

**Morfometría, morfología externa e histología gonadal para la determinación de la  
madurez sexual en hembras de *quiscalus lugubris* (passeriformes: icteridae)**

**Luisa Fernanda Saavedra Lozano**

**Proyecto de grado para optar al título de Biólogo**

**DIRECTOR**

**Martha Patricia Ramírez Pinilla**

**Doctora en Ciencias Biológicas**

**Tutor**

**Víctor Hugo Serrano Cardozo**

**Doctor en Ciencias Biológicas**

**Universidad Industrial de Santander**

**Facultad de Ciencias**

**Escuela de Biología**

**Bucaramanga**

**2017**

### **Agradecimientos**

A mis padres Fabiola y Luis, por tanto amor, por estar cada minuto brindándome su apoyo, por luchar a mi lado para conseguir este sueño que fue también el suyo, por su sacrificio y entrega incondicional, los amo infinitamente padres míos.

A Isnardo José Sarmiento, por estar a mi lado durante seis años, por ser la persona que da tranquilidad y paz a mis días, por creer en mí cuando yo no lo hacía, por estar conmigo en los peores momentos de mi vida y ser el protagonista de los mejores de ellos. Gracias amor mío por tanto amor y paciencia.

A mi hermano Camilo Andrés por mostrarme el camino de diferentes maneras, por preocuparse por mí, por su confianza y por el apoyo que me ha brindado.

A la Universidad Industrial de Santander y a todos los maestros que contribuyeron en mi formación profesional, por transmitirme sus conocimientos y experiencias.

A la Profesora Martha Patricia Ramírez por abrirme las puertas de la investigación, por sus enseñanzas en todo este proceso, por la oportunidad que me brindó para ser parte de su grupo de investigación y por la confianza que depositó en mí.

A el Profesor Víctor Hugo Serrano, por guiarme en el camino de la estadística y por la buena disponibilidad que tuvo siempre para brindarme ayuda.

A mis compañeros y amigos del Laboratorio de Biología Reproductiva, por todos los aportes en el proceso y por hacer agradables los días de arduo trabajo.

A Heriberto Barbosa, quien con su talento logró sacarme de más de un apuro, de quien jamás he escuchado un no por respuesta y que a pesar de la distancia que nos separa, su amistad sigue siendo incondicional y su apoyo invaluable.

A Daniela Villamizar y Wilfredo Chinchilla, por su valiosa amistad durante todos estos años, por los momentos vividos y por la ayuda brindada durante el desarrollo de mi proyecto.

A todas las personas que llegaron a mi vida para quedarse o marcharse pero que de alguna manera han contribuido en mi crecimiento personal y profesional durante estos años, los recuerdo y recordare siempre.

**GRACIAS.**

## Contenido

	<b>Pág.</b>
Introducción .....	10
1. Objetivos .....	12
1.1 General .....	12
1.2 Específicos .....	12
2. Materiales y métodos .....	13
2.1 Área de estudio y colecta de ejemplares .....	13
2.2 Morfometría .....	13
2.3 Morfología externa .....	14
2.4 Observaciones macroscópicas e histológicas de los tractos reproductivos .....	14
2.5 Análisis de datos .....	15
3. Resultados .....	17
3.1 Morfometría .....	18
3.2 Morfología externa .....	19
3.3 Observaciones macroscópicas del tracto reproductivo .....	22
3.4 Observaciones microscópicas del tracto reproductivo .....	23
4. Discusión .....	31
4.1 Morfometría y morfología externa .....	31
4.2 Observaciones macro y microscópicas del tracto reproductivo .....	36

4.3 Comportamiento y actividad reproductiva .....	41
5. Conclusiones .....	44
Referencias Bibliográficas .....	45
Apéndices .....	53
Apéndice A. Lista de tablas y figuras .....	53

**Lista de Apéndices**

	<b>Pág.</b>
Apéndice A. Lista de tablas y figuras .....	53

## RESUMEN

**Título:** Morfometría, morfología externa e histología gonadal para la determinación de la madurez sexual en hembras de *quiscalus lugubris* (passeriformes: icteridae)\*.

**Autor:** Luisa Fernanda Saavedra Lozano\*\*

**Palabras claves:** *Quiscalus lugubris*, Morfometría, muda, parche de incubación, ovario, oviducto, madurez sexual.

### Descripción:

El zanate caribeño (*Quiscalus lugubris*) se distribuye desde las Antillas menores hasta el norte de Suramérica y ha aumentado su rango de distribución al Caribe Colombiano y el valle de Magdalena. Se conoce muy poco sobre la biología reproductiva de esta especie y en particular de la histología gonadal y su relación con las características externas en aves passeriformes. En el presente trabajo se realiza una descripción de parámetros morfométricos y de morfología externa, además de una descripción detallada a nivel macro y microscópico del tracto reproductivo con lo que se identifica el estado de actividad gonadal y se estima el tamaño a la madurez sexual y otras características de la biología reproductiva en hembras de esta especie. El aparato reproductor femenino de *Q. lugubris* es asimétrico, constituyéndose solo de ovario y oviducto izquierdo ubicado a nivel ventral del riñón. El ovario en hembras reproductivas posee folículos en diferentes estados de desarrollo. El oviducto se divide en infundíbulo, magnum, istmo, útero, transición útero-vagina y vagina. El epitelio luminal de todo el oviducto muestra células ciliadas y no ciliadas además de abundantes glándulas en la región magnal y uterina; los túbulos de almacén de esperma se encuentran en la transición útero-vagina tanto en hembras reproductivas como en adultas no reproductivas. En la población estudiada, la madurez sexual en hembras de *Q. lugubris*, se alcanza a los 46,8 g, estas hembras tienen plumaje nuevo, iris color beige y parche de incubación. No se encontraron hembras reproductivas en todo el tiempo de muestreo, en los meses más secos del año fue común encontrar hembras adultas con gónadas en regresión sugiriendo una actividad reproductiva estacional.

---

\* Proyecto de grado

\*\* Facultad de Ciencias, Escuela de Biología, Directora: Martha P. Ramírez Pinilla, Doctora en Ciencias biológicas; Tutor: Víctor H. Serrano Cardozo, Doctor en Ciencias biológicas.

### Abstract

**Title:** morphometric, external morphology and gonadal histology for the determination of sexual maturity in females of *quiscalus lugubris* (passeriformes: icteridae)\*.

**Autor:** Luisa Fernanda Saavedra Lozano\*\*

**Key words:** *Quiscalus lugubris*, Morphometric, molt, brood patch, ovary, oviduct, sexual maturity.

#### Description:

The Caribbean grackle (*Quiscalus lugubris*) is distributed from the Lesser Antilles to the north of South America and has increased its range of distribution to the Colombian Caribbean and the Magdalena Valley. Little is known about the reproductive biology of this species and in particular about gonadal histology and its relation with external characteristics in passerine birds. In the present work, a description of morphometric parameters and external morphology is performed, as well as a detailed description at the macro and microscopic levels of the reproductive tract, thus identifying the gonadal activity status and estimating the size at sexual maturity and other characteristics of the reproductive biology in females of this species. The female reproductive system of *Q. lugubris* is asymmetric, constituting only of ovary and left oviduct located at the ventral level of the kidney. The ovary in reproductive females has follicles in different stages of development. The oviduct is divided into infundibulum, magnum, isthmus, uterus, transition uterus-vagina and vagina. The luminal epithelium of the whole oviduct shows ciliated and non-ciliated cells in addition to abundant glands in the magnum and uterus region; sperm storages tubules are found at the transition site between the uterus and the vagina in both reproductive and non-reproductive females. In the studied population, the sexual maturity in females of *Q. lugubris*, is reached at 46.8 g, these females have new plumage, beige iris and brood patch. Reproductive females were not found during the entire year, in the driest months of the year it was common to find adult females with regressed gonads suggesting a seasonal reproductive activity.

---

\* Degree work.

\*\* Science Faculty. Department of Biology. Directora: Martha P. Ramírez Pinilla, PhD in Biological Sciences; Tutor: Víctor H. Serrano Cardozo, PhD in Biological Sciences.

## **Introducción**

La determinación del estado madurez sexual es de vital importancia para el estudio de las poblaciones animales; este parámetro es muy importante para conocer la historia natural y ecología de las especies, utilizándose en estudios comportamentales, de conservación y erradicación (Clarabuch, 2000; Biondi et al., 2013). La estimación del estado de madurez en las aves se ha basado principalmente en morfometría y morfología externa (Freile et al., 2004; Botero, 2010; Schoenebeck., et al 2014).

Uno de los aspectos morfológicos más estudiados por su facilidad de detección son los patrones de muda, utilizados para estimar a simple vista la época reproductiva en la mayoría de las aves (Pyle, 1997; Pyle, 2004; Wolfe et al., 2009; Wolfe et al., 2010; Wolfe et al., 2014), ya que éstas poseen plumaje juvenil con una morfología diferencial cuando todavía no son reproductivas, cuando son menos competitivas por recursos intraespecíficos y cuando están sujetas a mayores tasas de mortalidad como individuos de vuelo libre (Ligon & Hill, 2013). Los plumajes juveniles son distintos de los plumajes adultos en color o patrón, sirviendo como señales honestas de su inmadurez (Ligon & Hill, 2013). Por lo tanto, una de las funciones principales de la muda es la adaptación del aspecto del ave a sus diferentes etapas vitales o anuales (Domínguez, 1998). La muda es característica para cada especie, pudiendo tener variaciones poblacionales o individuales dentro de la misma (Domínguez, 1998). No obstante, este parámetro está condicionado por la experiencia y el conocimiento del profesional encargado, lo que ocasiona errores a la hora del análisis de datos (Botero, 2010).

Por otro lado, las variaciones estructurales e histológicas de las gónadas permiten establecer con certeza el estado de madurez en el cual se encuentra el individuo (Maroon et al., 2012). Por ejemplo, un ovario aviar activo presenta folículos en todas las etapas de desarrollo (Bronneberg & Taverne, 2002; Rueda-Cediel et al., 2008; Madekurozwa & Kimaro, 2008; Altamirano et al., 2009; Bulfon & Speroni, 2011), lo que proporciona información para estimar de manera veraz la madurez sexual, el estado de actividad reproductiva, el tamaño potencial de postura y la relación de los parámetros morfométricos y morfológicos indicadores de madurez y actividad sexual.

*Quiscalus lugubris*, mejor conocido como Zanate caribeño perteneciente a la familia Icteridae, es una especie que originalmente tenía como área de distribución Las Antillas menores y el norte de Suramérica, sin embargo, en los últimos años ha llegado a establecerse en el Caribe Colombiano (Strewe et al., 2006) y registros demuestran que ha colonizado también el Valle del Magdalena (Freeman et al., 2011). La especie ha sido observada recientemente en numerosas bandadas en el área metropolitana de Bucaramanga (Santander), muy lejos de su rango de distribución original reportado por Hilty & Brown (2001). Por lo tanto, es una especie que está ampliando su rango de distribución, usualmente asociado a la actividad humana. Hilty & Brown en el 2001 describen la hembra adulta de Zanate Caribeño como un ave color café hollín, vientre y garganta más pálida, ojos amarillo claro, pico negro y alargado y una longitud total (pico a cola) de 22 cm; a pesar de este registro no existen estudios que demuestren que las características morfológicas externas y la morfometría están relacionadas con el estado de actividad reproductiva de las hembras.

El presente trabajo pretende realizar una descripción de parámetros morfométricos y de morfología externa, además de una descripción detallada a nivel macro y microscópico del tracto reproductivo, para así conocer el estado de actividad gonadal, con lo que se estimará el tamaño a

la madurez sexual y otras características de la biología reproductiva en hembras del Zanate Caribeño.

## **1. Objetivos**

### **1.1 General**

Determinar la relación de aspectos morfométricos y morfológicos con el estado de actividad gonadal en hembras de *Quiscalus lugubris* para la estimación de su madurez sexual y actividad reproductiva.

### **1.2 Específicos**

- Registrar y describir parámetros morfométricos y morfológicos externos de la especie a trabajar
- Realizar una descripción detallada a nivel macro y microscópico del tracto reproductor de hembras de *Q. lugubris*.
- Relacionar aspectos morfométricos y morfológicos de las hembras de *Q. lugubris* con su estado de actividad gonadal.
- Estimar la madurez sexual en hembras de *Q. lugubris*
- Establecer estados de actividad reproductiva ovárica a través del tiempo.

## 2. Materiales y métodos

### 2.1 Área de estudio y colecta de ejemplares

Se recolectaron individuos hembra de todos los tamaños y morfologías posibles de *Quiscalus lugubris* de enero a diciembre del año 2015, esperando obtener una serie lo más completa posible. Los individuos se capturaron mediante el uso de redes de niebla de 12 m de largo; las capturas se hicieron en el Área metropolitana de la Ciudad de Bucaramanga (Santander, Colombia) específicamente en el campus de la Universidad Industrial de Santander ubicada en la carrera 27- calle 9 (07° 08' 30,423'' Norte, 73° 07' 7,839'' Oeste) y en el parqueadero del Centro Comercial Cañaveral ubicado en la calle 30 # 25-71, Floridablanca (07° 04' 16,07'' Norte, 73° 06' 23,45'' Oeste). Adicionalmente, se hicieron algunas observaciones relacionadas al comportamiento reproductivo de la especie de estudio.

### 2.2 Morfometría

Las aves fueron llevadas al laboratorio de Biología Reproductiva de Vertebrados de la Universidad Industrial de Santander en bolsas de tela; se registraron medidas morfométricas tradicionales en aves tales como: longitud total, envergadura, longitud de la cola, longitud de la cuerda alar, longitud del tarso, longitud, ancho, y alto del pico, utilizando una regla de precisión de 1mm y un calibrador Vernier de precisión 0.01 mm (Botero, 2010; Cursach et al., 2012).

Adicionalmente, las hembras de *Q. lugubris* fueron pesadas con un dinamómetro o balanza de 250 g.

### **2.3 Morfología externa**

El patrón de muda fue registrado siguiendo la metodología de Pyle (1997) y la terminología actual de muda propuesta por Wolfe et al. (2014), además se usó el Manual para el anillamiento científico de aves en el que se establece el uso de la ficha de muda (Gargallo, 2000). La ficha se diligenció dando un valor de muda de 0 a 5, según el crecimiento de la pluma para las rémiges, rectrices y plumaje corporal (Gargallo, 2000).

Las aves presentan diferentes cambios en su zona abdominal según el estado reproductivo en el que se encuentren, por lo tanto, la presencia y las características del parche de incubación constituyen características importantes para el registro de datos reproductivos en la hembra. Se examinó también el color de iris ya que Hilty & Brown, (2001) reportan una variación en esta característica entre hembras juveniles y adultas. Todos estos patrones fueron documentados por medio de fotografías tomadas con una cámara canon EOS Rebel XS®.

### **2.4 Observaciones macroscópicas e histológicas de los tractos reproductivos**

Una vez registradas todas las características morfométricas y de morfología externa se aplicó compresión en la zona torácica para provocar la muerte de las hembras. Los cuerpos de las aves fueron disecados ventralmente utilizando bisturí quirúrgico, con el fin de extraer su tracto reproductivo y registrar características anatómicas bajo un estereoscopio Nikon (Nikon SMZ-

1000®). Asimismo, se hicieron fotografías con una cámara Canon EOS Rebel XS®. El diámetro del oviducto en su parte más ancha, el diámetro del ovario y de los folículos en los diferentes estados foliculares se tomaron con un calibrador Dial 0,01 mm de precisión. Se registró la longitud del oviducto con una regla precisión de 1mm. Ovarios y oviductos fueron pesados en una balanza de 250g.

El ovario fue dividido cuidadosamente con un bisturí en parte anterior y posterior, y el oviducto en las regiones que se reconocen macroscópicamente: infundíbulo, magnum, istmo, útero y vagina. Los tejidos fueron fijados en formaldehído al 10% y almacenados en etanol 70%. Los tejidos se deshidrataron en una serie ascendente de etanol, se aclararon en xilol y se incluyeron en Paraplast (McCormick®). Posteriormente se realizaron cortes histológicos con un micrótopo rotatorio Sakura® a un grosor de 7µm. Las secciones se tiñeron con hematoxilina-eosina. Se registraron los cortes histológicos en fotografías usando el microscopio Nikon H-550S® con cámara integrada Canon EOS®. Los cortes histológicos se emplearon para hacer comparaciones cualitativas entre los diferentes tejidos en diferentes estados reproductivos, incluyendo tipo de folículo ovárico, tipo de epitelio, y organización del ooplasma. En el caso del oviducto la descripción se hizo a partir de las características de la mucosa, tipo y altura epitelial. Las mediciones de ancho y altura de los tejidos se realizaron con base en las fotografías de los cortes usando el programa ImageJ (Abrámoff et al., 2004).

## **2.5 Análisis de datos**

Debido a la cantidad de variables morfométricas tomadas a cada uno de los individuos, se realizó un análisis discriminante para así identificar las variables que permitieran diferenciar a los

individuos entre estados reproductivos, previamente establecidos con observaciones macro y microscópicas del tracto. Adicionalmente, se hicieron regresiones lineales para examinar la relación entre el peso y las medidas registradas para ovario y oviducto de todas las hembras. Las variables morfométricas y las medidas tomadas a ovario y oviducto se transformaron para satisfacer el supuesto de normalidad y la homogeneidad de varianzas.

Los datos de precipitación fueron proporcionados por la estación meteorológica de la Universidad Industrial de Santander para el año de estudio (2015) y los valores históricos fueron tomados de Climate-Data.org (1989-2010). Para determinar si existen diferencias significativas entre los valores de precipitación, tanto históricos como del año de estudio, se realizó una prueba de *t* pareada. Además, se hicieron regresiones lineales para inspeccionar si había variaciones significativas entre la precipitación y la actividad gonadal de los individuos utilizando las medidas registradas para ovario (peso y diámetro) y oviducto (peso, diámetro y longitud).

Debido al resultado de las regresiones, se aplicaron ANCOVAs usando como covariante el peso del ave y como variables dependientes las medidas registradas para ovario y oviducto, esto con el objetivo de observar si existen variaciones significativas entre estados reproductivos y estaciones climáticas, las cuales se establecieron agrupando los meses en cuatro categorías: marzo- mayo y septiembre- noviembre (valores altos de la precipitación) o temporadas húmedas y junio-agosto y diciembre- febrero (valores bajos de precipitación) o temporadas secas. En caso de encontrar diferencias en las pruebas estadísticas, se realizó un test *Post hoc* (test de Tukey para datos paramétricos). Con el fin de determinar si existen diferencias significativas en el peso corporal de las hembras entre los estados reproductivos se empleó un ANOVA.

También se hicieron regresiones lineales para inspeccionar si existe relación entre el valor de muda y la actividad gonadal de los individuos utilizando las medidas registradas para ovario

(peso y diámetro) y oviducto (peso, diámetro y longitud). Debido al resultado de las regresiones se utilizó el valor de muda de cada ave como variable dependiente y con el objetivo de inspeccionar variaciones significativas entre estadios reproductivos y estaciones climáticas se aplicaron ANCOVAs usando como covariable el peso de los individuos.

El peso con el que las hembras alcanzan la madurez sexual se estableció teniendo en cuenta la hembra más liviana con folículos en diferentes estados de desarrollo incluyendo folículos vitelogénicos.

Se midió el espesor de la capa glandular de magnum y útero en la zona del oviducto en hembras adultas, con el objetivo de establecer cambios significativos entre estados reproductivos a nivel histológico, aplicando el test-U o de Mann Whitney, las hembras juveniles no fueron incluidas en este análisis debido a que carecen de glándulas uterinas y magnales; estas medidas fueron tomadas a fotografías utilizando el programa imagenJ (Abrámoff et al., 2004). Todos los análisis estadísticos fueron hechos en el software estadístico PAST versión 2.17c (Hammer et al., 2005) y en STATISTICA versión 7, asumiendo  $P < 0.05$  como criterio de significancia (Zar 1999).

### **3. Resultados**

La población estudiada de *Quiscalus lugubris* habita en grandes y ruidosas bandadas, el anidamiento se da en medio de las hojas de palmas entre 5 y 7 metros de altura lo que hace difícil el acceso y observación al interior del nido. Las aves son vistas forrajeando en grupos de

tres individuos, una hembra y dos machos. En ocasiones se observó a la hembra recolectar material para el nido, mientras uno de los machos lo cuidaba y el otro buscaba alimento. A partir del mes de abril y hasta julio fue común observar nidos activos, abiertos de gran tamaño, sin embargo, teniendo en cuenta la temporada reproductiva de esta especie, la presencia de nidos podría extenderse hasta el mes de octubre. Los nidos son construidos con hojas secas, pasto y algunos elementos como pedazos de cuerda y/o plástico en menor proporción. Cerca de los nidos se observaron dos o más grupos de crianza en los que varios machos permanecían constantemente en el lugar de anidación haciendo algunos despliegues y ruidos estridentes. A lo largo del año en uno de los lugares de colecta (Centro Comercial Cañaveral, Floridablanca) se logró apreciar en horas de la tarde la llegada de gran cantidad de individuos de la especie en estudio, los cuales abandonaban el lugar en su totalidad al amanecer, allí no hubo presencia de nidos, y tampoco fue posible observar otro tipo de comportamiento además del desplazamiento a zonas aledañas.

