, 1994).

La muda posnupcial suele ser completa aunque en algunas especies es muy reducida (por ejemplo, *Acrocephalus scirpaceus*; Svensson, 1992). Entre las 76 especies tratadas este patrón sólo se ha observado en tres especies migratorias: *M. luteiventris*, *P. ciris* y *P. versicolor* (tabla 44). Un caso aparte lo constituye *D. baritula*, especie en la que alrededor de un 40% de los adultos retiene 2-4 secundarias.

La muda posjuvenil suele ser parcial y normalmente implica la renovación de todas las plumas del cuerpo y de la mayoría de las coberteras alares excepto las primarias, aunque es frecuente que incluya también rémiges, rectrices y plumas del álula; no obstante, la variación entre individuos en las especies que experimentan mudas parciales muy extensas es muy amplia.

Entre las especies tratadas, aquellas que presentan un episodio de muda completa o casi en su primer ciclo anual son granívoras. Este episodio viene precedido por una muda posjuvenil parcial de extensión media, salvo en *V. jacarina* que, aparentemente, experimenta una única muda posjuvenil completa (tabla 44). En especies como *T. aedon* e *I. virens* una parte de la población presenta una muda posjuvenil muy extensa que afecta a un gran número de rémiges mientras que la restante muestra una muda parcial moderada que no incluye primarias. Según Phillips (1974), este caso podría ser el de los individuos pertenecientes a puestas tardías. En el área de estudio ha sido mucho más frecuente encontrar inmaduros con una muda posjuvenil moderada para *T. aedon* y extensa para *I. virens*. Los restantes episodios de muda del ciclo son de extensión muy variable, aunque son parciales y normalmente de extensión reducida o moderada (tabla 44). En algunas especies migratorias pueden ser, no obstante, de gran extensión como, por ejemplo, en *V. bellii*, *P.*

Tabla 44. Patrones de muda de las especies estudiadas obtenidos a partir de las extensiones de muda de los principales episodios de muda del primer ciclo y del ciclo definitivo. Se muestra el código de seis letras de los nombres científicos. *T. aedon*, *M. caerulescens*, *I. virens* y *C. notata* presentan más de un patrón debido a su amplia variación en la extensión de la muda posjuvenil. Se ha considerado como muda posjuvenil el más extenso de los episodios del primer ciclo de muda previa a la muda prenupcial, es decir, en especies con dos episodios de muda previos a la muda prenupcial como, por ejemplo, *Passerina* sp. o *A. rufivirgatus*, se ha tomado el más extenso de los dos. Se ha considerado como muda prenupcial el más extenso de los episodios posteriores a la muda posnupcial o posjuvenil que tienen lugar durante la invernada. N = nupcial; J = juvenil; c = completa o casi (sólo se retiene alguna cobertera primaria); e = extensa (muda parcial que incluye primarias y/o secundarias); m = moderada (generalmente incluye todo el cuerpo y coberteras marginales, medianas y grandes y alguna terciaria y rectriz); r = reducida o nula.

	PreNc	PreNe	PreNm	PreNr
PosNc-PosJc		⑥ VOLJAC, AIMRUD	⑧ MYISIM	④ XIPFLA, MYATUB, MYACIN, MYANUT, MYATYR, ARRRUF, CYAPAR, CARNOT
PosNc-PosJe			⑤ POLCAE, GEOTRI, ICTVIR ATLPIL, SALCOE	③ SITGRI, THRSIN, THRFEL, TROAED, MELCAE, GEOPOL, PASLEC, PASVER, PASCIR, CARNOT
PosNc-PostJm	⑨ VIRFLD	⑦ VIRBEL, DIGBAR	② MYIVIR, EMPDIO, PITSUL, PACAGL, VIRBEL, VERCEL, VERRUF, DENPET, DENCOR, DENNIG, DENTOW, MNIVAR, OPOTOL, ICTVIR, DIGBAR, MELKIE, MELLIN, PHEMEL	① MITPHA, VIRBRE, VIRNEL, VIRGIL, VIRHYP, TROBRU, TROAED, HENLEU, MYAOCC, CATAUN, CATOCC, CATFRA, CATUST, TURASS, TURRUP, MELCAE, VERCRI, PARSUP, PARPIT, DENGRA, SEIAUR, SEINOV, SEIMOT, WILPUS, CARRUB, MYIMIN, BASBEL, GRAVEN, PIRERY, ARRVIR, PIPOCA, ICTCUC, ICTPUS, ICTGRA, CARNOT
PosNr-PostJm	⑩ MYILUT			

ciris y *P. versicolor*; e incluso completas como en *M. luteiventris* y *V. flavoviridis* (tabla 44). Frecuentemente se ha obtenido un patrón parcheado poco realista que refleja un episodio inconcluso y no la extensión final del mismo (por ejemplo, en especies migratorias); no obstante, estas incoherencias pueden ser reales, sobre todo cuando están asociadas a episodios de extensión reducida o muy reducida (por ejemplo, *Myiarchus* sp.).

Las combinaciones entre las extensiones de muda posnupcial, posjuvenil y prenupcial encontradas para las 76 especies estudiadas permiten definir 10 patrones de muda (tabla 44). El 93% de las especies estudiadas quedan encuadradas en cinco de estos patrones, que ordenados por el número de especies que contienen son:

- Muda posnupcial completa, posjuvenil de extensión moderada y prenupcial reducida o nula. Agrupa 35 especies, 25 residentes y 10 migratorias. Excepto *W. pusilla* todas las especies migratorias comprendidas son monocromáticas.
- Muda posnupcial completa, posjuvenil de extensión moderada y prenupcial moderada. Com-

prende 18 especies, 15 son dicromáticas y 14 migratorias. Excepto *V. belli* y *M. lincolni*, todas las especies migratorias comprendidas son monocromáticas.

- Muda posnupcial completa, posjuvenil extensa y prenupcial reducida o nula. Consta de 10 especies, tres de ellas son migratorias; una es monocromática y las otras dos presentan maduración retrasada del plumaje.
- Muda posnupcial completa, posjuvenil completa y prenupcial reducida o nula. Está representado por ocho especies, siendo sólo una de ellas claramente migratoria. Dos de las especies residentes son dicromáticas.
- Muda posnupcial completa, posjuvenil extensa y prenupcial moderada. Está constituido por sólo cinco especies.

Los restantes patrones están formados por sólo una o dos especies, entre las que hay que destacar las dos especies migratorias neotropicales con muda prenupcial completa.

Tabla 45. Patrones de muda de las especies estudiadas obtenidos a partir de la extensión de la muda prenupcial, el estatus migratorio y el dicromatismo sexual. Se muestra el código de seis letras de los nombres científicos. *E. difficilis / occidentalis*, *M. tuberculifer*, *D. graciae*, *G. trichas* y *P. melanocephalus* poseen más de un patrón debido a que presentan poblaciones residentes y migratorias en el área de estudio. Se ha considerado como muda prenupcial el más extenso de los episodios posteriores a la muda posnupcial o posjuvenil que tienen lugar durante la invernada. N = nupcial; c = completa o casi (sólo se retiene alguna cobertera primaria); e = extensa (muda parcial que incluye primarias y/o secundarias); m = moderada (generalmente incluye todo el cuerpo y coberteras marginales, medianas y grandes y alguna terciaria y rectriz); r = reducida o nula. ResMn = residente monocromática; ResDc = residente dicromática; MigDc = migratorias dicromáticas; MigMn = migratorias monocromáticas.

	PreNc	PreNe	PreNm	PreNr
ResMn		⑩ AIMRUD	⑤ EMPDIO, PITSUL, MYISIM, ATLPIL, MELKIE, SALCOE	① SITGRI, XIPFLA, MITPHA, MYATUB, MYANUT, MYATYR, VIRBRE, VIRHYP, THRSIN, THRFEL, TROBRU, HENLEP, MYAOCC, CATAUN, CATOCC, CATFRA, TURASS, TURRUP, MELCAE, MYIMIN, BASBEL, GRAVEN, PIRERY, ARRVIR, ARRRUF, PIPOCA, ICTPUS
ResDc		VOLJAC	⑦ PACAGL, GEOTRI, DIGBAR, PHEMEL	④ PARSUP, DENGRA, GEOPOL, CYAPAR, PASLEC, ICTPUS, CARNOT
MigDc			② POLCAE, VERCEL, VERRUF, DENPET, DENCOR, DENNIG, DENTOW, MNIVAR, OPOTOL, GEOTRI, ICTVIR, PHEMEL	⑥ DENGRA, WILPUS, PASVER, PASCIR, ICTPUS
MigMn	⑨ MYILUT, VIRFLD		⑧ MYIVIR, EMPDIO, MELLIN, VIRBEL	③ MYITUB, MYICIN, VIRNEL, VIRGIL, TROAED, CATUST, VERCRI, SEIAUR, SEINOV, SEIMOT, CARRUB

Plumajes que origina

La muda, además de mantener la funcionalidad del plumaje (tabla 41), es un mecanismo que permite al ave ajustar su función de acuerdo con las circunstancias que se avecinan. Los dos cambios más evidentes son la adquisición del plumaje nupcial por parte de los machos y del aspecto adulto por parte de los juveniles (o de los inmaduros en especies con maduración retrasada del plumaje).

Los juveniles de los paseriformes adquieren plumas de tipología adulta en su muda posjuvenil, pero el plumaje así obtenido no tiene por qué tener el aspecto adulto debido al fenómeno de la maduración retrasada del plumaje (ver "Aspecto externo").

Las especies migratorias de larga distancia muestran dicromatismo sexual con más frecuencia que las residentes (Badyaev & Hill, 1999). La mayoría de ellas tiende a mostrar un grado de dicromatismo menos acusado durante la invernada y a adquirir el plumaje nupcial antes de la temporada reproductora (Figuerola & Jovani, 2001). Por ello su ciclo anual incorpora un episodio de muda antes del retorno a los territo-

rios de cría. Debido a que el cambio más acusado en el plumaje se da entre los machos, hay que esperar que sean estos los que muestren una muda prenupcial más extensa, como ya ocurre en la muda posjuvenil (Bojarinova et al., 1999), especialmente en las partes inferiores, puesto que las plumas del vientre de las hembras se echarán durante la puesta. Sin embargo, no ha sido posible cuantificar las diferencias intersexuales en cuanto a la extensión entre las especies estudiadas debido a que la mayoría abandonan el área de estudio sin concluir la muda prenupcial. Las hembras adultas de *P. caerulea*, no obstante, parece que mudan con menor frecuencia, particularmente las plumas de la cabeza.

La muda prenupcial puede dar lugar a dos tipos de plumaje más cuyo aspecto no difiere de modo evidente del que le precede:

- Entre las especies que mantienen un grado de dicromatismo constante a lo largo de todo el ciclo anual origina un plumaje en el que probablemente se intensifican las señales de dominancia y/o atracción sexual. Por ejemplo, *Geothlypis* spp.

- Entre las especies monocromáticas origina un plumaje que probablemente señala la condición física de forma honesta (cuando está basado en carotenoides) o no (en caso de que la coloración sea poco costosa de obtener, como parece ser el caso de la basada en melanina; Gray, 1996). Por ejemplo, cuatro de los nueve tiránidos tratados renuevan todo su plumaje corporal y parte de las coberteras alares y terciarias (ver fichas): *P. sulphuratus* y *M. similis* sufren una fuerte fotodecoloración en pocos meses y poseen un plumaje cuyo pigmento principal son los carotenoides; en cambio, *E. difficilis/occidentalis* y *M. viridicata* experimentan un desgaste anual muy leve y su coloración parece estar sólo parcialmente basada en carotenoides (Gray, 1996).

Si se agrupan las especies en función de la extensión de la muda prenupcial, su estatus migratorio y el dicromatismo sexual, se obtienen 11 patrones (tabla 45). El 84% de las especies estudiadas quedan encuadradas en seis de ellos, que ordenados por el número de especies que contienen son:

- Residentes monocromáticas con una muda prenupcial reducida o nula. Comprende 27 especies.
- Migratorias dicromáticas con una muda prenupcial moderada. Está compuesto por 12 especies, tres de las cuales aumentan sustancialmente su grado de dicromatismo tras esta muda y *P. caerulea* pasa de (casi) monocromática a dicromática.
- Migratorias monocromáticas con una muda prenupcial reducida o nula. Consta de 11 especies.
- Residentes dicromáticas con una muda prenupcial reducida o nula. Está representado por siete especies que mantienen su grado de dimorfismo constante a lo largo del ciclo.
- Residentes monocromáticas con una muda prenupcial moderada. Está constituido por sólo seis especies, que sufren todas ellas un fuerte desgaste excepto *E. difficilis / occidentalis*.
- Migratorias dicromáticas con una muda prenupcial reducida o nula. Agrupa cinco especies que mantienen su dimorfismo sexual prácticamente constante a lo largo del ciclo anual.

Los restantes patrones están formados por cuatro especies o menos entre las que deben destacarse las dos especies migratorias neotropicales con muda prenupcial completa. Sólo 10 especies no dicromáticas presentan una muda prenupcial relevante (que afecta como mínimo a casi todo el cuerpo). Esta muda extensa no ligada de forma aparente a funciones de atracción sexual podría estar asociada a la señalización de la condición física.

Estos patrones sugieren que la extensión de la muda prenupcial está asociada a un cambio en el aspecto externo, principalmente en aquellas especies que varían su grado de dimorfismo entre el plumaje nupcial y posnupcial. Sin embargo, en las especies

monocromáticas podría asociarse a una señalización de la condición del individuo (por ejemplo, *E. difficilis / occidentalis*) o a una estrategia de mantenimiento de las funciones mecánicas en aquellas con plumajes que se deterioran severamente en pocos meses (por ejemplo, *V. flavoviridis*).

Ciclo de muda

Los elementos que definen el ciclo de muda son la fenología y el ciclo anual.

Fenología

El momento en que tiene lugar cada episodio de muda ha sido, sin duda, un parámetro optimizado por la selección natural. Tanto la muda posnupcial como la posjuvenil (y posiblemente también los episodios de muda prenupciales) están reguladas por el fotoperiodo, dentro de los márgenes del ritmo endógeno del que dependen (Gwinner, 1986), que puede variar entre poblaciones de la misma especie (Berthold & Querner, 1982).

Según Rohwer et al. (2005), las diferencias entre el momento en que tiene lugar la muda completa de los adultos en las especies migratorias de larga distancia neárticas y paleárticas estarían asociadas a ciertas características del hábitat que ocupan en los cuarteles de invierno: mientras que aproximadamente el 50% de las especies del Paleártico mudan en estos, el 100% de las paseriformes del Neártico oriental lo hace en los territorios de cría. Svensson & Hedenström (1999) señalan la correlación entre la distancia recorrida en la migración y el momento en que tiene lugar la muda.

Según Barta et al. (2008), las variaciones en la estacionalidad de recursos en los territorios de cría y en los cuarteles de invierno pueden determinar el momento en que tiene lugar la muda de primarias. El momento en que tiene lugar la muda completa de las especies migratorias estudiadas respalda las predicciones del modelo de Barta et al. (2008):

- Sólo *V. flavoviridis* presenta una doble muda anual completa, una estrategia aparentemente basada en la producción de plumas poco resistentes, como sugieren dos hechos: la rapidez con que se completa la muda posnupcial y el gran desgaste que sufre el plumaje en pocos meses.
- Sólo las especies migratorias neotropicales (*M. luteiventris* y *V. flavoviridis*) presentan una muda completa en los cuarteles de invierno. *M. luteiventris* aparentemente no realiza una muda completa hasta finales de invierno.
- Las especies migratorias neárticas mudan en los territorios de cría aprovechando el pico de productividad estival.
- Las especies migratorias que crían en el suroeste de Estados Unidos (por ejemplo, *P. ciris* y *P. versicolor*), que realizan la muda posnupcial durante las escalas que efectúan durante su migración

posnupcial. Esto está correlacionado con una severa reducción de recursos al final del verano y condiciones favorables en sitios localizados entre los territorios de cría y los cuarteles de invierno.

