

MUDA DE LAS AVES DEL BOSQUE NUBLADO DE RANCHO GRANDE, AL NORTE DE VENEZUELA

Cristina Sainz-Borgo¹ y Miguel Lentino²

Universidad Simón Bolívar, Laboratorio de Ecología del Comportamiento, 2. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela; Fundación William H. Phelps

¹*E-mail:* cristinasainzb@gmail.com

Resumen La muda es una de las actividades estacionales más importantes en el ciclo de vida de las aves demandando recursos y energía. Sin embargo, son muy pocos los estudios a nivel de familias, gremios o especies de los ciclos anuales de la muda en zonas neotropicales. Los objetivos de este trabajo consistieron en: 1) describir el periodo de muda de las aves residentes que utilizan el Abra de Portachuelo (PN Henri Pittier, Estado Aragua, Venezuela); 2) comparar el periodo de muda en dos épocas de muestreo en el tiempo; 3) comparar los periodos de muda entre gremios de aves frugívoras e insectívoras; 4) determinar si hay superposición de la muda y la reproducción entre ambos gremios; y 5) comparar los periodos de muda entre las familias más abundantes. Se realizaron salidas mensuales desde enero de 1991 hasta noviembre de 1993, y desde junio de 2010 hasta mayo de 2011. Las aves capturadas fueron anilladas, medidas y se cuantificó la muda. El periodo de muda estuvo comprendido entre julio y noviembre para 1991-93 y entre junio y octubre para 2010-11. En los años 1991-93, durante el periodo de muda, los insectívoros tuvieron porcentajes de muda más altos que los frugívoros, mientras que para el 2010-2011, ambos gremios presentaron porcentajes de muda similares. Se observó una pequeña superposición entre muda y reproducción en algunas especies de ambos gremios. La muda y la reproducción entre insectívoros y frugívoros tuvo poca superposición y hacia el final de la época reproductiva. Para las familias Apodidae, Thraupidae y Trochilidae la muda de primarias y rectrices se restringió entre junio y noviembre, mientras que el contorno en algunos casos ocurrió a lo largo de todo el año. En conclusión, el periodo general de muda se encuentra entre junio y noviembre, con variaciones dependiendo del gremio y la familia taxonómica.

Abstract- Molt patterns of land birds from Rancho Grande cloud forest in Northern Venezuela – Molt is one of the most important seasonal activities in the life cycle of birds, demanding resources and energy. Unfortunately, there are very few studies at the family, trophic, or individual level on life cycles including most for Neotropical areas. The aims of this study were to: 1) describe the molting period of resident birds that move through the Portachuelo Pass (Henri Pittier National Park, Aragua estate, Venezuela); 2) compare the molt period for two different sampling times; 3) compare the molting periods between frugivores and insectivores; 4) determine if there is molt-breeding overlap between frugivore and insectivore guilds; and 5) compare the molting periods of the most abundant families found in the area. We conducted monthly fieldtrips from January 1991 to November 1993; and from June 2010 to May 2011. Captured birds were ringed, measured and had their molting status quantified. The molting period went from July to November in the first period (1991-93) and from June to October in the second (2010-11). In the period 1991-93, insectivores had higher molt percentages than frugivores, while during 2010-2011 both guilds had similar molt percentages. Little overlap between breeding and molt was found for some species in both guilds. Molt and breeding between insectivores and frugivores had a small overlap toward the end of the reproductive season. For the Apodidae, Thraupidae and Trochilidae families, the molting of primaries and rectrices was mainly during June to November, while contour feathers in some cases happened all year long. In conclusion, general molting period occurs between June and November, with variations related to trophic guild and taxonomic Family.

Key words: molt, primaries, rectrices., Venezuela

INTRODUCCIÓN

La muda es una de las actividades estacionales más importantes en la vida de las aves debido a los recursos y energía que requiere. Sin embargo, son muy pocos los estudios sistemáticos a nivel de familias de los ciclos anuales de la muda a lo largo de varios años en zonas neotropicales (p.ej. Stiles 1980, Piratelli *et al.* 2000, Vereza *et al.* 2009). Un mayor conocimiento de estos ciclos de muda y la superposición o no con la reproducción, podría arrojar luces para comprender la dinámica de estos procesos tan complejos, así como su variación a lo largo del tiempo en las diferentes especies neotropicales. Entre los posibles factores que podrían afectar la muda (y la reproducción) se encuentran: la precipitación, los ciclos circadianos (Dawson *et al.* 2001, Wikelski *et al.* 2008, Reppening & Suertegaray 2011) y la disponibilidad de recursos (Poulin *et al.* 1992) para diferentes grupos de aves. Este último factor puede variar entre gremios, pero hasta el momento no se ha encontrado variaciones en la muda entre gremios tan diferentes como lo son insectívoros y frugívoros para aves tropicales (Marini & Durães 2001). Los factores mencionados anteriormente pueden variar con el tiempo, principalmente por efecto de cambio climático, lo cual hace de estudios temporalmente comparativos una fuente importante de información para entender si hay variación en la muda como proceso.

En el Parque Nacional Henri Pittier, Cordillera de la Costa, Venezuela, se han registrado 567 especies de aves, representando 43% del total de la avifauna del país, lo cual lo convierte en una de las zonas con mayor diversidad de aves (Lentino & Goodwing 1991). El Abra de Portachuelo es una apertura ancha entre dos montañas y lugar de paso para las aves que habitan las inmediaciones de este. Estas aves presentan movimientos tanto estacionales como diarios entre ambas vertientes de la montaña (Beebe 1947, Schafer

1954, Schafer & Phelps 1954). Hasta ahora se han reportado 250 especies utilizando dicho paso (Lentino & Portas 1994). Debido a la gran cantidad de aves que lo utilizan continuamente, éste zona constituye un sitio ideal para el estudio del ciclo de muda de aves de un bosque neotropical.