En los 12 meses de estudio se capturaron 32 hembras de *Q. lugubris* clasificadas en cuatro estados reproductivos: 15 juveniles, 7 adultas reproductivas vitelogénicas, 2 adultas reproductivas incubadoras y 8 adultas no reproductivas (Fig. 1). Por otra parte, los valores históricos de precipitación y los valores del año de muestreo no presentaron diferencias ( $t = 0,35$   $p = 0.73$ ) por lo que se prefirió trabajar los análisis con los datos históricos.

### **3.1 Morfometría**

El análisis discriminante de las variables morfométricas no evidenció diferencias entre los cuatro estados reproductivos (Tabla 1). Sin embargo, se observó una relación significativa entre el peso

de cada individuo y las medidas registradas para ovario y oviducto (Tabla 2). La hembra adulta reproductiva con el menor peso corporal tuvo un registro de 46,8 g (Fig. 2). El peso vario significativamente entre estadios reproductivos (ANOVA:  $F(2,29) = 5,19$   $p = 0,01$ ), estas variaciones se observaron entre hembras adultas reproductivas vitelogénicas y hembras juveniles y adultas no reproductivas. El peso promedio de las hembras adultas reproductivas vitelogénicas fue  $50,98 \pm 4,29$  g y el rango de las hembras adultas reproductivas incubadoras esta entre 47,67 y 50 g. El peso promedio de los individuos adultos no reproductivos y de los juveniles fue  $46,41 \pm 4,02$  g y  $44,89 \pm 4,29$  g respectivamente (Tabla 1).

Las variaciones entre peso y diámetro del ovario, al igual que el peso, diámetro y la longitud del oviducto fueron significativas entre estadios reproductivos (Tabla 3). Las diferencias fueron observadas entre las hembras adultas reproductivas vitelogénicas y los otros estadios (juveniles y adultas no reproductivas). Por otro lado, no se observó relación entre la precipitación y la actividad gonadal de los individuos (Tabla 2). Tampoco se observaron variaciones significativas entre temporadas secas y húmedas para las variables tomadas para ovario (peso, diámetro) y oviducto (peso, diámetro, longitud, Tabla 3).

### **3.2 Morfología externa**

La mayoría de hembras juveniles ( $n=15$ ) de *Q. lugubris* mostraron caracteres distintivos a nivel de morfología externa con respecto a hembras adultas. Las hembras juveniles tuvieron plumaje color marrón claro y tanto las rémiges (plumas de las alas) como las rectrices (plumas de la cola) se encontraban desgastadas, y presentaban una textura suelta y débil con respecto al plumaje de los adultos. El plumaje corporal está compuesto de plumas ligeras es decir que la pluma presenta

pocas barbas y bárbulas, lo que confiere al juvenil un plumaje corporal poco compacto. Estas hembras no tenían parche de incubación y todas ellas tenían iris color marrón oscuro (Fig. 3 A, B).

Durante los meses de colecta, fueron observados dos patrones de muda en hembras juveniles. El primero fue visto en cinco hembras en los meses de febrero, marzo y junio; este se caracterizó por juveniles que presentaron dos generaciones de plumas en las alas, es decir que se apreciaron rémiges desgastadas y opacas de color marrón claro y rémiges color marrón oscuro, con apariencia brillante y compacta en la misma ala. No hubo indicios de muda en plumas coberteras primarias o secundarias. En este grupo de hembras juveniles el color del iris fue marrón más claro (Fig. 3 C, D). El segundo patrón de muda se observó en cinco hembras juveniles encontradas en diciembre, enero, febrero, marzo y abril y se caracterizó por tener dos generaciones de plumas, en este caso la mayoría de las rémiges y rectrices se aprecian nuevas o en crecimiento. En este patrón sí se observó muda a nivel de las coberteras primarias y secundarias. Las hembras presentaron iris color beige; además algunas de ellas estaban finalizando el proceso de muda por lo cual pueden ser confundidas a simple vista por hembras adultas, no obstante, ninguna de estas aves presentó parche de incubación (Fig. 3 E, F).

Las hembras adultas reproductivas vitelogénicas (n=7) e incubadoras (n=2) de *Q. lugubris*, presentaron plumaje color marrón oscuro en todas sus plumas de vuelo (rémiges y rectrices). Los individuos adultos tenían la totalidad de sus plumas en excelente estado, se observó un plumaje compacto, con brillo y sin signos de desgaste, características de un plumaje nuevo. El plumaje corporal además se observa compacto, debido a la mejor calidad de la pluma (Fig. 4 A). Sin embargo, en tres individuos capturados en febrero, marzo y junio, las rectrices se apreciaron con plumas de un color más pálido, desgastadas y con presencia de cañones, indicando así que la

muda no se había completado aún. Las nueve aves adultas presentaron iris color beige (Fig. 4 B), las siete hembras reproductivas vitelogénicas presentaron parche de incubación parcialmente desarrollado, en las que se evidenció la pérdida de plumas en pecho y abdomen, el área estaba lisa y de color rojo oscuro (Fig. 4 C, D). Las dos hembras reproductivas incubadoras capturadas en mayo y agosto mostraron un parche de incubación activo, que se caracterizó por una alta vascularización de la piel del pecho y del área abdominal, esta misma área se observó inflamada, engrosada y de color rosa pálido (Fig. 4 E, F).

Las hembras adultas no reproductivas, se caracterizaron por tener plumaje color marrón, opaco, y desgastado. Las rémiges en estas hembras presentan punta angulada, además poseen el iris color beige (Fig. 5 A, B). La mayoría de ellas iniciaban o estaban pasando por el proceso de muda. El parche de incubación se caracterizó por la presencia de piel pálida, arrugada, y en ocasiones seca y escamosa (Fig. 5 C, D).

Al ser 5 el valor que se le asigna a cada pluma nueva, la sumatoria de todas las plumas de vuelo de una hembra con plumaje nuevo fue de 240. Plumajes viejos y desgastados y sin signos de muda poseen el valor mínimo (cero) (Gargallo, 2000). Es decir que hembras con altos valores de muda, ya se encontraban finalizando el proceso, hembras con valores intermedios y bajos, se encontraban en proceso de muda o iniciando el mismo respectivamente. Se encontró relación significativa entre el valor de muda y la actividad reproductiva (Tabla 1; Fig. 6). También se observaron variaciones significativas entre estados reproductivos, para el valor de muda de cada individuo (Tabla 2). La diferencia se observó entre las hembras adultas reproductivas y las hembras juveniles y adultas no reproductivas. Las hembras reproductivas en su mayoría, presentaron plumajes nuevos por lo que el valor de muda fue mayor que en los otros estadios.

Finalmente, la variación en el valor de muda entre temporadas secas y húmedas no fue significativa (Tabla. 2).

### 3.3 Observaciones macroscópicas del tracto reproductivo

El aparato reproductor femenino de *Q. lugubris* se constituye del ovario izquierdo ubicado sobre el riñón y del oviducto del mismo lado, la zona derecha carece de dichas estructuras (Fig. 7 A, B). Gracias a claras diferencias estructurales tales como el tamaño y la apariencia del ovario y oviducto fue posible clasificar los individuos en cuatro diferentes estados reproductivos, juveniles, adultas reproductivas vitelogénicas, adultas reproductivas incubadoras y adultas no reproductivas.

El ovario de hembras adultas reproductivas vitelogénicas (n=7), es grande, puede alcanzar un diámetro de  $8,9 \pm 0,9$  mm (media  $\pm$  desviación estándar), tiene forma arracimada y posee jerarquías foliculares, desde folículos pre-ovulatorios rodeados de vasos sanguíneos que les dan un aspecto rojizo y que pueden alcanzar un diámetro de 8,2 mm, hasta folículos pre-vitelogénicos blanquecinos que no exceden 1,5 mm de diámetro (Fig. 7 C).

En hembras adultas reproductivas incubadoras (n=2) y en hembras adultas no reproductivas (n=8) el tamaño del ovario se ve reducido con respecto al anterior (Tabla 3), estos ovarios en regresión tienen forma piramidal y textura granulosa, poseen folículos pre-vitelogénicos siendo el mayor diámetro observado en estos 2,4 mm y carecen de folículos vitelogénicos lo que le confiere al estroma ovárico una coloración rosa pálido (Fig. 8 A).

El ovario en hembras juveniles no posee una forma en particular, algunos fueron ovalados (n=6) y otros poseían forma piramidal (n=9). Los folículos eran apenas visibles con un diámetro no superior a 2 mm (Tabla 3, Fig. 8 C).

El oviducto se extiende desde la altura del ovario hasta la cloaca y consiste de regiones diferenciables a nivel macroscópico: infundíbulo, magnum, istmo, útero y vagina. El oviducto alcanza una gran longitud en hembras reproductivamente activas ( $130,3 \pm 42,7$  mm), es color rosa intenso, gracias a la alta irrigación sanguínea. Es convoluto principalmente en la zona del magnum, la parte más posterior de este es más distendida que el resto del ducto alcanzando un diámetro de  $20,8 \pm 1,7$  mm (Fig. 6 D).

El oviducto en hembras reproductivas incubadoras y en hembras no reproductivas al igual que el ovario, presenta una reducción en su longitud y diámetro; no obstante, la zona uterina sigue siendo más amplia, presenta color rosa claro debido a una menor irrigación sanguínea; al igual que el ducto reproductivo este es convoluto principalmente en la zona del magnum (Fig. 8 B). Finalmente, el oviducto en hembras juveniles es corto ( $32,3 \pm 8,8$  mm) y delgado ( $1,9 \pm 0,7$  mm), de color rosa pálido con apariencia traslúcida, la irrigación no es visible y el plegamiento a lo largo del tubo es menor con respecto a los ductos anteriores, en algunos casos esta última característica es ausente (Tabla 3, Fig. 8 D).

### **3.4 Observaciones microscópicas del tracto reproductivo**

A nivel histológico un ovario activo está compuesto por abundante tejido conectivo el cual constituye el estroma ovárico. El estroma cortical cuenta con algunas fibras musculares dispersas, vasos sanguíneos y espacios lacunares. En la región cortical del ovario pueden

observarse varios folículos en diferentes etapas de desarrollo, siendo los folículos pre-vitelogénicos los más abundantes. Delineando el epitelio ovárico y rodeando algunos folículos pre-vitelogénicos se observa gran número de folículos primordiales y algunos oocitos desnudos los cuales conforman el lecho germinal (Fig. 9 A).

Los folículos primordiales se encuentran hembras adultas y juveniles. Consisten de un ovocito primario rodeado de una capa de células planas que constituyen el epitelio folicular; no se observa aún un tejido conjuntivo alrededor por lo que carecen de una teca evidente. El núcleo del ovocito es central y redondo con nucleoplasma granular y cromatina fibrosa. Se observó el complejo de Balbiani ubicado en el ooplasma cerca del núcleo, en algunos casos se mostró amorfo y en otros presentó forma oval, granulada y altamente eosinofílico. Su tamaño es variable en los folículos primordiales, en algunos fue difícil de apreciar (Fig. 9 B).

Los folículos pre-vitelogénicos son las estructuras más abundantes en el ovario de hembras adultas y juveniles, a simple vista estos folículos son ovalados a esféricos. Se pueden diferenciar dos estados de folículos pre-vitelogénicos, un estado temprano, en el cual el oocito tiene ooplasma compacto y núcleo excéntrico, se rodea por una zona pelúcida delgada y por un epitelio cúbico de células foliculares con núcleo redondeado y central, que a su vez está rodeado por una teca delgada conformada por pocas fibras de tejido conectivo con abundantes fibroblastos (Fig. 10 A). Además, de aumentar en tamaño los folículos pre-vitelogénicos en estado tardío presentan pequeñas vacuolas en el ooplasma principalmente hacia la zona periférica, que van aumentando de tamaño y número hacia la zona central del mismo. La zona pelúcida aumentó en grosor y la zona radiata se hizo evidente. El epitelio folicular sigue siendo simple los núcleos de las células foliculares se observan tanto en la zona apical como en la zona basal de la célula. Se observa también aumento en el diámetro de la teca (Fig. 10 B).

Los folículos vitelogénicos se presentan únicamente en hembras adultas vitelogenicas y al igual que los folículos pre-vitelogénicos tienen dos estados diferenciables. Los folículos vitelogénicos tempranos se caracterizan por presentar gran cantidad de vacuolas que aumentan en número y tamaño desde la periferia del ooplasma hacia la zona central hasta saturarlo completamente. Hacia la periferia del oocito, bajo el ooplasma, aparecen gránulos de yema o gotas pequeñas y redondeadas altamente eosinofílicas. La zona radiata fue amplia, claramente diferenciable; la zona pelúcida igualmente se hace más amplia. El epitelio folicular es cúbico simple con células de núcleos redondeados ubicados basal y apicalmente en la célula; la teca es amplia y altamente vascularizada (Fig. 10 C). Los folículos en estado más avanzado de vitelogénesis son caracterizados por la saturación del ooplasma por gránulos de yema los cuales han aumentado en número y tamaño, las vacuolas ya no están presentes. La zona pelúcida y radiata son apenas visibles, el epitelio folicular es plano simple conformado por células con núcleo redondeado y central. A pesar de la expansión del ooplasma la teca sigue siendo amplia y altamente vascularizada principalmente en la zona interna (Fig. 10 D).

Los folículos post-ovulatorios se observan en hembras adultas tanto reproductivas (vitelogenicas e incubadoras) como no reproductivas, en estas últimas los folículos post-ovulatorios pueden llevar más tiempo en el estroma ovárico o ser más antiguos lo que les confiere características distintas a los folículos post-ovulatorios recientes. Estos últimos se caracterizan por verse encogidos o aplastados, con el lumen vacío. La teca externa es altamente vascularizada y densa; por otro lado, la teca interna se ve delgada y desorganizada. Las células de la granulosa empiezan a ocluir el lumen junto con algunas células sanguíneas (Fig. 11 A). Los folículos post-ovulatorios tardíos son más pequeños y tienen el lumen totalmente ocluido por células de la granulosa por lo que pueden ser confundidos con folículos atrésicos; los folículos

post-ovulatorios pasan a verse como una cicatriz en el estroma hasta que desaparecen (Fig. 11 B).

Los folículos atrésicos se desarrollan a partir de folículos en cualquier estado de desarrollo, especialmente sobre folículos previtelogénicos. Se observan en hembras adultas reproductivas (vitelogénicas e incubadoras) y no reproductivas, en estas últimas se encuentran con mayor frecuencia (Fig. 12 A). La vacuolarización de las células de la granulosa es la forma de atresia folicular más común que se observó en el estroma ovárico. En un estado temprano de este proceso vacuolas invaden el espacio entre el epitelio folicular y la teca, a pesar de que tanto el epitelio como la teca siguen organizados normalmente, el ooplasma se ve reducido y vacuolado (Fig. 12 B). En la atresia tardía el folículo se ve totalmente reducido. Las células de la granulosa y la teca interna invaden el ooplasma por lo que el ooplasma es ocluido, las vacuolas aumentan en abundancia y tamaño. La teca se mantiene rodeando al folículo, pero fibras y fibroblastos invaden la capa granulosa y el ooplasma (Fig. 12 C).

La histología realizada en oviductos de hembras de *Quiscalus lugubris* en diferentes estados reproductivos, mostró que existen diferencias microscópicas entre las cinco regiones del oviducto, las cuales se describen a continuación:

El infundíbulo es la zona más anterior del oviducto. En hembras adultas reproductivas incubadoras y en hembras no reproductivas se caracteriza por tener una mucosa altamente plegada y reducida con respecto a otras regiones del ducto. La mucosa es aglandular y con escasa vascularización. La capa de tejido conectivo de la mucosa es delgada y amplia, llegando a ocupar gran parte de la misma. El epitelio luminal es simple, cúbico a columnar, con células ciliadas y no ciliadas. Pocas y delgadas fibras musculares longitudinales envuelven la mucosa (Fig. 13 A). En hembras reproductivas vitelogénicas la morfología infundibular fue muy similar, no obstante,

los pliegues mucosos fueron más amplios y se evidenció una mayor vascularización en los mismos. La capa de tejido conectivo fue más gruesa y la mucosa igualmente aglandular, el epitelio luminal cúbico a columnar simple con células ciliadas y no ciliadas en su mayoría. Las fibras musculares longitudinales que rodean la mucosa fueron más gruesas que en el infundíbulo de hembras no reproductivas (Fig. 13 B).

El magnum en hembras reproductivas vitelogénicas a diferencia del infundíbulo presenta pliegues más anchos, más altos y simples. El tejido conectivo de la mucosa se llena completamente de glándulas alveolares o tubulares, las cuales están formadas de 10 a más células piramidales con núcleo basal. Las glándulas son altamente hipertrofiadas. Se observa mayor cantidad de vasos y capilares sanguíneos en la mucosa del magnum con respecto al infundíbulo. El epitelio luminal es columnar simple, con células ciliadas y no ciliadas. La capa muscular longitudinal que protege la mucosa es más gruesa y vascularizada que en el infundíbulo (Fig. 14 A: D). En hembras reproductivas incubadoras y en hembras no reproductivas la mucosa del magnum se ve reducida. Las glándulas se ven menos hipertrofiadas y solo son fácilmente apreciables dos filas de glándulas cerca del epitelio luminal, hacia la zona central de la mucosa del pliegue el tejido conectivo fue más amplio y se pueden apreciar gran cantidad de vasos y capilares. El epitelio luminal es columnar simple con células ciliadas y no ciliadas. La capa muscular interna está conformada por bandas de fibras y la capa muscular externa presenta fibras longitudinales. Rodeando las capas musculares se aprecia una delgada capa de tejido conectivo (Fig. 14 E, F). El espesor de capa glandular del magnum fue significativamente diferente entre hembras adultas reproductivas vitelogénicas y no reproductivas ( $U=0,01$   $p= <0.01$ ).

El istmo es la región más corta a lo largo del ducto, posee pliegues primarios y secundarios, la mucosa de los pliegues es reducida e irregular. La capa de tejido conectivo de la mucosa es amplia. Posee pocas y pequeñas glándulas tubulares ubicadas hacia la periferia de la mucosa. El epitelio luminal es columnar simple con algunas células ciliadas. El tejido conectivo está rodeado por capas de músculo liso circular y longitudinal altamente irrigadas. El istmo es morfológicamente muy similar en hembras adultas reproductivas (vitelogénicas e incubadoras) y no reproductivas (Fig. 15); no obstante, en estas últimas el istmo no posee glándulas tubulares en la mucosa.

El útero en hembras adultas reproductivas vitelogénicas presenta pliegues gruesos e irregulares de diversas alturas. La mucosa está completamente llena de glándulas tubulares. Igual que en el magnum, las glándulas presentan hipertrofia y están formados por células piramidales con núcleo basal y muchos nucléolos y citoplasma amplio y granular; no obstante, en el útero estas glándulas son más pequeñas conformadas de 6 a 15 células en corte transversal. Algunas glándulas están ocluidas y se encuentran separadas una de otra. El epitelio luminal es columnar simple con núcleos redondeados en posición basal, posee células ciliadas y no ciliadas. En la mitad de los pliegues se aprecia una delgada capa de tejido conectivo con pequeños vasos y capilares. Protegiendo la mucosa se encuentran la capa muscular interna que está conformada por bandas de fibras de músculo circular y la capa muscular externa presenta fibras longitudinales. La capa muscular es muy similar a la del magnum, pero más gruesa. Rodeando las capas musculares se aprecia la serosa con una delgada capa de tejido conectivo (Fig. 16).

En hembras adultas reproductivas incubadoras y en hembras no reproductivas los pliegues del útero son irregulares y de distintos tamaños igual que en hembras reproductivas vitelogénicas, no obstante, estos pliegues se encuentran más separados entre sí, lo que indica reducción en la

amplitud de la mucosa. Las glándulas se ven muy separadas unas de otras con muchos capilares entre ellas. El epitelio luminal es columnar simple con células con núcleos basales y apicales. Hacia la parte más posterior la morfología uterina cambia, los pliegues son más simples y en su mayoría de la misma altura la cual es menor con respecto a la zona anterior. El tejido conectivo de la mucosa posee algunos vasos sanguíneos de gran tamaño. Las glándulas han disminuido su tamaño y se ven muy separadas una de otra, solo son apreciables bajo el epitelio luminal y en la región basal de los pliegues. La mucosa está cubierta en su mayoría por músculo longitudinal, a lo largo de éste se observan grandes vasos sanguíneos y capilares (Fig. 17). El espesor de la capa glandular del útero entre hembras adultas reproductivas vitelogénicas y no reproductivas presentó diferencias significativas ( $U=0,01$   $p= <0.01$ ).

La mucosa de la región de transición entre útero y vagina tiene gran cantidad de pliegues largos que se ramifican en pliegues secundarios; el epitelio luminal es columnar simple con células ciliadas de núcleos ubicados basal y apicalmente. La mucosa es reducida, aglandular y presenta gran número de invaginaciones profundas de diversos tamaños; en estas invaginaciones se forman túbulos que se conforman por células epiteliales columnares con un único núcleo redondeado, ubicado basalmente (Fig. 18). En el fondo de estos túbulos se observó secreción eosinofílica. Estos túbulos se observan tanto en hembras reproductivas vitelogénicas como en hembras reproductivas incubadoras y en hembras no reproductivas, en estas dos últimas los pliegues fueron más cortos, y el tamaño y número de túbulos fue mucho menor con respecto a las hembras reproductivas vitelogénicas (Fig. 19).

