



**Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia**

Tese de doutorado

**ESTADO DE CONHECIMENTO E PADRÕES DE VARIAÇÃO
DE HISTÓRIA DE VIDA DE FLUVICOLINAE (TYRANNIDAE)
NO NOVO MUNDO**



Neander Marcel Heming

Orientador: Miguel Ângelo Marini

Brasília – DF

2012

**Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia**

**ESTADO DE CONHECIMENTO E PADRÕES DE VARIAÇÃO
DE HISTÓRIA DE VIDA DE FLUVICOLINAE (TYRANNIDAE)
NO NOVO MUNDO**

Neander Marcel Heming

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Orientador: Miguel Ângelo Marini

Brasília – DF

2012



Tese de Doutorado

NEANDER MARCEL HEMING

Título:

“Estado de conhecimento e padrões de variação de história de vida de
Fluvicolinae (Tyrannidae) no novo mundo”.

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Miguel Ângelo Marini
Presidente / Orientador
ZOO/UnB

Prof. Dr. Robert John Young
Membro Titular
PUC-Minas

Profa. Dra. Regina Helena Ferraz Macedo
Membro Titular
ZOO/UnB

Prof. Dr. Ricardo Bomfim Machado
Membro Titular
ZOO/UnB

Prof. Dr. Jader Soares Marinho Filho
Membro Titular
ZOO/UnB

Brasília, 07 de agosto de 2012.

Imagens da capa:

Esquerda – ninho de *Arundinicola leucocephala* retirado de:

Ihering, H. Von. 1900. Catálogo crítico-comparativo dos ninhos e ovos das aves do Brasil. Revista do Museu Paulista. 4: 191-300.

Direita – prancha IV ovos de Tyrannidae retirado de:

Oates, E. W. & S. G. Reid. 1903. Catalogue of the collection of birds' eggs in the British Museum (Natural history). Vol. 3. Printed by order of the Trustees. London, UK.

AGRADECIMENTOS

Agradeço acima de tudo à minha família. Meus pais, Sérgio e Silvedi, e irmãos, Heber, Sérgio Jr. e Vinicius, pela amizade, carinho, e por me incentivarem a alcançar meus objetivos.

Agradeço a Luane, pelo companheirismo e compreensão, sempre ao meu lado.

Ao orientador, Miguel Ângelo Marini, pela paciência, incentivo e direcionamento para buscar meu crescimento e independência profissional.

Ao co-orientador, Robert “Bob” E. Ricklefs, pela oportunidade de permanência em seu lab, conversas e sugestões ao projeto e manuscrito.

Ao Harold F. Greeney pelas sugestões no início do projeto e cooperação com a busca da literatura.

Aos amigos e colegas do Laboratório de Ecologia e Conservação de Aves do Cerrado na UnB pelo companheirismo, discussões de idéias, sugestões e correções nos manuscritos. Aprendi muito com todos!

Aos amigos e colegas do Bob Ricklefs' Lab e da University of Saint Louis - Missouri, pela hospitalidade e ajuda com o projeto.

Aos amigos e colegas do LaBIO pela enorme ajuda com mapas e GIS.

Ao Serviço de Biblioteca e Documentação MZUSP pela eficiência com a literatura.

Aos participantes do projeto colaborativo “Breeding Bird Papers”.

Ao Bruno Santos pelas sugestões sobre estatística.

Aos amigos e colegas da UnB pela convivência e companheirismo durante todo o Doutorado.

Ao “povo” da “comunidade rúcula” pela convivência, churrascos e bom chimarrão!

Aos membros da banca Robert J. Young (PUC-MG), Jader S.

Marinho-Filho (UnB), Ricardo B. Machado (UnB) e Regina H. F. Macedo (UnB) pelo aceite e contribuições.

Aos coordenadores do PPG em Ecologia durante meu período na UnB, John Du Vall Hay e Ivone R. Diniz, por todo apoio, especialmente com os trâmites de bolsa do Estágio Sanduíche.

À Fernanda, DPP, pela ajuda com os trâmites para a implantação da bolsa do Estágio Sanduíche.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelas bolsas de pesquisa e Estágio Sanduíche, sem as quais não seria possível o presente trabalho.

SUMÁRIO

ÍNDICE DE FIGURAS	V
ÍNDICE DE TABELAS	VII
PREFÁCIO	IX
RESUMO GERAL	1
INTRODUÇÃO GERAL	5
PARTE 1 - REVISÃO DE LITERATURA	8
CAPÍTULO 1	9
LACUNAS DE CONHECIMENTO DE BIOLOGIA REPRODUTIVA DE FLUVICOLINAE (TYRANNIDAE) NO NOVO MUNDO	9
RESUMO	9
PALAVRAS CHAVE	10
INTRODUÇÃO	11
MÉTODOS	13
COMPARAÇÕES E ANÁLISES ESTATÍSTICAS	14
RESULTADOS	15
DISCUSSÃO	23
PARTE 2 - ANÁLISES GEOGRÁFICAS E ECOLÓGICAS	30
CAPÍTULO 2	31
A TEORIA DE HISTÓRIA DE VIDA DESDE O PRINCÍPIO: TESTANDO AS HIPÓTESES PROPOSTAS POR LACK (1947) E ASHMOLE (1963), E O PARADIGMA DO HEMISFÉRIO NORTE APLICADO NO HEMISFÉRIO SUL DA AMÉRICA	31
RESUMO	31
PALAVRAS CHAVE	32
INTRODUÇÃO	33
MÉTODOS	37
PRESSUPOSTOS SOBRE EFEITOS ECOLÓGICOS E FILOGENÉTICOS	38
DETERMINANTES INTRÍNSECOS	38
DETERMINANTES EXTRÍNSECOS	40

