La muda aplazada de coberteras primarias desenreda el datado del Torcecuello *Jynx* Torquilla

Jacques Laesser y **Rien E. van Wijk**

https://doi.org/10.1080/03078698.2017.1437889

RESUMEN

En la mayoría de las especies de aves, todas las plumas se mudan al menos una vez al año, generalmente después de la reproducción (muda completa postnupcial). Los pájaros carpinteros (Picidae) a menudo *retienen algunas coberteras primarias y secundarias* durante su muda postnupcial, que de otro modo sería completa. Hasta la fecha, este fenómeno ha recibido poca atención y no se ha estudiado a fondo en los pájaros carpinteros europeos, aunque podría resultar muy útil para el datado y, por tanto, para los estudios demográficos. Estudiamos los patrones de muda de Torcecuellos *Jynx torquilla* adultos reproductores en un valle alpino suizo entre 2013 y 2016. Debido al intenso anillamiento en el área de estudio antes del estudio actual, nuestro conjunto de datos incluyó aves de edad conocida. Algunos individuos fueron capturados y su muda documentada hasta en *cuatro años* seguidos. Encontramos que los Torcecuellos presentan un caso extremo de *muda de coberteras primarias pospuesta*. *No se renovó ninguna cobertera primaria (CP) durante la muda postjuvenil*. A lo sumo, *se renovaron tres CPP con la segunda muda postnupcial* y de tres a seis en edades más avanzadas. El hecho de que algunas CPP juveniles se mantuvieran hasta el sexto año de calendario no se ha documentado previamente para una especie con una vida útil relativamente corta. Este principio de 'muda pospuesta' en Torcecuellos afecta a la apariencia de las CPP de manera diferente en cada clase de edad y nos permite datar las aves con mayor precisión que los métodos anteriores.

Existen diferentes estrategias conocidas en las que el tiempo, la secuencia o la extensión de la muda varían entre las especies, pero también dentro de ellas (Jenni & Winkler 1994, Kjellén 1994, Svensson & Hedenström 1999, Newton 2009, Howell 2010, Shirihai *et al* 2010). La mayoría de las especies de aves de zonas templadas realizan una muda completa por año, pero muchas especies experimentan una o dos mudas parciales (Stresemann & Stresemann 1966, Ginn & Melville 1983, Kjellén 1994, Newton 2009, Howell 2010). Solo unas pocas especies de aves no realizan una muda completa cada año, por lo general especies más grandes como águilas, buitres o cigüeñas para las que perder demasiadas plumas de vuelo a la vez afectaría sus habilidades de vuelo (Stresemann & Stresemann 1966, Ginn & Melville 1983, Edelstam 1984, Forsman 1999, 2016, Howell 2010).

Los pájaros carpinteros, familia Picidae, no renuevan todas sus plumas cada año. La mayoría de ellos retienen algunas coberteras primarias (CPP) y secundarias durante su muda postnupcial, que de otro modo sería completa (Ginn & Melville 1983, Pyle & Howell 1995, Winkler 2013). La falta de concurrencia en la muda de CPP y primarias (estas últimas se renuevan por completo anualmente) durante la muda postnupcial de pájaros carpinteros es una verdadera rareza (Ginn & Melville 1983, Pyle & Howell 1995, Miettinen 2002, Winkler 2013), compartido con algunas especies Coraciiformes (Pyle 1995, M. Bunzel-Drücke com. pers.). Por regla general, las CPP crecen junto con las primarias correspondientes.

El número de plumas que se renuevan durante la muda difiere entre las clases de edad en muchas aves. Si las plumas específicas son viejas o nuevas en una época específica del año es, por lo tanto, una clave de diagnóstico para el datado. Conocer la edad de un individuo puede resultar útil por muchas razones. Lo más importante es que se puede utilizar para estudios más fiables de la dinámica de la población, ya que una estructura de edad inestable afecta la dinámica de la población (Koons *et al* 2016). Las tasas demográficas a menudo cambian con la edad (Altwegg *et al* 2007) y su estimación requiere conocimiento sobre la edad de los individuos.

Curiosamente, la renovación incompleta de las CPP durante la muda postnupcial de los pájaros carpinteros europeos *ha sido ampliamente pasada por alto en la literatura hasta hace poco* (por ejemplo, Cramp 1985, Baker 2016, Demongin 2016). Dentro de los pájaros carpinteros europeos, la muda y el datado del Torcecuello siguen siendo ambiguos en la literatura moderna (Baker 2016, Demongin 2016, Blasco-Zumeta & Heinze 2017). Se afirma, por ejemplo, que las CPP pueden mudarse parcialmente durante la muda postjuvenil. Además, no se afirma que los adultos puedan presentar una muda incompleta de CPP. En consecuencia, un ave adulta (> 2A) puede fácilmente identificarse erróneamente como una en su segundo año de calendario (2A) y, a la inversa, el patrón uniforme de CPP juveniles en un 2A puede interpretarse erróneamente como que corresponde a un adulto (> 2A).

Para aclarar el datado de los Torcecuellos, utilizando la *característica especial de muda de CPP incompleta*, presentamos material sobre Torcecuellos de edad conocida y discutimos las estrategias de muda de la especie. Los Apéndices contienen una clave para el datado de Torcecuellos y un conjunto adicional de fotografías (Figuras A1 - A5).

Material y métodos

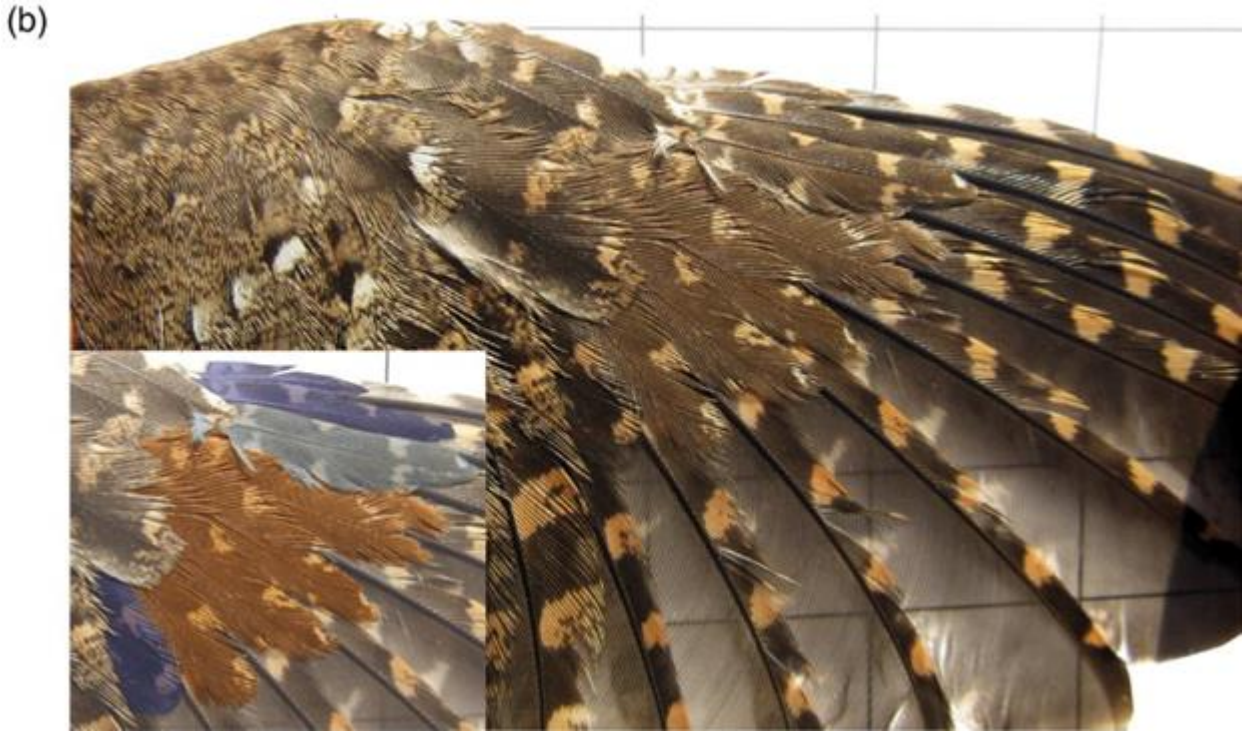
Lugar de estudio y recopilación de datos

Tomamos muestras de datos de Torcecuellos que se reproducen en cajas nido en un paisaje agrícola intensivo con plantaciones de árboles frutales y viñedos ubicados en Wallis, un valle alpino en el suroeste de Suiza (46 ° 14'N 7 ° 22'E). Durante las temporadas de reproducción de 2013-16 (entre abril y julio) y 2017 (solo abril), los Torcecuellos fueron capturados antes de la reproducción con atracción de cinta (hasta el 30 de abril) o en sus cajas nido durante la reproducción, antes del inicio de la muda postnupcial. Para todas las aves capturadas, se tomaron fotografías de ambas alas utilizando una cámara digital de bolsillo estándar, para investigar los patrones de muda. Nos centramos en las alas, porque se sabe que las CPP y las secundarias se retienen con regularidad durante la muda postnupcial que de otro modo sería completa (Winkler 2013). Dado que nuestro estudio fue parte de un estudio de población a largo plazo en el que los Torcecuellos también están anillados como polluelos (Schaub *et al.*2012), pudimos examinar hasta qué punto el patrón de muda es específico para algunas clases de edad y, por lo tanto, puede usarse para el datado. Reconocimos tres tipos de generaciones de plumas: *juveniles*, *adultas de un año* o *adultas de más de un año*. Documentamos cada CPP de cada ave de la que tenemos fotografías.