La vagina es la porción más posterior del oviducto, posee capas gruesas de músculo liso, ya que esta región actúa como un esfínter. En hembras reproductivas vitelogénicas presenta pliegues primarios largos que se ramifican en pliegues secundarios. La mucosa es reducida,

aglandular y posee algunos capilares sanguíneos. El epitelio luminal es columnar simple con células ciliadas de núcleos ubicados basal y apicalmente (Fig. 20). En hembras incubadoras y hembras no reproductivas la morfología vaginal es similar, la mucosa es reducida y aglandular y también posee capas gruesas de músculo liso, no obstante, los pliegues primarios son más cortos con respecto a los pliegues en hembras reproductivas, al igual que las ramificaciones secundarias. El epitelio luminal es columnar simple con células ciliadas y no ciliadas con núcleos basales y apicales (Fig. 21).

El oviducto en hembras juveniles no posee regiones claramente diferenciables como lo anteriormente descrito para hembras adultas. La parte anterior del ducto se caracteriza por presentar pliegues cortos y anchos, carentes de glándulas y cilios, el lumen es reducido. Rodeando la mucosa se aprecia la serosa con una delgada capa de tejido conjuntivo. La parte posterior del ducto posee pliegues más altos y delgados con respecto a la zona anterior, no más de cinco glándulas en estado temprano de desarrollo fueron evidentes en algunos casos. Protegiendo la mucosa se encuentran la capa muscular interna que está conformada por bandas de fibras de músculo circular y la capa muscular externa presenta fibras longitudinales. Rodeando las capas musculares se aprecia la serosa con una delgada capa de tejido conectivo (Fig. 22).

## 4. Discusión

### 4.1 Morfometría y morfología externa

Ninguna de las variables morfométricas tomadas a las hembras de *Quiscalus lugubris* permitió diferenciar los individuos entre estadios reproductivos. Para especies tropicales como el caso específico de *Mionectes olivaceus*, la altura del pico y la longitud de la emarginación de la novena pluma primaria fueron variables fiables para la asignación de sexo y estado reproductivo (Botero, 2010). En aves de Norte América se ha visto que la longitud alar o cuerda alar es una variable morfométrica útil para diferenciar los individuos entre sexos y entre estadios reproductivos (Pyle, 1997). No obstante, la fiabilidad de la longitud alar está condicionada al desgaste de las plumas, lo que indica que la medida disminuye con el incremento del desgaste (Rising & Sommers, 1989).

Sin embargo, una de las variables más usadas en morfometría como lo es el peso o masa corporal del individuo, puede proveer información acerca del estado reproductivo y de madurez del ave, especialmente en las hembras. En aves de zonas templadas (*Ficedula hypoleuca*, Moreno, 1989; *Sterna hirundo*, Wendeln & Becker, 1996), subtropicales (*Aphelocoma coerulescens*, Brand & Bowman, 2012) y tropicales (*Hylophylax naevioides*, *Gymnophis leucaspis bicolor*, *Cyphorhinus phaeocephalus*, *Pipra mentalis*, *Manacus vitellinus*, *Thraupis episcopus*, *Turdus grayii*, Wikelski et al., 2000; Wikelski et al., 2003), se reportó un aumento de peso entre 7-30% en las hembras reproductivas. Esto coincide con los resultados obtenidos en el

presente estudio para hembras de *Quiscalus lugubris*, en el que las hembras adultas reproductivas vitelogénicas tienen un peso significativamente superior a las hembras no reproductivas y juveniles. Esta variación en peso está relacionada con el tamaño y cantidad de folículos ováricos en crecimiento, así como también al gran tamaño que puede alcanzar un oviducto activo en una hembra reproductiva (Moreno, 1989; Rising & Sommers, 1989; Piratelli et al., 2001; Brand & Bowman, 2012). Nuestros resultados en los que se evaluó la relación entre el peso corporal de las hembras y las variables trabajadas para ovario (peso, diámetro) y oviducto (peso, diámetro, longitud), claramente soportan dicha relación. A pesar de que en *Quiscalus lugubris* no se determinó la variación de reservas de grasa entre las hembras capturadas, el aumento de peso en hembras reproductivas puede también estar relacionado con las elevadas reservas de grasa que algunas especies acumulan antes del nacimiento de los pichones, lo que posteriormente les ayudará en las largas jornadas de búsqueda de alimento que es suministrado principalmente a las crías (Moreno, 1989; Brand & Bowman, 2012).

El menor peso corporal en las hembras adultas incubadoras y las no reproductivas se asocia con la regresión gonadal que ocurre justo después de la postura del último huevo (Moreno, 1989; Wendeln & Becker, 1996; Brand & Bowman, 2012). Esta pérdida de masa o peso corporal puede asimismo ser evidencia del esfuerzo fisiológico, y del costo energético que pudo conllevar el esfuerzo reproductivo (Moreno, 1989). De otro lado, la pérdida de peso en estas aves podría ser ventajosa para el ave ya que con menor peso se aumenta la eficacia de vuelo y así el éxito de forrajeo (Brand & Bowman, 2012). No obstante, para nuestra especie las hembras incubadoras y las no reproductivas tuvieron pesos muy similares al de algunas de las hembras reproductivas vitelogénicas, lo que indica probablemente una pronta recuperación de peso, o que no todas las hembras alcanzan su madurez con el mismo peso.

Por lo tanto, aunque el peso corporal en el caso de las hembras de *Q. lugubris* provee cierta información acerca del estado reproductivo de los individuos, no es una variable confiable para la identificación de los estados reproductivos y la madurez sexual en hembras de esta especie. Así, se hizo necesario observar otros aspectos basados en la morfología externa, como la muda para la identificación de edad y sexo, la cual ha sido utilizada por diversos estudios en aves de zonas templadas (Pyle, 1997; Pyle et al., 2016) y de zonas tropicales (Ryder & Wolfe, 2009; Wolfe et al., 2009; Radley et al., 2011; Batista-Silveira & Marini, 2012; Moreno-Palacios et al., 2013).

La separación de las aves en plumajes juveniles fue posible para las hembras de *Quiscalus lugubris*; esta separación se basó en patrón y condición de las plumas. La mayoría de los individuos juveniles presentaron desgaste evidente en su plumaje, esto se debe probablemente a que la primera generación de plumas de vuelo, adquirida meses después de que el ave deja el nido (Ryder & Wolfe, 2009), se desgasta más rápidamente que las generaciones subsiguientes (Ralph, 1996). Este plumaje juvenil se reemplaza por la muda pre-formativa que es típicamente parcial o incompleta (Pyle et al., 2004; Botero-Delgadillo, 2012; Gómez et al., 2012; Wolfe et al., 2014) y es común en gran proporción de passerines tropicales (Ryder & Wolfe, 2009; Wolfe et al., 2009; Radley et al., 2011; Batista-Silveira & Marini, 2012; Botero-Delgadillo et al., 2012; Gómez et al., 2012) como de zonas templadas (Pyle, 1997; Pyle et al., 2016). Este tipo de muda fue evidente en algunas hembras juveniles de *Q. lugubris*, ya que presentaron dos generaciones de plumas en la misma ala y retención de coberteras primaria, patrón característico de la muda pre-formativa (Ralph, 1996; Pyle, 1997; Ryder & Wolfe, 2009; Wolfe et al., 2014). El plumaje pre-formativo (adquirido gracias a la muda pre-formativa) es reemplazado por la muda pre-básica completa, la cual se caracteriza por el reemplazo de todas las plumas, incluyendo

coberteras (Ralph, 1996; Ryder & Wolfe, 2009; Botero-Delgadillo et al., 2012; Gómez et al., 2012; Wolfe et al., 2014). Este patrón de muda confiere finalmente a las hembras juveniles de *Q. lugubris* un plumaje con las mismas características de un plumaje adulto.

Otra característica observada para determinar el estado reproductivo en *Q. lugubris* es el color del iris ya que, en la descripción para juveniles de esta especie, Hilty & Brown (2001) mencionan una variación en la coloración del iris, marrón para los juveniles y beige para los adultos. La variación en el color del iris para la diferenciación entre individuos juveniles y adultos también ha sido reportada para otros passeriformes, como algunos miembros de la familia Pipridae (*Pipra*) (Ryder & Wolfe, 2009). Esta variación se observó en el presente estudio ya que todos los individuos con iris color marrón fueron categorizados como juveniles; sin embargo, no todos los individuos con iris color beige fueron adultos. Esta última característica se observó sólo en individuos juveniles que presentaron muda pre-básica completa.

Por lo tanto, las hembras juveniles que presentaron muda pre-básica completa e iris color beige pueden ser fácilmente confundidas con individuos adultos, principalmente con adultas no reproductivas, ya que estas últimas presentaron un valor de muda de  $85,13 \pm 61,32$ , es decir que la mayoría se encontraron en proceso de muda activa. Por otro lado, las hembras reproductivas vitelogénicas presentaron un valor de muda muy alto,  $228,22 \pm 16,12$  al igual que las hembras reproductivas incubadoras 240 (valor máximo 240), lo que indica que el plumaje está nuevo y que prácticamente todas ya han finalizado el proceso de muda. Esta característica coincide con lo reportado para varios passeriformes, en los que el proceso de muda es realizado antes o después de la época reproductiva (Pyle, 1997; Moreno-Palacios et al., 2013), ya que ambos eventos requieren gran cantidad de energía para llevarse a cabo (Echeverry & Córdoba, 2008). Esto se corrobora adicionalmente con los resultados obtenidos en la regresión lineal positiva de la

relación del valor de muda y la actividad reproductiva, y con la variación significativa entre el valor de muda entre estadios reproductivos.

Se observaron hembras reproductivas y no reproductivas de *Quiscalus lugubris* en el mismo mes, lo que indica que no todas las hembras adultas que componen la población se reproducen simultáneamente y por ende tampoco la muda ocurre al mismo tiempo. Así, no es fácil delimitar una temporada o época de reproducción y de muda. Según Moreno-Palacios et al. (2013), las épocas reproductivas extensas, como en el caso de esta especie (9 meses), pueden llevar al solapamiento entre los dos eventos. Este fenómeno se evidenció levemente ya que algunas hembras adultas reproductivas no habían terminado por completo el proceso de muda.

La presencia de parche de incubación o placa incubatriz es una de las características más usadas para el sexado y la determinación del estado reproductivo (Ralph, 1996; Moreno-Palacios et al., 2013). Dado que las plumas son un aislante térmico, el desarrollo de áreas desnudas en la piel, principalmente en la zona ventral de las aves, es de vital importancia para la transferencia de calor a los huevos y así mantener una temperatura óptima para el desarrollo embrionario (Zann & Rosseto, 1991; Fisher et al., 2006; Jonsson et al., 2006; Hill et al., 2014). Este cambio fisiológico es mediado por procesos endocrinos como la producción de la hormona prolactina, la cual está implicada en el comportamiento de incubación (Fisher et al., 2006). En las quince hembras juveniles de *Q. lugubris* colectadas, el parche de incubación estuvo ausente de manera que este carácter morfológico es bastante fiable. No obstante, en algunas aves como *Passer domesticus* y *Cisticola juncidis* los juveniles carecen de plumas en la zona ventral debido al contacto con el nido, lo que puede ser confundido con la presencia de un parche de incubación (Clarabuch, 2000), caso que no fue observado en nuestra especie.

Todas las hembras reproductivas vitelogénicas presentaron parche de incubación parcialmente desarrollado, indicando que a pesar de que no habían iniciado aun la postura de huevos, ya comenzaban la preparación para la temporada de incubación. Las dos hembras reproductivas incubadoras poseían parche de incubación activo.

Las características de la zona pectoral y abdominal de estas hembras, coincidieron con los reportes en aves que presentaron este cambio fisiológico, característico en aves que iniciaran o han iniciado el proceso de incubación (Zann & Rosseto, 1991; Fisher et al., 2006; Jonsson et al., 2006; Hill et al., 2014). Cuando no hay una próxima postura, el parche sufre un proceso de regresión por lo que sus características son distintas en hembras no reproductivas. Estas características de regresión encontradas en *Q. lugubris* son similares a las reportadas para otras especies aviares (Clarabuch, 2000; Fisher et al., 2006; Hill et al., 2014). Todas las hembras adultas no reproductivas tuvieron parches de incubación en regresión tardía lo que sugiere que estas hembras ya tuvieron una reproducción, pero no iniciaron un nuevo evento y por tanto la reproducción no es continua.

#### **4.2 Observaciones macro y microscópicas del tracto reproductivo**

La anatomía reproductiva de las hembras de *Q. lugubris* es similar a previas descripciones en ratites (Bronneberg & Taverne, 2002; Madekurozwa, 2008; Reed et al., 2010), aves de corral (Gilbert et al., 1983; Madekurozwa, 2012) y passeriformes (Erpino, 1969; Rueda-Cediel et al., 2008; Altamirano et al., 2009; Maroon et al., 2012) en las que se resalta la ausencia del tracto reproductivo derecho. Algunos autores han sugerido que esta reducción tuvo como consecuencia la reducción del peso corporal favoreciendo el vuelo (Jacob & Bakst, 2006), no obstante, en dos

aves voladoras pertenecientes a la familia Accipitridae (*Accipiter nitus* y *Accipiter gentilis*) se describe el desarrollo y la actividad normal del ovario derecho (Rodler et al., 2014).

Macroscópicamente la morfología ovárica en hembras de *Quiscalus lugubris* no difiere de la morfología previamente observada en aves (Bronneberg & Taverne, 2002; Jacob & Bakst, 2006; Bulfon & Speronni, 2011; Maroon et al., 2012), en las que se describe el ovario en hembras reproductivas, con forma arracimada y con la presencia de folículos en diferentes estados de desarrollo, principalmente folículos pre-vitelogénicos. Estas características son similares también, a las reportadas para otros arcosaurios como el caimán *Caiman crocodilus* (Romero & Ramírez-Pinilla, 2002; Calderón et al., 2004) y a la de Alligator *Alligator mississippiensis* (Uribe & Guillette, 2000; Lance et al., 2009).

La morfología general del ovario a nivel histológico y el proceso de foliculogénesis en hembras de *Q. lugubris* también mostró características similares a las encontradas para otras especies de aves (Erpino 1969; Gilbert et al., 1983; Bronneberg & Taverne, 2002; Madekurozwa & Kimaro, 2006; Madekurozwa & Kimaro, 2008; Rueda-Cediel et al., 2008; Altamirano et al., 2009; Reed et al., 2010; Bulfon & Speronni, 2011; Maroon et al., 2012 ) y cocodrilos (*Caiman crocodilus*, Romero de Pérez & Ramírez-Pinilla, 2002, Calderón et al., 2004; *Alligator mississippiensis*, Uribe & Guillette, 2000, Lance et al., 2009). Así, la presencia de numerosos lechos germinales conformados por gran número de folículos primordiales, la conformación de los folículos pre y vitelogénicos y las de los folículos post-ovulatorios y atrésicos son compartidas con aves y arcosaurios estudiados.

De la misma manera, la morfología general del oviducto de *Q. lugubris* a nivel macro y microscópico coincide con lo reportado para otras aves, en cada una de las zonas del mismo: el infundíbulo (Bakst, 1998; Jacob & Bakst, 2006; Sasanami et al., 2013), el magnum

(Madekurozwa, 2005; Jacob & Bakst, 2006; Ming-Mao et al., 2006), el istmo (Jacob & Bakst, 2006; Ming-Mao et al., 2006), el útero o glándula de la cáscara (Breen & Bruyn, 1965; Bakst, 1998; Jacob & Barks, 2006) y la vagina (Madekurozwa, 2008; Rueda-Cediel et al., 2008; Sasanami et al., 2013); sin embargo, difiere con lo observado en otros miembros de Archosauria como *Caiman crocodilus* y *Alligator mississippiensis*, principalmente en referencia a la zonación y función de algunas de las regiones del oviducto (Romero de Pérez & Ramírez-Pinilla, 2002; Gist et al., 2008).

En la unión o transición útero-vagina de *Q. lugubris* se observaron gran número de bolsas almacenadoras de esperma, encontradas también con similar morfología y ubicación en el oviducto de otras aves, *Gallus gallus* (Bakst, 1998; Jacob & Bakst, 2006), *Meleagris gallopavo* (Freedman et al., 2001), *Prunella collaris*, (Chiba & Nakamura, 2001) *Molothrus bonariensis* (Rueda-Cediel et al., 2008) y *Coturnix japónica* (Holm & Ridderstral, 2002; Sasanami et al., 2013). Sin embargo, el tamaño y forma de estas estructuras puede diferir entre especies; en *Quiscalus lugubris* estas estructuras son simples, con forma redondeada a ovalada. Birkhead & Hunter, (1990) describieron los almacenes de esperma de *Lonchura striata* y *Taenopygia guttata* como estructuras ramificadas; en *Strutio camellus* son además de ramificados, ligeramente enrollados (Bezuidenhout et al., 1995). Se ha sugerido que los espermatozoides pueden sobrevivir de unos días a 15 semanas según la especie (Freedman et al., 2001; Sasanami et al., 2013). En *Caiman cocodrillus* y en *Alligator mississippiensis* también fue encontrado almacenamiento de espermatozoides en la unión útero-vagina (Romero & Ramirez-Pinilla, 2002; Gist et al., 2008), esta sección del oviducto posee glándulas que aparecen entre los pliegues, los espermatozoides pueden ser observados solos o en agregados dentro del lumen de estas

glándulas (Gist et al., 2008), las cuales consisten en una capa simple de células cuboidales, muy similares a los túbulos de almacén de esperma en las aves.

La variación de la morfología ovárica y oviductal de individuos juveniles a adultos fue evidente a nivel macro y microscópico en hembras de *Quiscalus lugubris* y muy similar a lo ya reportado por Berg et al. (2001) para *Coturnix japonica* y para el ictérico *Molothrus bonariensis* (Rueda-Cediel et al., 2008). El ovario en hembras juveniles es pequeño, pálido y presenta en su mayoría folículos primordiales y pre-vitelogénicos. El oviducto aun no presenta regiones diferenciadas, no obstante, los pliegues de la zona anterior difieren morfológicamente de los pliegues de la zona posterior, donde al igual que en *Q. lugubris*, en las aves *C. japonica* y *M. bonariensis* fueron observadas algunas glándulas. Esta diferenciación entre hembras juveniles y adultas a nivel del tracto obedece a que los niveles hormonales en juveniles son bajos; y hormonas esteroideas como el estrógeno son las encargadas de controlar procesos como la proliferación del epitelio luminal y la diferenciación de células ciliadas y glandulares en el oviducto (Berg et al., 2001)

La regresión gonadal observada en hembras incubadoras y en hembras no reproductivas de *Q. lugubris* se caracterizó por la disminución significativa en el tamaño y peso del ovario además de la ausencia de folículos vitelogénicos y el incremento de atresia folicular fue similar a la registrada en aves passeriformes (Rueda-Cediel et al., 2008; Altamirano et al., 2009; Maroon et al., 2012) y en un ave del orden Rallidae, *Fullica armillata* (Bulfon & Speronni, 2011). Esta regresión puede relacionarse con la regulación de la ovulación que permite evitar la puesta durante épocas con baja disponibilidad de alimento y el control del número de crías (Maroon et al., 2012). Según Lesniak-Walentyn & Hrabia, (2016), el cese de la puesta de huevos puede estar

relacionado también con el rejuvenecimiento de los órganos reproductivos para así garantizar mejores posturas a futuro.

De igual manera que la reducción gonadal, se observó una reducción concomitante en el peso, diámetro y longitud del oviducto en las hembras adultas reproductivas incubadoras y hembras no reproductivas de *Q. lugubris*. Histológicamente se observó también la disminución del espesor glandular en zonas como el útero y el magnum, la disminución del tamaño de los pliegues en zonas como el infundíbulo y la vagina, igualmente el número de células ciliadas se redujo a lo largo del ducto con la regresión o inactividad del oviducto. Este hecho también se ha visto en gallinas (*Gallus gallus*, Lesniak-Walentyń & Hrabia, 2016) y en otro passeriforme neotropical (*Molothrus bonariensis*, Rueda-Cediel et al., 2008). Para especies de zonas templadas (*Sturnus vulgaris*, Vezina & Williams, 2002; *Taenopygia guttata*, Williams & Ames, 2004) se ha visto que el oviducto tiene una relación tamaño-función altamente regulada, de manera que el órgano disminuye su tamaño al final de la puesta del último huevo y se haría para reducir el coste energético de mantener el oviducto de gran tamaño (Vezina & Williams, 2002; Williams & Ames, 2004;), ya que este órgano tiene diversas funciones relacionadas principalmente con la formación del huevo, selección y transporte de espermatozoides y el desarrollo embrionario temprano (Jacob & Bakst, 2006). Esto se evidenció claramente en nuestra especie, ya que el tracto a nivel macro y microscópico en hembras incubadoras posee las mismas características que el tracto de las hembras no reproductivas, indicando así la regresión gonadal inmediata luego de la postura de los huevos.