Los objetivos de este trabajo consistieron en: 1) describir el periodo de muda de las aves que utilizan el Abra de Portachuelo Parque Nacional Henri Pittier; 2) comparar los periodos de muda en dos épocas de muestreo; 3) comparar los periodos de muda entre gremios de aves insectívoro y frugívoro; 4) determinar si existe sobreposición entre los periodos de muda y reproducción en los gremios de insectívoros y frugívoros; y 5) comparar los periodos de muda entre las familias más abundantes.

Muchas de las hipótesis que explican la muda y la reproducción en aves están basadas en estudios en zonas templadas, haciendo una extrapolación a zonas neotropicales sin contar con la información necesaria, lo cual resulta en vacíos de información sobre los procesos biológicos para muchas especies neotropicales (Echeverry-Galvis & Córdoba-Córdoba 2008). Es necesario realizar estudios que describan los períodos de muda y su relación con la reproducción y otros procesos biológicos, por lo que zonas de abundante paso de aves donde existen estaciones de anillado, permiten el estudio de procesos a largo plazo que ofrezcan un panorama general.

METODOLOGÍA

El estudio se realizó en el Abra de Portachuelo, a 1.136 msnm (Parque Nacional Henri Pittier), 10° 24'N, 67° 35'O. El clima es monomodal, con una estación seca de diciembre a marzo y una lluviosa el resto del año (Lentino & Portas 1994). Se realizaron salidas mensuales de cuatro días, en dos períodos: desde enero de 1991 hasta noviembre de 1993, y desde junio

2010 a mayo 2011 (exceptuando en el segundo caso los meses de noviembre, diciembre y marzo). En cada salida se colocaron 8 redes de neblina de 12 metros a lo largo del abra y se abrieron entre las 05:30 y las 17:30 h.

Las aves capturadas en las redes fueron identificadas y se registraron datos de captura (red, hora, clima), así como algunas medidas morfométricas (largo del ala, tarso, culmen expuesto, entre otras), peso y muda. Se consideró que un ave estaba mudando cuando una pluma se encontraba en cañón (o ya emergiendo de la vaina), aunque no siempre se determinó si la muda era simétrica. Se registró la muda de dos maneras, inicialmente se realizó una cuantificación general de la cantidad de individuos mudando primarias, rectrices y contorno, pero sin tomar en cuenta si mudaba exclusivamente cada categoría. Se denominó contorno si mudaba la cabeza, abdomen y dorso. La segunda forma de registrar la muda consistió en cuantificar los individuos mudando solo una de las categorías: solo primarias, solo contorno, o si presentaba más de dos zonas en muda. Todas las aves fueron marcadas con anillos de aluminio, exceptuando a los colibríes a los que se les hizo una pequeña marca en una rectriz. La reproducción se cuantificó mediante la presencia del parche reproductivo vascularizado edematoso, a los que se les consideró hembras. Los juveniles se cuantificaron mediante el plumaje y presencia de comisura amarilla.

La clasificación de las especies dentro de los dos gremios analizados se realizó con base en literatura (ver Anexo 1).

RESULTADOS

Durante el periodo 1991-93 se obtuvieron 9800 capturas, pertenecientes a 213 especies y 29 familias, siendo las familias mayoritarias Trochilidae, Apodidae, Dendrocolaptidae, Psittacidae, Thraupidae, Turdidae y Tyrannidae. Para el periodo 2010-11, se realizaron 1069

capturas, pertenecientes a 111 especies y 26 familias.

Periodos de muda general. Al cuantificar el porcentaje de individuos mudando a lo largo del año, para el periodo 91-93 se encontró un incremento entre julio y noviembre (no hay información para diciembre); y entre junio y octubre (no hay información para noviembre-diciembre) para 2010-2011 (Fig. 1).

Para el periodo 1991-93, los mayores porcentajes de muda se registraron en individuos mudando solo primarias, solo contorno, seguido de individuos mudando solo primarias y contorno, y la categoría de primarias, rectrices y contorno a la vez (Tabla 1). Para el periodo 2010-11 los mayores porcentajes corresponden a individuos mudando contorno, el resto de las categorías presentan porcentajes mucho menores, siendo el más bajo el de solo primarias y rectrices (Tabla 1).

Muda en Insectívoros. Para 1991-93, 43% de los insectívoros se encontraba mudando, y 27% de los frugívoros, mientras que para 2010-11, se registró muda en 39% de los insectívoros y 37% de los frugívoros. Para estos grupos, se presentó en ambos periodos un aumento en los porcentajes de muda de primarias a partir de junio, con máximos entre agosto y noviembre, en 1991-1993, y entre agosto y octubre para el periodo 2010-2011. En ambos casos los porcentajes de muda fueron mayores para los insectívoros que para los frugívoros, siendo más pronunciada esta diferencia en el primer periodo de muestreo. Cuando se cuantificaron los individuos mudando solo primarias, solo primarias y rectrices; y primarias, contorno y rectrices a la vez, en 1991-1993 se encontraron mayores porcentajes para insectívoros.