Aunque teníamos fotografías de ambas alas, generalmente usamos el estado del ala derecha e inspeccionamos el ala izquierda sólo cuando las generaciones de todas las plumas no se pudieron documentar adecuadamente desde el ala derecha. Esto sucedió con mayor frecuencia para las CPP, ya que a veces era difícil juzgar el grado de desgaste de la pequeña y, a menudo, oculta más externa (CP9).

Las CPP juveniles retenidas por Torcecuellos 2A muestran una ligera abrasión y tonos de color similares a las primarias (Figura 1 a). Las mismas plumas a una edad más avanzada se distinguen fácilmente de las CPP adultas desgastadas debido al *tinte parduzco* y al desgaste más fuerte que hace que los flecos sean irregulares. Muestran un tinte más descolorido que las primarias. Las puntas claras de las CPP juveniles viejas están fuertemente desgastadas y, a veces, incluso faltan (Figura 1 b).

Figura 1. Las viñetas con CPP de colores muestran las generaciones de plumas: color herrumbre es para juveniles; el añil es para adultos y nuevas; el azul grisáceo es para adultas más viejas que las de la última muda. **(a)** Y38205 en 2014: individuo típico del *segundo año de calendario*. Todas las CPP son juveniles, con la misma cantidad de desgaste y colores similares a las primarias. Una mancha clara está presente en la hemibandera externa de las CPP, que no es un diagnóstico de las CPP para los adultos (a pesar de las afirmaciones de algunos autores). Obsérvese también la presencia de secundarias juveniles, otra característica de diagnóstico para un individuo 2A. **(b)** Mismo individuo (Y38205) en 2017: *el único 5A* con su edad exacta conocida a partir de los datos de anillamiento. Cinco CPP juveniles todavía están presentes y ahora tienen cuatro años (CPP 2–6, compare el patrón de las mismas plumas juveniles tres años antes, arriba). CP1 y CPP 8–9 se renovaron en 2016 y CP7 en 2015.



Terminología

Las principales mudas realizadas a finales del verano y principios del otoño se denominan *'muda postjuvenil'* (realizada unas pocas semanas después de la eclosión), *'primera muda postnupcial'* (realizada después de la primera temporada reproductiva siguiente), *'segunda* muda *postnupcial'* (realizada después de la segunda temporada de cría) y así sucesivamente.
Los términos *"generación de plumas"* y *"límite de muda"* y la terminología de las clases de edad siguen a Jenni y Winkler (1994).
Usamos la abreviatura *'2A'* para un ave de segundo año de calendario (desde el 1 de enero hasta el 31 de diciembre del año posterior a la eclosión), *'> 2A'* para aves mayores que un ave de segundo año de calendario, y así sucesivamente.
Se da una edad exacta a las aves anilladas como polluelos o aves de 2A, que son las únicas edades reconocibles de manera fiable (ver más adelante). El estado de muda de las aves de mayor edad exacta se toma de aquellas aves con edad conocida recapturadas en un año posterior. Cuando se capturaron aves con una edad desconocida, se anotó una edad mínima (ya sea > 1A o > 2A).

Resultados

Se fotografiaron un total de 293 Torcecuellos. Se conocía la edad exacta de 31 de ellos porque habían sido anillados como polluelos en el área de estudio. La edad de otras 10 aves se evaluó de manera fiable ya que se dataron 2A cuando fueron capturadas y anilladas por primera vez. Se documentaron dieciséis aves dos años seguidos, cuatro aves se documentaron en tres años diferentes y un ave había sido capturada cuatro años seguidos.
Descubrimos que la muda de las CPP siempre fue parcial durante la muda postnupcial y que varió fuertemente con la edad. A continuación describimos las diferencias en la muda de CPP por clase de edad; En el Apéndice 1 se puede encontrar una guía resumida sobre el datado de Torcecuellos.

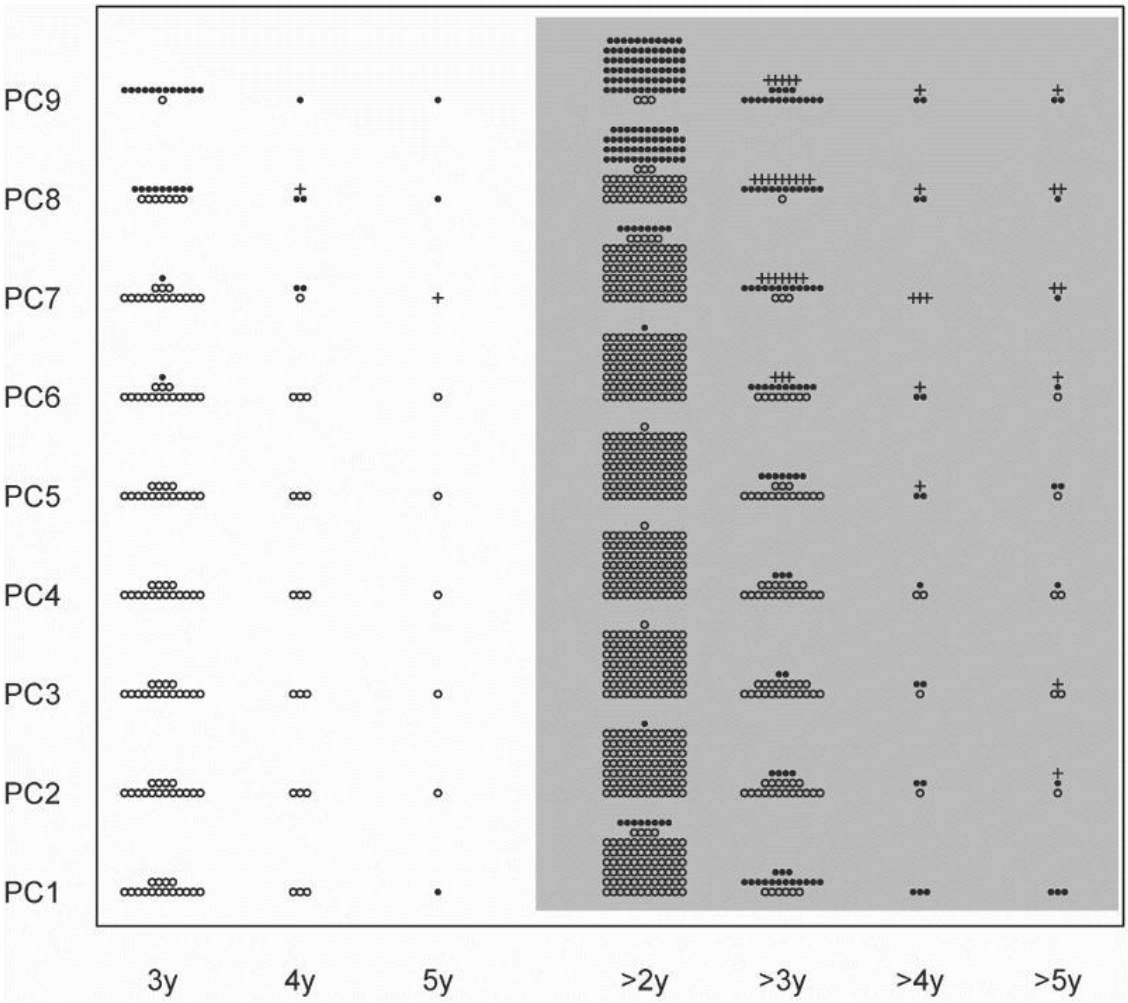
Muda postjuvenil

Ninguna de las 26 aves de 2A de edad conocida de los datos de anillamiento había renovado alguna CPP durante la muda postjuvenil (Figura 1 a).