### 4.3 Comportamiento y actividad reproductiva

La crianza cooperativa ha sido reportada para quince especies de Ictéridos Sur Americanos (Fraga, 2008; Ocampo et al., 2012). Este tipo de crianza implica la participación de uno o más individuos “ayudantes” diferentes a la pareja reproductora, en labores como la alimentación y cuidado de los pichones (Fraga & Giacomo, 2004; Fraga, 2008; Ocampo et al., 2012). En un Ictérido de la cordillera de los Andes Colombiana (*Hypopyrrhus pyrohypogaster*) se observó la presencia de 2 a 7 ayudantes que pertenecían a un mismo núcleo familiar, es decir crías de la hembra no mayores al año de edad (Ocampo et al., 2012). Para *Hypopyrrhus pyrohypogaster* y otro ictérido como *Pseudoleistes guirahuro* fue difícil identificar el sexo de los ayudantes debido a que carecen de dimorfismo sexual (Fraga & Giacomo, 2004; Ocampo et al., 2012). La población observada de *Quiscalus lugubris* puede exhibir este mismo tipo de comportamiento de crianza ya que fue común la presencia de dos o más machos en un solo nido, además del acompañamiento a la hembra por parte de dos machos en la época de nidificación, característica observada por Ocampo et al. (2012) para *Hypopyrrhus pyrohypogaster*, especie en la que el número de ayudantes aumentaba después de la postura de los huevos.

Es posible que la construcción del nido se haya llevado a cabo solo por parte de la hembra ya que se observó que solo estas aportaban material para el nido, lo que coincide con observaciones para otros ictéridos como todos los miembros de los géneros, *Icterus* y *Sturnella* (Fraga, 2008). Es difícil establecer el sistema de apareamiento en esta especie debido al tipo de crianza cooperativa. En ictéridos del género *Quiscalus* se han reportado especies con monogamia y poligamia (Fraga, 2008). Este comportamiento reproductivo podría asociarse al éxito reproductivo que ha tenido esta especie en sus nuevas áreas de distribución. Sin embargo, es

necesario llevar a cabo un estudio más extenso y con observaciones estandarizadas y rigurosas para probar las anteriores observaciones.

La estacionalidad reproductiva ha sido reportada principalmente en aves de zona templada, debido a cambios drásticos en el ambiente como la disminución en el fotoperiodo (Hau, 2001; Moore et al., 2005;). A pesar de que los trópicos son generalmente descritos como ambientes estables y constantes, lo que podría favorecer la reproducción continua (Wilkeski et al., 2000), la ausencia de hembras adultas reproductivas en los meses de noviembre, diciembre y enero y la presencia de hembras no reproductivas con tractos en regresión en esta misma temporada, sugiere una reproducción estacional en la población estudiada de *Q. lugubris*. Este hecho coincide con lo reportado para otras especies tropicales tales como *Hylophylax naevioides* en la que fue reportada una drástica regresión gonadal en la época seca y de baja disponibilidad de alimento en un bosque húmedo en Panamá (Hau, 2001; Wilkeski et al., 2000). Este mismo patrón de reproducción estacional fue reportado por Wilkeski et al. (2003) en siete especies (*Hylophylax naevioides*, *Gymnopithys leucaspis bicolor*, *Cyphorhinus phaeocephalus*, *Pipra mentalis*, *Manacus vitellinus*, *Thraupis episcopus*, *Turdus grayii*,) en una selva lluviosa tropical en Panamá. Para estas especies se observó la recrudescencia gonadal principalmente en los tres primeros meses del año, los autores atribuyen este cese en la reproducción a presión en la depredación y a la competencia con aves migrantes por alimento, además de la baja disponibilidad de alimento en esta época.

En especies tropicales es difícil conocer las señales que causan la estacionalidad reproductiva debido al ambiente prácticamente constante en el que habitan (Wilkeski et al., 2000; Hau, 2001). Por ejemplo, en hembras de *Quiscalus lugubris* no se encontró relación entre la actividad reproductiva y los valores de precipitación, ni tampoco se encontraron diferencias significativas

entre la actividad gonadal y las temporadas climáticas, no obstante, sí se observó que al final de la segunda temporada de lluvias y durante la época más seca del año (diciembre-enero), todas las hembras adultas capturadas presentaron tractos en regresión y muda activa. Esto sugiere que el patrón de reproducción estacional permite la asignación de recursos energéticos a otros procesos vitales como la muda (Wilkeski et al., 2000). Esto coincidió de igual manera a las observaciones hechas por Rueda-Cediel et al. (2008) en el Ictérico *Molothrus bonariensis*, para una población simpátrica con nuestra población, en la que se reportó la época reproductiva durante nueve meses, en los tres meses restantes fue común la captura de hembras no reproductivas y en muda.

Generalmente las épocas reproductivas en ambientes tropicales tienden a ser más largas que en zonas templadas, en consecuencia, el nivel de sincronía reproductiva disminuye en especies aviares tropicales, como lo observado para el copetón común (*Zonotrichia capensis*) en Ecuador (Moore et al., 2005), este hecho coincide con lo reportado en este estudio, en el que no todas las hembras de *Quiscalus lugubris* iniciaron el crecimiento o la regresión gonadal al mismo tiempo, lo que indica que la reproducción es asincrónica.

## 5. Conclusiones

Los datos morfométricos no fueron variables fiables para la identificación del estado reproductivo en hembras de *Quiscalus lugubris*. El estado del plumaje y patrón de muda, al igual que la coloración del iris son características morfológicas confiables para la identificación de juveniles en esta especie; sin embargo, algunos individuos juveniles pueden ser tomados erróneamente como adultos. Por otro lado, la presencia o tipo de parche de incubación mostró que puede ser una característica externa útil para la identificación del estado reproductivo en hembras de *Quiscalus lugubris*.

La madurez sexual en hembras de *Quiscalus lugubris* se alcanza a los 46,8 g. Estas hembras poseen plumaje nuevo, iris beige, parche de incubación con características propias de un parche pre-incubación o activo.

Las características macro y microscópicas del tracto reproductivo de *Quiscalus lugubris* siguen el patrón general reportado para la mayoría de las aves.

Las variaciones morfológicas del ovario y el oviducto entre estadios reproductivos se relacionan con el avance de la foliculogénesis, las características del epitelio luminal y la actividad glandular del oviducto, principalmente a nivel de magnum y útero.

Las hembras de *Quiscalus lugubris* de la población estudiada, presentaron asincronía intrasexual y un patrón de reproducción estacional.

### Referencias Bibliográficas

- Abrámoff, M. D., Magalhães, P. J., & Ram, S. J. (2004). Image processing with ImageJ. *Biophotonics international*, **11**: 36-43.
- Altamirano, E. I., Bulfon, M., & Bee de Speroni, N. (2011). Histología del ovario y ciclo reproductivo de *Columbina picui* (Temminck, 1813) (Aves: Columbidae) en Córdoba, Argentina. *Revista Peruana de Biología*, **16**: 61-66.
- Bakst, M. R. (1998). Structure of the Avian Oviduct with Emphasis on Sperm Storage in Poultry. *The Journal of Experimental Zoology*, **282**: 618–626.
- Berg, C., Holm, L., Brandt, I., & Brunström, B. (2001). Anatomical and histological changes in the oviducts of Japanese quail, *Coturnix japonica*, after embryonic exposure to ethynylloestradiol. *Reproduction*, **121**: 155–165.
- Bezuidenhout, A. J., Soley, J. T., Groenewald, H. B., & Burger, W. P. (1995). Sperm-storage tubules in the vagina of the ostrich (*Struthio camelus*). *Onderstepoort Journal of Veterinary Research*, **62**:193-199
- Biondi, L. M., Guido, J., Madrid, E., Bó, M. S., & Vassallo, A. I. (2013). The Effect of age and sex on object exploration and manipulative behavior in a neotropical raptor, the chimango caracara, *Milvago chimango*. *Ethology*, **119**: 221–232.
- Birkhead, T. R., & Hunter, F. M. (1990). Numbers of sperm-storage tubules in the Zebra Finch (*Poephila guttata*) and Bengalese Finch (*Lonchura striata*). *The Auk*, **107**: 193-197.
- Botero, D. (2010). Criterios morfométricos y cualitativos para la determinación de la edad y el sexo en *Mionectes olivaceus* (tyrannidae). *Hornero*, **25**: 09–16.

- Botero-Delgadillo, E., Bayly, N., & Gómez-Montes, C. (2012). Ciclos de muda en *Diglossa albiflata* (Thraupidae) y evidencia de un patrón en la adquisición del dicromatismo sexual en el género *Diglossa*. *Boletín SAO*, **21**: 01-07.
- Batista-Silveira, M., & Marini, M. A. (2012). Timing, Duration, and Intensity of Molt in Birds of a Neotropical Savanna in Brazil. *The Condor*, **114**: 435–448.
- Brand, K. B., & Bowman, R. (2012). Body mass variation in breeding Florida Scrub-Jays. *Journal of Field Ornithology*, **83**: 260–271.
- Breen, P. C., & De Bruyn, P. H. (1965). The Fine Structure of the Secretory Cells of the Uterus (Shell Gland) of the Chicken. *Journal of Morphology*, **128**: 35-66.
- Bronneberg, R.G., & Taverne, M. A. (2003). Ultrasonography of the Female Reproductive Organs in Farmed Ostriches (*Struthio Camelus Spp.*). *Theriogenology*, **60**: 617-33.
- Bub, H. (1995). Bird Trapping and Bird Banding: A Handbook for Trapping Methods All Over the World. *Cornell University Press, Ithaca, NY*.
- Bulfon, M., & De Speroni, N. (2011). Aspectos estructurales y cuantitativos del ovario de *Fulica armillata* (Aves: Rallidae). *Revista Peruana de Biología*, **18**: 303-309.
- Calderón, M. L., De Pérez, G. R., & Ramírez-Pinilla, M. P. (2004). Morphology of the ovary of *Caiman crocodilus* (Crocodylia: Alligatoridae). *Annals of Anatomy*, **186**: 13-24
- Chiba, A., & Nakamura, M. (2001). Microscopic structure of the sperm storage tubules in the polygynandrous alpine accentor, *Prunella collaris* (Aves). *Acta Zoologica*, **82**: 299-306.
- Clarabuch, O. (2000). El estudio del ave en Mano. En: Pinilla, J., *Manual para el anillamiento científico de las aves*. 1ra edición. Madrid: SEO/BirdLife, 73-97.
- Cursach, J. A., Suazo, C. G., Tobar, C. M., & Rau, J. R. (2012). Biometría del churrete austral *Cinclodes antarcticus* en isla Gonzalo, archipiélago Diego Ramírez, sur de Chile. *Gayana*, **76**: 50-52.

- Domínguez, M. (1998). La muda del plumaje de las aves. SEO Malaga, Grupo local de la Sociedad Española de Ornitología. **21**: 01-4
- Echeverry-Galvis, M. A., & Córdoba-Córdoba, S. (2008). Una Visión General de la Reproducción y Muda de Aves en el Neotrópico. *Ornitología Neotropical*, **19**: 195-205.
- Erpino, M. J. (1969). Seasonal Cycle of Reproductive Physiology in The Black-billed Magpie. *The Condor*, **71**: 267-279.
- Fisher, S. A., Bortolotti, G. R., Fernie, K. J., Bird, D. M., & Smits, J. M. (2006). Brood Patches of American Kestrels Altered by Experimental Exposure to PCBs. *Journal of Toxicology and Environmental Health*, **69**: 1603–1612.
- Fraga, R. M. (2008). Phylogeny and behavioral evolution in the family Icteridae. *Ornitología Neotropical*, **19**: 61–71.
- Fraga, R. M., & Di Giacomo, A. (2004). Cooperative Breeding of the Yellow-Rumped Marshbird (Icteridae) in Argentina and Paraguay. *The Condor*, **106**: 671-673.
- Freedman, S. L., Akuffo, V. G., & Bakst, M. R. (2001). Evidence for the innervation of sperm storage tubules in the oviduct of the turkey (*Meleagris gallopavo*). *Reproduction*, **121**: 809–814
- Freeman, B. G., Hilty, S. L., Calderón, D., Ellery., T., & Urueña., L. E. (2011). New and Note Worthy Bird Records from Central and Northern Colombia. *Cotinga*, **34**: 05-16.
- Gargallo, G. (2000). La Nueva Ficha de Muda. En: Pinilla, J., *Manual para el anillamiento científico de las aves*. 1ra edición. Madrid: SEO/BirdLife, 99-113.
- Gilbert, A. B., Perry, M. M., Waddington, D., & Hardey, M. A. (1983). Role of atresia in establishing the follicular hierarchy in the ovary of the domestic hen (*Gallus domesticus*). *Journals of Reproduction & Fertility Ltd*, **69**: 221-227.
- Gist, D. H., Bagwill, A., Lance, V., Sever, D. M., & Elsey, R. M. (2008). Sperm Storage in the Oviduct of the American Alligator. *Journal of Experimental Zoology*, **309**: 581–587.

- Gómez, C., Botero-Delgadillo, E., Bayly, N. J., Moreno, M. I., & Páez, C. A. (2012). Documentando Estrategias de Muda en aves Neo-tropicales: Ejemplos de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Ornitología Neotropical*, **23**: 129-138.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2005). PAST Palaeontological Statistics, ver. 1.35. *Palaeontología Electrónica*.
- Hau, M. (2001). Timing of Breeding in Variable Environments: Tropical Birds as Model Systems. *Hormones and Behavior*, **40**: 281–290.
- Hill, D. L., Lindström, J., McCafferty, D. J., & Nager, R. G. (2014). Female But Not Male Zebra Finches Adjust Heat Output in Response to Increased Incubation Demand. *The Journal of Experimental Biology*, **217**: 1326-1332.
- Hilty, S., & Brawn, W. (2001). *Birds of Colombia*, Second edition. Princeton University Press, New Jersey.
- Holm, L., & Ridderstråle, Y. (2002). Development of Sperm Storage Tubules in the Quail During Sexual Maturation. *Journal of Experimental Zoology*, **292**: 200–205
- Jacob, M., & Bakst, M. (2006). Developmental Anatomy of the Female Reproductive Tract. In: *Reproductive Biology and Phylogeny of Birds*, 1st ed. Australia. Barrie, G. M. Jaimieson, **4**: 149-179.
- Jónsson, J. E., Afton, A. D., Homberger, D. G., Henk, W. G., & Alisauskas, R. T. (2006). ¿Do geese fully develop brood patches? A histological analysis of lesser snow geese (*Chen caerulescens caerulescens*) and Ross's geese (*C. rossii*). *Journal Comp Physiology B*, **176**: 453–462.
- Lance, V. A., Rostal, C. B., Elsey, R. M., & Trosclair, P. L. (2009). Ultrasonography of reproductive structures and hormonal correlates of follicular development in female American alligators, *Alligator mississippiensis*, in southwest Louisiana. *General and Comparative Endocrinology*, **162**: 251–256
- Lesniak-Walentyn, A., & Hrabia, A. (2016). Involvement of matrix metalloproteinases (MMP-2, -7, -9) and their tissue inhibitors (TIMP-2, -3) in the chicken oviduct regression and recrudescence. *Cell and Tissue Research*, **366**: 443-454.

- Ligon, R., & Hill, G. E. (2013). Is the Juvenal Plumage of Altricial Songbirds an Honest Signal of Age? Evidence from a Comparative Study of Thrushes (Passeriformes: Turdidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **51**: 64–71.
- Madekurozwa, M.C. (2005). Morphological Features of the Luminal Surface of the Magnum in the Sexually Immature Ostrich (*Struthio camelus*). *Anatomía, Histología, Embryología*, **34**: 350-353.
- Madekurozwa, M.C. (2008). A gross anatomical and histo-morphological study of the vagina of the emu (*Dromaius novaehollandiae*) and ostrich (*Struthio camelus*). *Australian Journal of Experimental Agriculture*, **48**: 1332–1337.
- Madekurozwa, M.C. (2012). An Immunohistochemical Study of the Oviduct in the Domestic Fowl (*Gallus domesticus*). *Anatomía, Histología, Embriología: Journal of Veterinary Medicine*, **1**: 01-12.
- Madekurozwa, M.C., & Kimaro, W. H. (2006). A Morphological and Immunohistochemical Study of Healthy and Atretic Follicles in the Ovary of the Sexually Immature Ostrich (*Struthio camelus*). *Anatomía, Histología, Embryología*, **35**: 253-258.
- Madekurozwa, M.C., & Kimaro, W. H. (2008). “An Ultrastructural Characterization of the Ooplasm in Ovarian Follicles of the Immature Ostrich (*Struthio Camelus*).” *Anatomía, Histología, Embryología: Journal of Veterinary Medicine*, **37**: 214-218.
- Maroon, C., Bulfon, M., & Speroni, N. (2012). Aspectos Histomorfométricos y Cuantitativos del Ovario de *Patagioenas maculosa* (Aves, Columbidae). *Revista peruana de biología*, **19**: 43–49.
- Ming-Mao, K., Sultana, F., Rahman-Howlider, M. A., Iwasawa, A., & Yoshizaki, N. (2006). The Magnum-isthmus Junction of the Fowl Oviduct Participates in the Formation of the Avian-type Shell Membrane. *Zoological Science*, **23**: 42-47.
- Moore, I. T., Bonier, F., & Wingfield, J. C. (2005). Reproductive asynchrony and population divergence between two tropical bird populations. *Behavioral Ecology*, **16**: 755–762.

- Moreno, J. (1989). Strategies of mass change in breeding birds. *Biological Journal of the Linnean Society*, **37**: 297-310.
- Moreno-Palacios, M., Losada-Prado, S., & Echeverry-Galvis. (2013). Ciclos de Reproducción y Muda del Volantinero Negro (*Volatinia jacarina*) y el Semillero Gris (*Sporophila intermedia*) en un Matorral Secundario al Norte del Tolima, Colombia. *Ornitología Neotropical*, **24**: 421-431.
- Ocampo, D., Estrada, M. C., Muñoz, J. M., Londoño, L. M., David, S., Valencia, G., Morales, P. A., Garizabal, J. A., & Cuervo, A. M. (2012). Breeding Biology of the Red-Bellied Grackle (*Hypopyrrhus pyrohypogaster*): a Cooperative Breeder of the Colombian Andes. *The Wilson Journal of Ornithology*, **124**: 538–546.
- Pyle, P. (1997). Molt Limits in North American Passerines. *North American Bird Bander*, **22**: 49-89
- Pyle, P., McAndrews, A., Veléz, P., Wilkerson, R. L., Siegel, R. B., & DeSante, D. F. (2004). Molt Patterns and Age and Sex Determination of Selected Southeastern Cuban Landbirds. *Journal of Field Ornithology*, **75**: 136–45.
- Radley, P., Crary, A. L., Bradley, J., Carter, C., & Pyle, P. (2011). Molt Patterns, Biometrics, and Age and Gender Classification of Landbirds on Saipan, Northern Mariana Islands. *The Wilson Journal of Ornithology*, **123**: 588-594.
- Ralph, C. J., Geupel, G. R., Pyle, P., Martin, T. E., DeSante, D. F., & Borja, M. (1996). Muestreo Constante con Redes de Captura y Anillamiento. En: *Manual de Métodos de Campo para el Monitoreo de Aves Terrestres*. Pacific Southwest Research Station. Albany, California, 08-24.
- Reed. R. B. Jr., Cope. L. A., & Blackford. J. T. (2010). Macroscopic Anatomy of the Reproductive Tract of the Reproductively Quiescent Female Emu (*Dromaius novaehollandiae*). Anatomía, Histología, Embryología: *Journal of Veterinary Medicine*, **40**: 134-141.
- Rising, J. D., & Somers, K. M. (1989). The Measurement of Overall Body Size in Birds. *The Auk*, **106**: 666-674.

- Rodler, D., Stein, K., & Korbel, R. (2014). Observations on the Right Ovary of Birds of Prey: A Histological and Immunohistochemical Study. *Anatomía, Histología, Embriología: Journal of Veterinary Medicine*, 01-10.
- Romero, G., & Ramirez-Pinilla, M. P. (2002). El tracto reproductivo de la hembra en *Crocodylia*: Estudio histológico y ultraestructural de Caiman *Crocodylus fuscus* (Alligatoridae). *Acta Biológica Colombiana*, **7**: 03-18.
- Rueda-Cediel, P., Kattan, G., & Ramírez-Pinilla, M. P. (2008). Ovarian and Oviductal Morphology of a Brood Parasitic Bird, *Molothrus bonariensis* (Passeriformes, Icteridae). *Acta Zoologica*, **89**: 261–276.
- Ryder, T. B., & Wolfe, J. D. (2009). The Current State of Knowledge on Molt and Plumage Sequences in Selected Neotropical Bird Families: A Review. *Ornitología Neotropical*, **20**: 1-18.
- Sasanami, T., Matsuzaki, M., Mizushima, S., & Hiyama, G. (2013). Sperm Storage in the Female Reproductive Tract in Birds. *Journal of Reproduction and Development*, **59**: 334-338.
- Schoenebeck, C. W., Turco, M., Fahrlander, R. M., Darveau, K. M., & Freeman, T. L. (2014). Sex and Age Group Specific Changes in Body Condition of Red-tailed Hawks in Central Nebraska. *The Wilson Journal of Ornithology*, **126**: 575–80.
- Strewe, R., Villa de León, C., Lobatón, G., Morales, A., & Ayerbe, F. (2006). Range Extension of the Caribe Grackle *Quiscalus lugubris* (Icteridae) in Colombia. *Revista Intrópica*, **03**: 109-112.
- Uribe, M. C., & Guillette, L. J. (2000). Oogenesis and Ovarian Histology of the American Alligator *Alligator mississippiensis*. *Journal of Morphology*, **245**: 225–240.
- Vézina, F., & Williams, T. D. (2002). Metabolic costs of egg production in the European starling (*Sturnus vulgaris*). *Physiology Biochemistry Zoology*, **75**: 377- 385.
- Wendeln, H., & Becker, P. H. (1996). Body mass change in breeding Common Terns *Sterna hirundo*. *Bird Study*, **43**: 85–95.