ANÁLISES ESTATÍSTICAS	41
RESULTADOS	46
DURAÇÃO DO DIA VS. SAZONALIDADE DE RECURSOS	46
HEMISFÉRIO NORTE VS. HEMISFÉRIO SUL	48
DISCUSSÃO	54
DURAÇÃO DO DIA VS. SAZONALIDADE DE RECURSOS	55
HEMISFÉRIO NORTE VS. HEMISFÉRIO SUL	56
CONCLUSÕES	60
<u>CAPÍTULO 3</u>	62
<u>CORRELAÇÕES ECOLÓGICAS E AUMENTO NO VOLUME DE OVOS DE FLUVICOLINAE (TYRANNIDAE) EM DIREÇÃO AO SUL DO NOVO MUNDO</u>	62
RESUMO	62
PALAVRAS CHAVE	63
INTRODUÇÃO	64
MÉTODOS	67
PRESSUPOSTOS SOBRE EFEITOS ECOLÓGICOS E FILOGENÉTICOS	68
ANÁLISES ESTATÍSTICAS	68
RESULTADOS	69
ANÁLISE GEOGRÁFICA	69
ANÁLISE ECOLÓGICA	73
DISCUSSÃO	75
ANÁLISE GEOGRÁFICA	75
ANÁLISE ECOLÓGICA	76
CONCLUSÕES	78
<u>CONSIDERAÇÕES FINAIS</u>	80
<u>REFERÊNCIAS</u>	84
<u>ANEXOS</u>	96
ANEXO I - RESUMO DE DADOS POR PAÍS	96
ANEXO II - RESUMO DE DADOS POR ESPÉCIE	98
ANEXO III - REFERÊNCIAS COM DADOS DE FLUVICOLINAE	103

Índice de Figuras

Capítulo 1

- Figura 1. Número de publicações encontradas com informações de biologia reprodutiva de Fluvicolinae, para cada período de 18 anos. _____ 16*
- Figura 2. Quantidade de referências por país com informações sobre biologia reprodutiva de Fluvicolinae. _____ 17*
- Figura 3. Registros de tamanho de ninhada, medidas de ovos, massa de ovos, e períodos de incubação e de ninhego de Fluvicolinae encontrados na literatura para os 10 países mais bem amostrados. _____ 18*
- Figura 4. Número de registros de tamanho de ninhada, medidas de ovos, massa de ovos, períodos de incubação e de ninhego de Fluvicolinae encontrados na revisão de literatura. _____ 20*
- Figura 5. Número de registros de tamanho de ninhada, medidas de ovos, massa de ovos, períodos de incubação e de ninhego encontrados na revisão de literatura, das 20 espécies de Fluvicolinae mais bem amostradas para tamanho de ninhada. _____ 21*
- Figura 6. Quantidade de espécies de Fluvicolinae que não possuem ou não encontramos registros de tamanho de ninhada, medidas de ovos, massa dos ovos, períodos de incubação e de ninhego na revisão de literatura. _____ 22*

Capítulo 2

- Figura 1. Limites das regiões biogeográficas utilizados em nossas análises. Hemisfério norte compreendendo o norte o Istmo do Panamá e as Antilhas Ocidentais e o hemisfério sul compreendendo o sul do Istmo do Panamá, América do Sul, Galápagos e Malvinas. _____ 45*
- Figura 2. Resultados da regressão parcial mostrando a quantidade de variação explicada pela duração do dia, sazonalidade, compartilhada (explicada por ambas as variáveis) e variação nos tamanhos de ninhada de Fluvicolinae no Novo Mundo não explicada pelas variáveis. _____ 48*
- Figura 3. Valores do I de Moran dos valores observados (●), previstos (▲) e residuais (X) para cada classe de distância (km) da análise de autocorrelação espacial dos tamanhos de ninhada de Fluvicolinae nos hemisférios norte e sul do Novo Mundo. _____ 50*
- Figura 4. Valores de tamanhos de ninhada observados (a), previstos (b) e residuais (c) da análise dos tamanhos de ninhada de Fluvicolinae nos hemisférios norte e sul do Novo Mundo, estimados com o Método dos Mínimos*

<i>Quadrados.</i> _____	51
<i>Figura 5. Tamanhos de ninhada ($\bar{X} \pm SE$) em relação ao comportamento migratório de Fluvicolinae nos hemisférios norte e sul do Novo Mundo, estimados com o Método dos Mínimos Quadrados.</i> _____	52
<i>Figura 6. Tamanhos de ninhada ($\bar{X} \pm SE$) em relação ao tipo de ninho de Fluvicolinae nos hemisférios norte e sul do Novo Mundo, estimados com o Método dos Mínimos Quadrados.</i> _____	53
Capítulo 3	
<i>Figura 1. Valores observados (a), resíduos da massa corporal (b) e resíduos do GLM (c) do volume de ovos de Fluvicolinae no Novo Mundo.</i> _____	72

Índice de Tabelas

Capítulo 1

Tabela 1. Resultados do Modelo Linear Generalizado (GLM) do número de publicações com dados de reprodução de Fluvicolinae em relação ao número de instituições de ensino superior (IES), riqueza de Fluvicolinae, riqueza total de espécies e área total de cada país. Valores significativos em negrito. _____ 19

Tabela 2. ANOVA mostrando o tamanho dos efeitos dos preditores do Modelo Linear Generalizado do número publicações por país contendo informações sobre reprodução de Fluvicolinae em relação aos preditores: número de instituições de ensino superior (IES), riqueza de Fluvicolinae, riqueza total de espécies e área do país. _____ 19

Tabela 3. Resultados do Modelo Linear Generalizado (GLM) do número de registros de tamanho de ninhada das espécies de Fluvicolinae em relação ao tamanho da área reprodutiva, abundância relativa e do potencial de cada espécie ser amostrada. Valores significativos em negrito. _____ 23

Tabela 4. ANOVA mostrando o tamanho dos efeitos dos preditores do Modelo Linear Generalizado do registros de tamanho de ninhada das espécies de Fluvicolinae em relação ao tamanho da área reprodutiva, abundância relativa e do potencial de cada espécie ser amostrada. _____ 23