Primera muda postnupcial

De las 16 aves de 3A (edad conocida a partir de los datos de anillamiento: 10 anilladas como polluelos, seis anilladas como 2A durante la temporada de cría), la mayoría de las aves habían renovado sólo la CP9 más externa (12 de 13 individuos; para las tres aves restantes, la CP9 no fue visible en la imagen) y CP8 (9 de 16) mientras que las otras CPP todavía eran plumas juveniles (Figura 2), excepto por dos aves, que tuvieron una muda más prolongada con CP7 y CPP 6–7 nuevas respectivamente. Esta última ave también había mudado CP1 en el ala izquierda. Un ave había conservado todas sus CPP juveniles durante su primera muda postnupcial, lo que significa que no se habían renovado las CPP durante dos años.

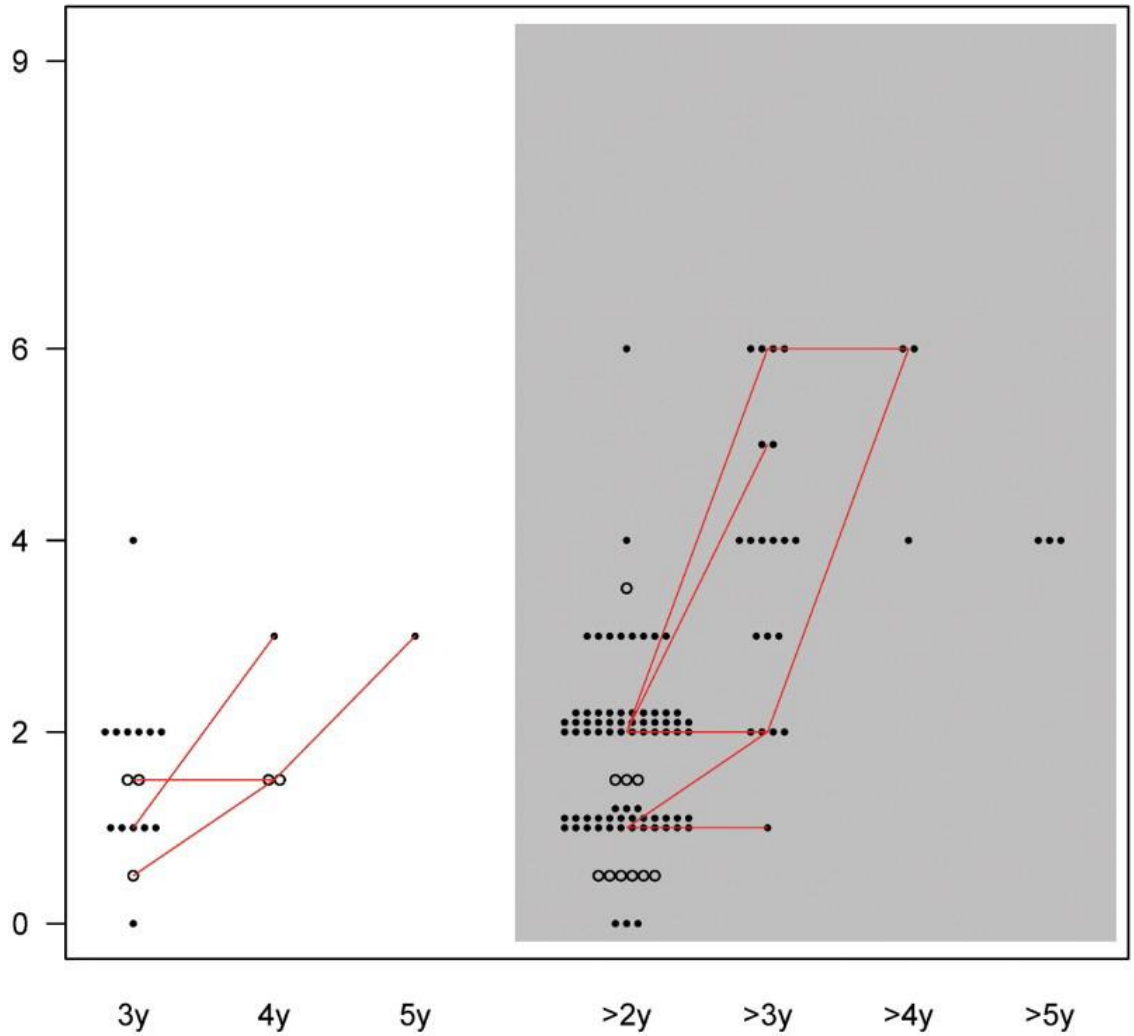
Figura 2. Generación de cada CP (eje *y*) para cada clase de edad (eje *x*): los círculos sin relleno son CPP juveniles; los círculos rellenos son CPP renovadas durante la última muda postnupcial; y las cruces son CPP adultas más antiguas que la última muda postnupcial. En el área blanca, se conoce la edad exacta, lo que significa que las aves fueron anilladas como polluelos o como 2A durante la temporada de reproducción. En el área gris, la edad mínima se conoce ya sea por la identificación del plumaje (> 2A o > 3A si hay tres generaciones de CPP) o porque implican a aves recapturadas anilladas por primera vez como adultos de edad desconocida.



Segunda muda postnupcial

Se dispuso de fotografías de tres aves de 4A (dos de ellas anilladas como polluelos y una de 2A durante la temporada de reproducción), todas ellas habían sido fotografiadas el año anterior también como 3A. Además, otras seis aves fueron capturadas y fotografiadas dos años seguidos, con una edad de > 2A el primer año, cuando se suponía que eran en su mayoría 3A, porque sólo CP9 o CPP 8-9 estaban nuevas el primer año (pero ver más adelante) . En la mayoría de estas aves de 4A o supuestas 4A, el número de CPP renovadas durante la *segunda muda postnupcial* fue de nuevo muy limitada (Figura 3, Tabla 1). En un caso, solo se renovó CP9, lo que significa que una extensión tan limitada ni siquiera es diagnóstico para 3A, pero también podría ocurrir en individuos 4A. Más comúnmente, también se mudaron CP7 y/o CP8. Dos aves mostraron una muda mucho más extensa de CPP con CP1, CP5 y CPP 6–9 renovadas, pero esas aves posiblemente ya eran 4A cuando se capturaron por primera vez.

Figura 3. Número de CPP renovadas (eje *y*) durante la muda postnupcial anterior (año - 1) para cada clase de edad. Una línea roja conecta las mismas aves capturadas en diferentes años. Las aves cuyo estado de CP9 no se pudo evaluar a partir de las imágenes se representan mediante un círculo sin relleno. En la mayoría de los casos, lo más probable es que se haya renovado la CP9. La clave para las clases de edad es la que se muestra en la Figura 2 .