- Wikelski, M., Hau, M., & Wingfield, J. (2000). Seasonality of Reproduction in a Neotropical Rain Forest Bird. *Ecology*, **81**: 2458–2472.
- Wikelski, M., Hau, M., Robinson, W. D., & Wingfield, J. (2003). Reproductive Seasonality of Seven Neotropical Passerine Species. *The Condor*, **105**: 683-695.
- Williams, T. D., & Ames, C. E. (2004). Top-down regression of the avian oviduct during late oviposition in a small passerine bird. *The Journal of Experimental Biology*, **207**: 263-268
- Wolfe, J. D., Johnson, E. I., & Terrill, R. S. (2014). Searching for Consensus in Molt Terminology 11 Years after Howell et Al.'s 'first Basic Problem. *The Auk*, **131**: 371–377.
- Wolfe, J. D., Pyle, P., & Ralph, C. J. (2009). Breeding Seasons, Molt Patterns, and Gender and Age Criteria for Selected Northeastern Costa Rican Resident Landbirds. *The Wilson Journal of Ornithology*, **121**: 556–567.
- Wolfe, J. D., Ryder, T. B., & Pyle, P. (2010) “Using Molt Cycles to Categorize the Age of Tropical Birds: An Integrative New System: Molt-Cycle Age-Categorization System.” *Journal of Field Ornithology*, **81**: 186–194.
- Zann, R., & Rossetto, M. (1991). Zebra Finch Incubation: Brood Patch, Egg Temperature and Thermal Properties of the Nest. *Emu*, **91**: 107–120.
- Zar, H. H. (1999). *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ.

## Apéndices

## Apéndice A. Lista de tablas y figuras

**Tabla 1.** Media, desviación estándar, rangos y valores de significancia del análisis discriminante para determinar las variables morfométricas que permiten diferenciar a las hembras de *Quiscalus lugubris* entre estadios reproductivos.

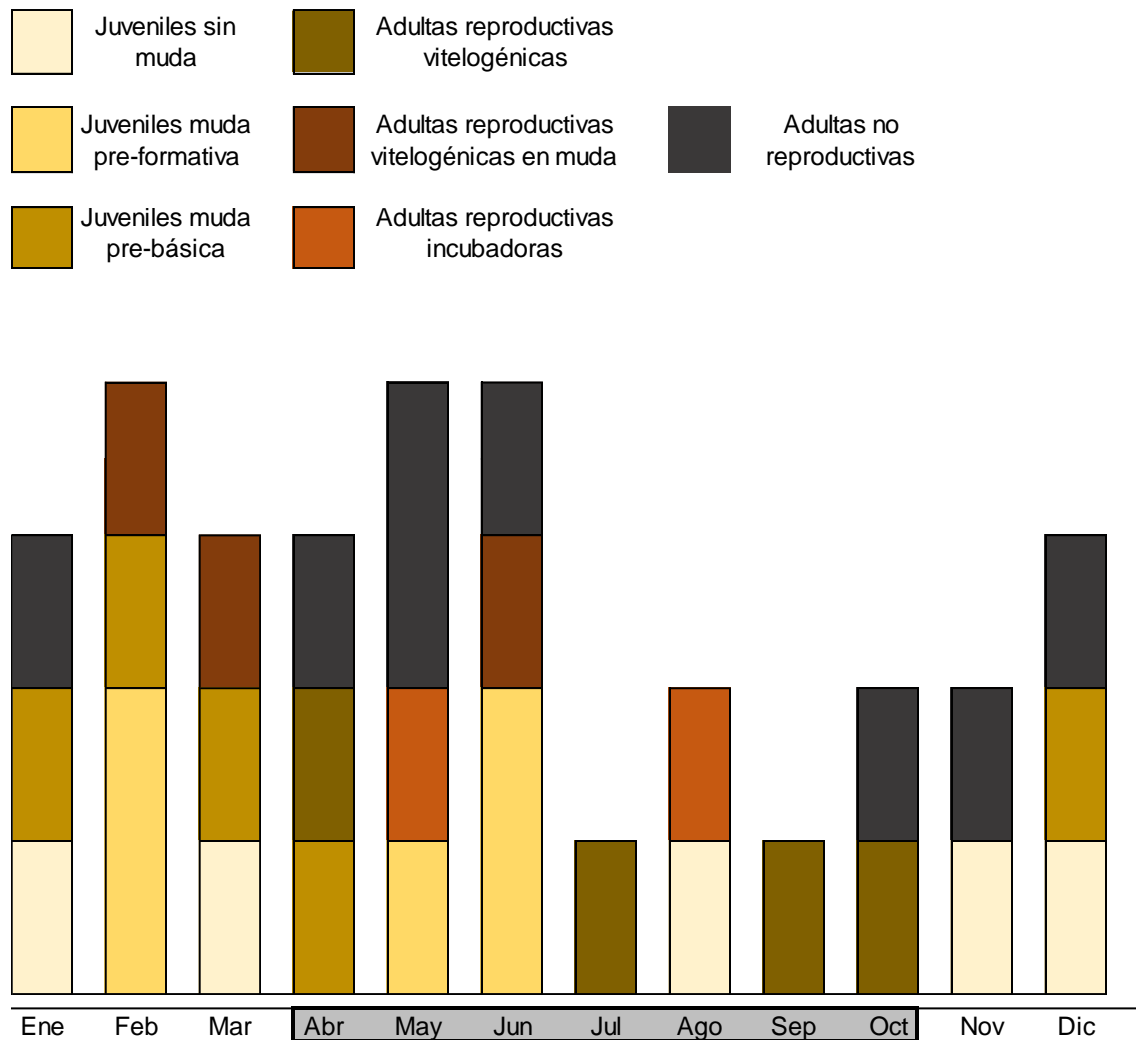
Variable	Juveniles		Adultas reproductivas vitelogenicas		Adultas reproductivas incubadoras	Adultas no reproductivas		Valor de significancia	Wilk's Lambda
	Media	± SD	Media	± SD	Rango	Media	± SD		
Peso (g)	44,90	± 4,29	50,98	± 4,29	47,67 - 50	46,41	± 4,02	0,06	0,41
Tarso (mm)	32,33	± 2,46	34,36	± 2,68	31,5 - 35,1	33,10	± 1,83	0,88	0,32
Largo de pico (mm)	22,16	± 1,23	23,09	± 1,42	22,5 - 23,1	22,49	± 1,36	0,91	0,3
Ancho de pico (mm)	10,34	± 0,88	10,81	± 1,51	11 - 9,9	10,61	± 1,12	0,07	0,39
Alto de pico (mm)	7,30	± 0,69	7,69	± 0,68	8,1- 6,2	7,11	± 0,70	0,19	0,36
Cuerda alar (mm)	100,67	± 3,48	103,57	± 3,87	102 - 100	101,25	± 3,15	0,84	0,32
Largo de cola (mm)	77,27	± 11,14	84,00	± 8,72	84 - 80	78,88	± 12,11	0,47	0,37
Largo total (mm)	195,20	± 14,47	216,57	± 10,52	215 - 215	208,51	± 15,14	0,08	0,37
Envergadura (mm)	222,33	± 10,25	224,57	± 15,43	210 - 225	228,38	± 13,18	0,78	0,33

**Tabla 2.** Valores de significancia de las regresiones en las que se evaluó la relación del peso de los individuos (g), los valores de precipitación anual, y el valor de muda, con las variables registradas para los tractos reproductivos de las hembras de *Quiscalus lugubris*.

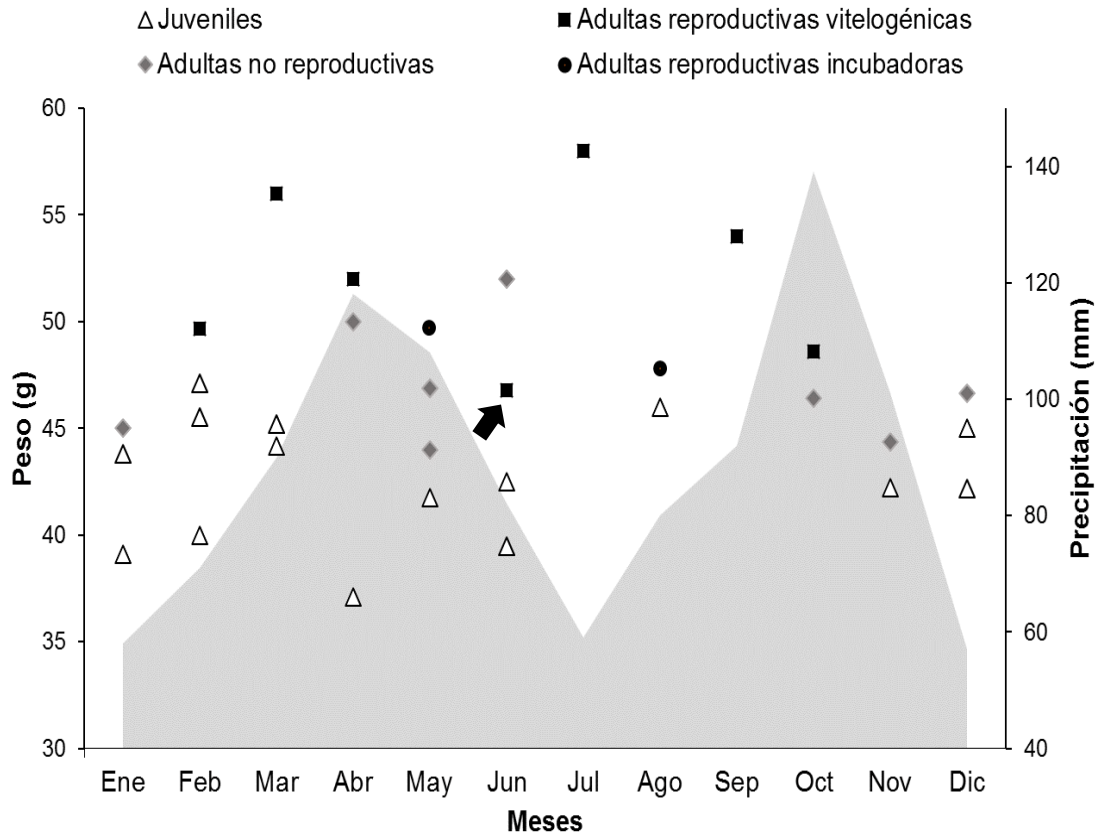
Variable	Datos de regresión
Peso	Peso Ovárico $r^2= 0,25$ $p= 0,003$
	Diámetro Ovárico $r^2= 0,31$ $p= 0,002$
	Peso Oviductal $r^2= 0,24$ $p= 0,003$
	Diámetro Oviductal $r^2= 0,29$ $p= 0,001$
	Longitud Oviductal $r^2= 0,25$ $p= 0,002$
Precipitación	Peso Ovárico $r^2= 0,10$ $p= 0,31$
	Diámetro Ovárico $r^2= 0,04$ $p= 0,84$
	Peso Oviductal $r^2= 0,03$ $p= 0,56$
	Diámetro Oviductal $r^2= 0,003$ $p= 0,95$
	Longitud Oviductal $r^2= 0,10$ $p= 0,30$
Valor de muda	Peso Ovárico $r^2= 0,47$ $p= 0,01$
	Diámetro Ovarico $r^2= 0,54$ $p= < 0,001$
	Peso Oviductal $r^2= 0,65$ $p= <0,001$
	Diámetro Oviductal $r^2= 0,27$ $p= 0,004$
	Longitud Oviductal $r^2= 0,52$ $p= <0,001$

**Tabla 3.** Resultados y valores de significancia del análisis de covarianza (ANCOVA), para las variables registradas en los tractos reproductivos y el valor de muda de las hembras de *Quiscalus lugubris*. Los asteriscos representan el o los estados que presentan diferencias significativas con respecto a los demás para cada una de las variables (test de Tukey;  $P < 0.05$ ).

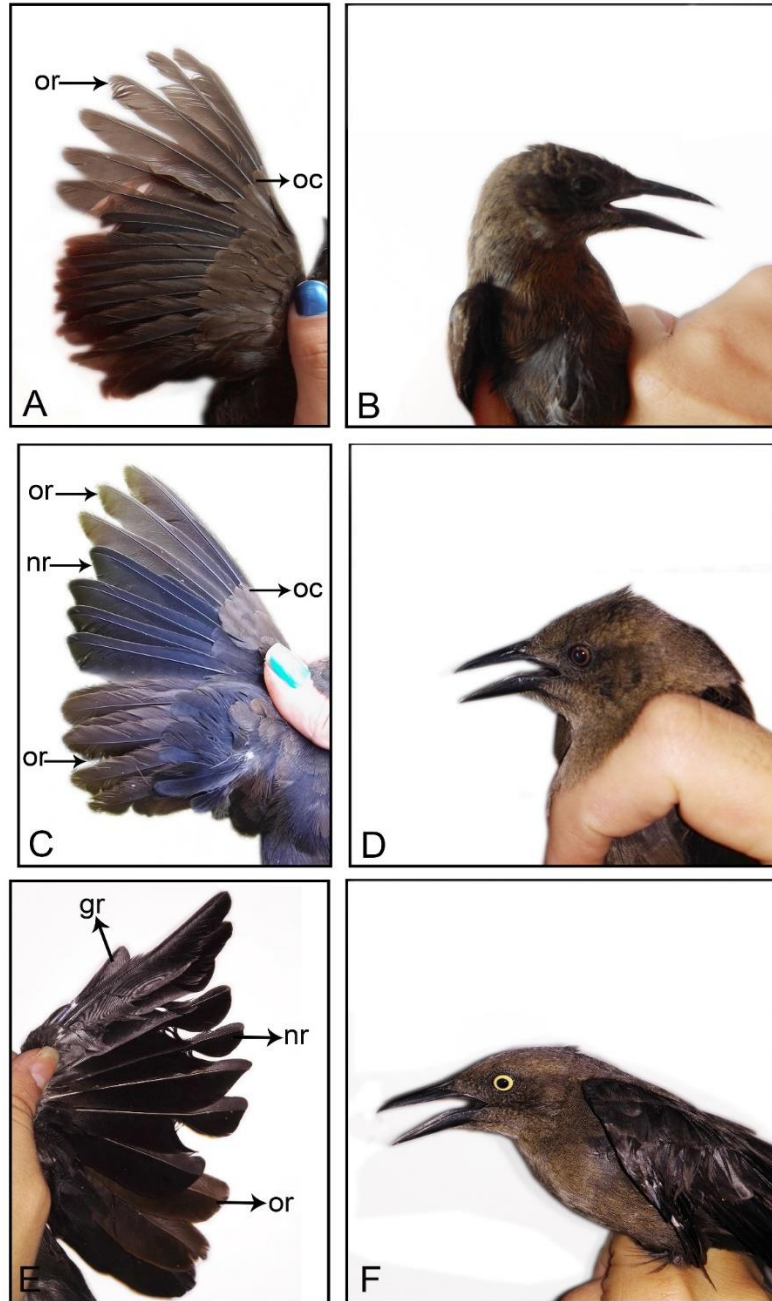
Variable	Juveniles	Adultas reproductivas vitelogénicas	Adultas reproductivas incubadoras	Adultas no reproductivas	ANCOVA	ANCOVA
	Media± SD	Media± SD	Rango	Media± SD	Estadios	Temporadas
Peso ovárico (g)	0,05 ± 0,02	0,45 ± 0,28*	0,049 - 0,053	0,05 ± 0,01	$r^2 = 0,66$ $F(2,28) = 17,32$ $p = <0,001$	$r^2 = 0,25$ $F(3,27) = 0,62$ $p = 0,61$
Diámetro ovárico (mm)	3,13 ± 1,06	8,92 ± 0,89*	4,6 - 4,1	4,43 ± 0,39	$r^2 = 0,82$ $F(2,28) = 45,54$ $p = <0,001$	$r^2 = 0,38$ $F(3,27) = 1,98$ $p = 0,13$
Peso oviductal (g)	0,06 ± 0,03	1,26 ± 0,27*	0,122 - 0,37	0,20 ± 0,11	$r^2 = 0,92$ $F(2,28) = 27,45$ $p = <0,001$	$r^2 = 0,26$ $F(3,27) = 0,78$ $p = 0,51$
Diámetro oviductal (mm)	1,86 ± 0,66	16,97 ± 3,33*	2,38 - 3,7	3,01 ± 0,52	$r^2 = 0,63$ $F(2,28) = 15,39$ $p = <0,001$	$r^2 = 0,36$ $F(3,27) = 2,32$ $p = 0,09$
Longitud oviductal (mm)	32,91 ± 8,80	133,17 ± 40,84*	35 - 56,3	56,88 ± 9,42	$r^2 = 0,80$ $F(2,28) = 40,78$ $p = <0,001$	$r^2 = 0,29$ $F(3,27) = 0,89$ $p = 0,45$
Valor de muda	106,26 ± 80,27	228 ± 16,12*	240 - 240	85,13 ± 61,32	$r^2 = 0,19$ $F(2,28) = 3,99$ $p = 0,03$	$r^2 = 0,42$ $F(3,27) = 0,30$ $p = 0,73$



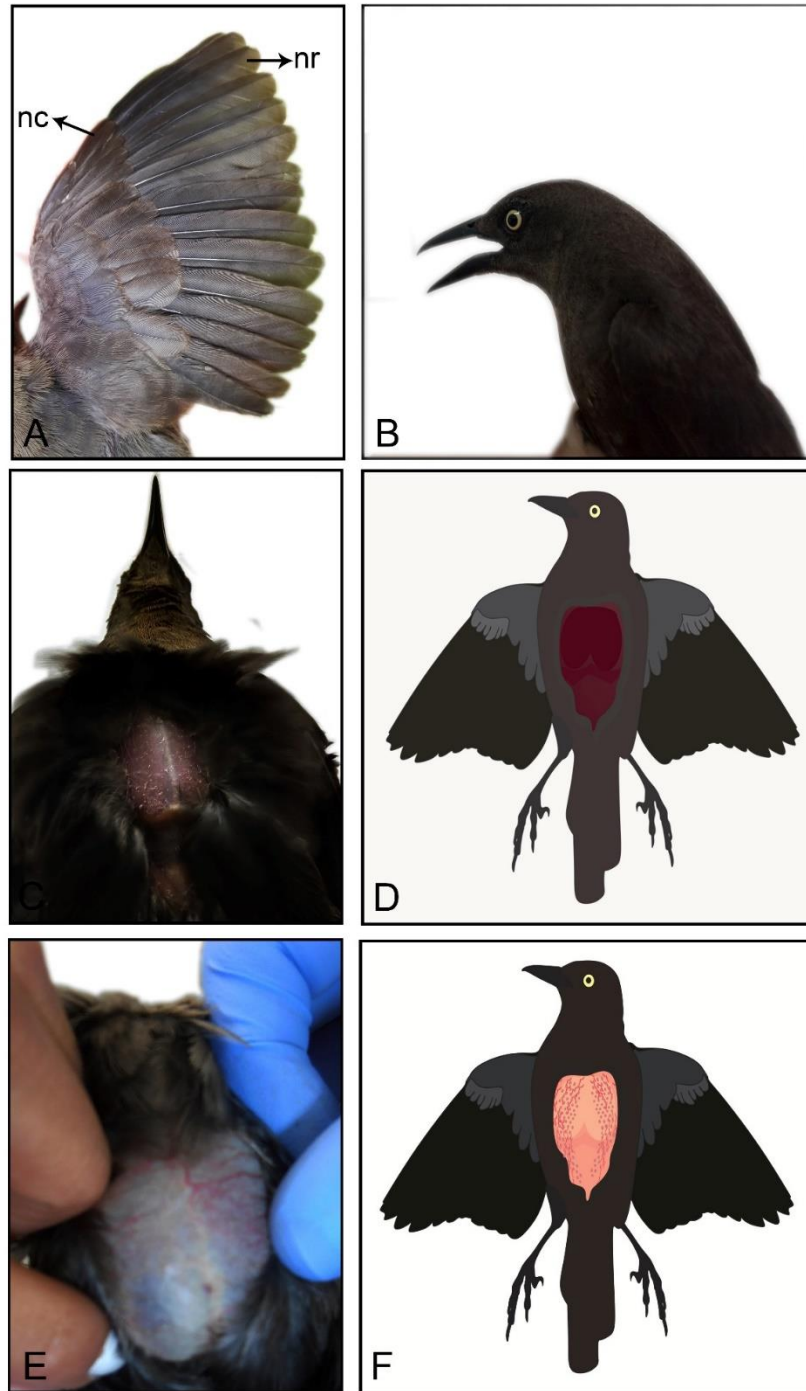
**Figura 1.** Ocurrencia de los estadios reproductivos y muda de hembras de *Quiscalus lugubris* a lo largo del año. De los siete individuos adultos reproductivos vitelogénicos capturados, cuatro presentaron plumaje nuevo (representados por las barras verde oliva) y tres estaban finalizando el proceso de muda (representados por las barras marrón). Las dos hembras reproductivas incubadoras se representan por las barras color naranja. Las ocho hembras adultas no reproductivas (representadas por las barras gris oscuro) presentaron indicios de muda. De las quince hembras juveniles capturadas, cinco no presentaron proceso de muda (representadas por las barras beige), cinco más exhibieron muda pre-formativa (representadas por las barras amarillo claro) y las cinco juveniles restantes presentaron patrón de muda pre-básica (representadas por la barra mostaza). Los meses sombreados representan la temporada de observación de nidos.