Entre 1991-1993, para los insectívoros se encontró en general mayor número de individuos con parche entre marzo a junio, al final de la época de sequía; la muda ocurrió a continuación, entre junio a octubre (Fig 2); sin embargo, se observa una tendencia a comenzar

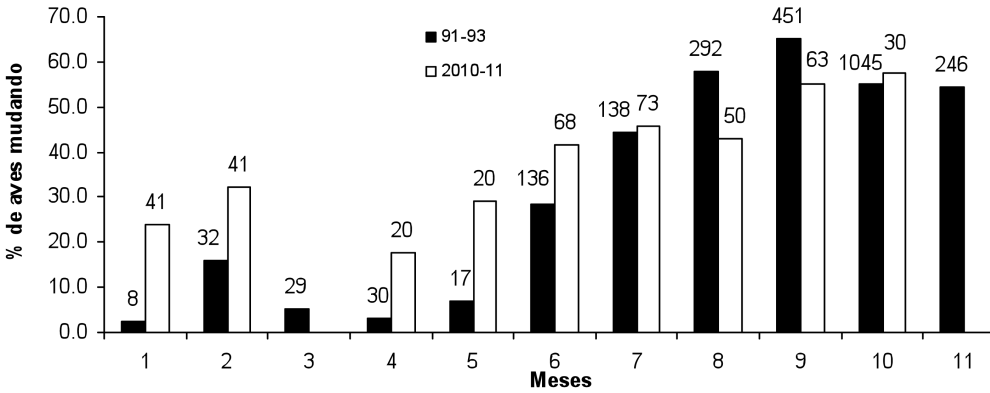


FIG. 1. Porcentaje de individuos mudando a lo largo del año (periodos 1991-1993 y 2010-2011). Mes 1 corresponde a enero y 11 a noviembre, en la leyenda incluir completo 1991-1993 y no solo 91-93.

este evento cada año más tarde. En cuanto a los juveniles se observaron más entre agosto y septiembre. Las especies insectívoras para las que se encontraron individuos mudando y con parche reproductivo fueron *Chaetura vauxi* (1), *Eucometis penicillata* (1), *Pachyramphus castaneus* (1), *Pharomachus fulgidus* (1) y *Piculus rubiginosus* (1).

Muda en frugívoros. Para frugívoros en 1992, el periodo de muda comenzó más tarde que en insectívoros, hacia julio (Fig. 3). Contrario a los insectívoros, en este grupo no se observó una tendencia a iniciar la reproducción más tarde entre años, y en todos los casos se observaron juveniles hacia junio. Las especies de este gremio con registros individuales de ambos eventos fueron *Chlorophanes spiza* (1),

Euphonia xanthogaster (4), *Mionectes olivaceus* (2), *Pipra erythrocephala* (2) y *Tersina viridis* (1). Desafortunadamente para estos grupos no se cuenta con datos suficientes para el periodo 2010-2011 para realizar estas comparaciones.

Temporalidad en la Muda. Al comparar la temporalidad de la muda para las familias más abundantes (Apodidae, Dendrocolaptidae, Psittacidae, Thraupidae y Trochilidae) (Tabla 2), se encontró que los porcentajes de individuos mudando solo primarias fueron más altos para el periodo 1991-93, en las familias Apodidae y Psittacidae. Para el periodo 2010-11, las familias con mayores porcentajes de individuos mudando solo primarias y solo rectorices fueron Dendrocolaptidae y Psittacidae; mientras que

Tabla 1. Muda en los periodos 1991-93 y 2010-11 de las categorías: solo primarias, solo rectorices, solo contorno, solo primarias y rectorices, solo primarias y contorno, primarias, rectorices y contorno a las vez, en el Abra de Portachuelo, Venezuela. Porcentaje (total de individuos).

Periodo	Solo primarias	Solo rectorices	Solo contorno	Primarias y rectorices	Primarias y contorno	Rectorices y contorno	Todo
1	4 (441)	0.8 (67)	17 (1393)	0.8 (67)	5 (431)	0.9 (74)	4.2 (341)
2	3 (32)	2 (22)	30 (325)	1 (10)	3 (28)	5 (48)	3 (31)

1: muestreo entre 1991-93; 2: muestreo entre 2010-11

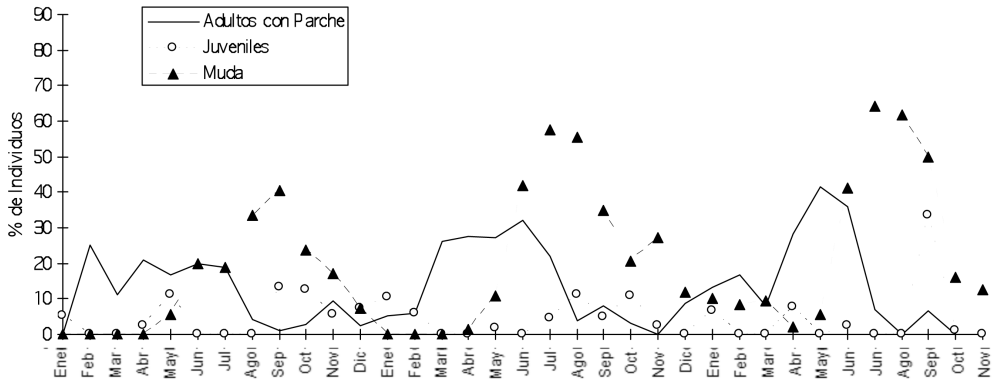


FIG. 2. Variación Estacional en los ciclos de los insectívoros (el eje x comienza con el mes de enero de 1991, continuándose el resto de los meses hasta llegar a noviembre de 1993).

para solo contorno, observamos porcentajes altos en todas las familias (exceptuando Apodidae).