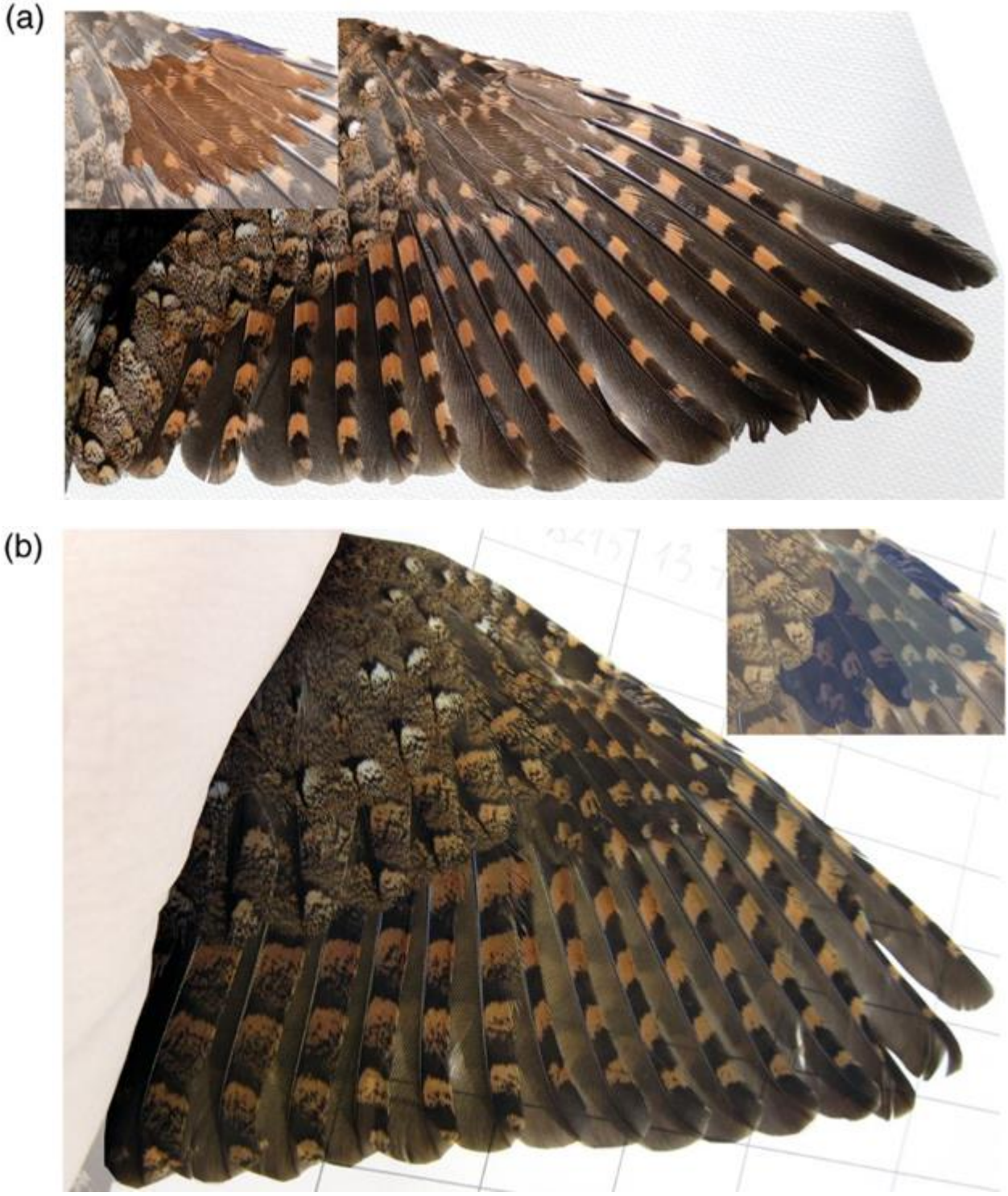
Por lo tanto, el número de CPP renovadas durante la *segunda muda postnupcial* es nuevamente muy limitado, superponiéndose completamente con la *primera muda postnupcial* (excepto quizás en los raros casos en los que no se renuevan CPP, que son poco probables durante la *segunda muda postnupcial*). Incluso considerando que las aves muestran una muda extensa de las CPP, que posiblemente eran más viejas, se puede afirmar de manera conservadora que los 4A durante la temporada de reproducción todavía muestran algunas CPP juveniles. Por lo tanto, el único indicio de que un ave tiene > 3A es la presencia de al menos tres generaciones de CPP, lo que parece un hecho poco común entre los 4A en su temporada de reproducción y es más probable que tenga que ver con las aves más viejas después de su *tercera muda postnupcial*. Aún así, un ave con tres generaciones de CPP debe considerarse conservadoramente como > 3A.

Muda postnupcial más avanzada

Se ha fotografiado un ave con una edad exacta de 5A (Figura 1 b). Sólo tres CPP habían sido renovadas durante la muda postnupcial y no menos de cinco CPP juveniles todavía estaban presentes. Sin embargo, esperamos que normalmente se reemplacen más CPP durante la tercera muda postnupcial. De hecho, dos aves conocidas como > 4A y tres como > 5A mostraron una muda más extensa de CPP, habiendo renovado de 4 a 6 CPP durante la última muda postnupcial, pero a excepción de un individuo (Figura 4 b), estas aves todavía tenían CPP juveniles. (Figura 2). Las CPP juveniles que quedaban generalmente se encontraban entre CPP 2–4, excepto un ave, que mantuvo sus CPP 4–6 juveniles (Figura 2).

Figura 4. **(a)** Y38215 en 2014: individuo con sólo CP9 nueva, pero CPP 1–8 juveniles fuertemente desgastadas, lo que sugiere que esta ave está en su cuarto año de calendario. **(b)** Mismo individuo (Y38215) en 2016: de las fotos tomadas en 2014, contamos con que este Torcecuello ahora esté en su sexto año de calendario. Se han renovado todas las CPP juveniles. Esto puede hacer que sea difícil distinguirlo de un 2A con solo plumas juveniles, pero observe la diferencia en el color y la abrasión entre las diferentes generaciones de plumas adultas y la irregularidad del patrón de las plumas. Las CPP 5–7 se mudaron en 2014 (después de la

primera imagen) y otras CPP se renovaron en 2015.



Un ave interesante (Figura 4) capturado tres años seguidos es el único pájaro fotografiado durante el censo al que no quedó ninguna CPP juvenil. Incluso si sólo se había renovado CP9 durante la muda postnupcial de 2013 (foto de 2014), sospechamos que esta ave ya era 4A en 2014 debido a las CPP juveniles muy desgastadas. La muda bastante extensa de las CPP durante la siguiente muda (sólo CPP 2–4 quedaron sin mudar) más bien confirmaría esta suposición. Esta ave posiblemente renovó las últimas plumas juveniles durante al menos su *tercera*, pero más probablemente su *cuarta muda postnupcial.* Por tanto, suponemos que esta ave mostró por primera vez un reemplazo completo de las CPP juveniles durante la temporada de reproducción como ave de 6A.

Características de datado que separan 2A de >2A

Ninguna CPP se renueva durante el primer año de vida, las aves 2A tienen sólo CPP juveniles. Son bastante nuevas y uniformes. En los 2A, las CPP juveniles muestran un tinte similar a las primarias. Después de dos años de desgaste (3A), se ven típicamente más descoloridas que las primarias y forman una degradación en el matiz de los tonos oscuros, siendo más oscuros dentro donde las plumas están la mayor parte del tiempo protegidas por las coberteras mayores. Debido a que las CPP

juveniles crecen simultáneamente, los puntos claros están bien alineados, sin interrupciones. Las manchas claras al final de las CPP juveniles son relativamente nuevas en aves 2A y la forma de la pluma aún es redondeada después de un año de desgaste (Figura 1 a; Figura A1). Después de dos años, las manchas claras suelen estar fuertemente desgastadas o incluso casi ausentes (Figura A2a). Las aves de 3A más comúnmente han renovado una o dos CPP más externas. Muy pocas aves 3A no han renovado ninguna CPP. En estos casos, las plumas juveniles se distinguen de las de 2A por el *tinte más descolorido*, la abrasión más fuerte de las manchas claras y la degradación más o menos evidente en los tonos oscuros.
Siempre vale la pena *comprobar secundarias juveniles*, que a menudo todavía están presentes durante la primera temporada de cría. Cuando hay dos generaciones de secundarias, incluidas las juveniles, la tarea es sencilla. Las secundarias juveniles están más desgastadas, son más largas y sobresalen de las de tipo adulto (Figura A1 ; excepto S1 de la misma longitud). Aunque muy variable, la forma de las secundarias juveniles es diferente, con una *banda interna más redonda*. Los Torcecuellos adultos pueden dividir la muda de secundarias entre la muda postnupcial y la prenupcial. Entonces muestran claramente dos generaciones de plumas (Figura 4). Las de la muda anterior no deberían confundirse con plumas juveniles. Algunas aves jóvenes pueden mudar todas las secundarias antes de su primera temporada de cría en los cuarteles de invierno (Figura A5). Sus secundarias se ven exactamente iguales a las de las aves más viejas.
Uno de los grandes desafíos en el datado de los Torcecuellos es distinguir las aves muy viejas, que no han retenido ninguna CPP juvenil, de los individuos 2A. Siempre que las plumas juveniles sigan presentes, es evidente un límite de muda con alguna CPP de adulto. Si no se conserva ninguna, la distinción entre diferentes generaciones de CPP adultas es tenue, lo que hace que las CPP de apariencia superficialmente homogénea sean similares a las de 2A. Nuestros datos muestran evidencia de que algunas plumas juveniles todavía están presentes en todas las aves al menos hasta el verano de 4A (*tercera temporada de cría*) o posiblemente hasta el verano de 6A (Figura A3). Los pájaros viejos típicamente renuevan muchas más CPP que los de 2A o 3A durante la muda postnupcial, pero hasta ahora no hemos encontrado un pájaro que haya mudado todas sus CPP a la vez, lo que significa que se debería encontrar un límite de muda en aves viejas. Las plumas adultas, incluso de la misma generación, no crecen simultáneamente y, por eso, muestran irregularidades entre ellas. Las manchas claras son más diferentes y muestran claras interrupciones (Figura 4 b).

Características de datado que separan 3A de >3A

La primera muda postnupcial de CPP se muestra en una extensión muy limitada, pero las aves más viejas (> 3A, se espera que sean 4A) también pueden mostrar solo CPP juveniles excepto una o dos externas (Figura A2), haciendo la evaluación de 3A difícil. El contraste entre las CPP juveniles nuevas y las desgastadas debería ser aún mayor en aves > 3A que en 3A, pero la diferencia es ciertamente tenue y se espera que ocurra cierta superposición en la apariencia.
Cualquier ave con tres generaciones de CPP se puede evaluar como > 3A. Una cuarta generación de plumas puede ser difícil de detectar y ciertamente es rara, pero tal caso significaría > 4A. Todas las aves a las que no les quedan plumas juveniles pueden evaluarse con seguridad como > 4A.