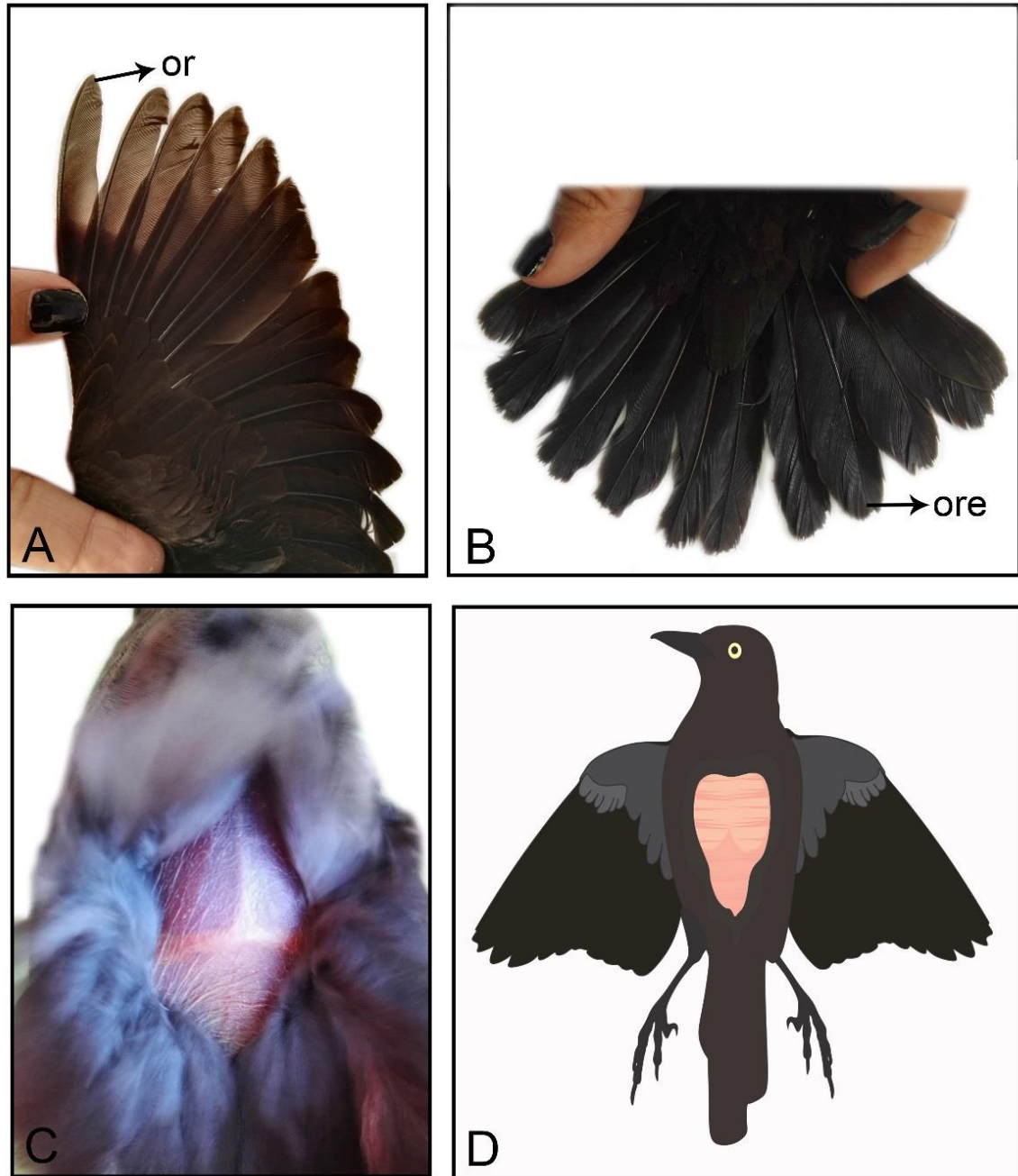
**Figura 2.** Distribución mensual de los tamaños (peso) de las hembras de *Q. lugubris* en cada estado reproductivo. Los triángulos blancos representan las hembras juveniles, los cuadros y los círculos negros son las hembras adultas reproductivas vitelogénicas e incubadoras respectivamente y los rombos en color gris representan las hembras adultas no reproductivas, las cuales se caracterizan a nivel morfológico por tener el iris color beige y presencia de parche post-incubación. Con una flecha se resalta la hembra más pequeña reproductiva. La zona sombreada representa el patrón de precipitación.



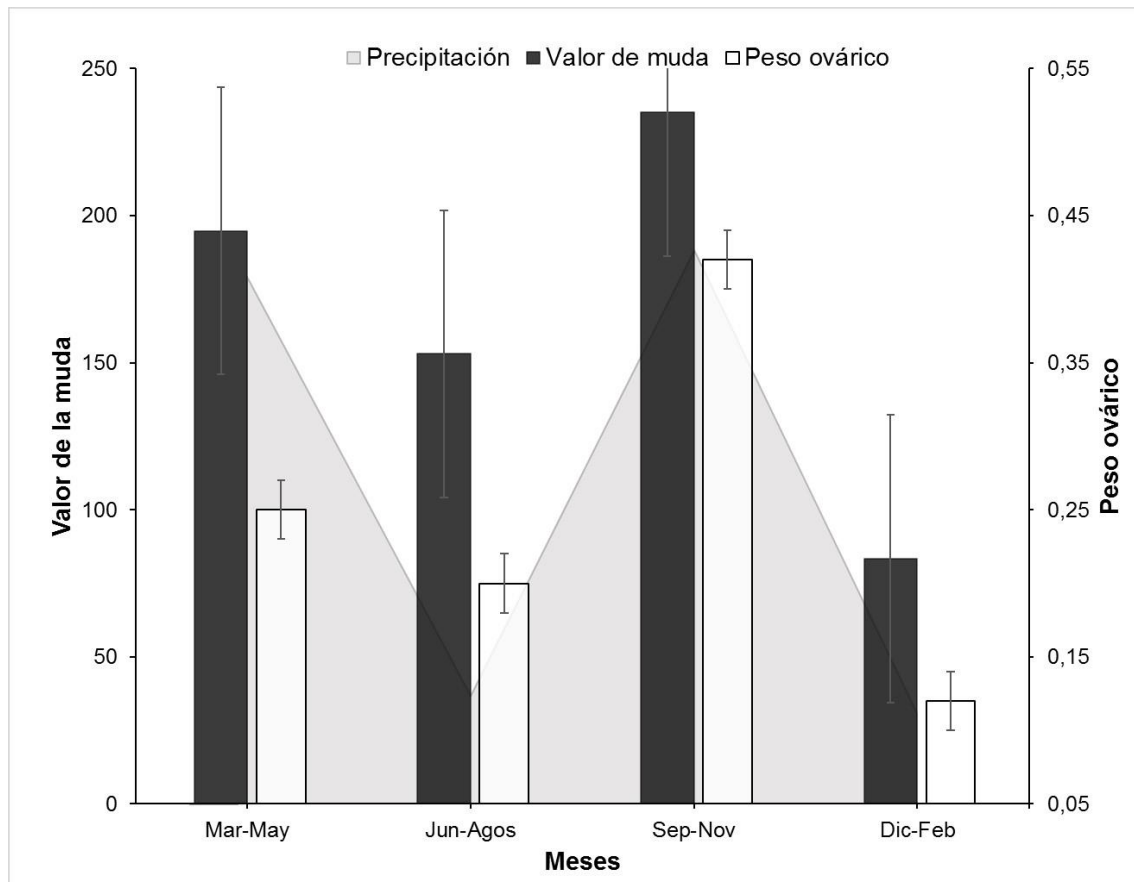
**Figura 3.** Características de muda, plumaje y coloración del iris, observados para hembras juveniles de *Q. lugubris*. **A** ala izquierda, mostrando plumaje pálido y desgastado. **B** coloración del iris marrón oscuro. **C** ala izquierda, mostrando dos generaciones de plumaje (muda pre-formativa). **D** coloración del iris marrón claro. **E** ala izquierda mostrando plumaje nuevo y antiguo, muda de todo el plumaje (muda pre-básica completa). **F** coloración del iris beige. *or*: rémiges antiguas, *oc*: coberteras antiguas, *nr*: rémiges nuevas, *gr*: rémiges en crecimiento.



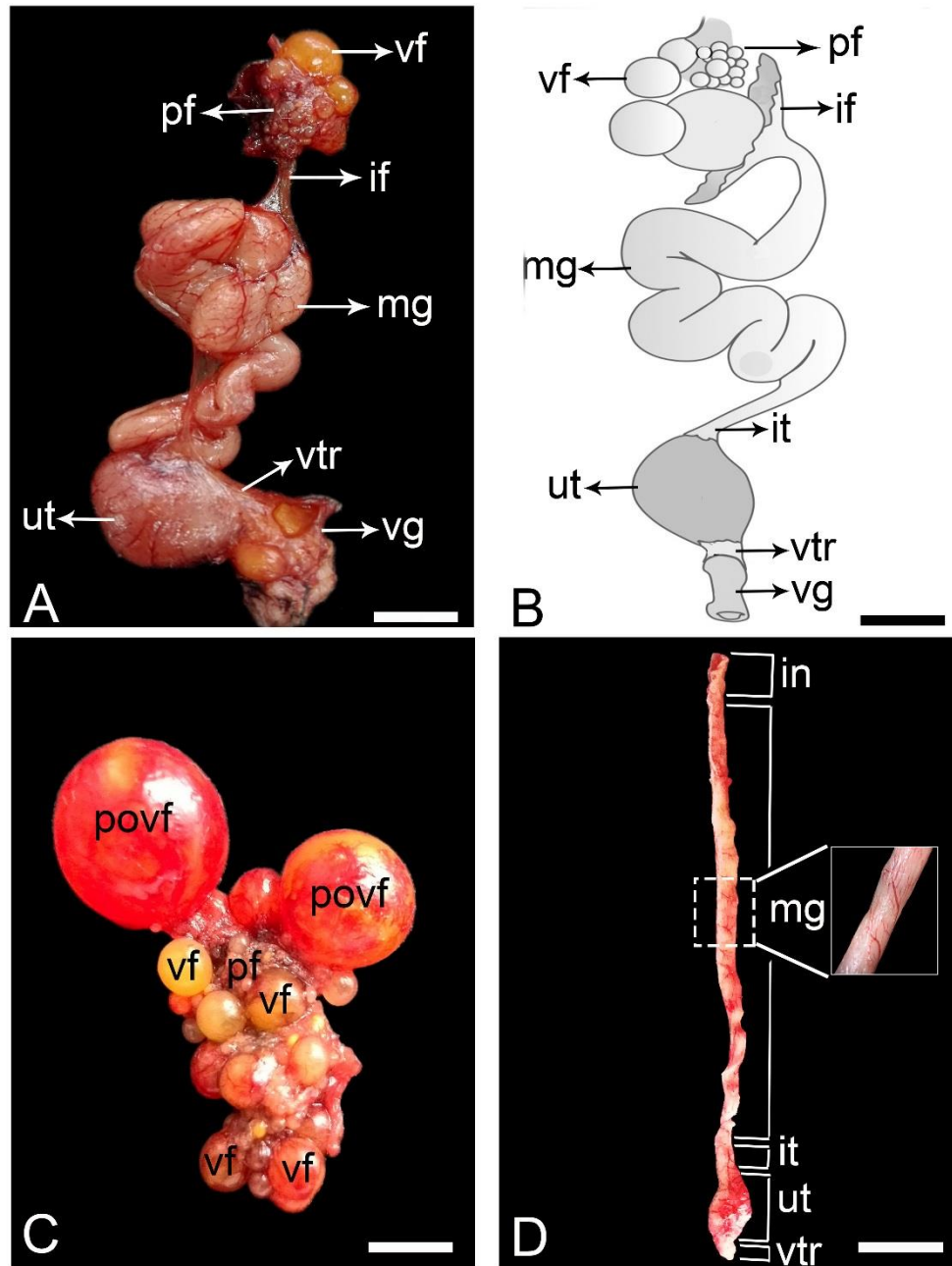
**Figura 4.** Características de plumaje, coloración del iris y parche de incubación, observados para hembras adultas reproductivas de *Q. lugugris*. **A** ala derecha, mostrando plumaje brillante y compacto. **B** coloración del iris beige. **C** parche de incubación inactivo (pre-incubación). **D** esquematización del parche de incubación inactivo. **E** parche de incubación activo (incubación). **F** esquematización del parche de incubación activo. *nc*: coberteras nuevas, *nr*: rémiges nuevas.



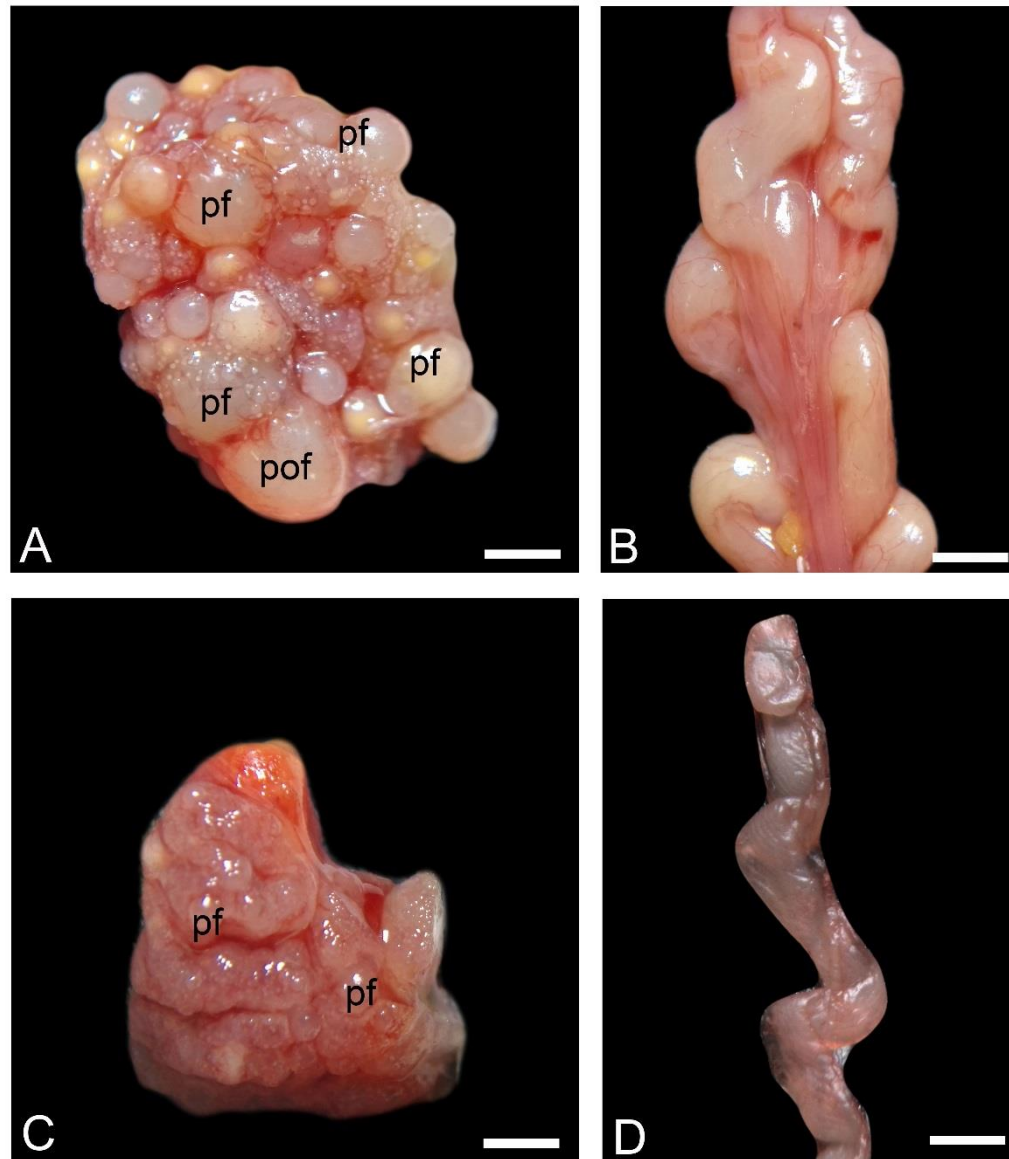
**Figura 5.** Características de plumaje y parche de incubación, observados para hembras adultas no reproductivas de *Q. lugugris*. **A** ala derecha, mostrando plumaje opaco y desgastado. **B** rectrices o plumas de la cola desgastadas. **C** parche de incubación inactivo (post-incubación). **D** esquematización del parche de incubación inactivo. *or*: *rémites antiguas*, *ore*: *rectrices antiguas*.



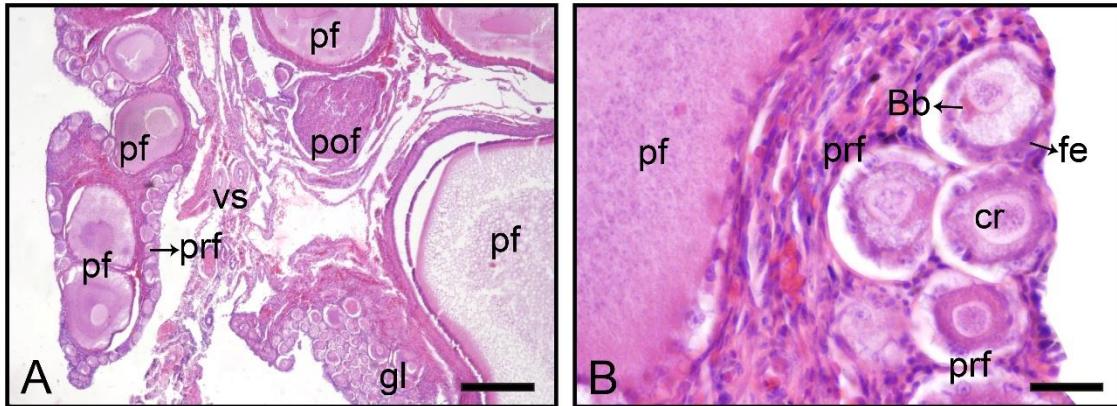
**Figura 6.** Actividad reproductiva y muda para las hembras adultas de *Quiscalus lugubris*. Las barras color negro representan el valor de muda promedio en hembras adultas (240 valor máximo, para plumaje nuevo), agrupadas según los picos altos de precipitación (marzo- mayo y septiembre- noviembre) o temporadas húmedas y los picos bajos de precipitación (junio-agosto y diciembre- febrero) o temporadas secas. El peso ovárico promedio en cada temporada es representado por las barras color blanco. La zona sombreada representa el patrón de precipitación.



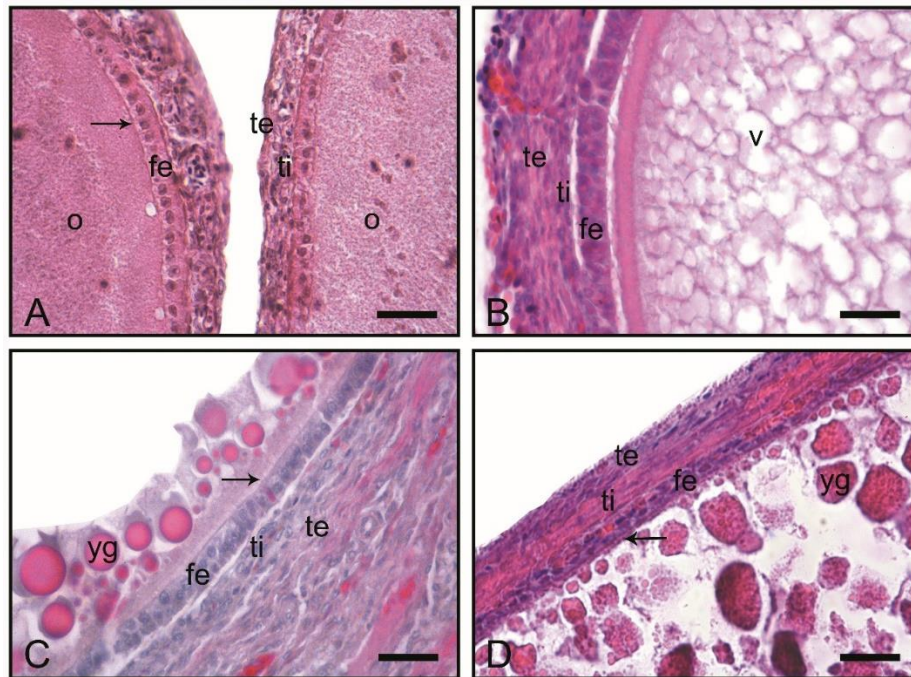
**Figura 7.** Morfología macroscópica del tracto reproductivo de hembras adultas reproductivas vitelogénicas de *Q. lugubris*. **A** tracto reproductivo completo. **B** esquematización del tracto. **C** ovario. **D** oviducto. *vf*: folículos vitelogénicos, *pf*: folículos pre-vitelogénicos, *povf*: folículos pre-ovulatorios, *if*: infundíbulo, *mg*: magnum, *it*: istmo, *ut*: útero, *vtr*: transición útero-vagina, *vg*: vagina. Escala: **A**, **B**: 10 mm; **C**: 5 mm; **D**: 30 mm.