En cambio, la muda posjuvenil de todas las especies tratadas siempre tiene lugar en los territorios de cría. El intervalo de tiempo que transcurre entre la eclosión y el inicio de la muda posjuvenil varía inter e intraespecíficamente. Los individuos de puestas tardías la inician a una edad más temprana. En las especies migratorias, el tiempo disponible entre la finalización de la cría y la migración es limitado de manera que la edad al inicio de la muda es muy corta, normalmente de dos a cuatro semanas (Pyle, 1997; Bojarinova et al., 1999). Sin embargo, el tiempo para efectuarla es, sin duda, un factor menos limitante entre las especies residentes en general y las del Occidente de México en particular, por lo que entre la eclosión de las primeras puestas y el inicio de la muda pueden transcurrir varios meses (tabla 46).

Tabla 46. Mes en el que eclosionan las primeras puestas y mes de inicio de la muda posjuvenil en nueve especies residentes representativas de sendas familias.

Especie (familia)	Eclosión	Muda posjuvenil
<i>E. difficilis/occidentalis</i> (Tyrannidae)	junio	julio
<i>P. aglaiae</i> (Incertae sedis)	junio	gosto
<i>V. brevipennis</i> (Vireonidae)	junio	julio
<i>H. leucophrys</i> (Troglodytidae)	junio	agosto
<i>C. occidentalis</i> (Turdidae)	junio	agosto
<i>M. caerulescens</i> (Mimidae)	abril	mayo
<i>B. belli</i> (Parulidae)	mayo	junio
<i>A. pileatus</i> (Emberizidae)	julio	septiembre
<i>I. graduacauda</i> (Icteridae)	mayo	julio

Ciclo anual

Las paseriformes poseen dos ciclos diferenciados: el primer ciclo anual y los siguientes o ciclos definitivos. En general se diferencian en la extensión (la muda posnupcial suele ser completa y la posjuvenil parcial) y, en ocasiones, en el aspecto del plumaje que producen (por ejemplo, cuando existe maduración retrasada) y en el número de episodios, aunque la fenología suele coincidir. Por ejemplo, el ciclo definitivo de los géneros *Passerina* y *Aimophila* consta de un episodio menos que el primer ciclo.

El inicio del primer ciclo de muda es particularmente complejo. El plumaje que adquiere el juvenil en el nido incluye rémiges, rectrices y la mayor parte de plumas del cuerpo aunque deja extensas zonas desnudas, sobre todo bajo las alas y en el vientre. Alcanza su desarrollo completo aproximadamente unas dos semanas después de abandonar el nido, puesto que rémiges y rectrices distan de haber alcanzado su longitud final en ese momento. Sin embargo, en la mayoría de especies del Paleártico se ha

descrito una segunda e incluso una tercera onda de crecimiento de nuevas plumas juveniles (Rymkevich, 1990) que aparecen en las zonas que permanecían desnudas (Jenni & Winkler, 1994). Este crecimiento por etapas no debe confundirse con una muda propiamente dicha en la que se produce una renovación de las plumas de la generación anterior a partir de los mismos folículos.

Este crecimiento se observa también en las aves del Occidente de México y puede solaparse con el primer episodio de muda, que, a su vez, puede solaparse con el segundo, como se ha observado en *C. parellina* y *A. rufivirgatus* (ver fichas).

Willoughby (1986), tras describir el ciclo de muda de *Aimophila bachmani* y *Aimophila aestivalis*, advierte que la muda prebásica (según la terminología de Humphrey & Parkes, 1959), tal como sucede en estos dos emberícidos, podría venir precedida de otro episodio en muchas más especies, y cita los casos de *Cardinalis cardinalis* en Estados Unidos (Sutton, 1935), de *Emberiza melanocephala* en la antigua Unión Soviética (Dement'ev et al., 1954) y de tres aláudidos en Namibia (Willoughby, 1971). Sin embargo, su reducida extensión y efímera duración hacen que este episodio pase inadvertido. En 11 de las 47 especies residentes estudiadas se han observado cuando menos indicios de un episodio previo a la muda posjuvenil extensa (tabla 47). Entre las migratorias es bien conocido el caso de *Passerina* spp. (Thompson, 1991; Thompson & Leu, 1995).

Tabla 47. Especies que presentan un episodio de muda adicional en su primer ciclo de muda respecto al ciclo definitivo. Otras especies que no se han tratado aquí y que presentan este episodio son *Aimophila humeralis* y *Cardinalis cardinalis* (observación personal): * Observación personal realizada en Oklahoma.

Familia	Especies
Troglodytidae	<i>T. sinaloa</i> , <i>H. leucophrys</i>
Poliptilidae	<i>P. caerulea</i> *
Mimidae	<i>M. caerulescens</i>
Emberizidae	<i>A. pileatus</i> , <i>A. virenticeps</i> , <i>A. rufivirgatus</i> , <i>P. ocai</i> , <i>A. ruficauda</i>
Cardinalidae	<i>C. parellina</i> , <i>P. leclancherii</i>
Icteridae	<i>I. graduacauda</i>

Este reemplazo no se ha interpretado como una onda de crecimiento del plumaje juvenil ni siquiera cuando ha afectado a una extensión reducida del plumaje por dos razones: 1) las plumas adquiridas son de tipología adulta y 2) crecen en zonas ya plumadas.

El número de episodios en el ciclo definitivo también suele diferir según el estatus migratorio:

- Las especies migratorias mayoritariamente presentan una muda posnupcial, una muda a la llegada a los cuarteles de invierno y una muda antes de la partida, un patrón ya documentado entre las especies transaharianas (Salewski et al., 2004).

- La mayoría de especies residentes presentan una muda posnupcial y una muda primaveral con o sin solapamiento con la reproducción.

Solapamiento entre la reproducción y la muda

Foster (1975) recopiló información sobre la incidencia del solapamiento entre muda y reproducción entre las especies tropicales. Encontró 74 especies para las que este fenómeno había sido ya descrito y presentó datos para 47 especies más en Costa Rica (16 de ellas presentes en el Occidente de México). Observó que este solapamiento no mostraba una obvia correlación con la dieta o el hábitat, y que la biología reproductiva podría ser el factor más influyente sobre el mismo. Tomando como punto de partida los principios de que la reproducción y la muda son procesos costosos que compiten por la energía y los recursos metabólicos y fisiológicos disponibles (Langston & Rohwer, 1996) y de que el periodo de muda se mantiene constante año tras año (Snow & Snow, 1964), adujo las siguientes hipótesis para explicar este fenómeno: 1) el aprovechamiento de una concentración de recursos alimentarios muy limitada temporalmente; 2) la inversión de los excedentes (energía y nutrientes) durante las fases de la reproducción menos exigentes; 3) la anticipación del periodo reproductivo podría provocar una coincidencia con la muda prenupcial; y 4) el ahorro de recursos invertidos en la reproducción de especies parásitas o con tamaños de puesta reducidos, así como aparentemente las que nidifican en cavidades, permitiría una mayor inversión en la muda. Posteriormente se ha constatado este solapamiento en numerosas especies tropicales más (Milingwa, 1996; Marini & Duraes, 2001).

Willoughby (1986) indicó que el solapamiento entre muda y cría podría ser una adaptación al mantenimiento de la eficiencia del plumaje en especies de ambientes áridos con un periodo reproductivo prolongado que sufren un fuerte desgaste a lo largo del año provocando sólo una mínima competencia entre ambos procesos. Asimismo sugirió la posibilidad de que esta estrategia tenga un origen neotropical y que sólo se da de forma atípica en aves de regiones templadas. No obstante, el solapamiento entre muda y cría es una bien conocida adaptación a la rápida llegada del invierno tras la temporada reproductiva en las poblaciones de especies que habitan latitudes septentrionales (Orell & Ojanen, 1980; Hemborg et al., 2001).

El solapamiento entre muda y cría puede darse, no obstante, con una baja frecuencia en muchas otras especies de latitudes medias (Dhondt, 1973; observación personal en Cataluña).

En otros grupos taxonómicos, la correlación etológica entre la muda y la cría es muy notable, como por

ejemplo en las hembras nidificantes de la familia Bucerotidae (Klaassen, 2003), que mudan enclaustradas en la cavidad en la que crían.

Como se ha comentado, la duración de la muda es menor en especies de latitudes superiores, especialmente entre las migratorias, las cuales tienen una "agenda" más apretada y evitan, en general, solapar los distintos estadios de su ciclo anual. Si la mayor depredación en los trópicos (Ricklefs, 1969) ha seleccionado a los individuos capaces de efectuar repetidos intentos de cría durante un periodo más prolongado ¿por qué las aves neotropicales no han reducido la duración de la muda? A partir de esta cuestión, Moreno (2004) revisó cuatro hipótesis que pueden explicar el solapamiento entre la muda y la reproducción en las aves neotropicales:

- El frugivorismo es un tipo de dieta pobre en proteínas y frecuente en los trópicos (Stutchbury & Morton, 2000) que podría alargar la duración de la muda.
- Un hipotético mayor riesgo de depredación por rapaces en los trópicos ejercería una presión selectiva negativa sobre los individuos que redujeran su capacidad de vuelo mudando más rápidamente.
- La mayor degradación del plumaje en climas cálidos y húmedos favorecería una mayor proliferación de bacterias y hongos (Burt & Ichida, 1999).
- La mayor prevalencia de patógenos en los trópicos (Møller, 1998) exige mantener el sistema inmunológico siempre a pleno rendimiento. La muda interacciona de forma contradictoria con éste. Por un lado el sistema inmunológico puede retrasar el inicio de la muda (Sanz et al., 2004). Por su parte la muda puede reducir el componente celular inmunitario (Holt, 1992), pero, también puede actuar como un coadyuvante a través de la estimulación de la síntesis de pigmentos (Mckintosh, 2001), efecto que podría explicar la mayor frecuencia de especies tropicales que posee carotenoides en su plumaje (Møller et al., 2000).

Según Moreno (2004), el solapamiento entre muda y reproducción no sería una consecuencia de un periodo de cría más largo sino de una mayor duración de la muda impuesta por el balance entre muda y sistema inmunológico.

Entre las 23 especies del Occidente de México en las que se ha detectado solapamiento (tabla 48) ninguna es estrictamente frugívora, aunque las dietas de *C. frantzii* y *M. caerulescens* incorporan frutos de manera habitual, al igual que, posiblemente, las de las familias Emberizidae y Cardinalidae. No se poseen datos sobre depredación ni sobre carga de parásitos queratinófagos, aunque la elevada tasa de reemplazo basal a lo largo del año en el 50% de estas especies sugiere que la degradación por hongos y bacterias o por el efecto del sol (Willoughby, 1986) podría desempeñar un papel importante. Esta degradación podría verse potenciada por la calidad de la pluma: Emberizidae y Cardinalidae

presentan un mayor desgaste (fig. 71) posiblemente debido a que su dieta es más pobre en proteínas (básicamente es granívora) y no permite crear plumas con una microestructura tan robusta como las dietas ricas de los insectívoros. Además, estas especies son las que suelen presentar un mayor número de episodios de muda dentro del ciclo anual.

No se ha registrado solapamiento entre muda posnupcial y reproducción; en todos los casos el solapamiento se da con una muda prenupcial o nupcial. Tampoco se ha registrado el reemplazo de rémiges. En casi todos los casos las intensidades de muda asociadas han sido inferiores al 10%, con algún caso cercano al 20%. En "Morfometría esquelética y masa" (fig. 25) se ha visto que las intensidades de muda bajas no parecen causar una alteración en la masa del ave, lo que sugiere que suponen un gasto energético reducido. De las 14 especies de las que se posee suficientes datos, en seis se da una mayor frecuencia de muda en individuos no activos reproductivamente (ver fichas), lo que indica que en algunas especies existe una correlación negativa entre la presencia de muda activa y el desarrollo de estructuras reproductoras externas, especialmente de la placa incubadora, de modo que los individuos no reproductores y los que inician la cría más tarde probablemente son los que presentan muda activa con más frecuencia durante el periodo reproductor.

No ha sido posible comprobar si los individuos que presentan este solapamiento lo tienen todos los años.

Tabla 48. Especies residentes en las que se ha observado solapamiento entre la muda y la época reproductiva. * Especies con un reemplazo de muda basal elevado a lo largo de su ciclo anual; † Especies en que los individuos no reproductivos muestran muda activa con mayor frecuencia.

Familia	Especies
Dendrocolaptidae	<i>S. griseicapillus</i> , <i>X. flavigaster</i> *†
Tyrannidae	<i>M. phaeocercus</i> , <i>E. difficilis/occidentalis</i> , <i>M. tuberculifer</i> , <i>M. nuttingi</i> , <i>M. tyrannulus</i> , <i>P. sulphuratus</i> *, <i>M. similis</i> *
Incertae sedis	<i>P. aglaiae</i> *
Vireonidae	<i>V. brevipennis</i>
Troglodytidae	<i>T. felix</i> *, <i>T. sinaloa</i> *
Turdidae	<i>C. frantzii</i>
Mimidae	<i>M. caerulescens</i>
Emberizidae	<i>V. jacarina</i> *†, <i>A. pileatus</i> , <i>A. virenticeps</i> *†, <i>A. rufivirgatus</i> , <i>M. kieneri</i> *†, <i>P. ocai</i> *, <i>A. ruficauda</i> *
Cardinalidae	<i>P. leclancherii</i> *†

Extensión de la muda. Patrones y mecanismos subyacentes

La secuencia básica de muda es un elemento bien conocido, tanto desde el punto de vista del reemplazo dentro de tractos como entre tractos (Jenni & Winkler, 1994). También es bien conocido que la muda sigue un

ritmo endógeno (Gwinner, 1986; Ellis et al., 2006) bajo el control del fotoperiodo (Noskov & Rymkevich, 1982). Sin embargo, se han realizado pocos estudios sobre los aspectos funcionales de la muda (Evans, 1966; Doraka, 1971; Jehl & Johnson, 2004) y, aunque se han llevado a cabo numerosos estudios sobre su regulación hormonal (Payne, 1972; Goldsmith & Nicholls, 1992; Dawson, 2006), no se ha investigado qué mecanismo (o mecanismos) fisiológico regula la extensión de cada episodio y la variación entre individuos y especies.

La muda del plumaje es un proceso circanual de renovación de tejido análogo al del pelo de los mamíferos, que también avanza en forma de onda (Johnson, 1972) y está regulado por hormonas como la tiroxina (Maurel et al., 1987; Dawson, 1989). Esta onda no procede de forma aleatoria, sino que presenta un nodo de inicio (Yuri & Rohwer, 1997) y un patrón secuencial que se repiten cíclicamente. No obstante, sólo se tienen nociones sobre estas dos características de la muda. Miller (1941) señaló que la muda en los falconiformes se inicia en la brecha diastatáxica de las secundarias y sugirió la posibilidad de que la mejor vascularización en las zonas del ala que poseen una menor densidad de plumas podría facilitar la trasducción de la señal hormonal (tiroxina) y desencadenar una ola inductiva por contagio con los folículos vecinos.

En un trabajo aún inédito realizado a finales de la década de los noventa, Gargallo (en preparación) realizó una descripción exhaustiva del proceso de reemplazo de rémiges durante la muda posjuvenil de *Carduelis carduelis*. Los resultados que obtuvo le permitieron definir un sistema de prioridades según el cual la renovación de cada rémige sigue un orden jerárquico determinado por el rol y la ubicación diferenciales de cada pluma, las cuales, tal como revelan los estudios de la distribución no aleatoria de las barras defectuosas (Jovani & Blas, 2004; Serrano & Jovani, 2005), poseen distinta importancia para el ave. Así, las terciarias y las primarias que forman la punta del ala tienen mayor prioridad de reemplazo y, entre estas, las que están más expuestas presentan la prioridad máxima.