Capítulo 2

Tabela 1. Resultados da análise de autocorrelação espacial, mostrando as classes de distância, distância (km), valor do I de Moran, erro padrão e significância do I de Moran de cada classe de distância dos tamanhos de ninhada de Fluvicolinae no Novo Mundo. _____ 47

Tabela 2. Resultado do Método dos Mínimos Quadrados mostrando a quantidade de variação explicada (R^2), tamanho médio de ninhada e o número de observações de tamanhos de ninhada de Fluvicolinae nos hemisférios norte e sul do Novo Mundo. _____ 49

Tabela 3. Resultado do Método dos Mínimos Quadrados mostrando o número de graus de liberdade (GL), a estatística F (F ratio) e a probabilidade (valor de P) dos preditores: massa corporal da espécie, comportamento migratório, tipo de ninho, amplitude latitudinal de reprodução do gênero (ALR) e do componente de duração do dia e sazonalidade (DDS) da análise dos tamanhos de ninhada de Fluvicolinae nos hemisférios norte e sul do Novo Mundo. _____ 49

Tabela 4. Coeficiente, erro padrão e a probabilidade (valor de P) dos preditores:

massa corporal da espécie, comportamento migratório (CM), tipo de ninho (Ninho), amplitude latitudinal de reprodução do gênero (ALR) e do componente de duração do dia e sazonalidade (DDS) da análise (Método dos Mínimos Quadrados) dos tamanhos de ninhada de Fluvicolinae nos hemisférios norte e sul do Novo Mundo. _____ 54

Capítulo 3

Tabela 1. Número de registros, valores mínimos, médios, desvio padrão (DP) e máximos do volume de ovos, massa corporal, tamanho médio de ninhada e amplitude latitudinal de reprodução (ALR) das espécies de Fluvicolinae no Novo Mundo. _____ 70

Tabela 2. Resultados da análise de autocorrelação espacial, com as classes de distância, distância (km), valor do I de Moran de cada classe de distância do volume de ovos, dos resíduos do tamanho dos ovos e da massa corporal e dos resíduos do GLM com todos os preditores ecológicos de Fluvicolinae no Novo Mundo. Valores significativos em negrito. _____ 71

Tabela 3. Resultados mostrando o coeficiente, erro padrão e a probabilidade (valor de P) do GLM testando a relação entre o volume de ovos de Fluvicolinae no Novo Mundo em relação aos preditores: massa corporal da espécie, comportamento migratório (CM), tipo de ninho (Ninho) e amplitude latitudinal de reprodução do gênero (ALR). _____ 73

Tabela 4. Resultado do teste de efeitos (ANOVA) mostrando os graus de liberdade (GL), variância, variância explicada do modelo geral (%), variância explicada dos resíduos do volume de ovos e tamanho corporal (%), graus de liberdade restantes (GL Resid.) e variância residual do GLM testando a relação entre o volume de ovos de Fluvicolinae no Novo Mundo em relação aos preditores: massa corporal da espécie, comportamento migratório, tipo de ninho e amplitude latitudinal de reprodução do gênero (ALR). _____ 74

Prefácio

Durante a discussão do projeto de qualificação em meados de 2009, o Miguel e eu discutíamos padrões reprodutivos de aves. Eu vinha de um mestrado com anfíbios e no doutorado tinha ido a campo durante apenas uma estação reprodutiva de aves na ESECAE. Meu conhecimento sobre aves era limitado e estudava referências mais gerais como 'Behavioral Ecology of Tropical Birds' (Stutchbury & Morton 2001) e 'Evolutionary Ecology of Birds' (Bennett & Owens 2002). Com essa experiência inicial e tentando definir um projeto para ser executado na ESECAE, eu comparava o que observara em campo e o que conversara com colegas de laboratório a respeito do que havia lido na literatura. Não demorou muito para perceber que existiam generalizações demasiadas para toda a região Neotropical baseadas aparentemente em poucos dados de campo.

Só como exemplo, dentre as generalizações, a afirmação de que não há sazonalidade na região Neotropical, ou que a região é pouco sazonal, talvez seja a mais disseminada na literatura. Essa generalização traz implicações importantes para os padrões de tamanho de ninhada já que, de modo simplificado, duas das principais hipóteses para explicar a variação latitudinal no tamanho de ninhada estão relacionadas com a disponibilidade de alimento durante a estação reprodutiva (por meio de diferentes mecanismos). Obviamente, a região Neártica é muito mais sazonal, principalmente em termos de temperatura. Entretanto, a região Neotropical apresenta diversos padrões climáticos que podem apresentar sazonalidade de temperatura (embora menor do que a existente na região Neártica) ou pluviosidade. Além disso, não sabemos (ou há amostragens pontuais) que relação a pluviosidade pode ter com os recursos alimentares. A principal crítica é que simplificações demasiadas certamente limitam a geração e teste de hipóteses e, conseqüentemente, o entendimento sobre padrões gerais de estratégias de história de vida.

Assim que percebi essas inconsistências, comentei com o Miguel. Ele rapidamente se empolgou, pois sabia do quadro de conhecimento que há na literatura internacional sobre a região Neotropical. Uma análise

preliminar citada em alguns livros também havia revelado o baixo número de citações dos trabalhos latinos (principalmente em relação às línguas) mostrando que “lá fora” pouco se conhecia sobre a literatura Neotropical. Resolvemos fazer um projeto em que se revisasse a literatura "cinza" em português e em espanhol e que testasse alguns dos padrões de história de vida na América Austral e Neotropical. Com o projeto inicial pretendíamos revisar a literatura de reprodução pertencente a todas as aves da América do Sul. Essa idéia interessante, mas pretenciosa, foi lapidada com o passar do tempo e deu origem aos capítulos que se seguem.

Oxalá consigam as seguintes paginas seu intento principal,
—derramar gosto pela natureza animada !

Rio de Janeiro. Anno bom de 1893.

DR. EMILIO AUGUSTO GÖLDI.