Discusión

Entre las diferentes estrategias de muda reconocidas, la posibilidad de que el reemplazo de algunas plumas se posponga a una edad que muy pocas aves alcanzan nunca ha sido concebida (Stresemann & Stresemann 1966, Jenni & Winkler 1994, Kjellén 1994, Newton 2009, Howell 2010). Mostramos que la muda de las CPP en Torcecuellos no solo se extiende a lo largo de los años, sino que curiosamente también se pospone, de modo que el inicio de la muda de las CPP individuales, aparte de las más externas, tiene lugar a una edad que solo una fracción de las aves alcanza. Descubrimos que ninguna de las CPP fue mudada durante la muda postjuvenil y que, durante las mudas posteriores, las CPP siempre se renovaron solo parcialmente (hasta seis CPP a la vez).
Las plumas juveniles todavía están presentes en algunos Torcecuellos en su sexto año, posiblemente incluso en los más viejos. Esta es una edad aún más avanzada que la alcanzada por las grandes rapaces cuando reemplazan sus últimas plumas de vuelo juveniles (por ejemplo, Forsman 1999, 2016, Clark 2004, Pyle 2006, Zuberogoitia *et al* 2013), durante lo que Stresemann & Stresemann (1966) llamaron un 'Staffelmauser'(muda relé) también llamada muda serial o muda escalonada. Sólo en el Búho *real Bubo bubo* (Solheim 2011) y el Albatros errante *Diomedea exulans* (Prince *et al* 1997) algunas plumas juveniles alcanzan regularmente una edad similar. Hasta ahora, sin embargo, el récord lo tiene una Cigüeña blanca *Ciconia ciconia en* cautiverio que aún tenía una secundaria juvenil después del sexto ciclo de muda en su séptimo año (Bloesch *et al* 1977). La renovación de las plumas de vuelo de especies longevas como las cigüeñas y las águilas que realizan una *muda en serie* para extender el reemplazo de todo el plumaje, que requiere energía y las obliga durante varios años,

puede considerarse cíclica, porque cada pluma normalmente se renueva varias veces en la vida de un ave adulta. Entre las pocas especies de vida corta que necesitan varios años para renovar todas las plumas juveniles, el Mochuelo boreal *Aegolius funereus es* un ejemplo interesante. Similar a la muda de las CPP del Torcecuello, el Mochuelo boreal muestra una extensión creciente de muda de primarias a lo largo de los años. El número de primarias renovadas durante la primera muda postnupcial varía de dos a seis. Más de seis primarias se mudan regularmente en etapas posteriores y la primaria juvenil más externa generalmente se remplaza solo a la edad de 4A o 5A (Hörnfeldt *et al* 1988).
En la mayoría de las especies de aves, las CPP se desprenden junto con las primarias correspondientes, de modo que la CP precedente cubre la primaria de nuevo crecimiento para protegerla (Jenni y Winkler 1994). Debido a que las primarias se desgastan mucho más y debido a que deben estar en un estado relativamente bueno para el vuelo, deben actualizarse regularmente junto con las CPP correspondientes. De hecho, las especies de vida corta renuevan en su mayoría todas las primarias y sus CPP anualmente. Sólo durante la muda postjuvenil se sabe que algunas especies renuncian parcial o completamente a la renovación de las CPP cuando se reemplazan las primarias correspondientes (Gargallo & Clarabuch 1995, Pyle 1997, Winkler 2003, Kiat & Izhaki 2017). Sin embargo, solamente en la familia Picidae (Ginn & Melville 1983, Pyle & Howell 1995, Miettinen 2002), en algunas especies de Coraciiformes (Pyle & Howell 1995, M. Bunzel-Drücke comunicación personal) y en el Papamoscas gris *Muscicapa striata* (Williamson 1972, Jenni & Winkler 1994), hay una falta de sincronía en el crecimiento de las CPP y las primarias durante las mudas posteriores. Esta falta de sincronía solo permite una muda tardía de algunas CPP juveniles durante varios años.
Estas especies de vida corta que posponen el inicio de la muda durante varios años tienen una alta probabilidad de no sobrevivir lo suficiente como para reemplazar las últimas plumas juveniles. Siempre que las plumas mantengan una funcionalidad aceptable, puede ser una ventaja no reemplazar dichas plumas durante el (los) primer (os) ciclo (os) de muda si su reemplazo tiene costos significativos. Los Torcecuellos tienen una probabilidad de supervivencia anual de alrededor de 0,38 (Schaub *et al* 2012). Por lo tanto, la probabilidad de que el ave aún esté viva cuando comience a reemplazar CPP 1–6 (*tercera muda postnupcial*) es solo del 14,5% y la probabilidad de que todas o casi todas las CPP sean reemplazadas (*cuarta muda postnupcial*) es del 5,5%. La retención de las CPP del Torcecuello durante cinco años indica que parecen mantener su funcionalidad incluso cuando están fuertemente desgastadas.
Kiat & Izhaki (2017) demostraron que la muda de las primarias es más rápida si se retienen las CPP. Esta estrategia tiene sentido para una especie migrante como el Torcecuello, que muda en un período limitado entre las actividades de reproducción y la migración otoñal. Sin embargo, diferentes poblaciones de Torcecuellos muestran distintas estrategias de migración, con una mayor limitación de tiempo esperada en las poblaciones más al Norte, donde la temporada de reproducción es más corta y la migración más larga que en las poblaciones del Sur, que a menudo son residentes (Eck & Geidel 1973, Priklonskii *et al* 2005, Brichetti & Fracasso 2007, van Wijk *et al* 2013). Como consecuencia, puede haber diferencias en las estrategias de muda entre las poblaciones, incluida la extensión de la muda de CPP, pero esto necesita más estudio.
El material recolectado durante este estudio, incluso de aves con edad conocida a partir de datos de anillamiento, y con plumajes de hasta tres años seguidos documentados para algunas aves, nos permite revelar un proceso de muda de las CPP muy diferente al que se ha afirmado, en cierta medida contradiciendo la literatura. Apoyamos las declaraciones de los autores que afirmaron que las CPP no se actualizan durante la muda postjuvenil (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980, Miettinen 2002, Iovchenko & Kovalev 2005, Winkler 2013). Sin embargo, las referencias modernas sobre el datado de las aves en la mano afirman que la muda postjuvenil puede incluir la renovación de algunas CPP más externas (Baker 2016, Demongin 2016, Blasco-Zumeta y Heinze 2017). Por supuesto, no se puede excluir una muda postjuvenil más extensa en otras poblaciones.
Sin embargo, los mismos autores no mencionan que las sucesivas mudas postnupciales cubren sólo una parte de las CPP y el patrón que sugieren para aproximadamente 1A/2A (edad en otoño/edad en primavera), incluidas algunas CPP más externas, coincide con el plumaje de 2A/3A o 3A/4A, lo que sugiere que malinterpretaron el plumaje de los *adultos jóvenes*. Curiosamente, los mismos autores (pero también van Duivendijk 2010, 2011), consideran que el patrón y la forma de las CPP adultas son diferentes a las juveniles, agrupando la categoría de adultos en > 1A /> 2A sin mencionar que la mayoría de ellas pueden faltar en las primeras etapas adultas. Encontramos además 2A con un patrón de la punta de las CPP correspondiente a la descripción del patrón adulto (Figura 3 a) según los autores antes mencionados.
A partir de nuestro material, pudimos identificar sistemáticamente Torcecuellos en su segundo año de aves más viejas gracias al examen de las CPP. Desafortunadamente, la identificación de las clases de edad exactas más antiguas no parece ser fiable, ya que la extensión de la muda de CPP durante la primera y la segunda muda postnupcial se superpone casi por completo y la diferenciación

de las dos clases de edad que siguen a estas mudas por el desgaste solo es desde nuestro punto de vista cuestionable. Pero en aves más viejas, una edad mínima puede evaluarse por la presencia de dos generaciones adultas de CPP (> 3A) o la ausencia total de CPP juveniles (> 4A).
En conclusión, a diferencia de la mayoría de las especies de aves que realizan una estrategia de muda cíclica después de un inicio postjuvenil, la renovación de las CPP en Torcecuellos muestra un desarrollo que nunca alcanza una fase cíclica, o si es así, sólo para la pequeña proporción de aves que sobreviven el tiempo suficiente. Pero este tipo de material en aves de mayor edad con un estadio avanzado de muda, a partir de la *cuarta muda postnupcial* en adelante, es escaso. Los esfuerzos en curso para documentar los casos de estos individuos mayores durante varios años deberían permitirnos datar aves mayores con mayor precisión y describir y comprender mejor los estados avanzados de la muda de las CPP en Torcecuellos.