Según Gargallo (en preparación), la secuencia y extensión están relacionadas de tal manera que a medida que esta es mayor aquella se aproxima más a la secuencia básica de muda. De hecho, las secuencias observadas en mudas parciales extensas se desvían sólo moderadamente del orden relativo de reemplazo de la secuencia básica de muda. Las diferencias entre ambas estriban en el nodo de inicio y en el orden de prioridad de reemplazo (figs. 65, 66): cuanto más elevada es la prioridad de muda de una pluma más probable es su renovación, independientemente de la extensión de la muda. El momento en que las plumas de un tracto comienzan a renovarse respecto a las de otro y la direccionalidad de la secuencia dentro de los tractos se conserva. En otras palabras, las mudas parciales extensas son mudas completas que se inician en un estadio

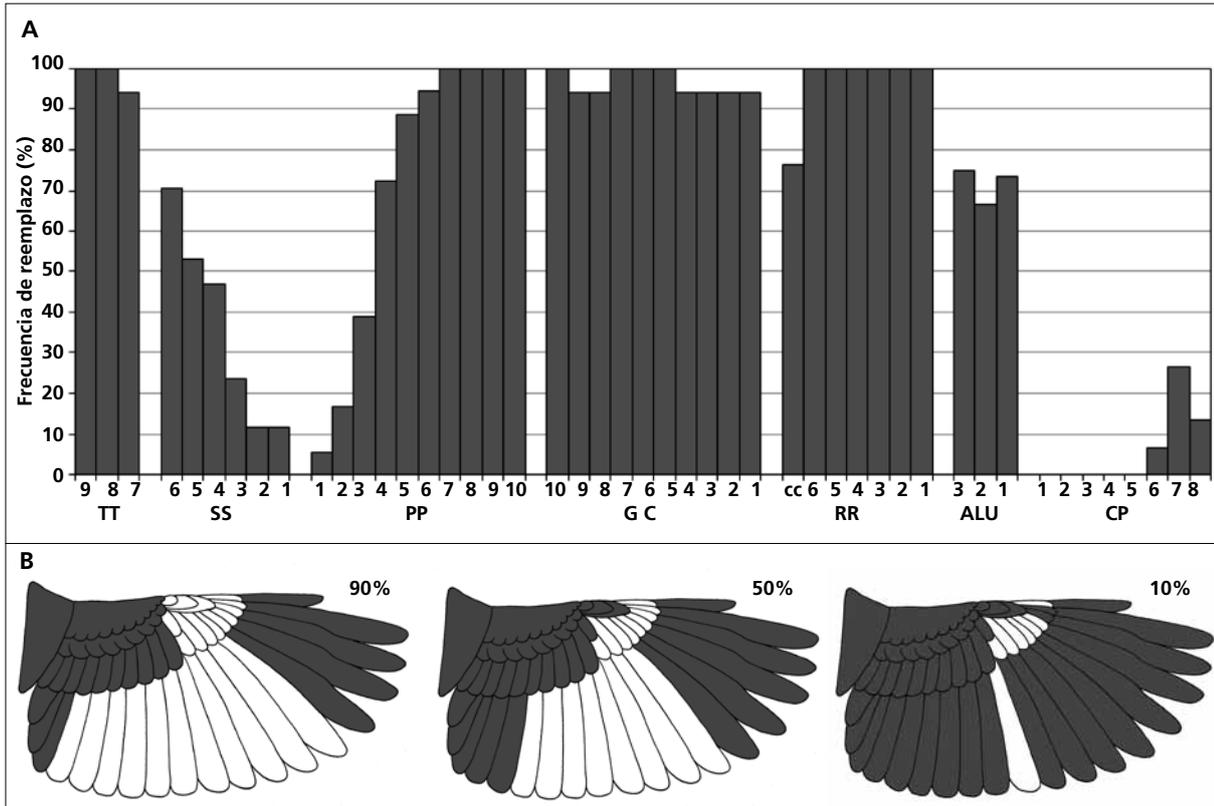


Figura 65. Prioridades de reemplazo en la muda de otoño de los inmaduros de *V. bellii* ($n = 18$). A. Frecuencia media de renovación de cada una de las plumas que constituyen las terciarias, las secundarias, las primarias, las grandes coberteras, la cobertera carpal, las rectrices, el álula y las coberteras primarias. Todos los tractos del cuerpo, las coberteras marginales y las medianas son siempre renovados. B. Extensión de la muda esperable a partir de las prioridades derivadas de la frecuencia de reemplazo de la muestra. De izquierda a derecha: el 90% de los individuos siempre mudará todas las coberteras alares (excepto la carpal y las primarias), las terciarias y las cinco primarias externas; el 50% de los individuos además de las anteriores mudará las dos secundarias internas, una primaria más y el álula completa; sólo un 10% de individuos alcanzará a mudar todas las secundarias y primarias (excepto la interna) más dos coberteras primarias. Este resultado sugiere que algunos inmaduros podrían experimentar una muda completa en este episodio.

más o menos avanzado de la secuencia básica. Si se extrapola esta definición a cualquier muda parcial independientemente de su extensión, se puede afirmar que cuanto más reducida es esta más avanzado es el estadio con el que se corresponde en la secuencia básica de muda (fig. 67).

La descripción de este proceso proporciona un marco unificador de la muda posjuvenil y de la muda posnupcial en el género *Carduelis* del Paleártico (también pudo constatar que *Carduelis chloris* y *Carduelis cannabina* se ajustaban a lo observado en *Carduelis carduelis*), de manera que ambas pueden interpretarse como procesos regidos por un único mecanismo fisiológico subyacente. Ahora bien, para que este marco pueda generalizarse debería encontrarse también en taxones alejados. En este sentido, los patrones de muda observados en las especies del Occidente de México que presentan algún episodio de muda extenso como por ejemplo *T. sinaloa* y *V. bellii* respaldan estos resultados (figs. 65, 66). Para *V. bellii* el reemplazo de primarias, rectrices y, sobre todo, secundarias tiene mayor importancia relativa que para *T. sinaloa*.

No obstante, para que esta hipótesis fuera válida debería poder aplicarse a todos los episodios de

muda, independientemente de su extensión, como las mudas parciales reducidas, las mudas complementarias (*stricto sensu* o no) o las mudas completas suspendidas.

Mudas parciales reducidas

De la misma manera que las mudas parciales extensas proporcionan la prioridad para plumas que ocupan un orden inferior en la jerarquía de reemplazo (sólo se mudan cuando el reemplazo es muy extenso), las mudas parciales reducidas constituyen un medio para determinar la jerarquía de reemplazo entre los tractos de mayor prioridad. Así, del episodio de muda invernal de *M. nuttingi* puede deducirse que la terciaria central posee una prioridad máxima (ver ficha).

Mudas complementarias

La muda de primavera de los adultos de *D. baritula* constituye un ejemplo. En ella se renuevan, además del cuerpo y las terciarias como los inmaduros, las secundarias internas que habían retenido en la muda posnupcial (ver ficha). Este patrón podría lograrse gracias a la capacidad de recordar qué plumas no habían sido

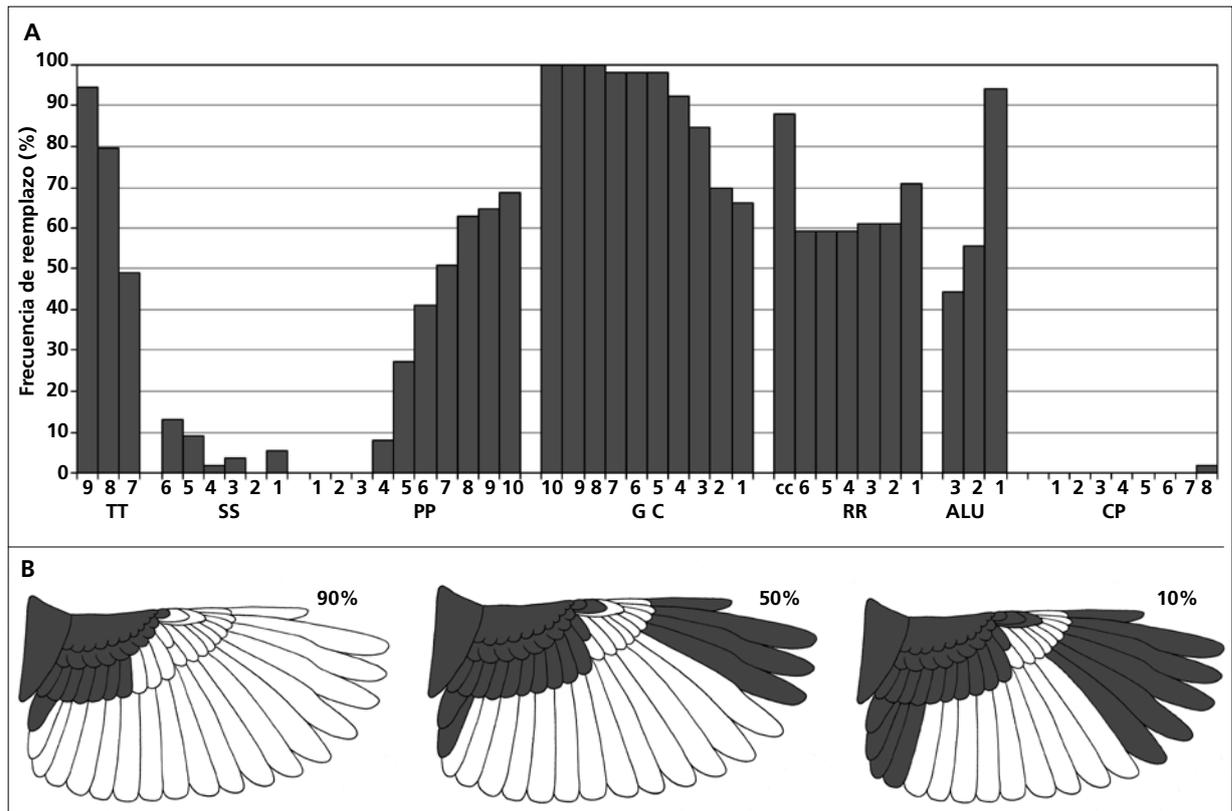


Figura 66. Prioridades de reemplazo en la muda posjuvenil de *T. sinaloa* (n = 53). A. Frecuencia media de renovación de cada una de las plumas que constituyen las terciarias, las secundarias, las primarias, las grandes coberteras, la cobertera carpal, las rectrices, el álula y las coberteras primarias. Todos los tractos del cuerpo y las coberteras marginales. Se ha encontrado algún individuo que había retenido alguna cobertera mediana externa. B. Extensión de la muda esperable a partir de las prioridades derivadas de la frecuencia de reemplazo de la muestra. De izquierda a derecha: el 90% de los individuos mudará las siete grandes coberteras internas más la terciaria interna; el 50% de los individuos además mudará también todas las grandes coberteras, la carpal, la terciaria central, las cuatro primarias externas y las dos plumas proximales del álula; sólo un 10% de individuos alcanzará a mudar todas las terciarias, una secundaria interna, dos primarias adicionales y toda el álula.

mudadas en la muda (casi) completa o bien gracias a que las secundarias poseen una prioridad de reemplazo elevado.

Las plumas no son simplemente estructuras muertas ancladas al tejido epidérmico, ya que sus folículos poseen musculatura e inervación. Este hecho podría sustentar un hipotético mecanismo memorístico que podría basarse, por ejemplo, en la existencia de propioceptores sensibles a un valor umbral en la pérdida de función que inhibirían o permitirían la muda (excepto en periodos refractarios), o a ritmos foliculares endógenos; en este último caso la retención de plumas sería un patrón individual que se mantendría constante año tras año.

La explicación alternativa, basada en el orden de prioridades, no necesita recurrir a mecanismos hipotéticos. Sin embargo, para *D. baritula* las terciarias tienen una mayor prioridad en los restantes episodios parciales y (si el patrón de muda para ellos se ha descrito de forma precisa; ver ficha) esto está en desacuerdo con lo que se esperaría si las secundarias tuvieran una prioridad de muda superior. Por tanto, sería necesario el concurso adicional de otro factor para explicar co-

rectamente este episodio a partir de la teoría del orden de prioridades.

La causa de la retención de secundarias en la muda posnupcial de *D. baritula* hay que atribuirlo a otro tipo de factores.

Mudas completas suspendidas

Son pocos los casos comprobados de una muda que se interrumpe y se reanuda tras un intervalo de estasis en el punto donde había sido suspendida (Jenni & Winkler, 1994; Shirihai et al., 2001; ver ficha de *S. coerulescens*). Este tipo de muda debería estar regulado por un mecanismo de alternancia entre periodos de inhibición y activación que, coordinado con un ritmo folicular endógeno, impidiera el desencadenamiento de la secuencia básica de muda. Entre las especies en las que se conoce este tipo de muda, como los colibríes, se observa que la secuencia de muda se conserva hasta la conclusión del episodio. Hay que mencionar, a propósito de la familia Trochilidae, que la secuencia de reemplazo de las primarias externas varía respecto a la de la secuencia básica de las passeriformes: la p9 se muda después de la p10 (Stiles, 1995).

El mecanismo fisiológico responsable de la muda debería ser capaz de explicar los elementos que la definen así como sus aparentes excepciones. De los casos anómalos que de vez en cuando se observan pueden obtenerse pistas muy valiosas para la comprensión del patrón subyacente (fig. 67). Posiblemente este mecanismo es análogo a otros que tienen lugar durante el desarrollo del embrión: una señal hormonal a la que son sensibles ciertas células desencadena una onda inductiva a la que responden de forma ordenada los distintos tractos.

Secuencia

Debería existir una sensibilidad diferencial al estímulo por parte de las células foliculares implicadas, de modo que las regiones o tractos menos sensibles requerirían un estímulo de mayor intensidad para activarse. Además, la activación dispararía un mecanismo de control secuencial que se regiría por la direccionalidad fijada en la secuencia básica y no en un orden de sensibilidad decreciente al estímulo. La secuencia básica habría sido fijada por selección natural para minimizar la pérdida de funcionalidad.

Variación en la extensión

La variación entre individuos en el tracto (o el nodo dentro de este) donde se inicia la renovación del plumaje en cada episodio de muda vendría determinada por factores genéticos y ambientales. Entre los primeros estaría el sexo y el orden de prioridades, y entre los segundos la duración de la exposición al estímulo desencadenante de la muda y la madurez de los folículos en el momento del inicio (Bojarinova et al., 1999).

Intensidad

Las especies migratorias poseen tasas de muda mayores que las residentes (por ejemplo, Stresemann & Stresemann, 1970) y la duración de la muda de las poblaciones septentrionales es más corta que la de las meridionales (Mewaldt & King, 1978). Se desconoce hasta qué punto este aumento vendría explicado por causas exógenas como el régimen fotoperiódico o está fijado genéticamente.

Número de episodios

Los periodos refractarios a la muda no solamente varían entre especies sino también entre individuos de una misma especie. En concreto, el episodio de muda que tiene lugar a la llegada a los cuarteles de invierno en la mayoría de especies migratorias suele afectar a un porcentaje entre moderado y bajo de su población. Las causas que hay detrás de esto no han sido exploradas hasta el presente. No obstante, la diversidad de estrategias de muda que se pueden encontrar dentro de ciertos géneros (por ejemplo, *Vireo*, este trabajo), e incluso dentro de una misma especie (Shirihai et al., 2001) sugiere que la muda es un carácter plástico (Dawson, 2008) con una

variabilidad genética importante en numerosos taxones que permite cambios adaptativos rápidos de una manera que recuerda a la que determina el comportamiento migratorio (Pulido, 2007).

Fenología

La muda es un proceso controlado a través del fotoperiodo (Dolnik & Gavrilov, 1980), aunque el momento concreto en que se inicia está modulado por factores próximos como la cría en el caso de la muda posnupcial (Dawson, 2006). La capacidad de responder a los estímulos del fotoperiodo, sin embargo, parece estar fijada genéticamente, como se desprende de la diversidad de ciclos de muda que presentan especies cercanas filogenéticamente y que comparten hábitat.

Suspensiones y retenciones

No hay estudios que apunten la posibilidad de que la muda sea un proceso controlado activamente por el individuo, aunque el grado de control que muestran algunas especies podría sugerirlo (Dittmann & Demcheck, 2007). El que la privación de alimento no interrumpa la muda (Murphy & King, 1992) indica que se trata de un proceso pasivo. La interrupción de la muda completa, no obstante, supone un cortocircuito temporal de la secuencia básica que requiere, en el caso de una suspensión, la capacidad de recordar para que se dé su prosecución. La retención de ciertas plumas en una muda en que se renueva todo el plumaje, como la retención de secundarias en los episodios de muda "completa" de *Sylvia borin* o *D. baritula* requiere un cortocircuito espacial puesto que la muda no se detiene en el momento de la secuencia en que debería producirse el reemplazo de esas plumas sino que se salta ese tracto (o porción del mismo) y en los restantes continúa hasta su compleción.