Resumo Geral

A biologia reprodutiva das aves tem um papel fundamental no desenvolvimento da teoria de história de vida. As estratégias de história de vida das aves da região Neotropical diferem notavelmente de seus correspondentes da região Neártica. A América Austral e Neotropical (AAN) possui mais de 30% de toda a diversidade de aves mas a falta de estudos detalhados sobre a biologia das espécies dificulta o teste de hipóteses. Por meio de uma extensa revisão de literatura buscamos registros de tamanho de ninhada, medidas de ovos, massa de ovos e períodos de incubação e de ninhego de todas as espécies de Fluvicolinae. Esta é a segunda maior subfamília dentre os tiranídeos, com 132 espécies. A subfamília Fluvicolinae possui a distribuição mais ampla dentre todos os tiranídeos, ocorrendo desde o extremo sul da América do Sul até o extremo norte da América do Norte além de outras características que fazem desta subfamília um grupo ideal para comparações geográficas e ecológicas.

No primeiro capítulo testamos se a quantidade de informação existente é explicada por características dos países e das espécies. Procuramos dados reprodutivos de Fluvicolinae em cerca de 2500 publicações, sendo que 302 publicações, desde 1838 até 2012, continham dados desta subfamília. A quantidade de publicações por país foi positivamente relacionada com o número de universidades, riqueza de espécies de Fluvicolinae e área de cada país e negativamente relacionada com a riqueza total de espécies de cada país. As publicações continham registros de 4751 tamanhos de ninhada, 3952 medidas de ovos, 1152 massas de ovos, 349 períodos de incubação e 285 períodos de ninhego em todo o Novo Mundo. A quantidade de registros de tamanho de ninhada das espécies foi positivamente relacionada com o potencial de amostragem das espécies (porcentagem da área total de distribuição da espécie em cada país multiplicada pelo número de instituições de ensino superior existente no país) e o tamanho da área reprodutiva. Soluções para que se consiga reverter este quadro estão no aumento do número de

instituições acadêmicas ao longo da AAN, estabelecimento e melhora de redes de cooperação e pesquisa internacionais e da distribuição de recursos para a educação de forma mais uniforme em todas as regiões.

Nos dois capítulos seguintes testamos hipóteses relacionadas com os padrões geográficos de número e volume de ovos. A observação de que as ninhadas aumentam com a latitude levou à formulação de hipóteses relacionando o padrão com a disponibilidade de alimento e a predação de ninhos. Entretanto, a variação latitudinal no tamanho de ninhada ainda é uma questão não resolvida por três razões principais. Primeiro, após o surgimento da hipótese de sazonalidade a hipótese da duração do dia raramente foi testada e a limitação de alimento por meio da densidade populacional foi amplamente aceita como o mecanismo para a variação no tamanho de ninhada. Segundo, embora a limitação de alimento seja amplamente aceita como o maior determinante de tamanho de ninhada, a evidência é basicamente baseada em populações locais. Terceiro, muitos dos padrões de história de vida são baseados no conhecimento biológico do hemisfério norte, que possui menos de 25% de toda a biodiversidade de aves do planeta. Desse modo, analisamos o tamanho de ninhada de Fluvicolinae em ampla escala geográfica com os objetivos de: (1) testar as hipóteses de Lack (1947) e Ashmole (1963) lado a lado, e (2) comparar os hemisférios sul e norte das Américas para testar quais fatores influenciam o tamanho de ninhada ao longo de cada um dos hemisférios.

A hipótese de duração do dia e sazonalidade (DDS) explicou 28% da variação total no tamanho de ninhada e ambas as variáveis foram significativas ($p < 0,05$). De acordo com a regressão parcial a variação explicada compartilhada pelas duas variáveis foi de 17%. A duração do dia explicou 25% no total e 8% sozinha de toda a variação no tamanho de ninhada. A sazonalidade explicou 20% no total e 3% sozinha de toda a variação no tamanho de ninhada. O modelo com as variáveis ecológicas e ambientais explicou 44% da variação total no hemisfério norte e apenas 17% no hemisfério sul. Além disso o tamanho de ninhada teve um aumento menos pronunciado no hemisfério sul do que no hemisfério norte. É notável que o mecanismo de duração do dia proposto por Lack (1947)

não tenha sido investigado pela maior parte dos pesquisadores. Além disso, a grande quantidade de variação não explicada no hemisfério sul da América reforça a visão de que os mecanismos precisam ser revisitados para melhorar nossa compreensão sobre como as estratégias de histórias de vida são moldadas. O fato de as aves dos dois hemisférios estarem sujeitas a condições ambientais antagônicas, com a relação latitude e tamanhos de ninhada ser menor no hemisfério sul em relação ao hemisfério norte, é uma grande oportunidade para compreender melhor as estratégias de história de vida.

No terceiro capítulo analisamos a variação no volume de ovos, pois o tamanho de postura da maioria das espécies de aves varia muito pouco ao longo de toda a América Austral e Neotropical (AAN). Sabendo-se que vários fatores podem estar relacionado com o volume dos ovos das aves, a investigação deste parâmetro reprodutivo é uma alternativa interessante para se entender as estratégias de história de vida destes organismos. Neste capítulo avaliamos a variação geográfica no volume de ovos de Fluvicolinae e testamos as hipóteses de relacionadas com variáveis ecológicas.