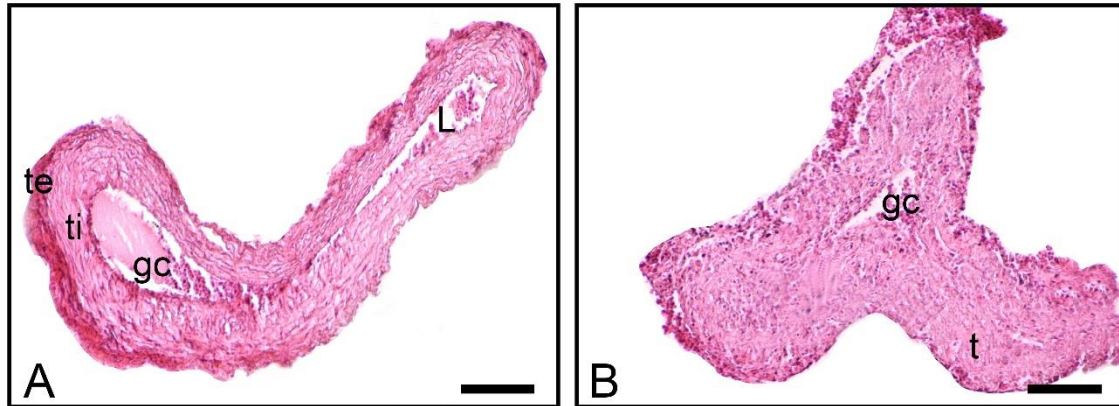
**Figura 8.** Morfología macroscópica del tracto reproductivo de hembras *Q. lugubris*. **A** ovario de hembra adulta en regresión. **B** oviducto de hembra adulta en regresión **C** ovario de hembra juvenil. **D** oviducto de hembra juvenil. *pf*: folículos pre-vitelogénicos, *pof*: folículos post-ovulatorios. Escala: **A**: 2 mm; **B**: 5 mm; **C**: 1 mm; **D**: 2 mm.



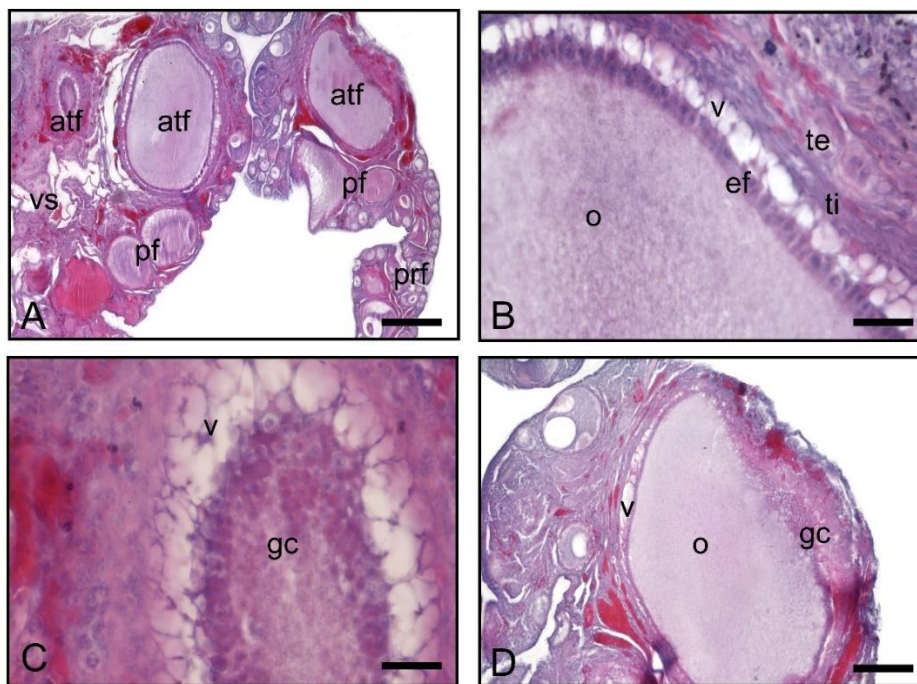
**Figura 9.** Morfología general del ovario de una hembra adulta reproductiva vitelogénica de *Q. lugubris* (teñido con H&E). **A** Corte de ovario. **B** Folículos primordiales. *pf*: folículos pre-vitelogénicos, *prf*: folículos primordiales, *pof*: folículos post-ovulatorios, *gl*: lecho germinal, *vs*: vasos sanguíneos, *Bb*: complejo de Blabiani, *fe*: epitelio folicular, *cr*: cromatina. Escala: **A**: 270  $\mu$ m; **B**: 30  $\mu$ m.



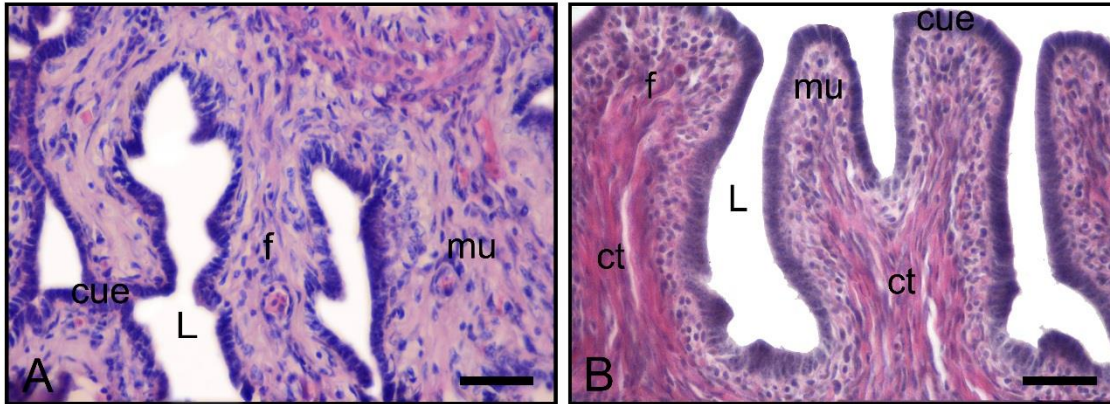
**Figura 10.** Folículos pre-vitelogénicos y vitelogénicos (teñido con H&E). **A** Folículo pre-vitelogénico temprano. **B** Folículo pre-vitelogénico tardío. **C** Folículo vitelogénico temprano. **D** Folículo vitelogénico tardío. *o*: ooplasma, *fe*: epitelio folicular, *ti*: teca interna, *te*: teca externa, *v*: vacuolas, *yg*: gránulos de yema, *flecha*: zona radiata. Escala: **A, B, C, D**: 30  $\mu$ m.



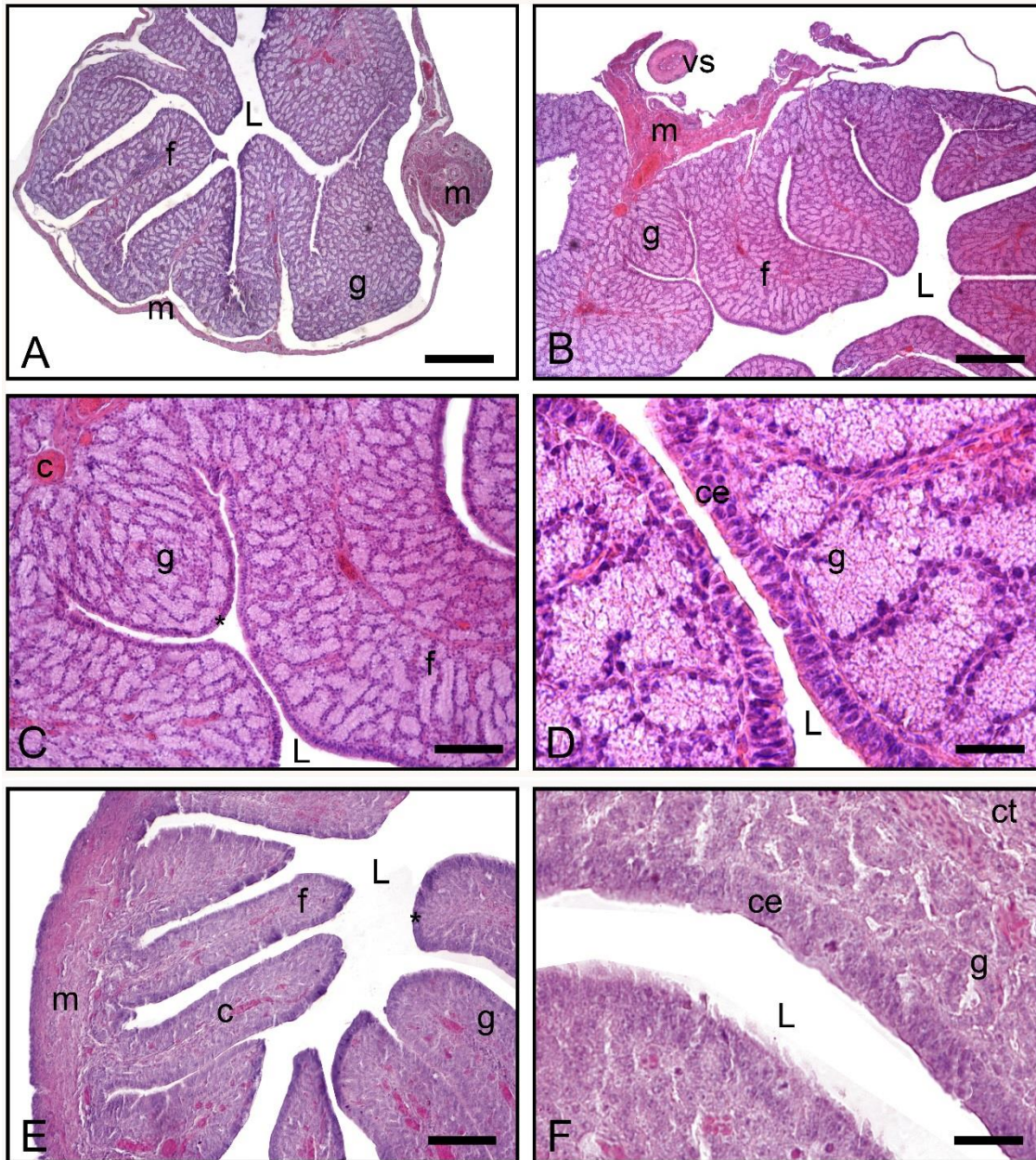
**Figura 11.** Folículos post-ovulatorios (teñido con H&E). **A** Folículo post-ovulatorio temprano. **B** Folículo post-ovulatorio tardío. *ti*: teca interna, *te*: teca externa, *t*: teca, *gc*: células de la granulosa, *L*: lumen. Escala: **A**, **B**: 130  $\mu$ m.



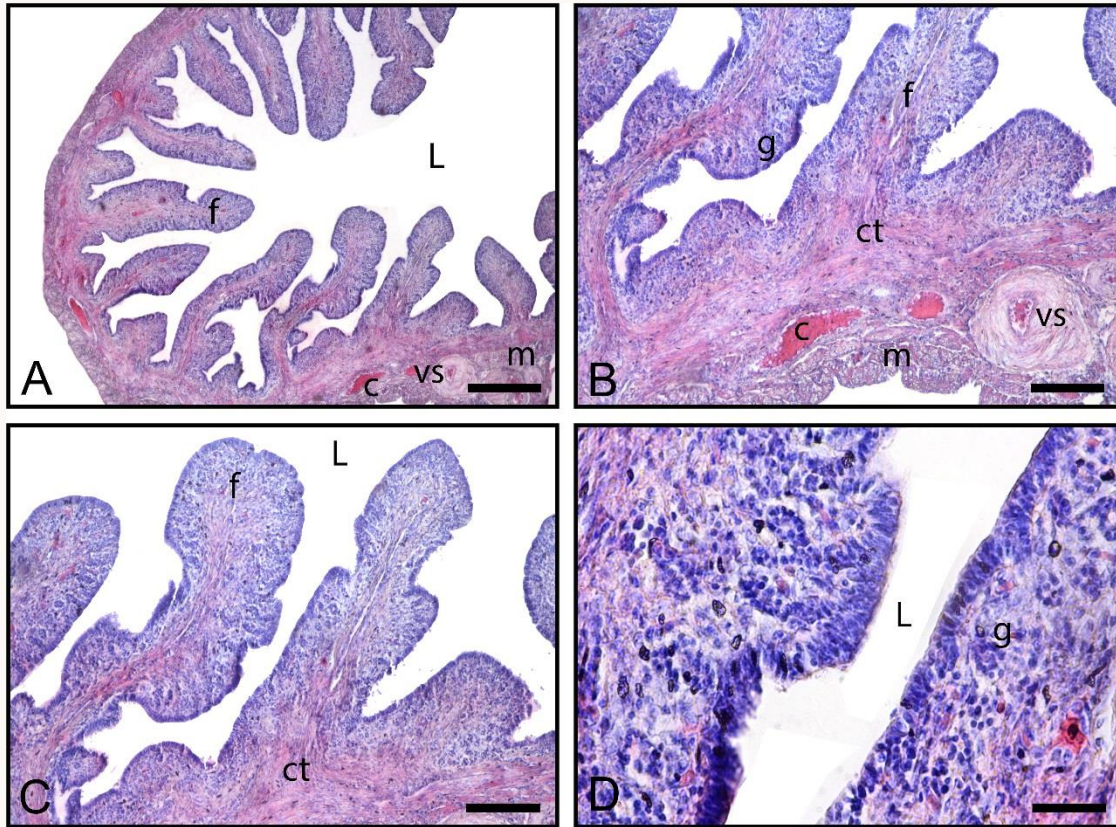
**Figura 12.** Morfología general de un ovario hembras reproductivas incubadoras y en hembras no reproductivas de *Q. lugubris* (teñido con H&E). **A** Corte de ovario. **B** Folículo en atresia vacuolar temprana. **C** Folículo en atresia vacuolar tardía. **D** Folículo en atresia con invasión de las células de la granulosa y las vacuolas. *pf*: folículos pre-vitelogénicos, *prf*: folículos primordiales, *atf*: folículos atrésicos, *vs*: vasos sanguíneos, *fe*: epitelio folicular, *v*: vacuolas, *gc*: células de la granulosa, *o*: ooplasma. Escala: **A**: 270  $\mu$ m; **B**: 30  $\mu$ m; **C**: 30  $\mu$ m; **D**: 130  $\mu$ m.



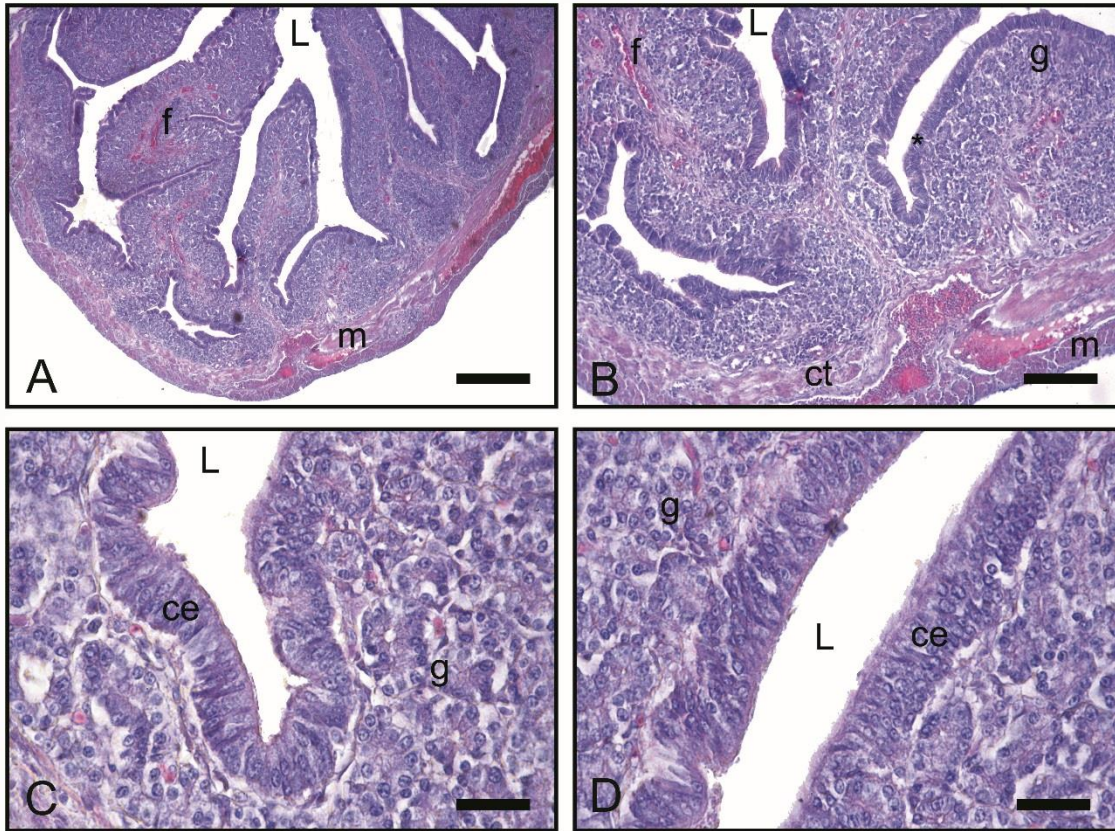
**Figura 13.** Corte trasversal de la zona más anterior del oviducto, el infundíbulo en hembras de *Q. lugubris* (teñido con H&E). **A** Infundíbulo de hembras reproductivas incubadoras y hembras no reproductivas. **B** Infundíbulo de hembra adulta reproductiva vitelogénica. *cue*: epitelio cuboidal, *L*: lumen, *f*: pliegue, *mu*: mucosa, *ct*: tejido conectivo. Escala: **A**, **B**: 30 µm.



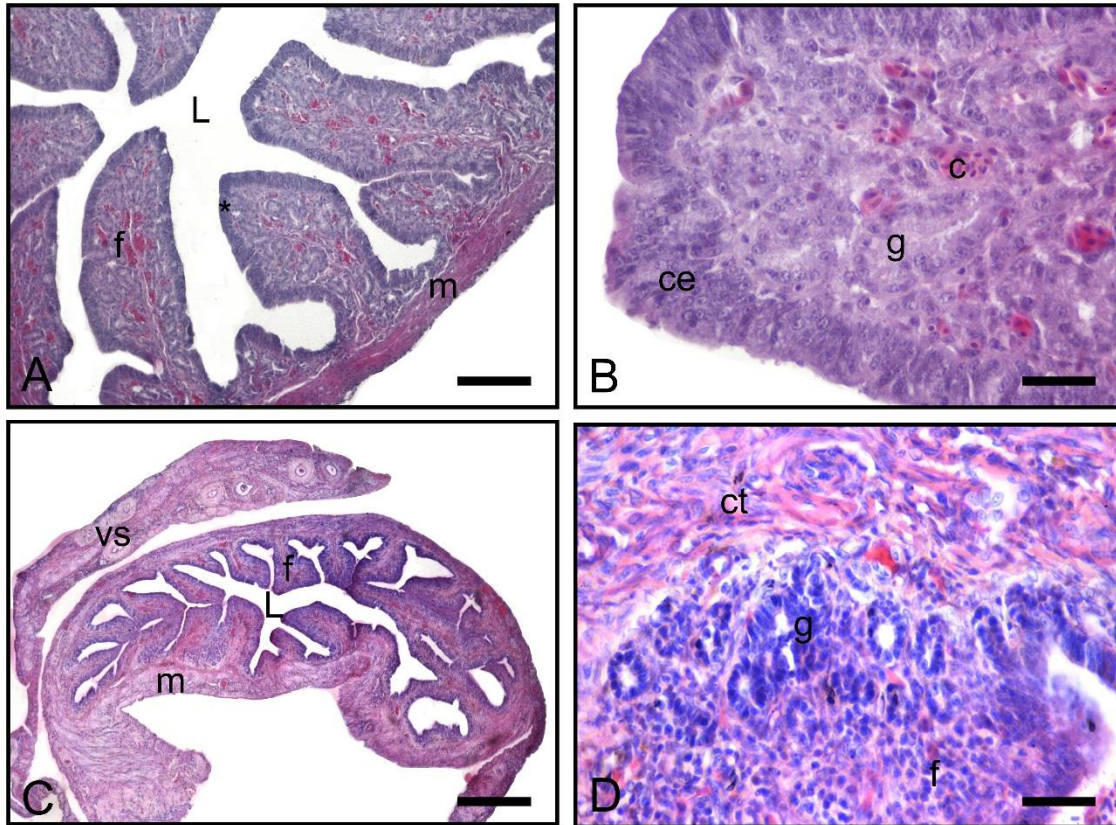
**Figura 14.** Corte transversal del oviducto en la zona del magnum en hembras adultas de *Q. lugubris* (teñido con H&E). **A, B** morfología general del magnum en hembras reproductivas vitelogénicas. **C** detalle de los pliegues del magnum en hembras reproductivas. **D** detalle de las glándulas magnaes en hembras reproductivas. **E** morfología general del magnum en hembras reproductivas incubadoras y en hembras no reproductivas. **F** detalle de las glándulas magnaes en hembras no reproductivas. *f*: pliegue, *m*: musculo, *g*: glándulas, *L*: lumen, *vs*: vasos sanguíneos, *c*: capilares, *ce*: epitelio columnar, *ct*: tejido conectivo, *\**: epitelio luminal. Escala: **A**: 270  $\mu\text{m}$ ; **B**: 270  $\mu\text{m}$ ; **C**: 130  $\mu\text{m}$ ; **D**: 30  $\mu\text{m}$ ; **E**: 130  $\mu\text{m}$ ; **F**: 30  $\mu\text{m}$ .