Particularidades de la muda de las especies del Occidente de México

La secuencia y la extensión de la muda no difieren de las encontradas en las especies neárticas (Pyle, 1997). La constancia del patrón de muda en los géneros *Myiarchus*, *Aimophila* y *Passerina*, así como en géneros próximos como *Deltarhynchus*, *Arremonops* y *Cyanocopsa*, sugiere que la muda es un carácter compartido que posee una base filogenética. Sin embargo, la diversidad de patrones que pueden encontrarse en un mismo género, como por ejemplo *Vireo*, indica hasta qué punto puede ser plástica y responder a adaptaciones funcionales rápidas. Como en el Palearctico (Prys-Jones, 1991), también se han encontrado casos de muda prenupcial completa entre especies migratorias de largo recorrido, en concreto dos especies que crían e invernan en la región Neotropical: *M. luteiventris* y *V. flavoviridis*.

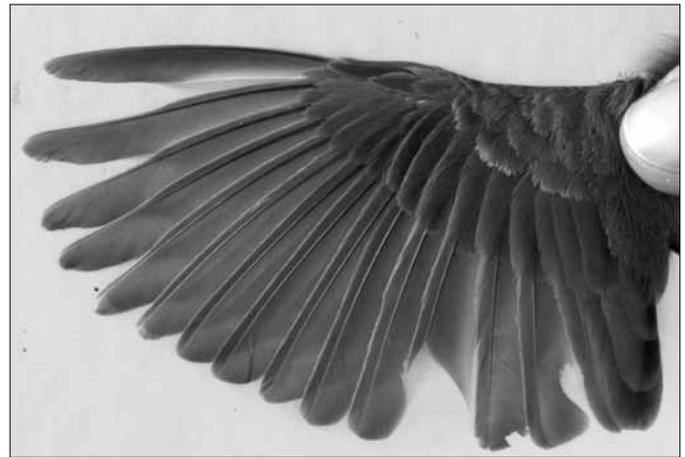


Figura 67. Muda anómala en un macho inmaduro de *P. versicolor* capturado el 12 X 05 (OC = 3; el sexo se determinó a partir de la presencia de un pequeño número de plumas de tipología masculina adulta en cabeza y coberteras supracaudales). Este individuo mudó las primarias 1 a 3 y sus correspondientes coberteras pero no mudó plumas del álula ni rectrices, dos tractos con una prioridad de muda mucho mayor que las primarias internas (ver ficha). Además, retuvo todas las coberteras medianas, un 10% de las plumas de la cabeza, de las partes superiores y de las coberteras infracaudales, un 20% de las partes inferiores y un 90% de las escapulares y de las coberteras marginales. Este patrón es el que se observaría en un ave que hubiera interrumpido la secuencia básica de muda (las plumas retenidas corresponden a los tractos que se renuevan más tarde) y sugiere que la extensión de la muda posjuvenil está determinada desde su inicio. Es notable el grado de desgaste que presentan las plumas juveniles, cuya edad debe de ser inferior a cuatro meses.

La duración de la muda es más prolongada probablemente como consecuencia de una tasa metabólica inferior (Wiersma et al., 2007).

El ciclo de muda difiere en un aspecto notable, no obstante: las especies residentes suelen presentar un reemplazo basal a lo largo de todo el ciclo (por ejemplo, *T. sinaloa*, *M. kieneri* y *S. coerulescens*) o un episodio prenupcial que se solapa con la reproducción.

Uso de la muda en datación

La muda proporciona el método cuantitativo para datar basado en caracteres de la anatomía externa más potente por dos motivos:

- Varía de forma discreta y, por tanto, permite separar netamente mudas parciales de mudas completas como la posnupcial y la posjuvenil (es decir, los episodios que mejor separan aves inmaduras de adultas). No obstante, alrededor de un 10% de las especies de passeriformes del Occidente de México presentan una muda posjuvenil completa (tabla 49) y un porcentaje indeterminado de inmaduros de las especies del género *Myiarchus* estudiadas y, posiblemente, de *C. notata* experimentan una muda posjuvenil completa.

- Tiene una aplicabilidad temporal que en la mayoría de especies se prolonga a lo largo de todo el primer ciclo de muda (ver "Datación mediante variables semicuantitativas").

Tabla 49. Familias de passeriformes presentes en el Occidente de México que constan de alguna especie cuya muda posjuvenil es completa. Se señalan con un asterisco las familias en las que la muda posjuvenil de todas sus especies está descrita y es completa.

Familia	Especies representantes
Dendrocolaptidae	<i>X. flavigaster</i>
Hirundinidae*	<i>Stelgidopteryx serripennis</i>
Aegithalidae*	<i>Psaltriparus minimus</i>
Ptilonotidae	<i>Ptilonotus cinereus</i>
Cardinalidae	<i>C. parvulus</i>
Emberizidae	<i>Aimophila borderii</i>
Icteridae	<i>Molothrus aeneus</i>

En las familias del orden Passeriformes todos los individuos adquieren un plumaje completo de tipología adulta en su primer ciclo anual (tabla 49) o bien en el inicio del segundo, tras la primera temporada reproductiva. La familia Pipridae constituye una excepción (Snow, 2004), puesto que los machos de segundo año, tras su primera muda posnupcial completa, adquieren

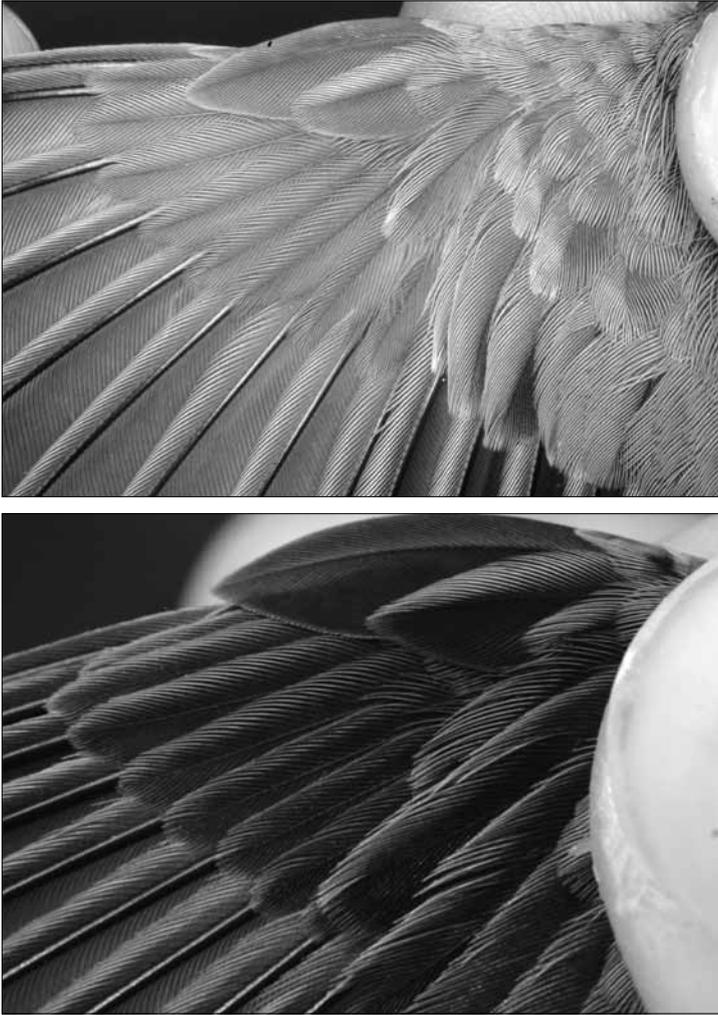


Figura 68. Región alular de *W. pusilla*. Arriba: macho inmaduro capturado el 10 X 06 (foto G. Gargallo): las coberteras primarias, rémiges y plumas mediana y grande del álula son juveniles, el resto de coberteras son posjuveniles. Abajo: macho adulto capturado el 18 IX 05: los márgenes de la pluma mediana del álula y de las coberteras primarias son más anchos y verdes que los del inmaduro, mientras que los raquis y las secciones centrales son más oscuros.

un plumaje cuya coloración es radicalmente diferente a la del adulto y sólo adquieren el plumaje típico del adulto tras su segunda muda posnupcial (por ejemplo, *Corapipo altera*).

Una vez adquirido el plumaje adulto es imposible distinguir estos individuos de los de mayor edad. Así pues, la utilidad del método reside en nuestra capacidad para diferenciar el plumaje juvenil del posjuvenil (o el posjuvenil del adulto en el caso de los Pipridae). En las especies con muda posjuvenil completa el método carece de utilidad, aunque es frecuente que algunos caracteres continuos, como la extensión del babero en los machos de *Passer domesticus*, no alcancen en promedio el mismo grado de desarrollo. Para un nutrido porcentaje de especies los límites entre el plumaje juvenil y el posjuvenil tras la muda posjuvenil son de una claridad meridiana, por lo que su datación es muy sencilla (por ejemplo, machos de *D. baritula*, fig. 69). Sin embargo, en numerosas especies que poseen una muda posjuvenil parcial el método no sólo exige un conocimiento general de la técnica y de las características de la muda de cada una de ellas (es decir, del patrón

y del ciclo de muda) sino también experiencia amplia y directa para reconocer las sutiles diferencias entre el plumaje juvenil retenido y el posjuvenil (por ejemplo, *W. pusilla*, fig. 68).

La pluma juvenil tiende a tener una textura más suelta y ligera que la de generaciones posteriores; especialmente las plumas del cuerpo poseen una sección pennácea más reducida (Proctor & Lynch, 1993) y las rémiges y rectrices una menor densidad de barbas. Sin embargo, y como ya se ha mencionado, estas diferencias varían entre especies. Por ejemplo, las plumas del ala juvenil de muchas especies de la familia Tyrannidae son virtualmente idénticas a las del adulto y se diferencian (no siempre claramente) por sutiles cambios de color (fig. 70). Se desconoce el por qué de estas diferencias entre especies, pero la calidad de la pluma probablemente está fijada genéticamente, puesto que también existen marcadas diferencias interespecíficas en las plumas adultas, con especies que apenas desgastan su plumaje al final del ciclo anual y especies que llegan a este punto en un estado de conservación lamentable, como *V.*



Figura 69. Ala de un macho inmaduro de *D. baritula* capturado el 5 VI 07. El límite de muda entre las dos grandes coberteras posjuveniles internas de color azul y las juveniles pardas con márgenes de color ante es muy evidente.



Figura 70. Ala de un *E. difficilis/occidentalis* inmaduro capturado el 19 VII 05. Las coberteras alares juveniles se identifican por sus márgenes más tostados y sus centros más pardos que negruzcos. Se puede apreciar la retención de las seis grandes coberteras y las tres coberteras medianas externas.

flavoviridis y *C. parellina* (fig. 71). Ciertas especies, como por ejemplo *V. flavoviridis*, podrían permitirse un plumaje de peor calidad debido a que su ciclo de muda incorpora dos episodios de muda completa al año, de manera que siempre exhiben un plumaje intacto durante la migración y el inicio de la reproducción, en concordancia con las predicciones del modelo de Barta et al. (2008). En cambio, es difícil encontrar una causa para que a *C. parellina* le resulte ventajoso no invertir más recursos en obtener un plumaje de mejor calidad y así mantener su funcionalidad durante los últimos meses del ciclo.

Las especies del género *Passerina* también muestran este patrón de desgaste extremo y, aunque renuevan parcialmente su plumaje corporal en primavera, sus rémiges y rectrices muestran un desgaste que puede poner en riesgo su capacidad de retornar a los territorios de cría. Este grupo de especies podría poner de manifiesto la imposibilidad de realizar una segunda muda extensa anual cuando no existen recursos alimentarios que lo permitan; no obstante, no se poseen datos que permitan correlacionar la disponibilidad de recursos y la existencia de un episodio de muda y/o su extensión en el Occidente de México.



Figura 71. Macho adulto de *C. parellina* capturado el 12 IX 05. El estado que presenta el plumaje de los adultos al final de su ciclo anual está al límite de su funcionalidad.



Figura 72. Desgaste de las terciarias en un inmaduro de *M. lincolnii* capturado el 05 III 05. Todas las del ala izquierda más la secundaria más interna son posjuveniles; en el ala derecha sólo la pequeña es posjuvenil.

Probablemente, la duración de la muda en las especies que muestran este patrón es más corta (Dawson, 2004). Si esto fuera así también cabría esperar una mayor tasa de imperfecciones en el crecimiento de la pluma, en forma de barras defectuosas, por ejemplo (Jovani & Blas, 2004). Parece más que simple coincidencia que *C. parrellina* sea la especie que más alteraciones en la coloración y estructura de las plumas ha mostrado entre las aquí tratadas.

Las rémiges y rectrices juveniles también tienden a ser más cortas, estrechas y a tener ápices más puntiagudos (Meigs et al., 1983; Collier & Wallace, 1989). No obstante, esta tendencia varía entre especies y entre tractos dentro de una misma especie (compárense las plumas del álula de *W. pusilla* en la fig. 68). Las grandes coberteras juveniles suelen ser más pequeñas y tener ápices más redondeados.

Los juveniles pueden carecer de ciertas modificaciones del plumaje. Por ejemplo, en los Tyrannidae y en el género *Pachyramphus* carecen de primarias modificadas. En otros taxones, por el contrario, poseen tractos modificados. Por ejemplo, los Corvidae suelen exhibir un plumero en la frente.

La coloración de los juveniles es generalmente más apagada y/o presenta un diseño diferente: en los Turdidae es común la presencia de pintas apicales, los Tyrannidae poseen márgenes pálidos más anchos, los Troglodytidae poseen barras negruzcas más espaciadas y claras, *Saltator* es verde (fig. 76), en el género *Icterus* poseen una máscara, babero o capucha reducidos o ausentes, etc.

El patrón de desgaste proporciona una guía muy útil para identificar plumas de generaciones diferentes y, en combinación con el ciclo de muda, permite

identificar también aves de distinta clase de edad. Los juveniles de las especies que poseen una muda posjuvenil completa que coincide en el tiempo con la muda posnupcial (por ejemplo, *Passer domesticus*) pueden separarse de los adultos incluso en las fases finales de este episodio gracias al patrón de desgaste de las plumas aún sin reemplazar: en los adultos estarán muy gastadas después de todo un año de uso, mientras que en los juveniles estarán aún nuevas. Aunque el desgaste es un proceso diferencial que afecta más a las plumas más expuestas (como las rectrices y las terciarias) y dentro de estas a las zonas más prominentes (es decir, ápices y márgenes), es un criterio muy útil para separar plumas de diferentes generaciones allá donde existe un límite de muda (fig. 72).

La evolución anual del desgaste replica la muda, de manera que permite establecer cuándo se produce esta e incluso su patrón (Rogers, 1990; fig. 73).

De entre los elementos descriptores de la muda, cuatro son los que pueden emplearse para su uso en datación:

La secuencia

En caso de que el ave a datar se halle en las fases iniciales o en las intermedias de una muda posjuvenil parcial o de una posnupcial completa, puede determinarse fácilmente de cuál de ellas se trata observando la secuencia de reemplazo: si un ave está renovando plumas del cuerpo y grandes coberteras y no ha reemplazado aún ninguna primaria puede afirmarse que está efectuando una muda parcial, es decir, posjuvenil (fig. 74); por contra, si está renovando grandes coberteras y primarias centrales tras reemplazar las primarias internas, puede concluirse que está llevando a cabo una muda completa (fig. 75).

Los plumajes que origina

En especies con maduración retrasada del plumaje (ver "Aspecto externo") como *I. cucullatus*, *S. coerulescens* o las hembras de *W. pusilla* (fig. 76), el plumaje posjuvenil difiere del adulto de forma conspicua y la datación es inmediata.

El ciclo de muda

El número de episodios que presenta cada especie y su programa temporal son imprescindibles para interpretar en cualquier momento del año el plumaje resultado de la muda que lo originó.

La fenología de los episodios de muda del primero y de los siguientes ciclos se solapa, en general, completamente (ver fichas). Esta coincidencia permite referenciar el plumaje que observamos al último episodio de muda, el que lo originó.