Obtivemos 762 registros dos quais 437 foram geo-referenciados, pertencentes a 86 espécies e 31 gêneros das 132 espécies e 38 gêneros de Fluvicolinae. O volume dos ovos tendeu a aumentar em direção ao sul da América do Sul e o padrão foi mantido após controlar pela massa corporal. O modelo explicou 87,4% de toda a variação no volume dos ovos, sendo que o tamanho corporal explicou 83,9% da variação no volume dos ovos. Dos 16,1% da variação residual no volume de ovos (não explicados pela massa corporal), 21,7% (3,5% do total) foram explicados pelos preditores ecológicos utilizados na análise e 78,3% (12,6% do total) não foram explicados. A tendência de aumento no volume de ovos em direção ao sul da América do Sul é um padrão bastante interessante. O número de ovos por ninhada tende a aumentar em direção ao norte do hemisfério norte e este padrão tem sido amplamente discutido. No entanto, este padrão não se repete no hemisfério sul, o que tem chamado a atenção dos pesquisadores. Portanto, considerando-se o tamanho de ninhada menos variável nos passeriformes da América Austral e

Neotropical em relação aos da região Boreal, o tamanho dos ovos pode explicar outra fração das estratégias de história de vida no hemisfério sul. Levando em conta a baixa quantidade de variação explicada pelos preditores utilizados neste estudo, a coleta de informações sobre períodos de desenvolvimento poderá ajudar a responder algumas das questões sobre as estratégias de história de vida das aves da América Austral e Neotropical.

Portanto, para promover o desenvolvimento da ornitologia da América Austral e Neotropical, os pesquisadores desta região tem um grande número de parâmetros de história de vida de várias espécies para documentar. Além disso, se os parâmetros forem colocados dentro do contexto teórico, além de contribuir para o desenvolvimento da ornitologia Neotropical, os pesquisadores na AAN tem uma oportunidade única de promover o avanço da teoria de história de vida.

Introdução Geral

O estudo do balanço entre demandas energeticamente conflitantes nos organismos é conhecido como “teoria das táticas de história de vida” ou simplesmente “história de vida” (Stearns 1976, Bennett & Owens 2002). A história de vida das aves é constituída por um ciclo de vida básico composto por características tais como: tamanho de ninhada, número de ninhos por ano, tipo de ninho, modo de desenvolvimento, período de incubação e de ninhego, sobrevivência e longevidade (Lack 1968, Cody 1971, Hussell 1972, Ricklefs 2000a).

A variação no ciclo de vida existente entre espécies está relacionada à aptidão conferida pelas diferentes “estratégias de história de vida” e seu estudo em um cenário ecológico produz hipóteses relativas a mudanças evolutivas (Stearns 1976, 2000). As questões básicas da teoria de história de vida foram estabelecidas durante a década de 40 com a publicação de três artigos na revista *Ibis* (Ricklefs 2000b). Moreau (1944) estabeleceu cientificamente que os tamanhos de ninhada são maiores nas zonas temperadas do que nos trópicos; Lack (1947) sugeriu que maiores tamanhos de ninhada em latitudes mais altas, em relação às latitudes menores, devia-se ao maior número de horas disponível para os pais alimentarem os filhotes durante o período reprodutivo; e Skutch (1949) sugeriu que o tamanho da ninhada das aves nos trópicos seria limitado pelas altas taxas de predação de ninhos.

Em meados da década de 60, a influência de Lack era tão forte a ponto de obscurecer os pontos de vista de Moreau e Skutch (Ricklefs 2000b). Desde então, grande parte dos estudos têm focado na limitação de alimento, como determinante do tamanho da ninhada. Por volta dos anos 90 chegou-se ao consenso de que histórias de vida são moldadas pela interação de fatores extrínsecos e intrínsecos (Stearns 2000). Sendo que fatores extrínsecos representam as influências ambientais na sobrevivência e reprodução e fatores intrínsecos são *trade-offs* entre parâmetros de história de vida e restrições linhagem-específicas na expressão da variação genética dos organismos (Stearns 2000).

Apesar da visão abrangente, existem inconsistências na construção da teoria clássica de história de vida. Martin (2004) argumenta que a permanência excessiva em três focos históricos (1 - evolução do tamanho de ninhada, 2 - limitação de alimento, e 3 - sistemas temperados no hemisfério norte) tem atrasado o progresso da teoria de história de vida.

Nesta tese buscamos diminuir, ao menos em parte, as inconsistências existentes na construção da teoria de história de vida. Para isso, fizemos uma extensa revisão de literatura sobre reprodução de Fluvicolinae (Tyrannidae) ao longo de todo o continente Americano (Novo Mundo). Tyrannidae é uma das maiores e mais diversificadas famílias dentre os passeriformes do planeta, está distribuída ao longo do Novo Mundo (Fitzpatrick 2004) e possui 417 espécies (Renssen *et al.* 2012). Fluvicolinae é a segunda maior subfamília dentre os tiranídeos, com 132 espécies (Renssen *et al.* 2012). Esta subfamília possui a distribuição mais ampla dentre todos os tiranídeos, ocorrendo desde o extremo sul da América do Sul até o extremo norte da América do Norte (Fitzpatrick 2004, Ohlson *et al.* 2008). Esta subfamília possui espécies com distribuições desde restritas a amplas, e abundância que varia de raras a comuns (Stotz *et al.* 1996), e habitam áreas húmidas e/ou abertas, além de florestas (Fitzpatrick 2004). Este grupo tem biologia relativamente bem descrita e exhibe ampla diversidade de parâmetros de história de vida, com variados tipos de ninhos (abertos, fechados e em cavidades), comportamentos migratórios (espécies residentes, migrantes de curta, média e longa distância) e tamanhos de ninhada que variam de 2 a 7 ovos (Fitzpatrick 2004). Todas estas características fazem de Fluvicolinae um grupo ideal para comparações geográficas e ecológicas.

Após a compilação dos dados sobre parâmetros reprodutivos de Fluvicolinae quantificamos, no Capítulo 1, as informações por país, espécie e parâmetro reprodutivo (tamanho de ninhada, medidas e peso de ovos, período de incubação e de ninhego). No Capítulo 2, testamos o padrão latitudinal de tamanho de ninhada nos dois hemisférios do Novo Mundo em relação às variáveis climáticas (duração do dia e sazonalidade) e ecológicas (tipo de ninho, comportamento migratório, massa corporal e amplitude latitudinal de distribuição) das espécies. Por fim, no Capítulo 3,

testamos o padrão latitudinal de volume de ovos em relação às mesmas variáveis ambientais e ecológicas do capítulo anterior. O volume de ovos é uma variável que tem recebido mais atenção nos últimos anos em virtude da falta de explicações para o padrão de tamanho de ninhada no hemisfério sul. Ao final de cada um dos capítulos discutimos os resultados, assim como suas implicações e damos sugestões para futuros estudos e abordagens.