Agradecimientos

Nuestro agradecimiento a Michael Schaub, quien nos ayudó a documentar el estado de muda y la edad de los Torcecuellos reproductores en el estudio a largo plazo que coordina. Muchos estudiantes y asistentes han recopilado fotografías de las alas de Torcecuellos durante nuestro estudio, incluidos Valentijn van Bergen, Anna Sandor, Barbara Hildebrandt, Lara Moreno Zarate, Muriel Perron, Carolyn Nabholz, Roman Bühler y Jael Hoffmann. ¡Gracias a ellos y a otros por mucho trabajo de campo!. Las versiones anteriores han sido leídas detenidamente por Christoph Meier, Lukas Jenni, Michael Schaub, Raffael Winkler y dos revisores anónimos han leído detenidamente las versiones anteriores, a quienes estamos muy agradecidos.

Referencias

1. Altwegg, R., Schaub, M. & Roulin, A. (2007) Age-specific fitness components and their temporal variation in the barn owl. *American Naturalist* 169, 47–61. [Crossref], [PubMed], [Web of Science ®], [Google Scholar]
2. Baker, J.K. (2016) *Identification of European Non-Passerines*. British Trust for Ornithology, Thetford. [Google Scholar]
3. Blasco-Zumeta, J. & Heinze, G.-M. (2017) *Atlas de Identificacíon de las Aves de Aragón*. *287 Wryneck*. Ibercaja Aula en Red. http://aulaenred.ibercaja.es/wp-content/uploads/287_WryneckJtorquilla.pdf [Google Scholar]
4. Bloesch, M., Dizerens, M. & Sutter, E. (1977) Die Mauser der Schwungfedern beim Weissstorch *Ciconia ciconia*. *Der Ornithologische Beobachter* 74, 161–188. [Google Scholar]
5. Brichetti, P. & Fracasso, G. (2007) *Ornitologia italiana*. Volume 4: Apodidae–Prunellidae. Oasi Alberto Perdisa Editore, Bologna. [Google Scholar]
6. Clark, W.S. (2004) *Wave moult of the primaries in accipitrid raptors, and its use in ageing immatures*. In *Raptors Worldwide* (eds R.D. Chancellor & B.-U. Meyburg), pp 795–804. World Working Group on Birds of Prey, Berlin. [Google Scholar]
7. Cramp, S. (1985) *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the Birds of the Western Palearctic*. Volume IV: terns to woodpeckers. Oxford University Press, Oxford. [Google Scholar]
8. Demongin, L. (2016) *Identification Guide to Birds in the Hand*. Privately published, Beauregard-Vernon. [Google Scholar]
9. van Duivendijk, N. (2010) *Advanced bird ID guide – the western Palearctic*. New Holland Publishers, London. [Google Scholar]
10. van Duivendijk, N. (2011) *Advanced bird ID handbook – the western Palearctic*. New Holland Publishers, London. [Google Scholar]
11. Eck, S. & Geidel, B. (1973) Die Flügel-Schwanz-Verhältnisse palaearktischer Wendehälse (*Jynx torquilla*). *Zoologische Abhandlungen – Staatliches Museum für Tierkunde in Dresden* 32, 257–265. [Google Scholar]
12. Edelstam, C. (1984) Patterns of moult in large birds of prey. *Annales Zoologici Fennici* 21, 271–276. [Web of Science ®], [Google Scholar]
13. Forsman, D. (1999) *The raptors of Europe and the Middle East: a handbook of field identification*. T. & A.D. Poyser, London. [Google Scholar]
14. Forsman, D. (2016) *Flight Identification of Raptors of Europe, North Africa and the Middle East*. Bloomsbury, London. [Google Scholar]
15. Gargallo, G. & Clarabuch, O. (1995) Extensive moult and ageing in six species of passerines. *Ringing & Migration* 16, 178–189. doi: 10.1080/03078698.1995.9674110 [Taylor & Francis Online], [Google Scholar]

16. Ginn, H.B. & Melville, D.S. (1983) *Moult in birds*. British Trust for Ornithology, Tring. [Google Scholar]
17. Glutz von Blotzheim, U.N. & Bauer, K.M. (1980) *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Volume 9: Columbiformes–Piciformes. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden. [Google Scholar]
18. Hörnfeldt, B., Carlsson, B.-G. & Nordström, A. (1988) Molt of primaries and age determination in Tengmalm's owl (*Aegolius funereus*). *Auk* 105, 783–789. [Web of Science ®], [Google Scholar]
19. Howell, S.N.G. (2010) *Molt in North American Birds*. Houghton Mifflin Harcourt, Boston. [Google Scholar]
20. Iovchenko, N.P. & Kovalev, V.A. (2005) Postjuvenile moult in the Wryneck *Jynx torquilla* L. in the south-eastern Ladoga area. In *Ornithological studies in the Ladoga area* (ed N.P. Iovchenko), pp 158–172. St Petersburg University Press, St Petersburg. [Google Scholar]
21. Jenni, L. & Winkler, R. (1994) *Moult and Ageing of European Passerines*. Academic Press, London. [Google Scholar]
22. Kiat, Y. & Izhaki, I. (2017) Non-moulted primary coverts correlate with rapid primary moulting. *Journal of Avian Biology* 48, 380–386. doi:10.1.1111/jav.00939 doi: 10.1111/jav.00939 [Crossref], [Web of Science ®], [Google Scholar]
23. Kjellén, N. (1994) Moult in relation to migration in birds – a review. *Ornis Svecica* 4, 1–24. [Google Scholar]
24. Koons, D.N., Iles, D.T., Schaub, M. & Caswell, H. (2016) A life-history perspective on the demographic drivers of structured population dynamics in changing environments. *Ecology Letters* 19, 1023–1031. doi: 10.1111/ele.12628 [Crossref], [PubMed], [Web of Science ®], [Google Scholar]
25. Miettinen, J. (2002) Age determination in woodpeckers. In *International Woodpecker Symposium* (eds P. Pechacek & W. d'Oleire-Oltmanns), pp 127–131. Forschungsbericht 48, Nationalparkverwaltung Berchtesgaden. [Google Scholar]
26. Newton, I. (2009) Moult and plumage. *Ringing & Migration* 24, 220–226. doi: 10.1080/03078698.2009.9674395 [Taylor & Francis Online], [Google Scholar]
27. Priklonskii, S.G., Ivanchev, V.P. & Zubakin, V.A. (2005) *Birds of Russia and adjacent regions*. Volume 6: owls to woodpeckers. KMK Scientific Press, Moscow. [Google Scholar]
28. Prince, P.A., Weimerskirch, H., Huin, N. & Rodwell, S. (1997) Molt, maturation of plumage and ageing in the Wandering Albatross. *Condor* 99, 58–72. doi: 10.2307/1370224 [Crossref], [Web of Science ®], [Google Scholar]
29. Pyle, P. (1995) Incomplete flight feather molt and age in certain North American non-passerines. *North American Bird Bander* 20, 15–26. [Google Scholar]
30. Pyle, P. (1997) Molt limits in North American passerines. *North American Bird Bander* 22, 49–89. [Google Scholar]
31. Pyle, P. (2006) Staffelmauser and other adaptive strategies for wing molt in larger birds. *Western Birds* 37, 179–185. [Google Scholar]
32. Pyle, P. & Howell, S.N.G. (1995) Flight-feather molt patterns and age in North American woodpeckers. *Journal of Field Ornithology* 66, 564–581. [Web of Science ®], [Google Scholar]
33. Schaub, M., Reichlin, T.S., Abadi, F., Kéry, M., Jenni, L. & Arlettaz, R. (2012) The demographic drivers of local population dynamics in two rare migratory birds. *Oecologia* 168, 97–108. doi: 10.1007/s00442-011-2070-5 [Crossref], [PubMed], [Web of Science ®], [Google Scholar]
34. Shirihai, H., Gargallo, G. & Helbig, A.J. (2010) Sylvia *warblers: identification, taxonomy and phylogeny of the genus* Sylvia. A. & C. Black, London. [Google Scholar]
35. Solheim, R. (2011) Moult pattern of primaries and secondaries in Eagle Owls *Bubo bubo. Ornis Norvegica* 34, 1–9. doi: 10.15845/on.v34i0.123 [Crossref], [Google Scholar]
36. Stresemann, E. & Stresemann, V. (1966) *Die Mauser der Vögel*. Friedländer, Berlin. [Google Scholar]
37. Svensson, E. & Hedenström, A. (1999) A phylogenetic analysis of the evolution of moult strategies in Western Palearctic warblers (Aves: Sylviidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 67, 263–276. doi: 10.1111/j.1095-8312.1999.tb01864.x [Crossref], [Web of Science ®], [Google Scholar]
38. van Wijk, R.E., Schaub, M., Tolkmitt, D., Becker, D. & Hahn, S. (2013) Short-distance migration of Wrynecks *Jynx torquilla* from Central European populations. *Ibis* 155, 886–890. doi: 10.1111/ibi.12083 [Crossref], [Web of Science ®], [Google Scholar]
39. Williamson, K. (1972) Reversal of normal moult sequence in the Spotted Flycatcher. *British Birds* 65, 50–51. [Google Scholar]
40. Winkler, R. (2003) Altersbestimmung von Bienenfressern *Merops apiaster* im Früjahr. *Limicola* 17, 76–80. [Google Scholar]