La extensión

Una vez conocido el número de episodios de muda y su fenología asociada en cada ciclo, la extensión permite

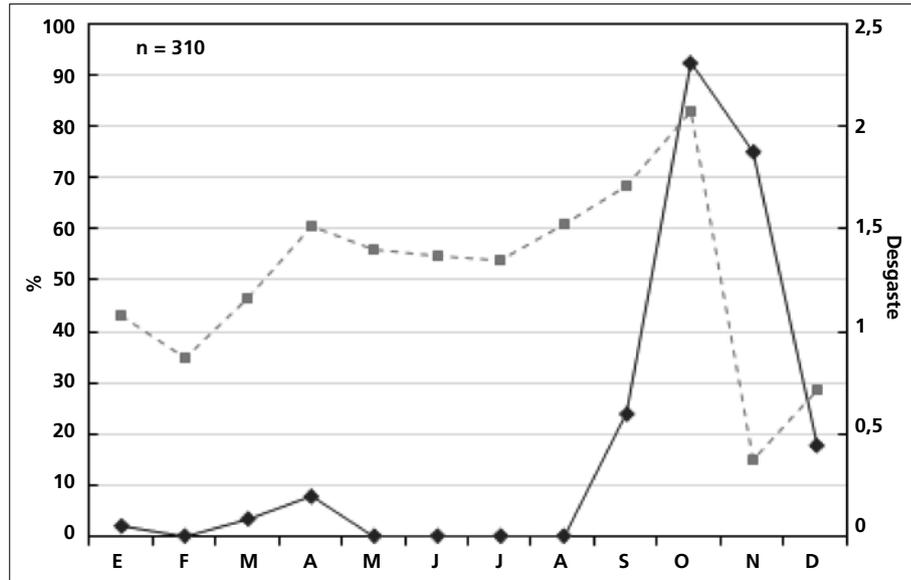


Figura 73. Fenología de muda de rémiges (línea continua) y puntuación del desgaste (línea discontinua) en *T. sinaloa*. La puntuación del desgaste sigue el método de Ralph et al. (1993), que varía entre 0 (ausencia de desgaste) y 4 (desgaste de primarias extremo). Este método tiende a sobreestimar desgastes nulos o muy reducidos e infraestimar el desgaste en las últimas etapas del ciclo anual de muda.



Figura 74. Ala de un *B. belli* capturado el 21 VII 05 en plena muda posjuvenil. Obsérvese que las grandes coberteras externas están en crecimiento pero ninguna primaria lo está.



Figura 75. Ala de un *P. erythrocephala* capturado el 7 VIII 05 en plena muda posnupcial. Las grandes coberteras externas están creciendo a la vez que las tres primarias internas con sus correspondientes coberteras.



Figura 76. Izquierda. Hembra inmadura de *W. pusilla* capturada el 6 III 05. Los adultos de ambos sexos y los machos inmaduros siempre poseen un capirote negro, en general muy extenso. Derecha. Inmaduro de *S. coerulescens* capturado el 15 IX 05 tras haber concluido la muda posjuvenil.

interpretar el plumaje y los eventuales límites de muda que muestre. Así, en una especie que presente muda posjuvenil parcial y muda posnupcial completa en otoño, un individuo que posea límites de muda en febrero será inmediatamente datado como inmaduro. Sin embargo, la situación no siempre es tan simple cuando el ciclo

de muda consta de una o dos mudas prenupciales. Por ejemplo, en una especie que realice una muda parcial extensa en otoño, un individuo capturado en primavera con claros límites de muda puede ser tanto un adulto como un inmaduro (figs. 77, 78).

Figura 77. Ala de un *Aimophila humeralis* capturado el 15 IX 05. Todas las plumas del cuerpo, las terciarias, las seis grandes coberteras internas y algunas coberteras medianas internas fueron mudadas durante la muda prenupcial que tiene lugar en primavera. Los límites de muda en esta época no indican que el ave sea un inmaduro y, de hecho, esta especie muestra una muda posjuvenil completa a finales de otoño.



Figura 78. Ala de un macho inmaduro de *P. melanocephalus* capturado el 6 V 05. Los límites de muda en esta época no indican que el ave sea un inmaduro; sin embargo, las primarias y secundarias juveniles permiten identificarlo como tal. Obsérvese la retención de la gran cobertera más interna, de la cobertera carpal y de algunas coberteras marginales y medianas, todas ellas pertenecientes al plumaje posjuvenil.



Figura 79. Ala de un macho adulto de *D. baritula* capturado el 09 III 05. El margen y el ápice raídos delatan la retención de la secundaria más interna.



Datación mediante variables semicuantitativas

Existen tantos criterios para datar aves como caracteres externos que varían con la edad (Jenni & Winkler, 1994) y que pueden ser apreciados a simple vista o con ayuda de algún magnificador óptico: coloración del iris (Wood & Wood, 1972; Leverton, 1987), del pico (Miles, 1971; Peterson, 1991), del paladar (Hogstad, 1971) y del anillo ocular (Gargallo, 1992). Su fiabilidad depende de la forma en que el carácter empleado cambie con la edad, de manera que los que muestran una progresión discreta (no gradual, por ejemplo, la muda), los dicotómicos (presencia-ausencia, por ejemplo, presencia de p9 reducida en los machos de *P. aglaiae*; fig. 80) y los casi dicotómicos (graduales pero con una clara dicotomía entre un estado completo y uno incompleto, por ejemplo, la neumatización craneal) serán utilizados de modo preferente.

Los caracteres que varían de forma continua (por ejemplo, la forma de los ápices de las rectrices) o que presentan una considerable variación individual debida a otros factores además de la edad, como el sexo (por ejemplo, el color del iris) o el momento del ciclo anual (por ejemplo, el color del pico), muestran distribuciones que se solapan para las distintas clases de edad. Por ello sólo permiten datar como adulto a un individuo hasta que los primeros inmaduros adquieren el estado adulto del carácter, pudiendo separarse a partir de ese momento con certeza los inmaduros. Este momento varía principalmente con la fecha de eclosión.

Por lo tanto, es fundamental establecer la aplicabilidad temporal del criterio. Cuanto más amplio es el periodo de validez más útil es el criterio. Así, la pigmentación de los tarsos puede prolongarse durante muchos meses en algunas passeriformes (Peris Álvarez, 1983) aunque en todas las especies estudiadas se completa en pocas semanas (observación personal). Por su parte, el viraje de la coloración del iris juvenil a la del adulto suele prolongarse durante meses (Hardy, 1973; Shirihai, 1988) aunque, en *Psaltriparus minimus* (Ervin, 1975) y en *V. hypochryseus* y *V. brevipennis* el cambio se produce aparentemente en las primeras 4-6 semanas de vida.

No obstante, también es necesario conocer si los adultos retienen el estado juvenil y en qué grado. Los juveniles de muchas especies europeas de la familia Sylviidae presentan manchas en la base de la lengua (Svensson, 1992), pero un porcentaje indeterminado de individuos las retiene como adultos, por lo que sólo los adultos que carezcan de manchas podrán ser identificados con fiabilidad empleando este criterio. Los adultos de *E. difficilis/occidentalis* retienen pequeñas ventanas (PC = 5) con una frecuencia cercana al 30%, por lo que este carácter sólo podrá emplearse para datar cuando la puntuación de PC < 5 a partir de la fecha en que los primeros inmaduros alcancen este grado de neumatización.



Figura 80. Detalle de las cinco primarias distales de un macho adulto de *P. aglaiae* capturado el 13 III 05.



Figura 81. Cambio en la coloración del pico de *T. rufopalliatu*. A la izquierda, un juvenil en plena muda posjuvenil capturado el 15 IX 05 y, a la derecha, un adulto capturado el 4 V 05. Se aprecia también el cambio en la coloración del iris.

El proceso de pigmentación de la piel en las partes no plumadas es un fenómeno del desarrollo postembrionario debido a la maduración de los melanocitos en la dermis (Lucas & Stettenheim, 1972). Los parches de piel especializados, como las carúnculas, suelen mostrar además coloración estructural asociada o no a pigmentos (Prum & Torres, 2003). Las patas y las comisuras bucales de todas las especies aquí estudiadas completan este proceso en pocas semanas y tienen por consiguiente escaso valor para datar.

Entre las aves tratadas, la lengua y el paladar de *M. caerulescens* tardan aparentemente varios meses en melanizarse; sin embargo, este carácter parece variar también con el sexo. El paladar de *V. brevipennis* también tarda varios meses en melanizarse y podría resultar útil como método complementario de datación ya que los límites de la muda posjuvenil en esta especie son poco evidentes. Los picos de *T. rufopalliatu* (fig. 81) y el de los machos de *C. parellina* tardan asimismo varios meses en adquirir su coloración definitiva y en esta última especie constituyen un carácter útil tanto para datar como para sexar (ver "Determinación del sexo").

La datación mediante variables cuantitativas continuas se ha tratado en "Neumatización craneal" y "Muda".

Coloración del iris

El cambio en la coloración del iris se debe a la deposición de pigmentos en el estroma y la capa del borde anterior acompañada o no de la desaparición de los pigmentos presentes en esta capa (Sweijd & Craig, 1991). La concentración y forma en que se depositan los pigmentos posiblemente difiere entre sexos y puede dar lugar a anillos intraoculares (por ejemplo, *M. caerulescens* y *Chamaea fasciata*), que pueden emplearse también para sexar algunas especies monocromáticas como *Sturnus vulgaris* (Svensson, 1992).

Entre las especies tratadas 17 como mínimo muestran un cambio notable entre la coloración del iris juvenil y la del adulto (tabla 50, fig. 82). La familia Emberizidae es la que presenta mayor proporción de especies con un cambio notable entre edades, el 78%.

Tabla 50. Especies estudiadas que presentan un cambio notable en la coloración del iris del juvenil y del adulto. Clasificación basada en el color del iris del adulto.

Iris castaño	Iris rojizo	Iris blanco
<i>T. sinaloa</i>	<i>V. nelsoni</i>	<i>V. brevipennis</i>
<i>T. felix</i>	<i>V. hypochryseus</i>	
<i>T. assimilis</i>	<i>V. flavoviridis</i>	
<i>T. rufopalliatu</i>	<i>M. caerulescens</i>	
<i>O. tolmiei</i>		
<i>A. pileatus</i>		
<i>A. virenticeps</i>		
<i>A. rufivirgatus</i>		
<i>M. kieneri</i>		
<i>P. ocai</i>		
<i>A. ruficauda</i>		
<i>M. lincolni</i>		

En principio, la pigmentación del iris en algunas especies podría ajustarse a una curva sigmoidea o exponencial con anomalías causadas por la competencia con otros procesos del crecimiento postembrionario, como ya se ha especulado para la neumatización en el "Neumatización craneal". No obstante, el tipo de pigmento no parece determinar la velocidad de este proceso ya que tanto dentro del conjunto de especies de iris adulto blanco como del de iris adulto rojo se encuentran tanto especies de pigmentación "rápida" como de pigmentación "lenta" (tabla 51). Las primeras podrían ajustarse a una recta.

Estas diferencias en la tasa de cambio de un carácter son reminiscentes de otro proceso del desarrollo

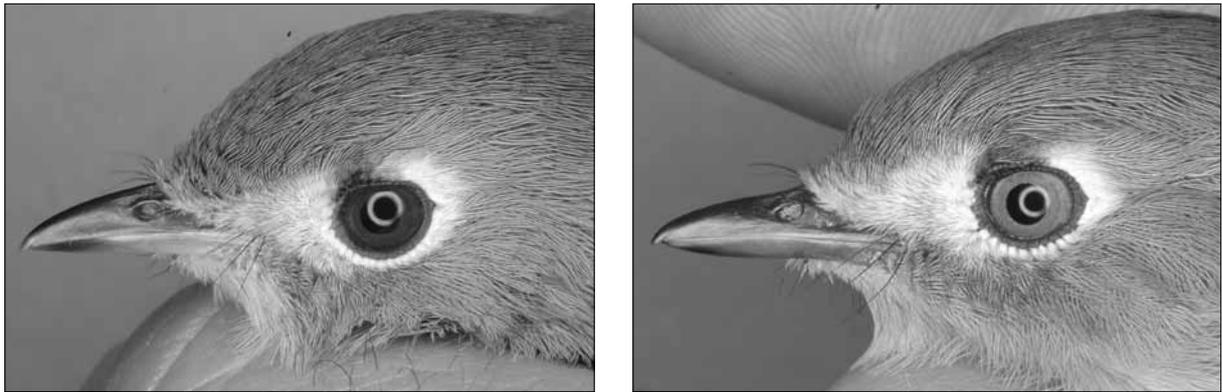


Figura 82. Cambio en la coloración del iris de *V. nelsoni*. A la izquierda, un juvenil y, a la derecha, un adulto, ambos capturados el 11 X 06. (Foto G. Gargallo).

Tabla 51. Diferencias en la tasa de la pigmentación del iris ("maduración del iris") entre especies residentes del Occidente de México.

	Pigmentación lenta	Pigmentación rápida
Iris blanco	<i>Quiscalus mexicanus</i>	<i>V. brevipennis</i>
Iris rojo	<i>M. caerulescens</i>	<i>V. hypochryseus</i>

postembrionario, el de la maduración retrasada del plumaje y, asimismo, sugieren una correlación con alguna función social como especulan en sus conclusiones Craig & Hulley (2004): la coloración del iris podría actuar como una señal en las interacciones sociales e indicaría posición jerárquica, edad y/o estado emocional. Estos investigadores contrastaron cuatro gru-

pos de hipótesis (físicas, ópticas, visuales y sociales) para determinar si alguna de ellas podía explicar la posesión de iris con coloración brillante en las paseriformes, pero no encontraron ningún patrón común a diez familias representantes de todas las regiones biogeográficas. La única correlación consistente que hallaron es la que se da entre la presencia de iris brillante y el nivel taxonómico: la distribución de este carácter no se da de forma aleatoria entre familias y géneros.

La aplicabilidad de este criterio varía con la especie. Por ejemplo, *M. caerulescens* completa el viraje del iris en unos 12 meses pero ya alcanza una coloración que se solapa con la de algunos adultos (posiblemente hembras) a los 6-7 meses de edad, en octubre, por lo que a partir de ese mes sólo puede emplearse para identificar inmaduros (fig. 83).

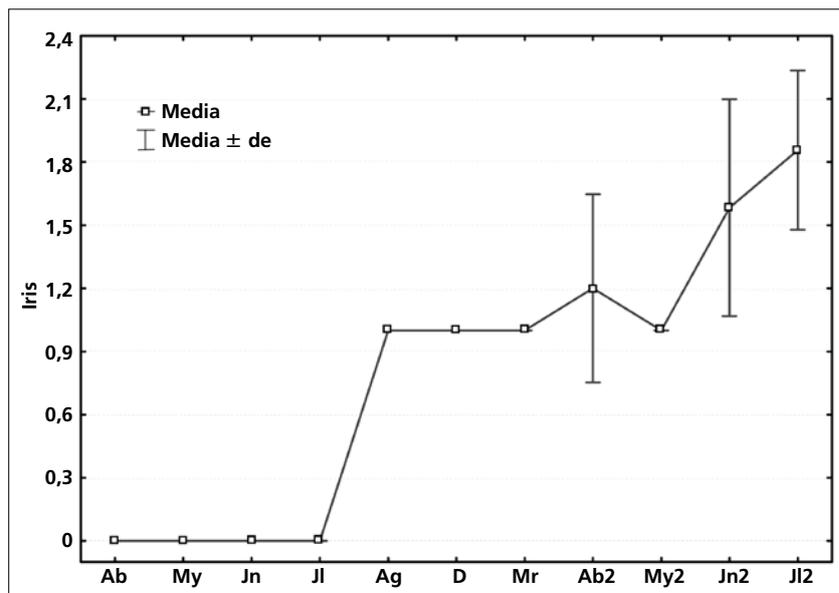


Figura 83. Viraje de la coloración del iris en *M. caerulescens*. La coloración del iris de cada individuo se puntuó de acuerdo a tres categorías: 0 = juvenil; 1 = intermedio; 2 = adulto. La gráfica se ha construido tomando el valor promedio de cada mes desde el mes en que se capturó el primer volantón del año. Los primeros inmaduros en alcanzar iris = 2 tenían 12 meses de edad. La desviación respecto a la curva sigmoidea esperable (Wilson & Hartley, 2007) probablemente se debe a la categorización de la variable (el cambio real en la coloración es un proceso continuo) que otorga mucho peso a la categoría intermedia: sólo los iris claramente adultos o claramente juveniles no reciben una puntuación intermedia. La incorporación de individuos de segundas puestas también tiene un efecto de ralentización.