Para la familia Trochilidae (29 especies), durante el periodo 1991-93, se registró una concentración de muda entre junio y noviembre (Fig. 4a), mientras que en 2010-11 se encontraron mudando primarias durante todos los meses (exceptuando en mayo) (Fig. 4b). Se encontraron mayores porcentajes

de individuos mudando solo primarias que individuos mudando primarias y rectoras, teniendo un máximo entre julio y agosto. Para los periodos 2010-2011 los porcentajes en general fueron bajos (Tabla 3). En esta familia, las capturas se encontraron representadas en un 43% por *Sternoclyta cyanopectus*, especie restringida a Venezuela y Colombia. Algunas de la especies mudando primarias, rectoras o ambas en 1991-93 fueron: *Amazilia tobaci*,

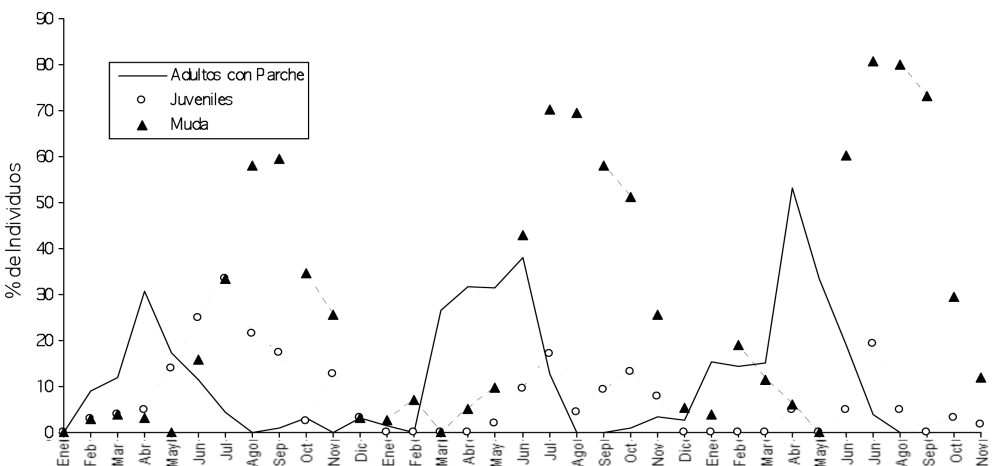


FIG. 3. Variación Estacional en los ciclos de los frugívoros (el eje x comienza con el mes de enero de 1991, continuándose el resto de los meses hasta llegar a noviembre de 1993).

Tabla 2. Proporción de individuos en muda de las categorías solo primarias, solo rectorices, solo contorno, solo primarias y rectorices, solo primarias y contorno, solo rectorices y contorno y primarias, rectorices y contorno a la vez (todo), para familias comunes en la zona de Abra de Portachuelo, en Venezuela.

Año	Apodidae		Dendroco.		Psittacidae		Thraupidae		Trochilidae	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Muda										
Primarias	7.5	4.8	2.1	4.9	7.4	5.2	2.7	1.7	2.9	2
Rectrices	0.5	0	0	4.9	3.1	3.9	8.1	1.2	2.8	2.7
Contorno	2.5	25.7	4.3	73.2	13	75.3	21.6	69.2	16.4	67.1
Primarias y rectorices	5.1	0.8	6	0.8	2.4	2.6	0.5	0	3.1	0.6
Primarias contorno	7.1	0.8	3.1	8.5	5.4	2.6	3.4	2.6	6.7	3.1
Rectrices contorno	1.7	4.8	0	8.5	2.6	2.6	1.2	3.5	0.5	3.4
Todo	8.3	7.3	6.2	9.8	1.5	0	1.4	1.7	2.4	2

Dendroco: Dendrocolaptidae. Año= 1: muestreo entre 1991-93; 2: muestreo entre 2010-11

Agelaiocercus kingi, *Chrysuronia oenone*, *Heliodoxa leadbeateri* y *Klais guimetti*.

En la familia Apodidae, durante el periodo 1991-93, la muda se encontró restringida entre agosto y noviembre para primarias y rectorices (Fig. 4c), mientras que fueron bajos durante el periodo 2010-2011 en estos meses (Fig. 4d). El porcentaje de individuos mudando solo primarias fue mayor que el de individuos mudando primarias y rectorices entre junio a noviembre (Tabla 3), teniendo un máximo en los meses de julio y agosto. Exceptuando a *A. montivagus*, el resto de vencejos presentaron individuos mudando solo primarias y solo rectorices o solo primarias y rectorices, como: *Chaetura vauxi*, *Chaetura cinereiventris* y *Streptoprogne zonaris*.

Para la familia Thraupidae, en el periodo 1991-93, se observó que la muda de primarias y contorno se encontraba restringida a los meses junio a noviembre, siendo junio, julio, agosto y septiembre los meses con porcentajes más altos

de muda de primarias. Para el periodo 2010-11 se observó muda de junio a septiembre para primarias y rectorices, mientras que el contorno se mudo a lo largo de todos los meses. Los porcentajes de individuos mudando solamente primarias fueron mayores en el periodo entre junio y noviembre, que los de solo primarias y rectorices, o y solo primarias y contorno (Tabla 3). En cuanto a la categoría de individuos mudando solo rectorices, los porcentajes fueron mayores que para la categoría solo primarias y rectorices. Las especies que presentaron mudas en solo primarias o primarias y rectorices fueron: *Chlorophanes spiza*, *Cyanerpes caeruleus*, *Chorospingus ophthalmicus*, *Euphonia xanthogaster*, *Tangara gyrola* *T. guttata* y *T. heinei*.