Parte 1 – Revisão de Literatura

“... Uma das mais bellas aspirações seria transportar para aqui o mais possível daquelle aroma que rescende do mundo animal no estado de liberdade, em seu meio verdadeiro, in loco. Quem, como eu, passou annos a fio, de espingarda ao hombro, de madrugada e noite fechada, por serras e varzeas, por descampados e mattas, ao calor e ao frio, suado, ás dentadas dos mosquitos, aos espinhos, de roupas rasgadas e mãos sangrando, alegre e diligente para auscultar as pulsações do mundo de organismos ...”

Emilio Augusto Goeldi

Capítulo 1

Lacunas de Conhecimento de Biologia Reprodutiva de Fluvicolinae (Tyrannidae) no Novo Mundo¹

Resumo

A biologia reprodutiva das aves tem um papel fundamental no desenvolvimento da teoria de história de vida. As estratégias de história de vida das aves da região Neotropical diferem notavelmente de seus correspondentes da região Neártica. A América Austral e Neotropical (AAN) possui mais de 30% de toda a diversidade de aves mas a falta de estudos detalhados sobre a biologia das espécies dificulta o teste de hipóteses. Por meio de uma extensa revisão de literatura buscamos registros de tamanho de ninhada, medidas de ovos, massa de ovos e períodos de incubação e de ninhego de todas as espécies de Fluvicolinae. Testamos se a quantidade de informação existente é explicada por características dos países e das espécies. Procuramos dados reprodutivos de Fluvicolinae em cerca de 2500 publicações, sendo que 302 publicações, desde 1838 até 2012, continham dados desta subfamília. As publicações estavam escritas em inglês (N = 212), espanhol (N = 54), português (N = 25), sete em alemão e quatro em francês. A maior parte das publicações continham dados da Argentina (N = 75), Estados Unidos (N = 64) e Brasil (N = 43, Fig. 2). Os Estados Unidos tiveram o maior número de registros de ninhadas (N = 2086) e medidas de ovos (N = 1402), seguido pela Argentina (1275 e 1087 respectivamente). Todos os outros países tiveram menos de 310 registros de cada um dos parâmetros. A quantidade de publicações por país foi positivamente relacionada com o número de universidades, riqueza de espécies de

¹ Capítulo a ser submetido para publicação como: Heming, N. M., H. F. Greeney & M. Â. Marini. Gaps in Breeding Biology Research of New World Fluvicolinae (Tyrannidae).

Fluvicolinae e área de cada país e negativamente relacionada com a riqueza total de espécies de cada país. As publicações continham registros de 4751 tamanhos de ninhada, 3952 medidas de ovos, 1152 massas de ovos, 349 períodos de incubação e 285 períodos de ninhego em todo o Novo Mundo. As espécies com o maior número de registros de tamanho de ninhada foram *Empidonax traillii* (N = 946), *Sayornis phoebe* (N = 720), and *Pyrocephalus rubinus* (N = 557). As espécies com o maior número de ovos medidos foram *Empidonax minimus* (N = 392), *Alectrurus risora* (N = 379), *P. rubinus* (N = 345) e *Myiophobus fasciatus* (N = 240). Não encontramos registros de tamanho de ninhada para 43 espécies, medidas de ovos para 48 espécies, pesos de ovos de 101 espécies, período de incubação de 100 espécies e período de ninhego de 105 espécies. A quantidade de registros de tamanho de ninhada das espécies foi positivamente relacionada com o potencial de amostragem das espécies (porcentagem da área total de distribuição da espécie em cada país multiplicada pelo número de instituições de ensino superior existente no país) e o tamanho da área reprodutiva. Soluções para que se consiga reverter este quadro estão no aumento do número de instituições acadêmicas ao longo da AAN, estabelecimento e melhora de redes de cooperação e pesquisa internacionais e da distribuição de recursos para a educação de forma mais uniforme em todas as regiões. Além disso, os estudos devem durar mais tempo para obter dados importantes para os avanços teóricos. Portanto, para promover o desenvolvimento da ornitologia da América Austral e Neotropical, os pesquisadores desta região tem um grande número de parâmetros de história de vida de várias espécies para documentar. Por outro lado, se os parâmetros forem colocados dentro do contexto teórico, os pesquisadores na AAN tem uma oportunidade única de promover o avanço da teoria de história de vida, além de contribuir para o desenvolvimento da ornitologia Neotropical.

Palavras chave

revisão de literatura, história de vida, tamanho de ninhada, ornitologia Neotropical

INTRODUÇÃO

A teoria de história de vida tem se desenvolvido consideravelmente desde as publicações de Lack (1947), Skutch (1949), e Moreau (1944) (Ricklefs 2000b). Estas publicações fizeram com que o estudo da biologia reprodutiva das aves tivesse um papel fundamental no desenvolvimento da teoria pois tornaram a questão do tamanho ótimo de ninhada um teste clássico no contexto teórico (Partridge & Harvey 1988). Estas publicações permitiram o aparecimento de uma grande quantidade de trabalhos descrevendo, formulando e refinando as hipóteses que explicam os padrões observados de biologia reprodutiva das aves (Ricklefs 2000b).

As estratégias de história de vida das aves da região Neotropical diferem notavelmente de seus correspondentes da região Neártica. As espécies do primeiro grupo possuem características como pequeno tamanho de ninhada, ovos maiores, períodos de desenvolvimento mais longos, maiores taxas de sobrevivência de adultos e menores taxas metabólicas quando comparadas às neárticas (e.g. Moreau 1944, Skutch 1949, Ricklefs 1992, Martin *et al.* 2000, 2001, Ghalambor & Martin 2001, Wikelski, Spinney, *et al.* 2003). Além disso, as espécies ao longo de toda região Austral do Novo Mundo possuem parâmetros de história de vida que são mais similares aos das espécies da região Neotropical, e os parâmetros das espécies de ambas as regiões diferem dos parâmetros das espécies da região Neártica (Martin 2004).