Ciclos vitales

Los ciclos biológicos o ciclos vitales de las aves se componen de una serie de estadios o características biológicas (del inglés life-history traits) que, en el caso de todas las passeriformes aquí tratadas, tienen una periodicidad circanual (Poole, 2005; este trabajo). Los principales estadios de cada ciclo anual son la reproducción, la muda, la invernada y, en aves migratorias, la migración. Sin embargo, el primer ciclo anual difiere de los siguientes en que tiene un inicio absoluto (el desarrollo embrionario y la eclosión) y en que la renovación del plumaje juvenil (ver ciclos anuales en Poole 2005) y la migración otoñal (como por ejemplo la de *Piranga ludoviciana*, ver más abajo) no se solapan totalmente con sus equivalentes en el adulto, de hecho la/s muda/s y plumaje/s posjuvenil/es podrían carecer de homólogos en los ciclos posteriores (Howell et al., 2003).

El ciclo biológico establece el marco de referencia en el que se han de interpretar todos los aspectos de la biología de una especie. Si no está bien definido no es posible interpretar la muda y, en consecuencia, datar correctamente (e.g. Mulvihill & Rimmer, 1997 presentan un ciclo de muda muy improbable para *Vireo olivaceus* que tiene como presumible consecuencia una datación incorrecta).

La secuencia de estadios en cada ciclo anual es irreversible y parece ser innata (Wingfield, 2005). Por ejemplo, en la secuencia más habitual entre las passeriformes neárticas migratorias (secuencia migratoria básica): reproducción → muda postnupcial → migración otoñal → muda invernal → invernada → muda primaveral → migración primaveral, nunca se producirá la muda postnupcial antes de la reproducción, aunque la supresión o el fracaso temprano de la reproducción pueden adelantar la manifestación del siguiente estadio.

La rutina concreta a la que se ajusta el ciclo anual de una especie depende de la combinación de variables fisiológicas y ecológicas a la que está sujeta (McNamara & Houston, 2008). La transición de un estadio al siguiente y sus respectivas duraciones dependen de una combinación de factores endógenos, los ritmos circanales (Edmunds, 1987; Hadley, 1996; Wikelski et al., 2008), y de pistas o señales ambientales que han sido optimizadas por la evolución, de modo que cada estadio tenga lugar en el momento óptimo y no se extienda más allá del intervalo de tiempo disponible. Las

pistas ambientales permiten al animal anticiparse a las nuevas condiciones. En el caso de la reproducción se sabe que el momento preciso y la duración del período de maduración gonadal están controlados por el fotoperíodo (Jacobs & Wingfield, 2000). Otras pistas, como la temperatura (Wingfield et al., 1998), el régimen de lluvias (Skutch, 1950), los estímulos visuales-nutricionales (Ligon, 1974; Hau et al., 2000) o los estímulos sociales (Jovani & Grimm, 2008) proporcionan información predictiva a corto plazo que permite modular el momento exacto de la puesta dentro del período de maduración de las gónadas (Dawson, 2008). La posterior regresión de las gónadas normalmente desencadena el inicio de la muda postnupcial (Dawson, 2006). Un tipo adicional de señales, los factores de perturbación lábiles (Wingfield & Kitaysky, 2002), podría explicar las irrupciones invernales (Koenig & Knops, 2001), la duración de las escalas durante la migración (Gwinner et al., 1985) y la extensión de la migración hacia zonas más meridionales en pleno invierno (Terrill & Ohmart, 1984). Estos factores disparan respuestas de "emergencia" que permiten una rápida adaptación ante el desencadenamiento de eventos impredecibles.

El alimento, sin embargo, constituye el recurso limitante del ambiente que mejor explica el momento y el lugar en el que tienen lugar los diferentes estadios del ciclo (Lack, 1954; Barta et al., 2008) y su variación estacional por sí sola permite explicar las diferencias entre especies de regiones templadas y de regiones tropicales en el tamaño de puesta (Ashmole, 1963), la duración del cuidado parental y la edad en que los individuos se reproducen por primera vez (McNamara et al., 2008). El ave sigue la pista a los recursos alimentarios que explota para poder reproducirse, mudar, migrar y pasar el invierno. Así, algunas especies que crían en el oeste de Norteamérica, como *Passerina amoena*, se enfrentan a un agotamiento de los alimentos en su territorio de cría a finales de verano que determina la alteración de la secuencia migratoria básica: inician la migración antes que la muda postnupcial; sin embargo, interrumpen ésta entre el suroeste de EE.UU. y el noroeste de México para mudar aprovechando el pico de productividad que se da en esta última región en ese momento del año (Young, 1991). En otras especies, como *Piranga ludoviciana* los juveniles se des-

plazan desde su territorio natal a montañas cercanas donde pueden aprovechar el desfase altitudinal en la fructificación para mudar antes de iniciar la migración (Butler et al., 2002).

Cuanto mayor es el número de estadios que conforman el ciclo anual de una especie menor es su flexibilidad, es decir esta posee un calendario más rígido debido al menor intervalo de tiempo que resta para que, al concluir un estadio, pueda iniciar el siguiente. Sin embargo, muchas especies incrementan la flexibilidad de sus ciclos anuales mediante el solapamiento de estadios mientras que otras disocian ciertos estadios para conseguir una mejor distribución temporal de los costes relacionados (Wingfield, 2005). Ambas estrategias pueden observarse en las aves aquí tratadas. El solapamiento de muda y cría es un fenómeno frecuente entre las especies neotropicales (Foster, 1975). No obstante, este solapamiento no es equiparable al que se da entre las poblaciones boreales de algunas aves holárticas que se enfrentan a un pico temporal de recursos muy breve durante el cual están forzadas a completar la reproducción y la muda postnupcial (Orell & Ojanen, 1980). Veintitrés de las especies residentes aquí estudiadas (tabla 48) solapan la cría con una muda corporal que se inicia antes que la primera. Por otra parte, la especie de ciclo biológico más complejo tratada en este trabajo, *D. baritula*, suministra un ejemplo de disociación de un estadio probablemente para evitar el coste excesivo de su solapamiento con la cría: aproximadamente el 30% de individuos adultos no completa la muda posnupcial, cuya fase final coincide con el inicio de la temporada de reproducción en la estación seca. Los individuos implicados podrían ser aquellos que concluyeron tarde la temporada de reproducción en la estación lluviosa y, en consecuencia, también iniciaron tarde la muda posnupcial.

La menor flexibilidad en los ciclos con mayor número de estadios parece resolverse en muchos casos abreviando o reduciendo el estadio menos limitante cuando dos o más entran en conflicto. Por ejemplo, en especies con una doble muda postjuvenil previa a la invernada o a la migración postnupcial (e.g. *Passerina* spp.), aparentemente los individuos de puestas más tardías no llegan a completar el primero de los episodios antes de iniciar el segundo. Jenni & Winkler (1994) muestran que la extensión de la muda posjuvenil depende de la fecha de eclosión: cuanto más tardía es esta más se reduce aquella.

La flexibilidad también puede ponerse de manifiesto en otro aspecto: la adaptación a un nuevo calendario. *Myiopsitta monachus*, un psitácido suramericano cuya única temporada reproductiva (aquí referida a la puesta) va de finales de octubre a principios de febrero (Navarro et al., 1992) ha sido introducida en algunos países del hemisferio norte, donde ha translocado

los estadios de su ciclo biológico para optimizarlos al nuevo calendario de estaciones. La temporada de cría en Chicago va de abril a junio (Hyman & Pruett-Jones, 1995) y en Barcelona de marzo a junio con un segundo período entre junio y agosto (Carrillo, 2008).

Rohwer et al. (2009) han descrito el extraordinario ciclo vital que pueden presentar cuatro especies de paseriformes neárticas migratorias que migran al noroeste de México: una fracción indeterminada de algunas poblaciones de *Vireo cassinii*, *I. virens*, *I. cucullatus* e *Icterus spurius* intercalan un episodio de cría y de migración adicionales en su ciclo anual, de manera que tras la reproducción "normal" en Estados Unidos o Canadá, migran al sur de Sonora, la costa de Sinaloa y Baja California Sur hacia julio donde aprovechan el pico de productividad asociado a la temporada lluviosa para volver a criar, tras lo cual mudan y continúan su migración hacia los cuarteles de invierno. Este tipo de ciclo ya había sido predicho por el modelo de Barta et al. (2008) cuando la disponibilidad de alimento en los cuarteles de invierno o incluso en sitios intermedios es elevada. Este descubrimiento pone en tela de juicio muchas concepciones relacionadas con las limitaciones, plasticidad y control de los ciclos biológicos.

Ciclos vitales en el Occidente de México

El Occidente de México se caracteriza por un régimen de lluvias que determina dos claras estaciones, la seca y la lluviosa ("Medio físico"), de manera que tanto las aves residentes como las especies neárticas se han adaptado a una disponibilidad de recursos predecible y a una única temporada de cría favorable, con notables excepciones, como *D. baritula* y posiblemente *C. notata* y *Atthis heloisa*. No obstante, el pico reproductivo secundario de *D. baritula* (ver ficha) podría haber evolucionado como un caso de reproducción oportunista similar al de *Loxia curvirostra* (Hahn, 1995) determinada por un pico de floración en la estación seca (Schondube et al., 2003) casi regular: las heladas del invierno de 1997 produjeron un fracaso en la floración que tuvo como consecuencia la supresión de la reproducción (ninguna hembra desarrolló parche de incubación).

Ciclo definitivo

Las secuencias del ciclo anual definitivo observadas en las 76 especies estudiadas se muestran en la figura 84 (consultar tabla 1 y fichas para conocer a qué especies se ajusta cada uno). La secuencia de cinco especies residentes (*C. notata*, *M. kieneri*, *M. tyrannulus*, *G. venustus* y *C. parellina*) y de cinco migratorias (*C. ustulatus*, *D. graciae*, *C. rubrifrons*, *S. motacilla* y *I. cucullatus*) no está plenamente resuelta debido a un

La principal diferencia entre ciclos estriba en el número de características biológicas diferentes que los componen: tres en residentes (muda, reproducción e invernada) y cuatro en migratorias (muda, reproducción, migración e invernada). Las especies migratorias son las que presentan más estadios (entre seis y siete) debido a un mayor número de episodios de muda durante la invernada.

Las 11 principales secuencias del ciclo anual descritas entre las especies migratorias holárticas que presenta Newton (2008, pp. 305-306) pone de relieve el escaso conocimiento que se posee sobre los episodios de muda que experimentan en los cuarteles de invierno. De las seis secuencias para especies migratorias aquí descritas solo la 5 y la 6 coinciden plenamente con las allí representadas; las secuencias 1 a 3 en Newton (2008) pueden interpretarse como simplificaciones de las secuencias 1 a 4 aquí expuestas en las que se hubieran omitido los episodios de muda parcial. *P. melanocephalus* parece ser la única especie estudiada que llega a suspender la muda postnupcial para completarla tras la migración otoñal, por lo que seguiría la secuencia 3 en Newton (2008), a la que habría que añadir, no obstante, los episodios de muda parcial invernales.

Frecuencias de un estadio (generalmente alguna muda posterior a la posnupcial) muy inferiores al 100% indican que la secuencia no es totalmente rígida a nivel específico. Probablemente es habitual entre las especies migratorias y residentes que solo una fracción de los individuos siga la secuencia básica mientras que la fracción restante siga la secuencia simple, y que, aun en el caso de que esta muda estuviera fijada genéticamente, la proporción de individuos que la presente varíe entre años. La reproducción es otro estadio que puede presentar frecuencias muy inferiores al 100%, especialmente entre los inmaduros de las especies residentes, un fenómeno que podría estar relacionado tanto con la

competencia con los adultos como con una estrategia vital basada en una esperanza de vida mayor (Promislow & Harvey, 1990; Wiersma et al., 2007).

Es remarcable el frecuente solapamiento entre reproducción y muda corporal entre las especies residentes. También es destacable el alto nivel de reemplazo de plumas que mantienen algunas de ellas a lo largo de todo el ciclo. Ambas cosas sugieren un mecanismo de inhibición de la muda al que afectan débilmente las limitaciones energéticas y las interacciones con otros estadios del ciclo.

Entre las especies migratorias neárticas se observa que la muda prenupcial no se completa antes de abandonar los cuarteles de invierno: las aves se desplazan hacia el norte mientras mudan. Posiblemente no realizan desplazamientos importantes mientras la muda no está suficientemente avanzada, lo que retrasa su partida a los territorios de cría.

Primer ciclo anual

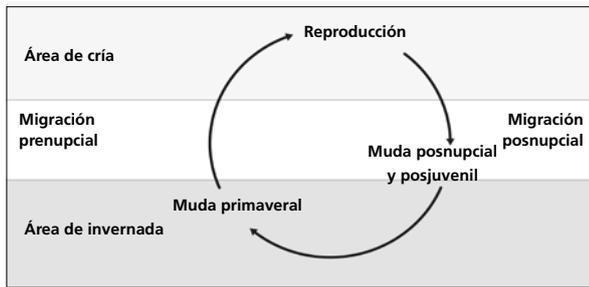
El primer ciclo anual consta del mismo número de estadios que el definitivo aunque siete de las especies tratadas presentan un episodio de muda adicional previo a la invernada: *P. leclancherii*, *P. versicolor*, *P. ciris*, *C. parellina*, *A. rufivirgatus*, *A. ruficauda* y la cohorte estival de *D. baritula*.

Este episodio adicional siempre precede al episodio de muda más extenso. En otras cinco especies se han encontrado indicios (ver Muda en las fichas de especies): *H. leucophrys*, *M. caerulescens*, *A. pileatus*, *A. virenticeps* e *I. graduacauda*.

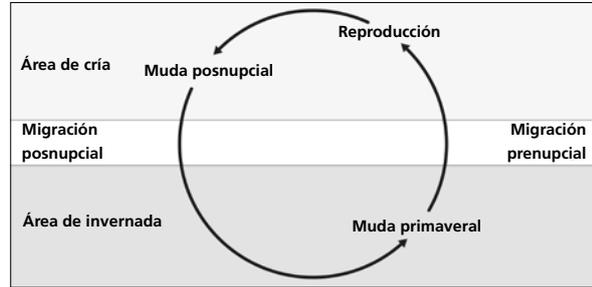
Tanto la secuencia de estadios como el calendario que siguen el primer ciclo anual y los ciclos definitivos se sincronizan con la migración posnupcial en el caso de las especies migratorias o con la invernada en el caso de las especies residentes.

Migratorias

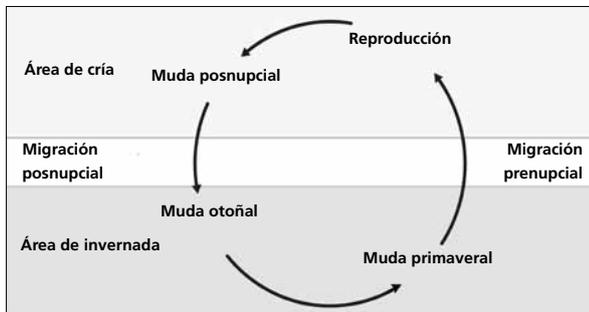
1. Muda-migración



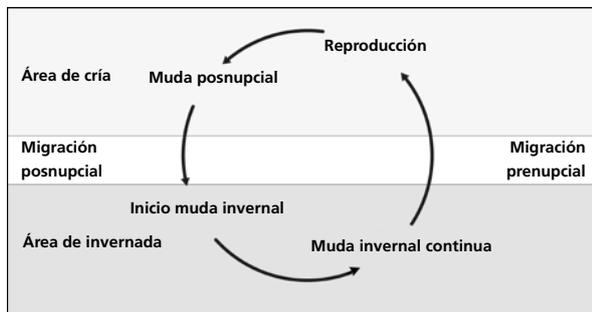
2. Simple



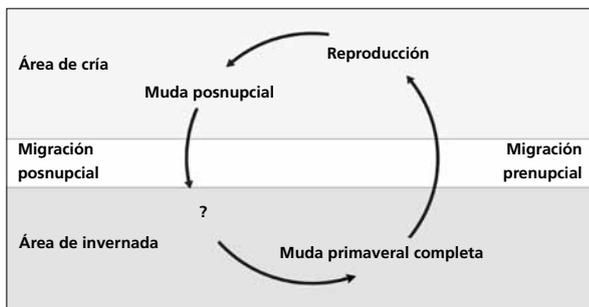
3. Básico



4. Reemplazo invernacional continuo



5. Doble muda completa



6. Muda completa fuera del territorio de cría

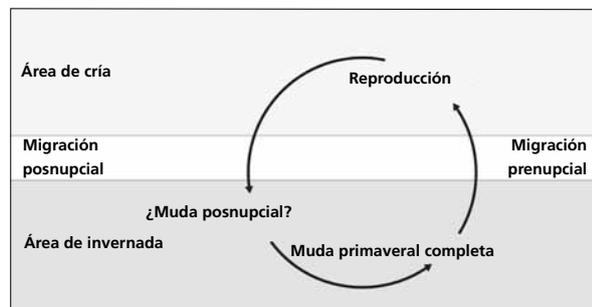
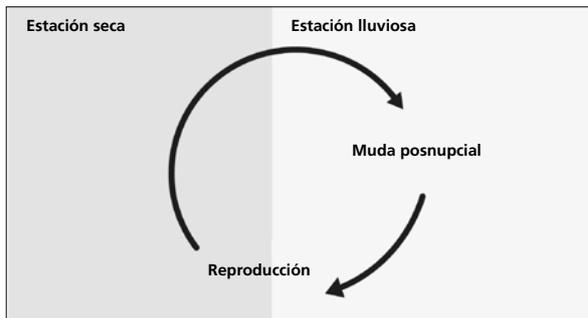


Figura 84. Ciclos definitivos observados entre las 76 especies tratadas en el área de estudio (Rohwer et al. [2009] describen ciclos diferentes en la región noroccidental adyacente a la región de influencia aquí tratada).