41. Winkler, R. (2013) *Mauserumfang und Altersbestimmung von Spechten*. Ornithologisches Informationsblatt. Swiss Ornithological Institute, Sempach. docplayer.org/4584293- Mauserumfang-und-altersbestimmung-von-spechten.html [Google Scholar]

42. Zuberogoitia, I., De La Puente, J., Elorriaga, J., Alonso, R., Palomares, L.E. & Martínez, J.E. (2013) The flight feather molt of Griffon Vultures (*Gyps fulvus*) and associated biological consequences. *Journal of Raptor Research* 47, 292–303. doi: 10.3356/JRR-12-09.1 [Crossref], [Web of Science ®], [Google Scholar]

Apéndice 1. Una clave para el datado de Torcecuellos.

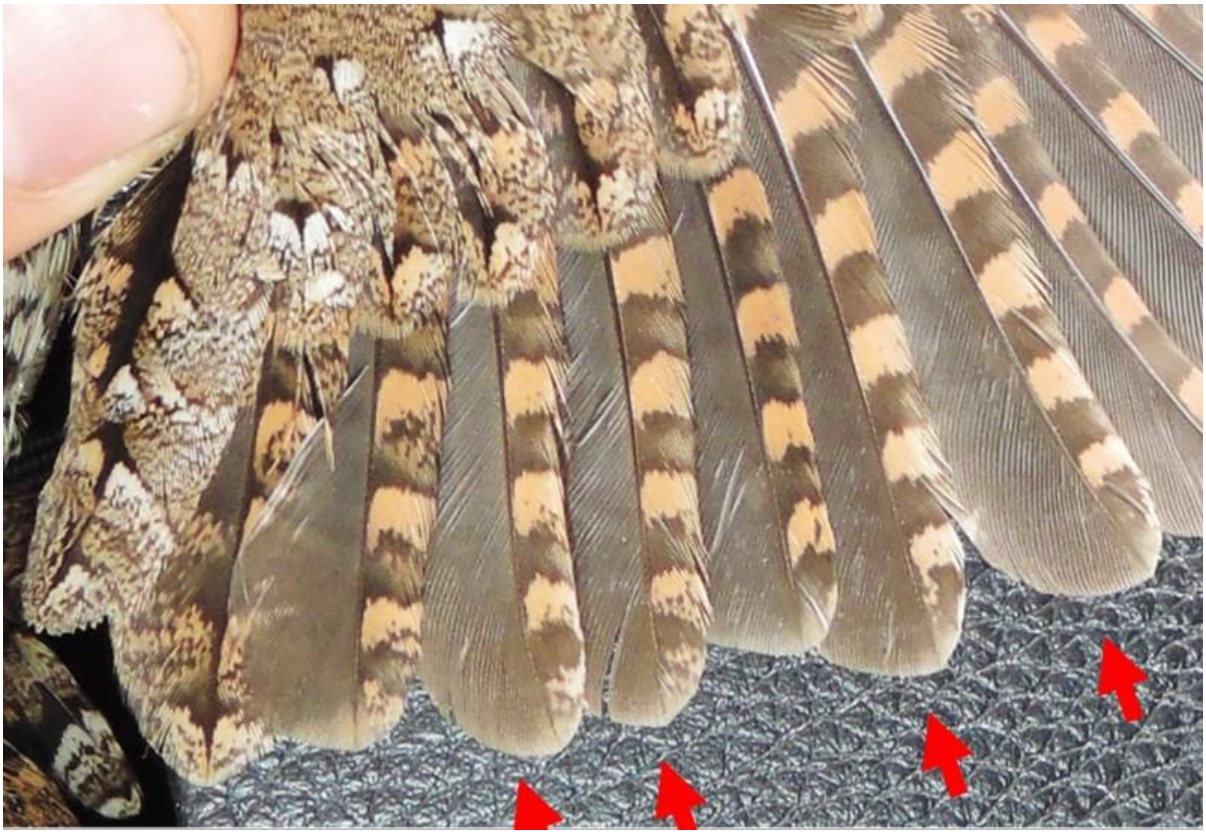
Tabla 1 de 2

Tabla 1. Extensión de la muda postnupcial de las CPP durante dos años seguidos. Las categorías corresponden a la edad conocida o presunta: 1, *anillado como polluelo***; 2,** *anillado como 2A***; y 3,** *fotografiados por primera vez con solo CP9 o CP8 y CP9 nuevas*, por lo tanto, *probablemente 3A***.**

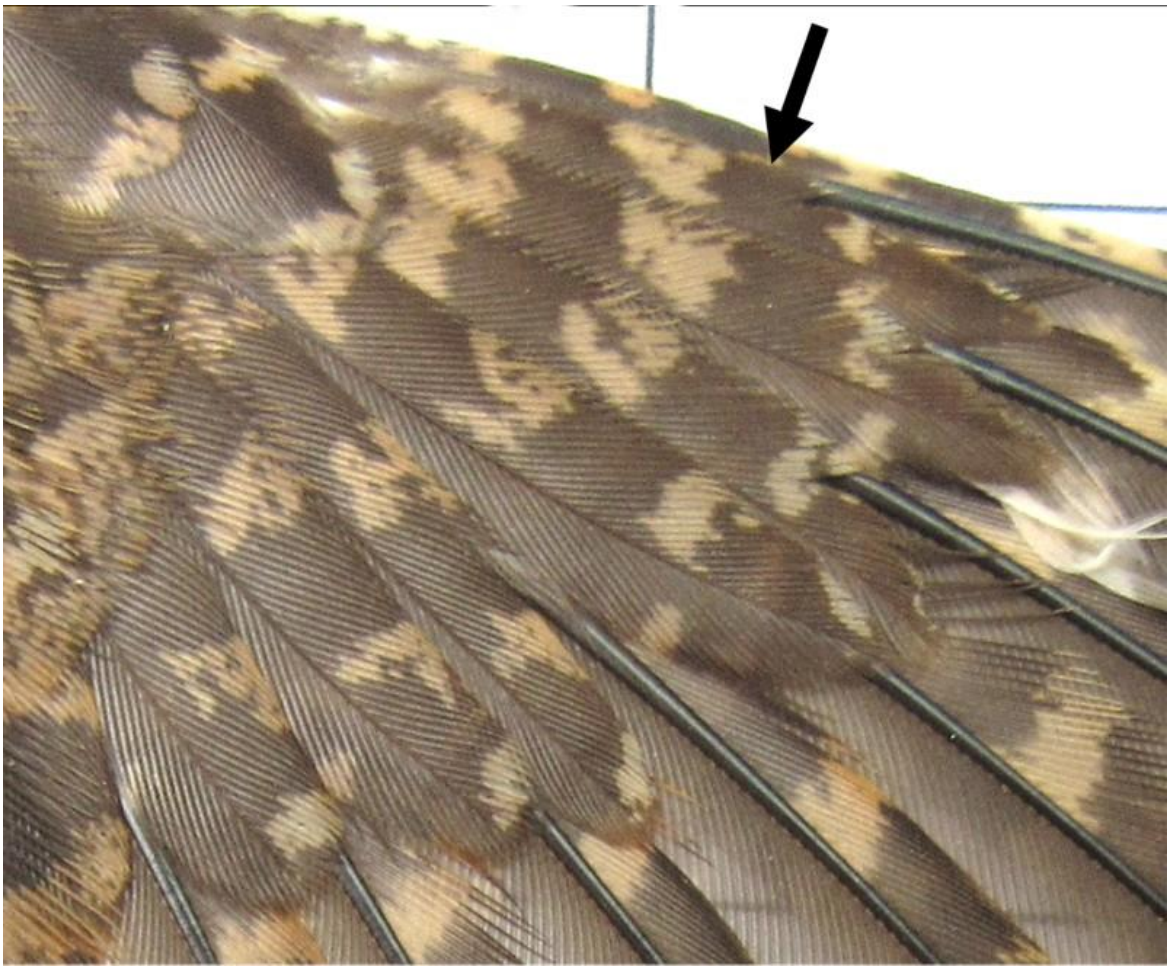
NÚMERO DE ANILLA	CATEGORÍA DE EDAD	CPP,s MUDADAS 1A	CPP,s MUDADAS 2A
Y31203	1	8, (9?)	8, (9?)
Y31315	1	9	7-9
Y38205	2	8, (9?)	7, (9?)
Y38213	3	9	9
Y31344	3	9	8–9
Y35900	3	9	8–9
Y38233	3	9	7-8 (¿9?)
Y38215	3	9	1, 5–9
Y38111	3	8–9	1, 6–9