DISCUSIÓN

Durante ambos periodos de muestreo (1991-93 y 2010-11), la mayor parte de las

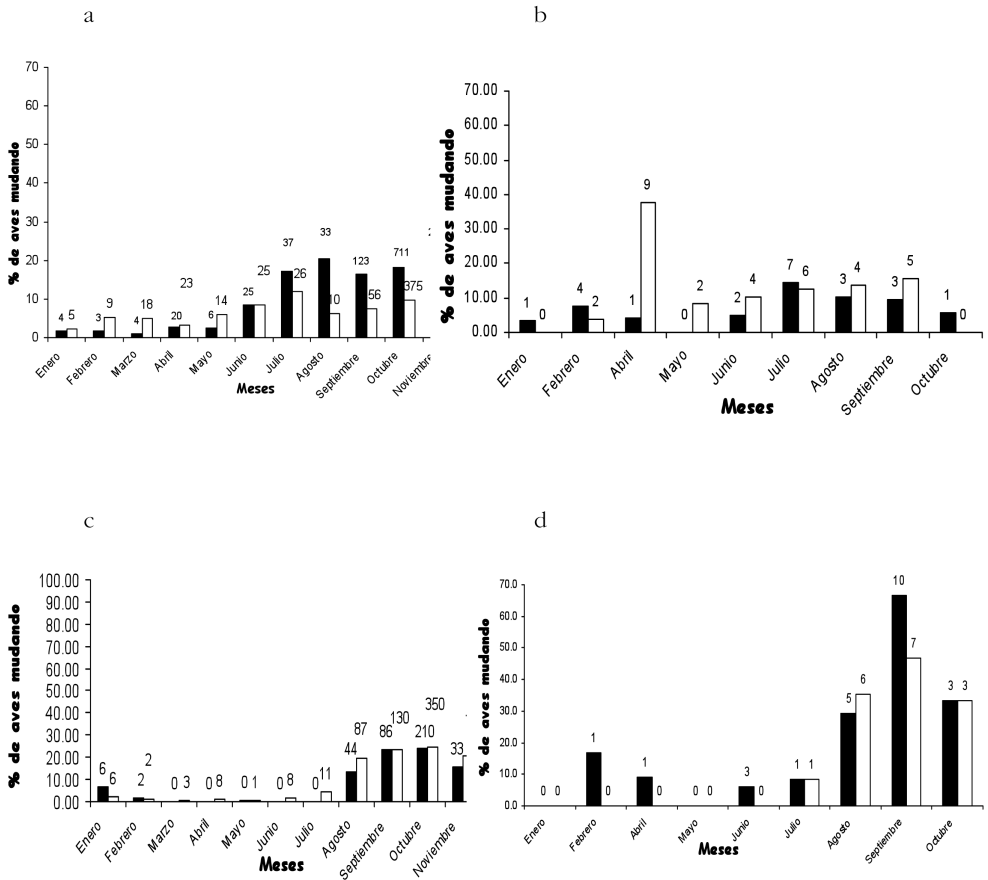


FIG. 4. Porcentaje de individuos mudando contorno, primarias y rectrices: a) Trochilidae (1991-93), b) Trochilidae (2010-11), c) Apodidae (1991-93), d) Apodidae (2010-11). Primarias: barras negras, Rectrices: barras blancas.

familias mostraron un período de muda comprendido entre junio y noviembre, similar a lo encontrado en otras comunidades de aves neotropicales (Mallet-Rodrigues 2005, Vereá *et al.* 2009, Repenning & Suertegaray 2011). En general, para las primarias y rectrices se observó que el porcentaje de individuos mudando en los meses de marzo a mayo es menor en comparación con los meses entre junio y octubre.

Para aves neotropicales se tiene reportes reproductivos con mayor intensidad al inicio

de la época lluviosa (Skutch 1950, Schafer & Phelps 1954, Snow & Snow 1964, Marini & Durães 2001), donde se reporta igualmente mayor abundancia de insectos; sin embargo el presente estudio y Vereá *et al.* (2009) muestran la reproducción entre marzo y mayo, al final de la estación seca para el Abra de Portachuelo. Esto podría estar relacionado con el fotoperiodo y no a la disponibilidad de alimentos (Wikelski *et al.* 2000, Ferreti *et al.* 2006), Adicionalmente las lluvias podrían tener un efecto perjudicial sobre la sobrevivencia de los pichones y por

Tabla 3. Proporción de individuos en muda de categorías de muda (ver texto) para las familias comunes entre junio y noviembre para los periodos 1991-93 y 2010-11.

Año	Junio		Julio		Agosto		Septiembre		Octubre		Nov.
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1
Solo primarias											
Apodidae	5.1	2	29.9	0	15.1	0	8	6.7	6.1	0	8.1
Trochilidae	4.8	2.6	10	2.1	13.9	0	7.8	0	7.6	5.9	6.1
Thraupidae	6.9	0	11.1	0	5.9	3.4	6	8.3	1.7	0	18.9
Solo retrices											
Apodidae	1.9	0	0	0	0	0	0	0	1.2	0	5.4
Trochilidae	9.8	0	6.4	2.1	3.3	0	5.9	0	5.8	0	4.3
Thraupidae	0	0	26.9	0	0	0	11.5	3.2	4.3	0	
Solo contorno											
Apodidae	1.9	16.3	3.8	50	2.4	17.6	2.5	33.3	1.1	33.3	5.3
Trochilidae	22.2	17.9	18.6	22.9	17.5	20.8	23.9	34.4	33.4	33.3	33.4
Thraupidae	20.7	33.3	26.9	35.7	15.7	31	11.1	25	4.2	52.9	11.7
Primarias y contorno											
Apodidae	0	0	0	0	6.2	0	6	36.4	5.5	28.6	4.7
Trochilidae	0	0	0	0		7.1	0	14.3	0	6.3	0
Thraupidae	0.2	2	0	0	0.2	9.1	0	10.3	0.1	0	0
Primarias y retrices											
Apodidae	0	0	0	0	6.2	0	6	4.2	5.5	0	4.7
Trochilidae	9.2	5.4	7	0	13.4	11.8	6	0	5.8	0	8.6
Thraupidae	0.2	0	0	0	0.2	0	2.56	0	0.1	0	0

incremento en la dificultad en conseguir el alimento por parte de los adultos (Foster 1974, Collins & Ryan 1994, 1995). Sin embargo, es necesario anotar que ésta es solo una suposición debido a la falta de datos sobre la oferta del recurso. Por otro lado, entre insectívoros y frugívoros hubo una diferencia en los máximos de reproducción, durante cada año. Para los insectívoros se observó que la muda se fue retrasando entre 1991 y 1993, mientras que para los frugívoros esta fue más regular. Es importante tener en cuenta que en aves neotropicales la reproducción esta

menos restringida que en las zonas templadas, observandose actividad reproductiva después del máximo de reproducción (Skutch 1950, Foster 1975, Piratelli *et al.* 2000, Bosque *et al.* 2004), lo cual hace más complejo tratar de establecer un patrón.