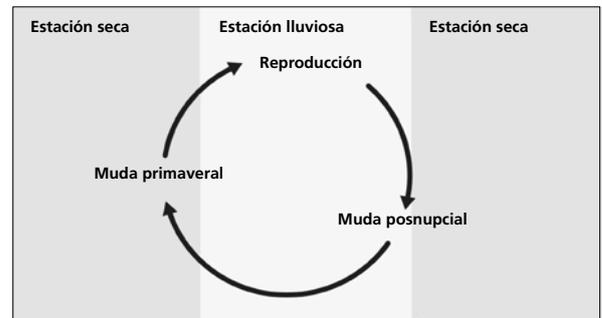
1. La muda posnupcial se difiere y tiene lugar en escalas que realiza durante la migración otoñal. Lo presentan 2 especies.
2. Consta de un solo episodio de muda en los cuarteles de invierno previo a la migración primaveral o justo tras la migración otoñal. Lo presenta 1 especie.
3. Se produce solapamiento entre la muda y la migración primaverales. Lo presentan 19 especies.
4. Se caracteriza por un nivel de reemplazo corporal elevado a lo largo de toda la invernada. Lo presentan 2 especies.
5. La muda primaveral es completa. Lo presenta 1 especie.
6. La extensión de la muda otoñal es desconocida pero, por analogía con las demás especies estudiadas, podría tratarse de una muda posnupcial completa, en cuyo caso se trataría de un segundo caso del ciclo anual migratorio con doble muda completa (la muda de primavera es completa). Lo presenta 1 especie.

Residentes

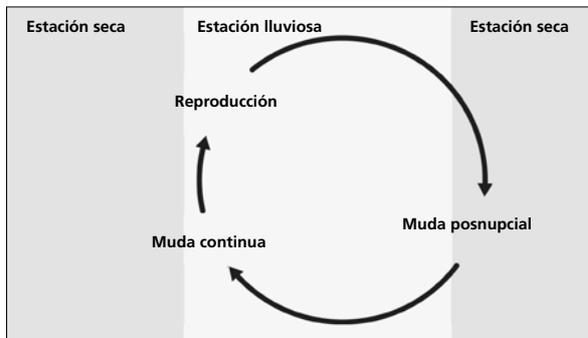
7. Simple



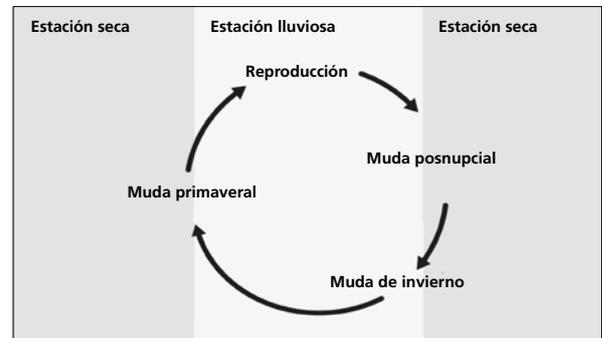
8. Básico



9. Reemplazo continuo



10. Ampliado



11. Básico con doble temporada reproductora

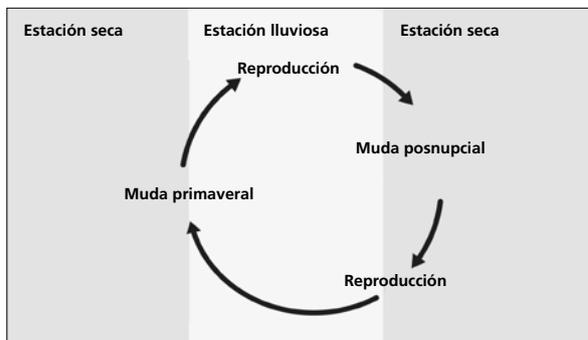
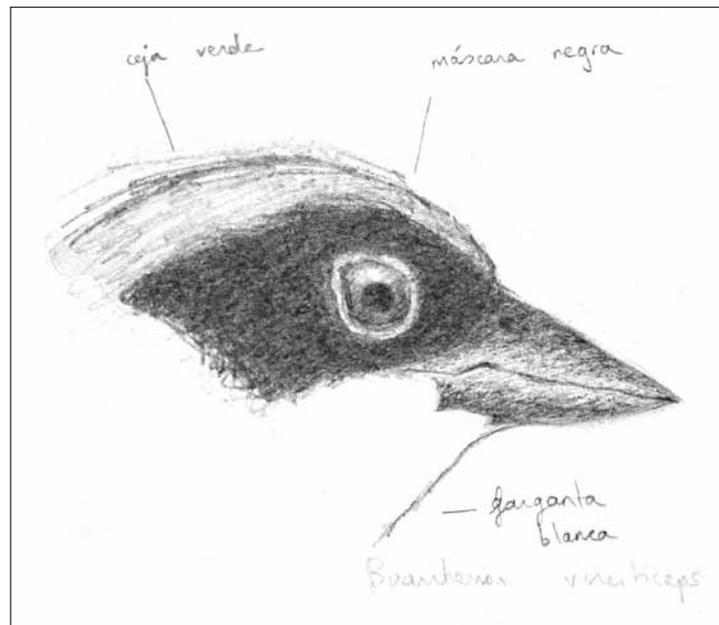


Figura 84. (Cont.)

- 7. Lo presentan 4 especies.
- 8. Suele darse solapamiento entre reproducción y muda primaveral. Lo presentan 21 especies.
- 9. Se caracteriza por un nivel de reemplazo corporal elevado a lo largo de todo el año, también durante la reproducción, con un pico en primavera que sugiere una variación del ciclo anual residente básico. Lo presentan 3 especies.
- 10. Suele darse solapamiento entre reproducción y muda primaveral. Lo presentan 8 especies.
- 11. Se produce solapamiento entre reproducción y muda primaveral. La muda posnupcial puede ser incompleta. Lo presenta 1 especie.

Tratamiento de las especies

- Contenido y guía interpretativa de las fichas de las especies
- Fichas de las especies



Contenido y guía interpretativa de las fichas de las especies

Las fichas se han organizado siguiendo el orden taxonómico propuesto por la AOU (1998). En la cabecera de la primera especie de cada nueva familia se hace constar esta.

Cada ficha está estructurada en cinco bloques: Encabezamiento, Notas generales, Biometría, Datación y sexado y Ciclo vital.

Todos los diagramas se han realizado mediante un programa de dibujo vectorial.

Las figuras y tablas que aparecen de forma sistemática en las fichas no se han numerado ni están acompañadas por un texto explicativo al pie.

Encabezamiento

Consta de los siguientes elementos:

- Foto de la cabeza.
- Nombre científico. Sigue la nomenclatura propuesta por la AOU (1998) y el 49° suplemento (Banks et al. 2008).
- Nombre común en español y en inglés. Se presenta el nombre vernáculo de uso más común en las áreas de muestreo. Aquellos que no han podido registrarse de primera mano se basan en Contreras (1999). En los pocos casos en que estas fuentes no proporcionan ningún nombre se ha optado por la lista de Escalante et al. (1996). El nombre común en inglés sigue la nomenclatura propuesta por la AOU (1998).
- Subespecies presentes en el Occidente de México. Sigue la nomenclatura que presenta del Hoyo et al. (2003-2008). Hasta el momento de la preparación de esta monografía no han sido publicados todavía los volúmenes correspondientes a las familias Parulidae en adelante; para estos taxa se ha seguido Curson et al. (1994), Pyle (1997) y Poole (2005).
- Estatus de conservación. Se incluyen dos clasificaciones: la categoría de amenaza publicada por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2008) y la publicada en la norma oficial mexicana (NOM-059-ECOL-2001; SEMARNAT, 2002).
- Estatus migratorio en el área de estudio. Se define mediante cuatro categorías residente, invernante, transeúnte y estival. Para las tres últimas

se incluye el período del año en que está presentes en la especie basado tanto en capturas como en observaciones.

Aspecto externo

Incluye una descripción de ciertos aspectos de la morfología externa del ave y está organizada de la siguiente forma:

- Notas sobre variación del plumaje: dimorfismo sexual, presencia de maduración retrasada y variabilidad intraanual e interindividual en el plumaje definitivo.
- Descripción sucinta del plumaje de cada sexo (siempre que existan diferencias): en cada fase del ciclo anual (siempre que se den variaciones apreciables en el plumaje tras los principales episodios de muda). El plumaje juvenil se describe en el subapartado "Plumaje" del bloque "Datación y sexado".
- Descripción del pico y las patas, generalmente limitada al color.
- Notas de identificación: cuando se puede dar confusión con especies semejantes se comentan los caracteres que permiten separarlas.

Biometría

Se estructura en dos secciones que sintetizan la información en forma de tabla: "General" y "Morfometría alar y caudal".

General

Para las especies en que se da dicromatismo sexual evidente a partir de la muda postjuvenil se muestra una sola tabla que presenta de 10 a 11 descriptores biométricos en función del número de primarias visibles en la especie (para *E. difficilis/occidentalis* se añade un descriptor adicional) desglosados entre machos y hembras: cinco esqueléticos, cuatro o cinco no esqueléticos, más la masa. En la columna del extremo derecho se muestra el coeficiente de dimorfismo sexual, calculado como el cociente entre la media de los machos y la media de las hembras (fig. 84).

	Media ± desviación estándar		Coeficiente de dimorfismo M/H
	Machos	Hembras	
ala* (295; 228)	64,84 ± 1,93 (58,5-71)	61,01 ± 2,32 (53,5-69)	1,06
cuerda (2;9)	64,00 ± 1,41 (63-65)	63,39 ± 2,27 (61-67)	1,01

Diferencias significativas
 * entre sexos
 † entre edades
 ‡ interacción sexo x edad

Tamaño de muestra
(machos; hembras)

Rango observado

Figura 84. Interpretación de la tabla de biometría general para especies dicromáticas. (Todos los valores están en mm excepto la masa, en g.)

	Machos		Hembras		Coeficiente de dimorfismo A/I
	Adultos	Inmaduros	Adultas	Inmaduras	
	ala (243;48)†(174;47)	65,08 ± 1,80	63,85 ± 2,03	61,17 ± 2,17	60,68 ± 2,76
masa (307;60) (206;58)†	12,71 ± 1,09	12,81 ± 1,26	12,27 ± 0,99	11,96 ± 1,21	1,03

Tamaño de muestra machos
(adultos; inmaduros)

Tamaño de muestra de hembras
(adultas; inmaduras)

Figura 85. Interpretación de la tabla de biometría general desglosada por clases de edad y sexo. (Todos los valores están en mm excepto la masa, en g.)

	Muestra global	cv
ala (24)	59,85 ± 2,09 (56-63,5)	3,49
cuerda (21)	62,74 ± 2,03 (58,5-66)	3,23

Tamaño de la muestra global

Coefficiente de variación

Figura 86. Interpretación de la tabla de biometría general global. (Todos los valores están en mm excepto la masa, en g.)

Para las especies del género *Passerina* se ha incluido una tabla adicional en la que el ala y la masa se desglosan por clase de edad y sexo (fig. 85).

Para especies monomórficas, levemente dicromáticas (por ejemplo, *I. virens*), estacionalmente dicromáticas (por ejemplo, *P. caerulea*) o que no pueden sexarse como inmaduros (por ejemplo, *O. tolmiei*) se incluye una tabla con las variables no desglosadas por sexo. En la columna derecha se muestra el coeficiente de variación para poder comparar directamente la cantidad de variación entre descriptores (fig. 86).

Morfometría alar y caudal

En un cuadro se presentan tres bloques de información ordenados de izquierda a derecha de la siguiente manera (fig. 87):

- Diagrama alar: integra el conjunto de descriptores alares e indica qué primarias forman la punta del ala y con qué frecuencia.
- Ala: incluye las distancias entre la punta de cada primaria y la punta del ala, más la proyección primaria (pp) y, en las especies con 10 primarias visibles, la distancia entre la punta de la p10 y la punta de la cobertera primaria más larga. También se incluye el rango de primarias emarginadas y la frecuencia de emarginación.
- Cola: incluye las distancias entre la punta de cada rectriz y la punta de la cola, más la longitud de las coberteras infracaudales.

Para construir el diagrama alar se han empleado los siguientes descriptores:

- Longitud media del ala.
- Distancia media entre la punta de cada primaria y la punta de la primaria que forma la punta del ala.
- Proyección primaria media.
- Distancia media entre la punta de la p10 y la punta de las coberteras primarias.
- Primarias emarginadas (solo se han representado aquellas primarias cuya frecuencia de emarginación ≥ 50%).

Este diagrama presenta el ala plegada en forma natural, aunque la posición de las plumas en reposo se ha alterado ligeramente para poder mostrar las primarias externas, que en una representación realista quedarían ocultas por las que forman la punta del ala. Cada ala

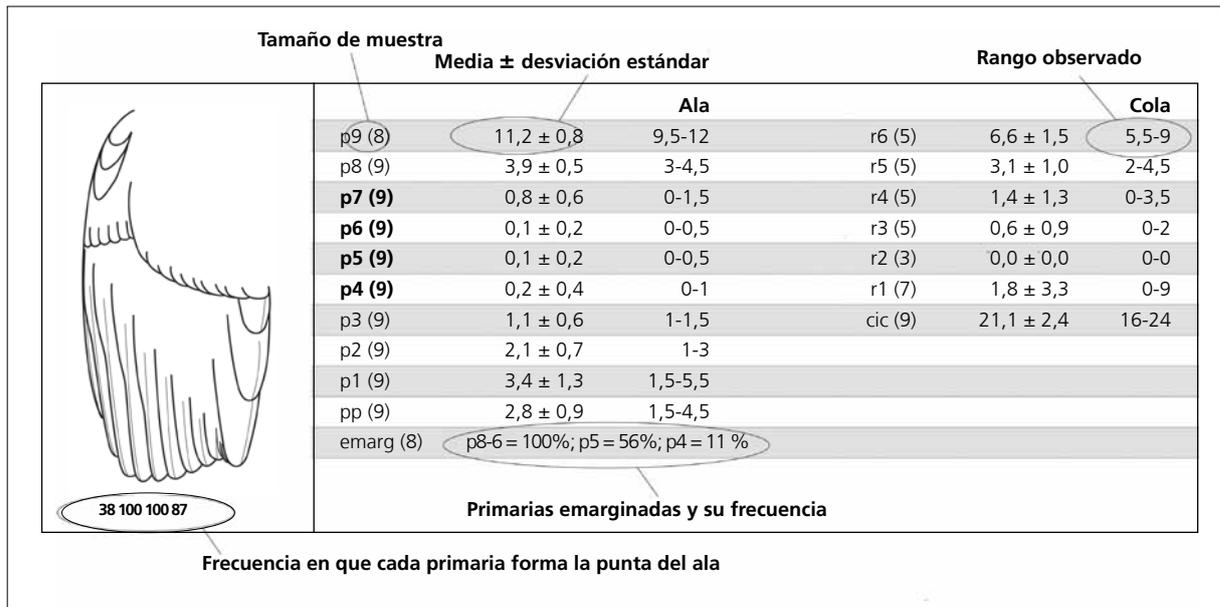


Figura 87. Interpretación del cuadro de morfometría alar y caudal. Las primarias marcadas en negrita son las que forman la punta del ala.

se ha dibujado a escala 1:1 para mantener las proporciones entre los distintos elementos representados, y posteriormente se ha escalado para ajustarse a las dimensiones del cuadro en el que se inserta.