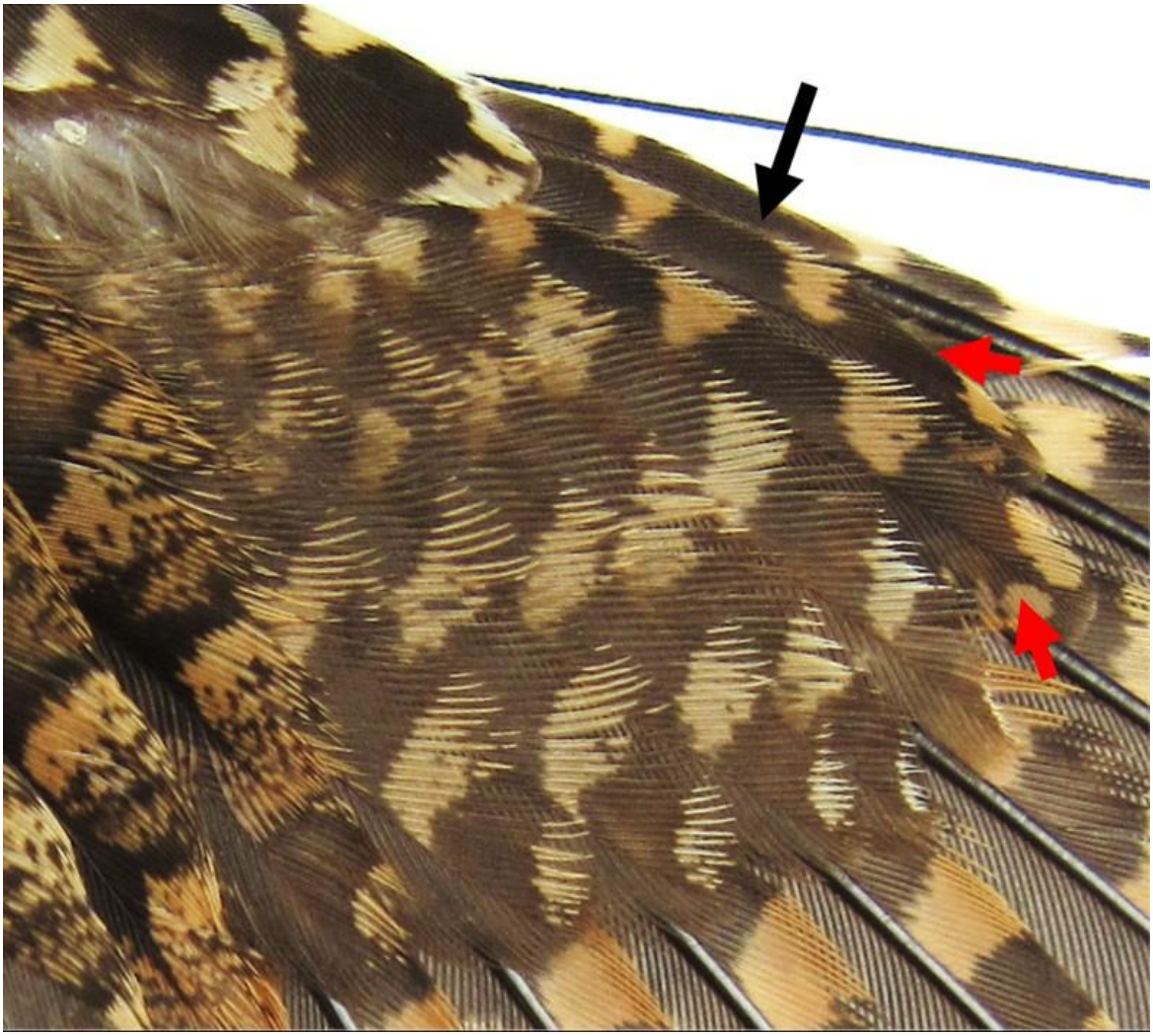
Tabla 2 de 2

1. Las CPP son uniformemente nuevas, casi tan nuevas como las primarias y no hay límite de muda. **2A** (1A en otoño). Compárese con 2a y 4.
Notas: Las CPP son todas juveniles y el patrón de las plumas es continuo, sin pasos fuertes entre dos CPP (las manchas de color marrón claro se distribuyen regularmente). Revise las secundarias en busca de plumas juveniles, que sobresalen de las secundarias adultas.
Otoño: las secundarias rara vez se renuevan durante la muda postjuvenil. Busque las terciarias juveniles que a menudo muestran una mancha clara en la punta, ausente de las terciarias adultas.



2. Las CPP están más desgastadas que las primarias, excepto las CPP más externas nuevas (generalmente 1–3). **3A o 4A** (2A o 3A en otoño) *Notas: La CP9 más externa es pequeña y debe revisarse sistemáticamente. A menudo es la única CP reemplazada por pájaros de 3A y, a veces, también por 4A. La abrasión de las CPP es variable y sólo en promedio más fuerte en 4A que en 3A.*





2a. Solo una generación de CPP, pero claramente más desgastadas que las primarias (¡raro!). **3A** (2 años en otoño) *Notas: ¡No olvide comprobar CP9!*

2b. Más de las tres CPP más externas y, a veces, CP1 son plumas adultas nuevas. **3A o 4A** (2A o 3A en otoño). Compare con 3.
Nota: Las aves más viejas deben mostrar diferentes generaciones de CPP adultas.

2c. Sólo 2-3 CPP más externas son adultas, pero incluyen CPP adultas viejas (dos generaciones diferentes) y CPP juveniles fuertemente desgastadas. **4A** (3A en otoño).

3. Surtido de diferentes generaciones de CPP en un orden casi aleatorio. **4A o 5A** (3A o 4A en otoño). Compárese con **2b**.
Notas: Las CPP juveniles se reconocen fácilmente por la fuerte abrasión. Las últimas CPP que se renuevan suelen ser CPP 2–4, pero el patrón es muy variable entre individuos. Es probable que se encuentren CPP juveniles hasta una edad de al menos 5A.

4. Las CPP parecen bastante homogéneas, pero existen límites de muda entre las CPP adultas nuevas y las adultas viejas. Comparar con **1**.
Notas: Estas aves se parecen sorprendentemente a las de 2A. A diferencia del patrón continuo de las CPP juveniles, las CPP adultas de diferentes generaciones muestran escalones en el patrón de las plumas (también entre las CPP de la misma generación).

Apéndice 2. Fotografías adicionales.

Figura 5 de 9

Figura A1. Y35563 en 2013: individuo de 2 años con renovadas secundarias 3 y 6 (ya sea durante la muda post-juvenil o durante la muda pre-reproductiva en los cuarteles de invierno). Las secundarias mudadas se reconocen fácilmente por su aspecto más fresco, la forma menos redondeada y porque suelen ser más cortas que las secundarias juveniles. Todas las coberteras primarias son juveniles.

Figura 6 de 9

Figura A2. Y31344 en 2014 (a) y 2015 (b): un caso de un individuo con muda restringida donde dos años seguidos solo se mudaron las CPP más externas, casi con certeza en sus 3A y 4A respectivamente.

Figura 7 de 9

Figura A3. Y32153 en 2013: este individuo fue capturado por primera vez en 2009 como un adulto reproductor y, por lo tanto, estaba al menos en su sexto año calendario cuando fue recapturado en 2013. Tres CPP juveniles (2-4) todavía están presentes, lo que lo convierte en un ejemplo de plumas juveniles sin mudar durante al menos cinco años.

Figura 8 de 9

Figura A4. Y35705 en 2014: este Torcecuello había sido anillado como adulto en 2011 y, por lo tanto, es un pájaro >4A en 2014. Las CPP muestran *tres generaciones*. Tenga en cuenta los diferentes estados de las secundarias de las que las plumas viejas no deben confundirse con las juveniles.

Figura 9 de 9

Figura A5. Y39930 en 2016: esta ave había sido anillada como polluelo un año antes. Las manchas claras de las CPP están bastante desgastadas, pero el color de fondo es similar al de las primarias. Tenga en cuenta que todas las secundarias juveniles han sido reemplazadas y todas son de tipo adulto.