La muda y la reproducción en ambos gremios tuvo poca superposición, lo cual se ha reportado para otras comunidades de aves neotropicales (Repenning & Suertegaray 2011). Dicha superposición ocurrió principalmente en mayo, que corresponde al final de la época reproductiva, lo cual es consistente con lo

planteado por Jacobs & Wingfield (2000), donde el solapamiento ocurre por períodos cortos al final de alguno de los dos procesos.

Para Trochilidae a lo largo del año, el máximo de muda fue entre julio y noviembre para primarias y contorno; mientras que para las retrices fue constante a lo largo del año en 1991-1993. En el 2010-2011 para primarias y retrices el periodo mayor fue entre julio y octubre concordando con el anterior muestreo, sin embargo en general se encontraron individuos mudando algunas plumas en todos los meses, lo cual ha sido reportado anteriormente para colibríes neotropicales (Wagner 1957, Stiles 1980). Se encontró individuos mudando solo primarias, solo retrices y solo primarias y retrices de las especies *A. kingi*, *C. notatus* y *O. underwoodi*; mientras que *A. fimbriata* y *S. geoffroyii* presentaron individuos mudando solo primarias.

Para los vencejos, hubo un período de muda un poco más extenso que para Trochilidae, ya que se registraron altos porcentajes de muda de contorno en el mes de mayo, es decir, dentro de la temporada reproductiva, lo cual es consistente con Marin & Stiles (1992), que reportaron superposición de muda y reproducción en varias especies de vencejos en Costa Rica. Sin embargo, el máximo de muda en primarias y retrices fue en septiembre. De las especies de vencejos capturadas, solo *A. montivagus* presentó individuos mudando solo primarias y primarias y retrices, mientras que el resto presentó individuos también mudando solo retrices.

Para Apodidae la muda de las primarias comienza antes, en junio, mientras que las retrices mudan unos meses después. Para los colibríes, ocurre lo opuesto, el máximo de muda de retrices ocurre en junio y de primarias es septiembre y octubre. Es interesante esta comparación, porque ambas familias son encuentran cercanas filogenéticamente, pero pueden presentar diferencias en las dinámicas ecológicas que podrían estar afectando los

periodos de muda. Para los thraupidos se repite la tendencia donde los individuos mudando solo primarias fueron más abundantes que los individuos mudando primarias y retrices o primarias y contorno, aparentemente con una tendencia a mudar primero retrices y luego primarias, similar a Trochilidae.

En cuanto a las diferencias en los períodos de muda de insectívoros y frugívoros, los insectívoros tendieron a mudar solo las primarias en un mayor porcentaje que los frugívoros, y también un mayor porcentaje de individuos mudando simultáneamente contorno, primarias y retrices, mientras que en el resto de las categorías las proporciones fueron similares.

Existen diversos factores que podrían estar determinando los patrones de muda observados en este estudio, como la disponibilidad de alimento, variaciones de temperatura y humedad y cambios hormonales (Echeverry-Galvis & Córdoba-Córdoba 2008). En nuestro caso, éste estudio es netamente descriptivo, sin cuantificación de factores climáticos o de disponibilidad de alimentos. Sin embargo, la zona de estudio presenta un régimen pluviométrico estacional, con una época lluviosa desde mayo hasta noviembre y una seca desde diciembre hasta abril, el cual puede variar de un año a otro (Verea *et al.* 2009). En cuanto a la temperatura se han reportado que los meses más calidos son abril y mayo, y los más fríos enero y febrero (Fernández-Badillo 1999). Para todas las familias analizadas en algún detalle, la muda ocurrió mayoritariamente a partir de junio, al principio de la estación lluviosa, al igual que lo reportado por Verea *et al.* (2009). Por otra parte, luego de los meses de reproducción, las plumas quedan muy desgastadas, principalmente en las hembras, por el efecto de la incubación (Verea com. pers.).

En general, el periodo de muda en el Abra de Portachuelo ocurrió entre los meses de junio y noviembre, con un ligero adelanto en el

2010-11 que durante el periodo 1991-93; donde los individuos mudando son más abundantes en junio. La muda y la reproducción en ambos gremios, insectívoros y frugívoros, tuvo poca superposición como se ha reportado en otras comunidades de aves neotropicales (Repenning & Suertegaray 2011) al final de la época reproductiva. Así mismo, hubo una pequeña superposición de individuos mudando y con parche reproductivo, lo cual ha sido reportado para otras especies neotropicales (Echeverry-Galvis & Córdoba-Córdoba 2008). Para las familias analizadas, la muda de las primarias y rectrices se restringieron más al periodo entre junio y noviembre que el contorno, que en algunos casos podría ocurrir a lo largo de todo el año.