Datación y sexado

Se estructura en seis secciones: Plumaje, Tamaño, Estructuras reproductoras externas, Osificación craneal, Muda y Otras técnicas.

Plumaje

Consta de dos apartados:

- Descripción del plumaje juvenil: solo se presenta para las especies que se reproducen en el área de estudio.
- Uso del plumaje para el sexado: se presentan criterios en forma de clave dicotómica, por clases de edad cuando procede. En las especies monocromáticas o levemente dicromáticas se comentan las variaciones que pueden estar ligadas al sexo.

Tamaño

Consta de dos secciones. En la primera se resumen las principales diferencias sexuales en el tamaño, y se indican las diferencias estadísticamente significativas y los valores umbral del ala por sexos.

En la segunda sección se presenta una tabla con la información más relevante de un análisis discriminante (fig. 88):

- Función generada y eigenvalue (Ev). Los individuos con valores > 0 son machos.
- % clasificación: porcentaje de individuos que pueden clasificarse correctamente mediante la función discriminante. Entre paréntesis se muestran los porcentajes de machos y hembras, respectivamente.
- Intervalos de confianza (IC): el primer valor indica el punto por encima del cual un individuo puede considerarse macho con un 95% de probabilidad y el segundo el punto por debajo del cual un individuo puede considerarse hembra con un 95% de probabilidad.

En el caso de que los datos lo permitan, se presentan reglas discriminantes desglosadas por clase de edad.

Estructuras reproductoras externas

Incluye una descripción de dos aspectos de la reproducción del ave útiles para determinar el sexo. Está organizada de la siguiente forma:

Eigenvalue	Tamaño muestral
Función ($\sigma\sigma > 0$), Ev = 0,97	Adultos (n = 40)
% clasificación (σ ;♀)	0,3884 x ala - 33,0957 = 0
IC95% (σ ;♀)	87,1 (87,8; 85,7)
Intervalo de confianza	92,79; 77,63 (mm)

Figura 88. Interpretación de la tabla con los resultados del análisis discriminante.

- Fenología del desarrollo de la protuberancia cloacal (cuando existe) y de la placa de incubación.
- Frecuencia de individuos que desarrollan estas estructuras durante el pico de actividad reproductiva.

Estas estructuras se abrevian PC y PI en este apartado.

Osificación craneal

Incluye una descripción de dos aspectos de este proceso del desarrollo postembrionario del ave útiles para determinar la edad. Está organizada de la siguiente forma:

- Fenología de compleción de la neumatización.
- Frecuencia de adultos que retienen ventanas.

Muda

Se tratan tres descriptores de la muda:

- Duración.
- Patrón: extensión y variaciones en la extensión.
- Estrategia: fenología, número de mudas al año, plumajes que origina y diferencias entre clases de edad.

El tratamiento de la muda se complementa con el diagrama de ciclo biológico.

Este apartado consta de tres secciones: una sección de texto, una gráfica de fenología de muda y un cuadro de flujo de muda.

Texto

El texto está organizado en cuatro bloques:

- Muda posjuvenil: descripción de la extensión y período en el que tiene lugar.
- Episodios de muda que puedan producirse entre la muda posjuvenil y la posnupcial: descripción de la extensión y período en el que tienen lugar.
- Muda posnupcial: descripción de la extensión y período en el que tiene lugar.
- Aspectos relevantes diversos: presencia de reemplazo de plumas previa al episodio de muda que se ha considerado como la muda posjuvenil, frecuencia de individuos en muda activa durante el período de cría y otras peculiaridades cuando procede.

Gráfica de fenología de muda

La gráfica de fenología de muda de la muestra presenta la frecuencia mensual de individuos que se encuentran en muda activa. No consta para las especies con un tamaño muestral insuficiente, en cuyo caso éste se adjunta al final de la tabla que acompaña al diagrama de flujo de muda.

Cuadro de flujo de muda

El cuadro de flujo de muda consta de tres elementos (fig. 89):

1. Diagrama de secuencia de mudas

Se representa el primer ciclo de muda desde que el ave adquiere el plumaje juvenil hasta que adquiere su primer plumaje adulto. Los ciclos subsiguientes no se representan. Cada figura muestra las frecuencias medias de reemplazo en la muestra de cada pluma de vuelo, del álu-la, de cada cobertera primaria y grande y de las distintas regiones corporales definidas en Nomenclatura (fig. 1).

Para definir el patrón de muda de los episodios intercalados entre la muda posjuvenil y la posnupcial no se distingue entre clases de edad excepto en aquellos episodios de las especies en las que se dan claras diferencias como, por ejemplo, la muda de otoño de *V. bellii*, *A. rufivirgatus* y *Passerina* sp. Hay que advertir que el patrón que se representa en estos episodios de muda parcial surge de una muestra heterogénea que incluye individuos en diferentes momentos de la progresión de la muda (es decir, individuos que aún no la han comenzado, que están en fases intermedias o que ya la han concluido), lo que tiende a infraestimar su extensión real. Una de las particularidades de estos episodios es que su extensión es muy variable entre individuos y que no todos ellos los presentan, por lo que el máximo del rango presentado es probablemente el mejor estimador para el conjunto de los individuos que sí mudan. La solución a estos problemas sería emplear solo las puntuaciones correspondientes a individuos que han acabado de mudar. Sin embargo, hay tres razones por las que no se han empleado:

- La muestra de individuos para los que se posee la puntuación final es generalmente muy reducida.
- La generación de plumas nuevas y la generación precedente son muy difíciles de distinguir en los tractos corporales de muchas especies.
- En el caso de la mayoría de especies migratorias neárticas, la muda de primavera nunca concluye en el área de estudio, por lo que la extensión representada corresponde al del estadio de avance promedio en el momento de la partida.

Se ha simplificado la variación real en el número de coberteras primarias y de grandes coberteras, de manera que siempre se muestran nueve y 10, respectivamente.

El plumaje juvenil se ha considerado como la generación cero a partir de la cual se inician los episodios de muda.

2. Fenología

En la columna que corre a lo largo del diagrama se resalta mediante un tono gris los meses en que se da muda activa.

3. Leyenda

Es común para los elementos principales del diagrama. Se emplean cinco intervalos por encima del cero que representan categorías de frecuencia: muy baja

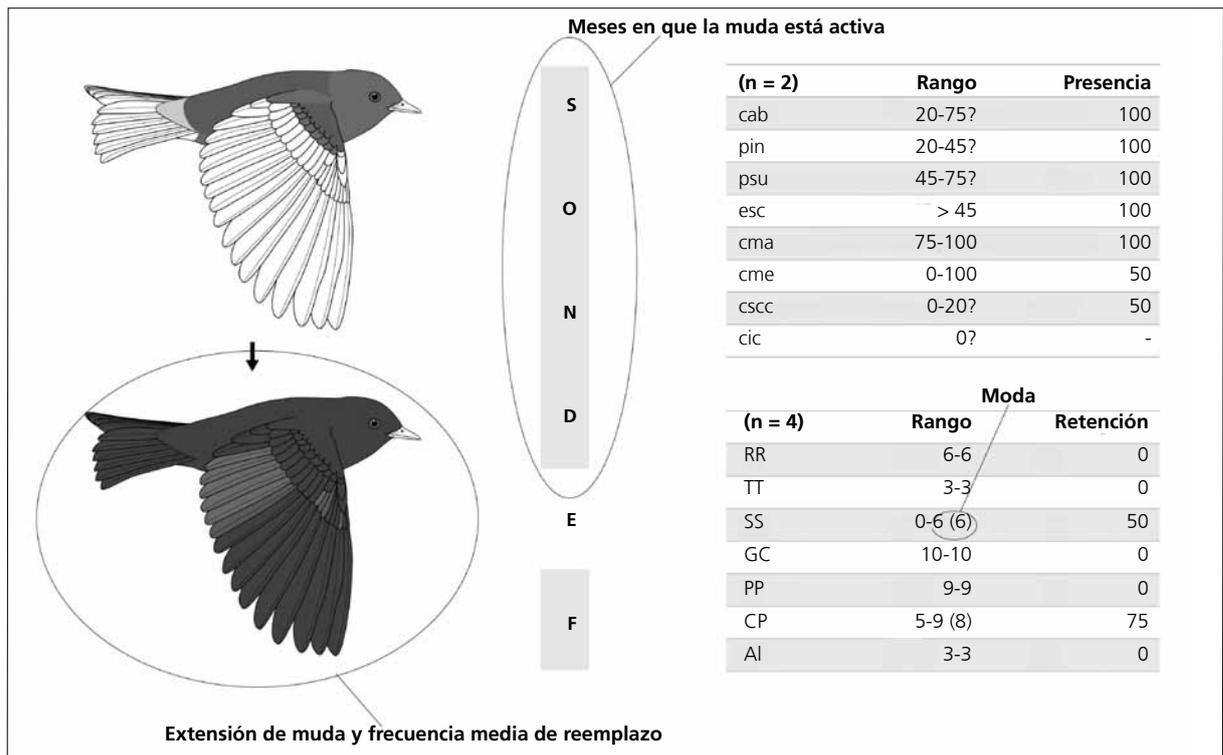


Figura 89. Interpretación del cuadro de flujo de muda. Cada episodio de muda viene complementado con la información que aparece en la tabla adyacente.

(> 0-10%), baja (> 10-30%), media (> 30-60%), alta (> 60-90%) y muy alta (> 90-100%). La elección de intervalos en lugar de valores discretos permite utilizar una gama reducida de tonos y facilita la interpretación de patrones al suavizar los errores de observación-interpretación y/o los defectos causados por el reducido tamaño de muestra.

El cuadro consta también de una tabla en la que se complementa la información sobre la extensión de cada episodio de muda:

- Muda/s posjuvenil/es: rango y moda (solo en el caso de que el mínimo y el máximo difieran) de plumas reemplazadas para los siete principales tractos no corporales y la frecuencia de individuos que al menos retienen una pluma en cada uno de estos tractos. Si la muda corporal no es completa también se incluyen los tractos implicados. Episodios que sólo afectan a tractos corporales se tratan como otras mudas (ver a continuación).
- Otra/s muda/s (no se segregan las clases de edad): rango porcentual en la extensión de las ocho regiones corporales definidas en Nomenclatura (fig. 1) junto a la frecuencia de individuos que la presentan. Se muestran también los tractos no corporales que estén implicados.
- Muda posnupcial adulta: rango porcentual en la extensión de los siete principales tractos no corporales junto a la frecuencia de individuos que al

menos retienen una pluma en cada uno de estos tractos. Si la muda no es completa también se incluyen los tractos implicados.

Otras técnicas

Se comenta la aplicabilidad de otros caracteres útiles para la datación:

- El iris: se describe el cambio en la coloración entre el juvenil y el adulto y el período en que puede emplearse con fiabilidad.
- El paladar: en algunas especies (por ejemplo, *V. brevipennis*) se describe la variación en el color y su posible utilidad.

Ciclo vital

Contiene un breve texto y un diagrama de ciclo:

Texto

Se indica a qué tipo de ciclo anual se ajusta la especie (ver "Ciclos vitales") y el número de plumajes (señalando, cuando hay más de uno, el momento en que tiene lugar la alternancia entre ellos), de episodios de muda y de picos reproductivos (cuando hay más de uno) que se suceden dentro del ciclo.

Diagrama de ciclo vital

Contiene el primer ciclo anual y los ciclos definitivos (adultos). Representa las tres características del ciclo biológico más importantes que se repiten con periodicidad circanual: reproducción, muda y migración. Esta información se inscribe en un marco temporal estacional (bloques sombreados) y en otro mensual (debajo de cada episodio de muda o cría aparece entre paréntesis el intervalo de meses en que tiene lugar). Se han diseñado dos tipos de diagrama:

- Para especies migratorias el ciclo biológico se inserta en tres bloques apilados, el superior para el área de cría, el central para la migración y el inferior para el área de invernada.

- Para especies residentes el ciclo biológico se inserta en bloques alineados horizontalmente, en el extremo izquierdo el del momento de la eclosión y en el extremo derecho el del inicio del ciclo adulto definitivo.

Las flechas del ciclo definitivo se representan con un trazo más grueso que las del primer ciclo.

Para las especies no residentes, las fechas de eclosión y de los otros episodios del ciclo vital que no tienen lugar en el área de estudio se han tomado de Poole (2005).

Los ciclos definitivos se señalan mediante flechas gruesas. Los estadios que se inician en una estación y concluyen en la siguiente se sitúan en el gráfico a caballo de ambas.

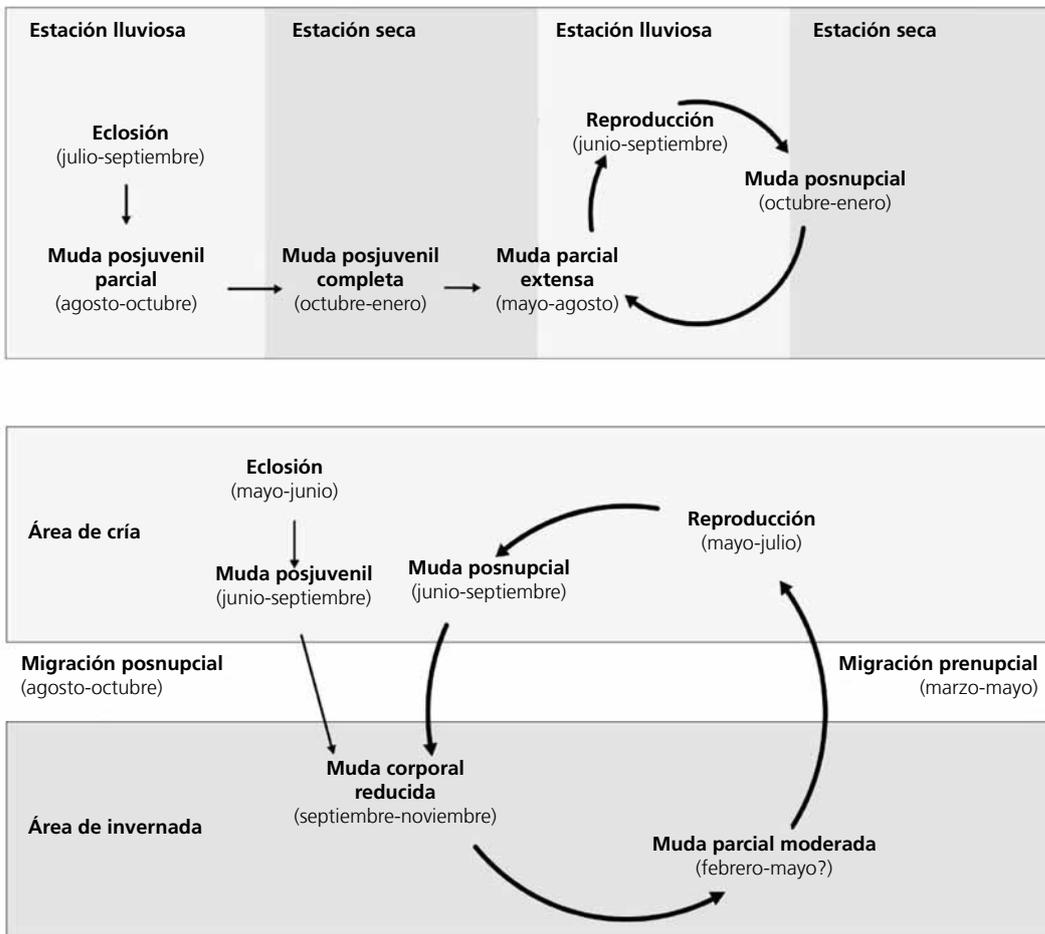


Figura 90. Diagramas de ciclo biológico. Arriba: especies residentes. La duración de la estación lluviosa se ha adaptado a las variaciones climáticas entre los sitios de estudio (ver capítulo 1). Abajo: especies no residentes.