A América Austral e Neotropical (AAN) se estende desde o México até a Argentina e o Chile, incluindo o Caribe. Nesta região, a América do Sul, por exemplo, possui mais de 30% de toda a diversidade de aves (Ridgely & Tudor 1989, 1994) mas tem sido pouco estudada (Martin 2004) ou os dados não tem sido satisfatoriamente atrelados às teorias (Vuilleumier 2004) por serem principalmente estudos pontuais de história natural (Vuilleumier 2003). Apesar do consenso sobre as peculiaridades nos parâmetros de história de vida, muitas das espécies da AAN carecem de estudos detalhados, que permitam testes de hipóteses (Martin 1996, 2004). As origens deste fenômeno estão relacionadas com o surgimento e desenvolvimento da ornitologia neotropical, que tem passado por períodos

caracterizados por objetivos específicos.

O primeiro período iniciou-se durante o século XVIII e é caracterizado por estudos taxonômicos e descritivos realizados por naturalistas exploradores que basicamente reuniram dados sobre taxonomia e distribuição das espécies (revisado em Vuilleumier 2003). Após este período a ornitologia na AAN passou por um período de caos nomenclatural que foi resolvido com os Catálogos das Aves das Américas publicados entre 1918 e 1949 por Cory e Hellmayr (revisado em Vuilleumier 2003). A partir de então houve um período de maturação compreendido entre as décadas de 1940 e 1960, quando os pesquisadores iniciaram a busca por soluções para as questões biológicas. A ornitologia moderna na AAN tem aumentado em número de pesquisadore e publicações, além de progredido em direção à obtenção de informações mais detalhadas e à descrição da taxonomia, distribuição, ecologia e reprodução das espécies (revisado em Vuilleumier 2003). Estudos que liguem a informação biológica ao contexto teórico não foram extensivamente realizados até o início dos anos 2000 (Vuilleumier 2004). Entretanto, a realidade na AAN tem mudado durante a última década com os estudos realizados por pesquisadores oriundos da própria região, mostrando a capacidade dos países em gerar recursos humanos e conhecimento. Muitos destes estudos possuem grandes tamanhos amostrais, análises estatísticas sofisticadas, são embasadas na teoria corrente e investigam questões atuais. Entre as quais podemos citar estudos de sucesso reprodutivo (e.g. França & Marini 2009, Di Giacomo *et al.* 2011a), parasitismo de ninhos (e.g. de Mársico *et al.* 2010), migração (e.g. Marini *et al.* no prelo, Jahn *et al.* 2010), e seleção sexual (e.g. Aguilar *et al.* 2008, Santos *et al.* 2009).

Muito menos pesquisa tem sido realizada no hemisfério sul em comparação com o hemisfério norte (Martin 2004). Além disso, a falta de informação básica para muitas espécies do hemisfério sul (Martin 1996, Alves *et al.* 2008) tem levado os pesquisadores a utilizar enfoques alternativos para descrever padrões globais de história de vida. Dentre os enfoques alternativos, tem sido utilizado tamanhos médios de ninhada para toda a distribuição das espécies para descrever os padrões de

variação de tamanho de ninhada em larga escala (e.g. Jetz *et al.* 2008). Contudo, não é possível, por exemplo, compreender a variação intra-específica nos parâmetros de história de vida ao longo da distribuição das espécies.

Neste capítulo buscamos, por meio de uma extensa revisão de literatura, registros de alguns parâmetros de história de vida (tamanho de ninhada, medidas de ovos, massa de ovos e períodos de incubação e de ninhego) de todas espécies de Fluvicolinae. Quantificamos a quantidade de informação escrita em cada língua e existente para cada país e espécie; testamos se a quantidade de informação existente é explicada por características dos países e das espécies (i.e., área do país e índice de desenvolvimento humano, abundância relativa das espécies e amplitude de distribuição geográfica); e discutimos os padrões observados e enfatizamos que localidades, espécies e parâmetros devem ser foco de estudos futuros.

MÉTODOS

Buscamos dados originais sobre reprodução de Fluvicolinae em uma ampla revisão de literatura. Buscamos referências na seção Bibliografia Recente da Ornitologia Brasileira da Revista Brasileira de Ornitologia (ararajuba.org.br), no livro *Bibliography of Brazilian Birds: 1500 – 2002* (Oniki & Willis 2002), nas revisões de literatura online *Recopilacion de la Literatura Ornitologica Chilena Desde 1810 Hasta 2012* (bio.puc.cl/auco/artic01/ornito01.htm) e *Bibliography of the birds of Peru* (Plenge 2011a, 2011b). Analisamos as referências de cada espécie em ZipcodeZoo (zipcodezoo.com), *Birds of North America Online* (bna.birds.cornell.edu) e no *Handbook of Birds of the World - Vol. 9* (Fitzpatrick 2004). Checamos os volumes da *Revista Chilena de Historia Natural* (rchn.biologiachile.cl) e *El Hornero*. Procuramos artigos no portal SORA (elibrary.unm.edu/sora) utilizando as palavras chave “notes on birds” e procuramos artigos e informações nos portais Google, Scopus e Wiley Online Library utilizando: gênero, espécie AND clutch OR nest OR

egg OR nesting OR nidification OR nido OR huevo OR polluelo OR polluelo OR pichón OR nidifica OR ninho OR ovo OR filhote OR eiern OR nestlinge OR kupplung, como palavras chave. Posteriormente, conferimos as referências de cada um dos artigos em que foram encontradas informações reprodutivas.