AGRADECIMIENTOS:

A todos los revisores del manuscrito por sus extensas y cuidadosas sugerencias. A Amanda Navas, Jhonathan Miranda, Ignacio Buscema, Beatriz Herrera-Malaver, Marianny Pernía, Marcial Quiroga-Carmona, Pablo Lau, María Alejandra Castro, Carmen V. Liendo-Barandiaran, Sandra Giner, curso de Ornitología-UCV 2011, Iván A. Lau, Mariana Ayala, Dorgelis Alcocer, Samuel Toro, Karen López, Cristina Malpica, Carola Portas, María Alexandra García y Mary Lou Goodwin por el apoyo durante las salidas de campo. A Bartolo (Inparques), John Lattke, Juan García y Carlos Laucho (UCV), por la colaboración en la Estación Biológica Rancho Grande. A Emilio Herrera por el apoyo institucional. A Carlos Bosque por las sugerencias sobre el manuscrito, el apoyo logístico y el aporte de equipos de campo. A Jorge Pérez-Emán y Stuart Strahl por el apoyo logístico. A María Ángela Echeverry-Galvis por el aporte de bibliografía. A Carlos Vereá por sus sugerencias. A Pedro A. Borges L. por la revisión del manuscrito. Wildlife Conservation Society auspicio los primeros años de este estudio y Provita el periodo 2010-2011.

REFERENCIAS

- Beebe, W. 1947. Avian migration at Rancho Grande in North-Central Venezuela. *Zoologica* 32: 153-168.
- Bosque, C., M. A. Pacheco, & M. A. García-Amado. 2004. The annual cycle of *Columbina* ground-doves in seasonal savannas of Venezuela. *J. Field Ornithol.* 75: 1-17.
- Collins, C. T., & T. P. Ryan. 1994. Notes on the breeding biology of the Slate-throated Redstart (*Myioborus miniatus*) in Venezuela. *Ornitol. Neotrop.* 5: 125-128.
- Collins, C. T., & T. P. Ryan. 1995. The biology of the Cinnamon Flycatcher *Pyrhomyias cinnamomea* in Venezuela. *Ornitol. Neotrop.* 6: 19-25.
- Dawson, A., V. M. King, G. Bentley, & G. Ball. 2001. Photoperiodic Control of Seasonality in Birds. *J. Biol. Rhythms* 16: 365-380.
- Echeverry-Galvis, M. A., & S. Córdoba-Córdoba. 2008. Una visión general de la reproducción y muda de aves en el neotrópico. *Orn. Neo. (Supp1)*, 19: 197-205.
- Fernández-Badillo, A. 1999. El Parque Nacional Henri Pittier. Tomo I: Caracterización físico-ambiental. Trabajo de Ascenso, Fac. Agronomía, Univ. Central de Venezuela, Maracay, Venezuela.
- Ferretti, V., P. Llambias & T. E. Martín. 2005. Life history variation of an neotropical challenges food limitation theory. *Proc. R. Soc. B* 272:769-773
- Foster, M. S. 1974. Model to explain molt-breeding overlap and clutch size in some tropical birds. *Evolution* 28: 182-190.
- Foster, M. S. 1975. The overlap of molting and breeding in some tropical birds. *Condor* 77: 304-314.
- Hilty, S. 2003. *Birds of Venezuela*. Princeton University Press, New Jersey, USA. 878 pp.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch size. *Ibis* 89:302-352.
- Jacobs, J. D., & J. C. Wingfield. 2000. Endocrine control of life cycle stages: A constraint on response to the environment? *Condor* 102: 35-51.

- Lentino, M., & M. L. Goodwin. 1991. Lista de Aves del Parque Nacional Henri Pittier. Edo. Aragua, Venezuela. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- Lentino, M., & C. Portas. 1994. Estacionalidad de los psitacidos en el uso del Paso de Portachuelo, Parque Nacional Henri Pittier. I Congreso Venezolano de Ecología. Caracas, Venezuela.
- Leyequien, E., W. F. de Boer & V. M. Toledo. 2010. Bird community composition in shaded coffee agro-ecological matrix in Puebla, Mexico: The effects of Landscape heterogeneity at multiple spatial scales. *Biotropical* 42: 236-245.
- Macedo Mestre L. A., R. Krul & dos Santos Moraes. 2007. Mangrove Bird Community of Paranaguá Bay - Paraná, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 50: 75-83.
- Mallet-Rodrigues, F. 2005. Molt-Breeding cycle in passerines from a foothill forest in southeastern Brazil. *Rev. Bras. Ornitol.* 13: 155-160.
- Marini, M. Â. & R. Durães. 2001. Annual Patterns of Molt and Reproductive Activity of Passerines in South-Central Brazil. *Condor* 103: 767-775.
- Marin, A. & G. Stiles. 1992. On the biology of five species of swifts (Apodidae, Cypseloidinae) in Costa Rica. *Proc West Found Vertebr Zool* 4: 286-351.
- Martin, T. E. 1987. Food as a limit on breeding birds: A life history perspective. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 453-487.
- Piratelli, A. J., M. A. C. Siquiera & L. O. Marcondes-Machado. 2000. Reproducao e muda de penas em aves. *Ararajuba* 8: 99-107.
- Poulin, B., G. Lefebvre & R. McNeil. 1992. Tropical Avian Phenology in Relation to Abundance and Exploitation of Food Resources. *Ecology* 73: 2295-2309
- Repenning, M., & C. Suertegaray Fontana. 2011. Seasonality of breeding, molt and fat deposition of birds in subtropical lowlands of southern Brazil. *Emu* 111: 268-280.
- Stiles, G. 1980. The annual cycle in a tropical forest hummingbird community. *Ibis* 122: 322-343.
- Schafer, E. 1954. Apuntes sobre la migración de las aves en el Parque Nacional Henri Pittier. *Revista Fac. Agricultura* 1: 1-16.
- Schafer, E., & W. H. Phelps. 1954. Las aves del Parque Nacional Henri Pittier y sus funciones ecológicas (Rancho Grande) y sus funciones ecológicas. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.* 16: 3-167.
- Sherry, T. W. 1984. Comparative dietary ecology of sympatric, insectivorous neotropical flycatchers (Tyrannidae). *Ecolo. Mono.* 54:319-338.
- Snow, D. W., & B. K. Snow. 1964. Breeding seasons and annual cycles of Trinidad land-birds. *Zoologica* 49: 1-39.
- Skutch, A. F. 1950. The nesting seasons of Central American birds in relation to climate and food supply. *Ibis* 92: 185-222.
- Wagner, H. O. 1957. The Molting Periods of Mexican Hummingbirds. *The Auk* 74: 251-257
- Verea, C. & A. Solórzano. 1998. La avifauna del sotobosque de una selva decidua tropical en Venezuela. *Ornitología Neotropical* 9: 161-176.
- Verea, C., A. Solórzano, M. Díaz, L. Parra, M. A. Araujo, F. Antón, O. Navas, O. Ruiz & A. Fernández-Badillo. 2009. Registros de actividad reproductora y muda en algunas aves del norte de Venezuela. *Orn. Neo.* 20: 181-201.
- Wikelski, M., M. Hau, & J. Whingfield. 2000. Seasonality of reproduction in a Neotropical rainforest bird. *Ecology* 81: 2458-2472.
- Wikelski, M., L. B. Martin II, A. Scheuerlein, M. T. Robinson, N. D. Robinson, B. Helm, M. Hau, & E. Gwinner. 2008. Avian circannual clocks: adaptive significance and possible involvement of energy turnover in their proximate control. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 363: 411-423