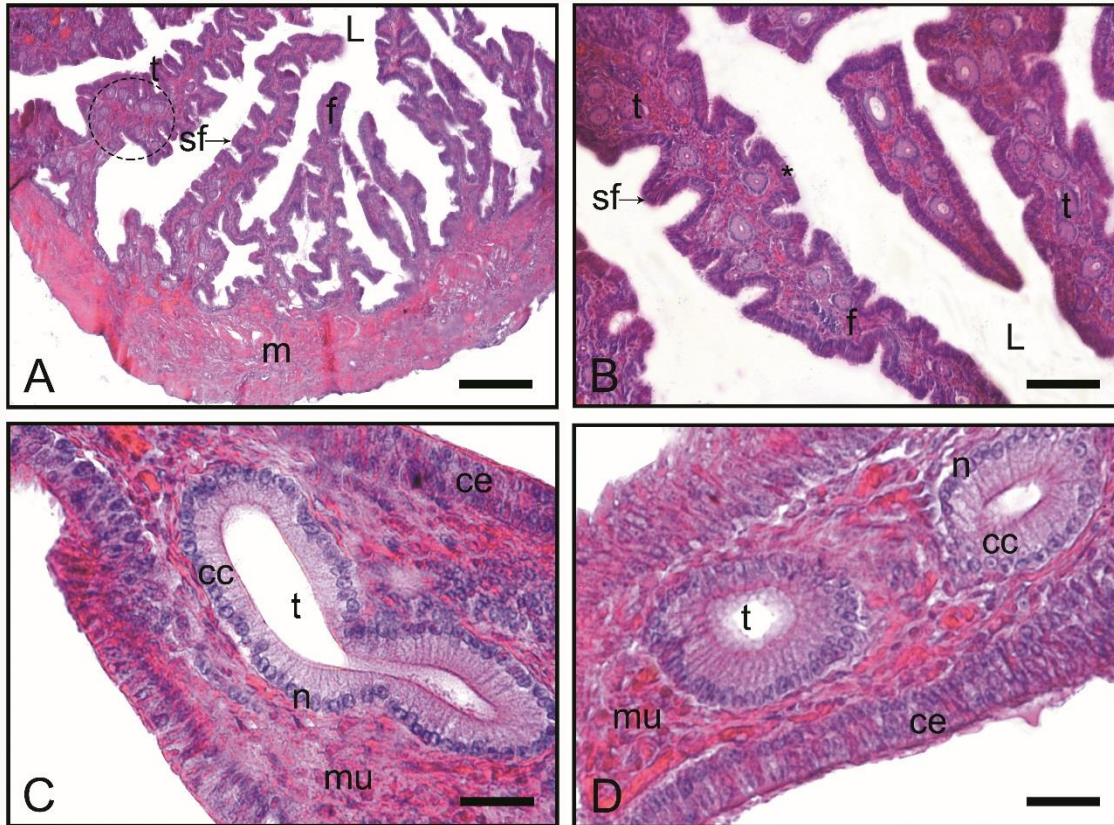
**Figura 15.** Corte trasversal del oviducto en la zona del istmo en hembras adultas de *Q. lugubris* (teñido con H&E). **A** morfología general del istmo. **B**, **C** detalles de los pliegues. **D** detalle de las glándulas. *f*: pliegue, *m*: musculo, *g*: glándulas, *L*: lumen, *c*: capilares, *vs*: vasos sanguíneos, *ct*: tejido conectivo, \*: epitelio luminal. Escala: **A**: 270  $\mu\text{m}$ ; **B**: 130  $\mu\text{m}$ ; **C**: 30  $\mu\text{m}$ ; **D**: 30  $\mu\text{m}$ .



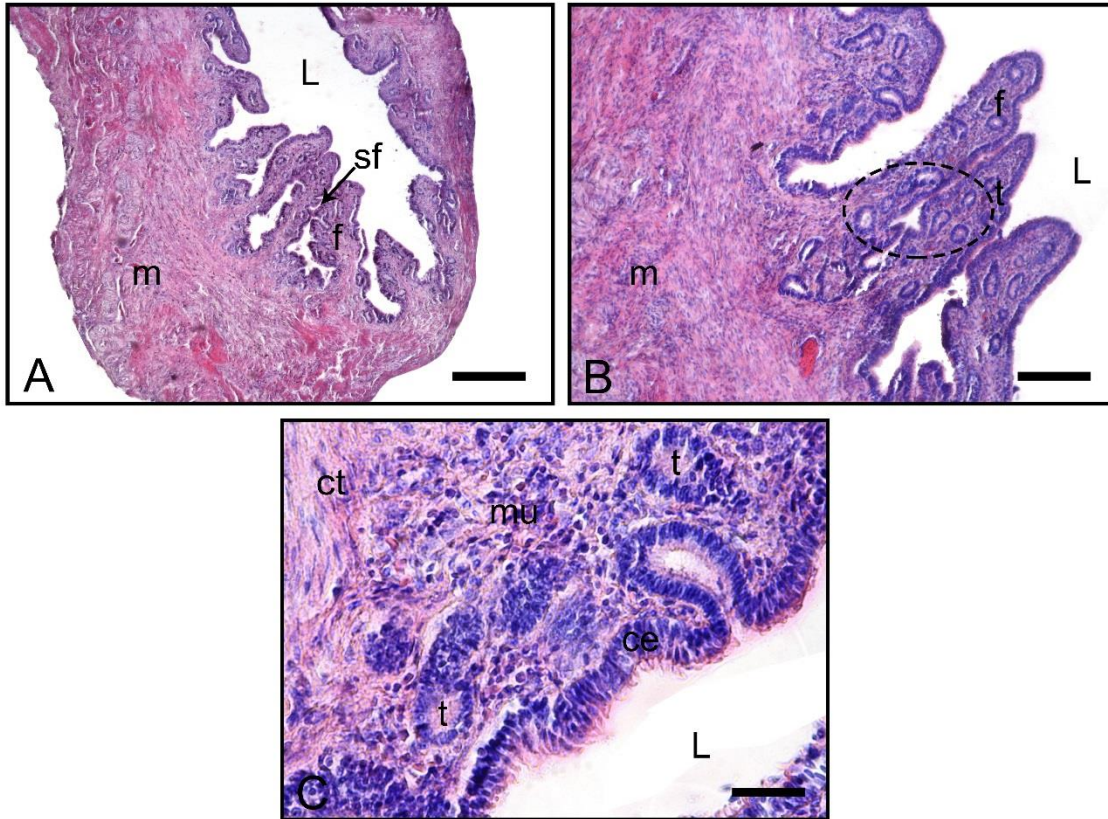
**Figura 16.** Corte trasversal del oviducto en la zona uterina en hembras adultas reproductivas vitelogénicas de *Q. lugubris* (teñido con H&E). **A** morfología general del útero. **B** detalles de los pliegues uterinos. **C, D** detalle de las glándulas uterinas. *f*: pliegue, *m*: musculo, *g*: glándulas, *L*: lumen, *ce*: epitelio columnar, *ct*: tejido conectivo, \*: epitelio luminal. Escala: **A**: 270  $\mu\text{m}$ ; **B**: 130  $\mu\text{m}$ ; **C**: 30  $\mu\text{m}$ ; **D**: 30  $\mu\text{m}$ .



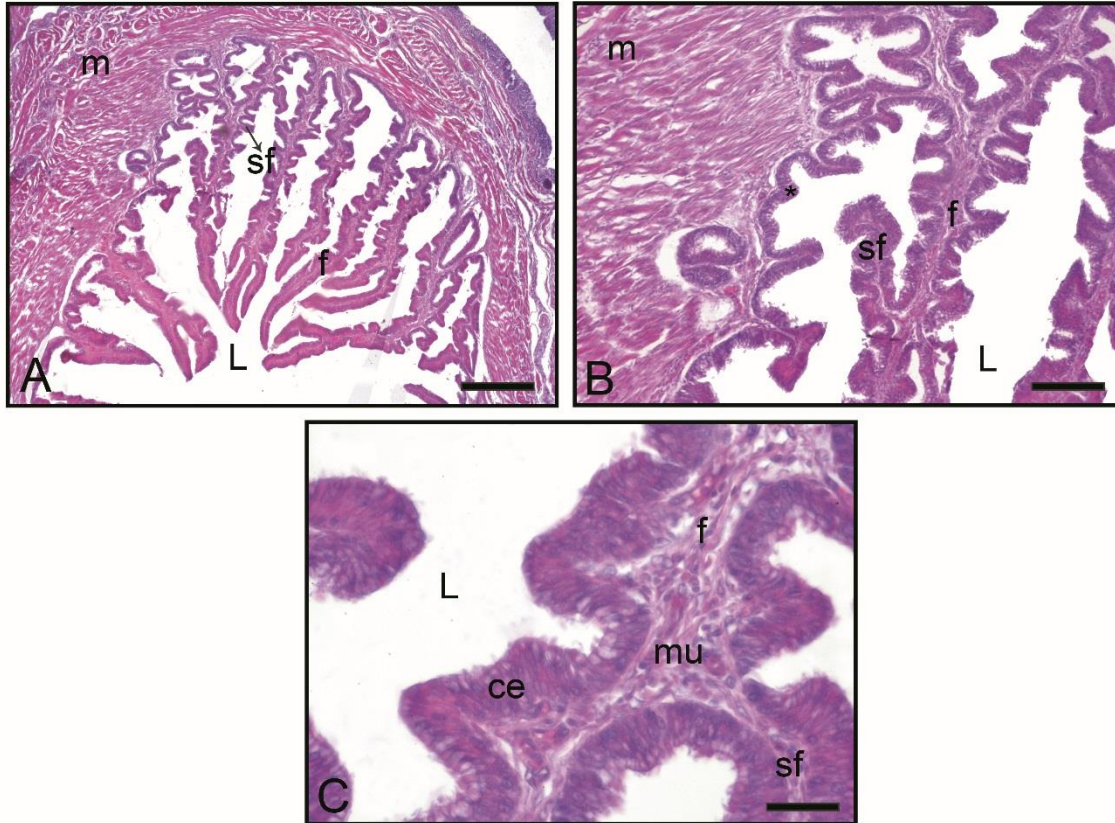
**Figura 17.** Corte trasversal del oviducto en la zona uterina en hembras reproductivas incubadoras y en hembras no reproductivas de *Q. lugubris* (teñido con H&E). **A** morfología general del útero. **B** detalles de las glándulas uterinas. **C** morfología general del útero en una zona más posterior **D** detalle de las glándulas uterinas. *f*: pliegue, *m*: musculo, *g*: glándulas, *L*: lumen, *ce*: epitelio columnar, *ct*: tejido conectivo, *vs*, vasos sanguíneos, *c*: capilares \*: epitelio luminal. Escala: **A**: 130  $\mu$ m; **B**: 30  $\mu$ m; **C**: 270  $\mu$ m; **D**: 30  $\mu$ m.



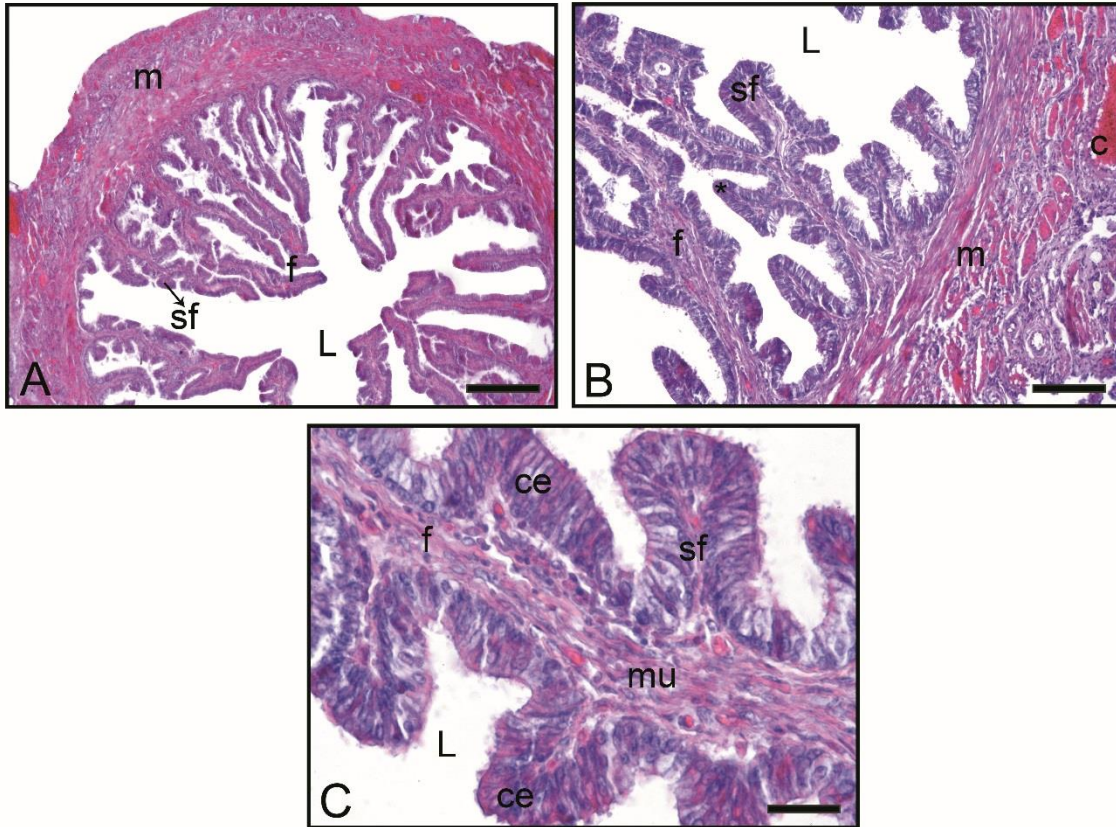
**Figura 18.** Corte transversal del oviducto en la transición útero vagina en hembras adultas reproductivas vitelogénicas (teñido con H&E). **A** morfología general de la transición útero vagina. **B** detalles de los pliegues primarios y secundarios. **C, D** detalle de la mucosa y de los túbulos. *f*: pliegue, *sf*: pliegues secundarios, *m*: musculo, *t*: túbulos, *L*: lumen, *ce*: epitelio columnar, *mu*: mucosa *cc*: células columnares, *n*: núcleo, \*: epitelio luminal. Escala: **A**: 270  $\mu$ m; **B**: 130  $\mu$ m; **C, D**: 30  $\mu$ m.



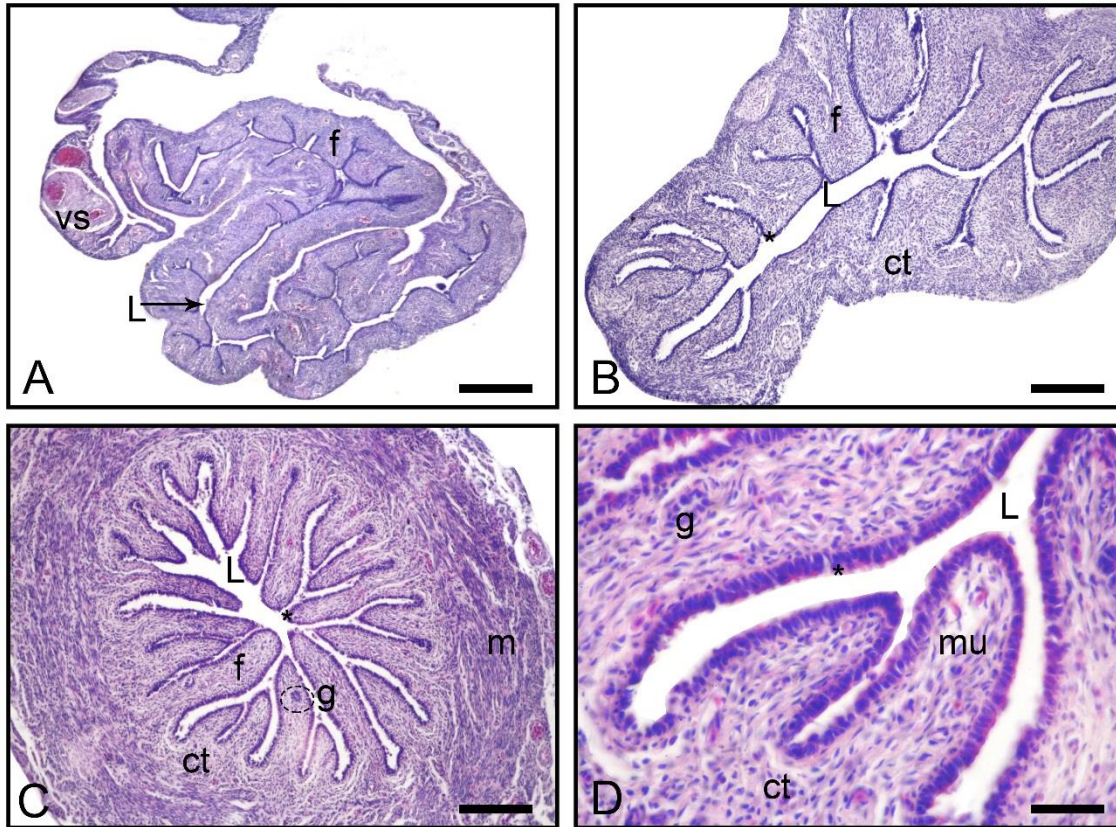
**Figura 19.** Corte transversal del oviducto en la transición útero vagina en hembras adultas reproductivas incubadoras y eh hembras no reproductivas (teñido con H&E). **A** morfología general de la transición útero vagina. **B** detalles de los pliegues primarios y secundarios. **C** detalle de la mucosa y de los túbulos. *f*: pliegue, *sf*: pliegues secundarios, *m*: músculo, *t*: túbulos, *L*: lumen, *ce*: epitelio columnar, *mu*: mucosa *ct*: tejido conectivo. Escala: **A**: 270  $\mu\text{m}$ ; **B**: 130  $\mu\text{m}$ ; **C**: 30  $\mu\text{m}$ .



**Figura 20.** Corte trasversal del oviducto en la zona vaginal de hembras adultas reproductivas vitelogénicas (teñido con H&E). **A** morfología general de la vagina. **B** detalles de los pliegues primarios y secundarios. **C** detalle de la mucosa y del epitelio luminal. *f*: pliegue, *sf*: pliegues secundarios, *m*: músculo, *L*: lumen, *ce*: epitelio columnar, *mu*: mucosa, \*: epitelio luminal  
Escala: **A**: 270  $\mu$ m; **B**: 130  $\mu$ m; **C**: 30  $\mu$ m.



**Figura 21.** Corte transversal del oviducto en la zona vaginal de hembras adultas reproductivas incubadoras y en hembras no reproductivas (teñido con H&E). **A** morfología general de la vagina. **B** detalles de los pliegues primarios y secundarios. **C** detalle de la mucosa y del epitelio luminal. *f*: pliegue, *sf*: pliegues secundarios, *m*: músculo, *L*: lumen, *ce*: epitelio columnar, *mu*: mucosa, \*: epitelio luminal. Escala: **A**: 270  $\mu\text{m}$ ; **B**: 130  $\mu\text{m}$ ; **C**: 30  $\mu\text{m}$ .



**Figura 22.** Corte trasversal del oviducto de hembras juveniles de *Q. lugubris* (teñido con H&E). **A** morfología general de la zona anterior del ducto. **B** detalle de los pliegues. **C** morfología general de la zona posterior del ducto. **D** detalle de los pliegues y la mucosa. *f*: pliegue, *m*: músculo, *L*: lumen, *ce*: epitelio columnar, *ct*: tejido conectivo, *g*: glándula, *mu*: mucosa, \*: epitelio luminal Escala: **A**: 270  $\mu\text{m}$ ; **B**, **C** 130  $\mu\text{m}$ ;  $\mu\text{m}$ ; **D**: 30  $\mu\text{m}$ .

Individuos estudiados en esta investigación; los números de colección aún no han sido asignados.

Localidad: Universidad Industrial de Santander (Campus principal, Bucaramanga, Santander)

FSL-001, FSL-002, FSL-003, FSL-004, FSL-005, FSL-006, FSL-007, FSL-008, FSL-009, FSL-010, FSL-011.

Localidad: Parqueadero Centro Comercial Cañaveral (Floridablanca, Santander)

FSL-012, FSL-013, FSL-014, FSL-015, FSL-016, FSL-017, FSL-018, FSL-019, FSL-020, FSL-021, FSL-022, FSL-023, FSL-024, FSL-025, FSL-026, FSL-027, FSL-028, FSL-029, FSL-030.