Anexo 1. Lista de especies frugívoras e insectívoras utilizadas para el análisis de muda en el Abra de Portachuelo, Venezuela.

Especie	Gremio	Referencia
<i>Mionectes olivaceus</i>	Frugívoro	Gómez-Serrano en prep.
<i>Pipreola formosa</i>	Frugívoro	Verea y Solorzano 1998
<i>Pipra erythrocephala</i>	Frugívoro	Verea y Solorzano 1999
<i>Eucometis penicillata</i>	Insectívoro	Verea y Solorzano 1998
<i>Tersina viridis</i>	Frugívoro	Hilty 2003
<i>Chlorophanes spiza</i>	Frugívoro	Hilty 2003
<i>Euphonia xanthogaster</i>	Frugívoro	Hilty 2003
<i>Tangara cayana</i>	Frugívoro	Hilty 2003
<i>Tangara gyrola</i>	Frugívoro	Hilty 2003
<i>Thraupis episcopus</i>	Frugívoro	Hilty 2003
<i>Parula pitayumi</i>	Frugívoro	Macedo-Mestre <i>et al.</i> 2007
<i>Veniliornis fumigatus</i>	Insectívoro	Hilty 2003
<i>Lochnias nematura</i>	Insectívoro	Verea y Solorzano 1998
<i>Pseudocolaptes boissonneautii</i>	Insectívoro	Verea y Solorzano 1998
<i>Sclerurus albigularis</i>	Insectívoro	Verea y Solorzano 1998
<i>Syndactyla guttulata</i>	Insectívoro	Verea y Solorzano 1998
<i>Campylorhynchus trochilirostris</i>	Insectívoro	Verea y Solorzano 1998
<i>Dendrocincla fuliginosa</i>	Insectívoro	Verea y Solorzano 1998
<i>Dendrocolaptes picumnus</i>	Insectívoro	Verea y Solorzano 1998
<i>Xiphocolaptes promeropyrhynchus</i>	Insectívoro	Verea y Solorzano 1998
<i>Xiphorhynchus sussurrans</i>	Insectívoro	Verea y Solorzano 1998
<i>Xiphorhynchus triangularis</i>	Insectívoro	Verea y Solorzano 1998
<i>Dysithamnus mentalis</i>	Insectívoro	Verea y Solorzano 1998
<i>Dysithamnus tucuyensis</i>	Insectívoro	Hilty 2003
<i>Myrmotherula schisticolor</i>	Insectívoro	Hilty 2003
<i>Taraba major</i>	Insectívoro	Hilty 2003
<i>Formicarius analis</i>	Insectívoro	Verea y Solorzano 1998
<i>Tityra semifasciata</i>	Insectívoro	Leyequien <i>et al.</i> 2010
<i>Leptopogon superciliosus</i>	Insectívoro	Verea y Solorzano 1998
<i>Myiodynastes chrysocephalus</i>	Insectívoro	Verea y Solorzano 1998
<i>Platyrrhynchus mistaceus</i>	Insectívoro	Hilty 2003
<i>Pogonotriccus ophthalmicus</i>	Insectívoro	Hilty 2003
<i>Pogonotriccus venezuelanus</i>	Insectívoro	Consenso expertos
<i>Terenotriccus erythrurus</i>	Insectívoro	Sherry 1984
<i>Myioborus miniatus</i>	Insectívoro	Hilty 2003
<i>Henicorbina leucophrys</i>	Insectívoro	Consenso expertos
<i>Pachyrhynchus castaneus</i>	Insectívoro	Hilty 2003
<i>Microcerculus marginatus</i>	Insectívoro	Consenso expertos
<i>Pharomachus fulgidus</i>	Insectívoro	Hilty 2003
<i>Thryorhynchus mystacallis</i>	Insectívoro	Consenso expertos
<i>Chaetura vaucci</i>	Insectívoro	Hilty 2003
<i>Chaetura cinereiventris</i>	Insectívoro	Hilty 2003
<i>Aeronantes montivagus</i>	Insectívoro	Hilty 2003