Nomes científicos e sinonímias foram conferidos em Hellmayr (1927). Obtivemos os registros de reprodução (tamanho de ninhada, medidas e pesos de ovos, e períodos de incubação e de ninhego) e a localização (latitude e longitude) da literatura e de museus. Os registros sem latitude e longitude foram geo-referenciados utilizando-se o *datum* WGS-1984, de acordo com a descrição da localidade estudada existente na fonte. Para atribuir a localização geográfica utilizamos os *Ornithological Gazeteers* (Paynter 1982, 1989, 1992, 1993, 1995, 1997, Stephens & Traylor 1983, 1985, Paynter & Traylor 1991, Vanzolini *et al.* 1992) da América do Sul ou o Google Earth (Google Inc. 2009). Excluímos das análises todos os registros em que não foi possível georeferenciar ou que foram considerados como identificações errôneas por nós ou pela literatura (i.e., publicações invalidando algum registro específico).

Comparações e análises estatísticas

Comparamos a quantidade de publicações escritas em cada idioma, a quantidade de informação disponível para cada país e a disponibilidade de dados existentes para cada um dos parâmetros somando o número de referências escritas em cada uma das línguas, o número de registros de cada um dos parâmetros (tamanho de ninhada, medidas e pesos de ovos e períodos de incubação e de ninhego) por país e espécie.

Testamos se a quantidade de publicações por país estava relacionada com a riqueza de espécies de Fluvicolinae que se reproduz em cada país (baseado nos mapas de distribuição da Natureserve 2012), riqueza total de espécies (BirdLife International 2011), número de instituições de ensino superior (IAU 2012) e área de cada país (FAOSTAT 2012; Anexo I). O número de universidades representa a escolaridade e o potencial que cada país tem para realizar pesquisa sobre as espécies.

Desse modo, espera-se que em países com maior número de instituições haja também um maior número de publicações. A área total do país está relacionada com a área disponível para que haja pesquisa, portanto em países maiores há uma probabilidade maior de haver registros reprodutivos.

Em relação às espécies, testamos se a quantidade de registros de tamanho de ninhada (parâmetro mais bem amostrado) de cada espécie estava relacionado com o tamanho da área de distribuição de reprodução (BirdLife International 2011) e a abundância relativa (Stotz *et al.* 1996, Poole 2005) de cada espécie, além do potencial de cada espécie ser amostrada (Anexo II). Este potencial (P) foi calculado como a soma de: porcentagem da área total de distribuição da espécie (D) em cada país (baseado nos mapas da Natureserve 2012) multiplicada pelo número de instituições de ensino superior (NI) existente no país. $P_{\text{espécie}} = \sum (\%D_{\text{espécie no país}} * NI_{\text{país}})$. Portanto, se uma espécie tem determinada área de distribuição em que metade desta área se sobrepõe com um país onde há instituição de ensino superior (região A) e outra metade está em um país com 100 instituições (região B), o potencial de a espécie ser amostrada é 100 vezes maior na região B do que na A. Deste modo, a chance de cada espécie ser amostrada depende da região onde ela está distribuída.

RESULTADOS

Procuramos por dados reprodutivos em aproximadamente 2500 publicações que foram encontradas pelos métodos mencionados acima. Encontramos dados reprodutivos de Fluvicolinae em 302 publicações (Anexo III), que datam desde 1838 até 2012, havendo um aumento nos períodos mais recentes (Fig. 1). As publicações estavam escritas em inglês (N = 212), espanhol (N = 54), português (N = 25), sete em alemão e quatro em francês. Encontramos publicações com dados provenientes de 26 países, principalmente da Argentina (N = 75), Estados Unidos (N = 64), e Brasil (N = 43, Fig. 2).

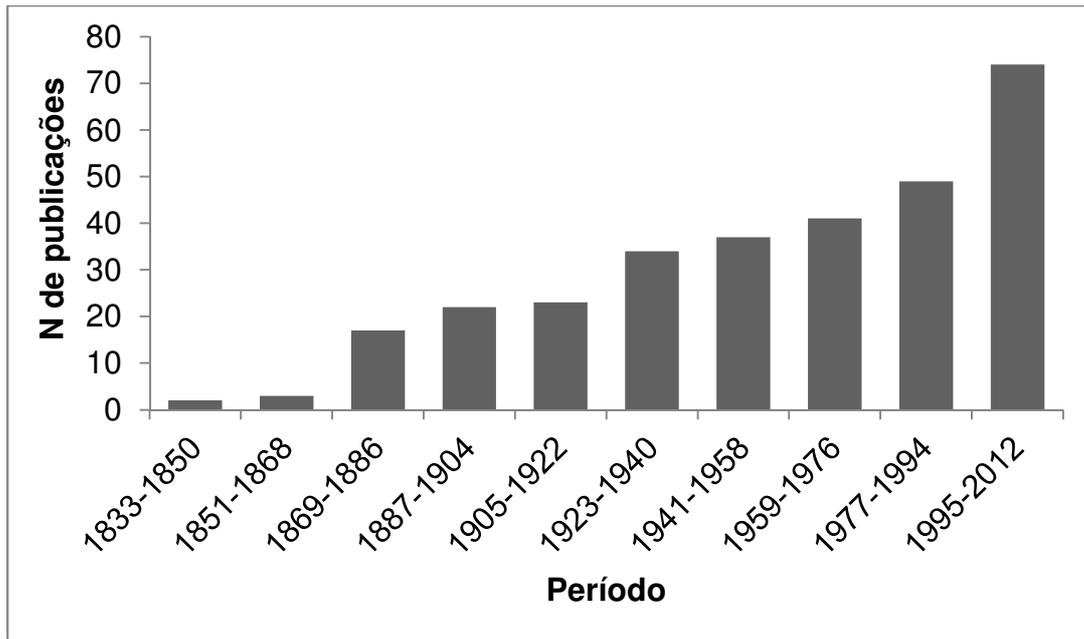


Figura 1. Número de publicações encontradas com informações de biologia reprodutiva de Fluvicolinae, para cada período de 18 anos.

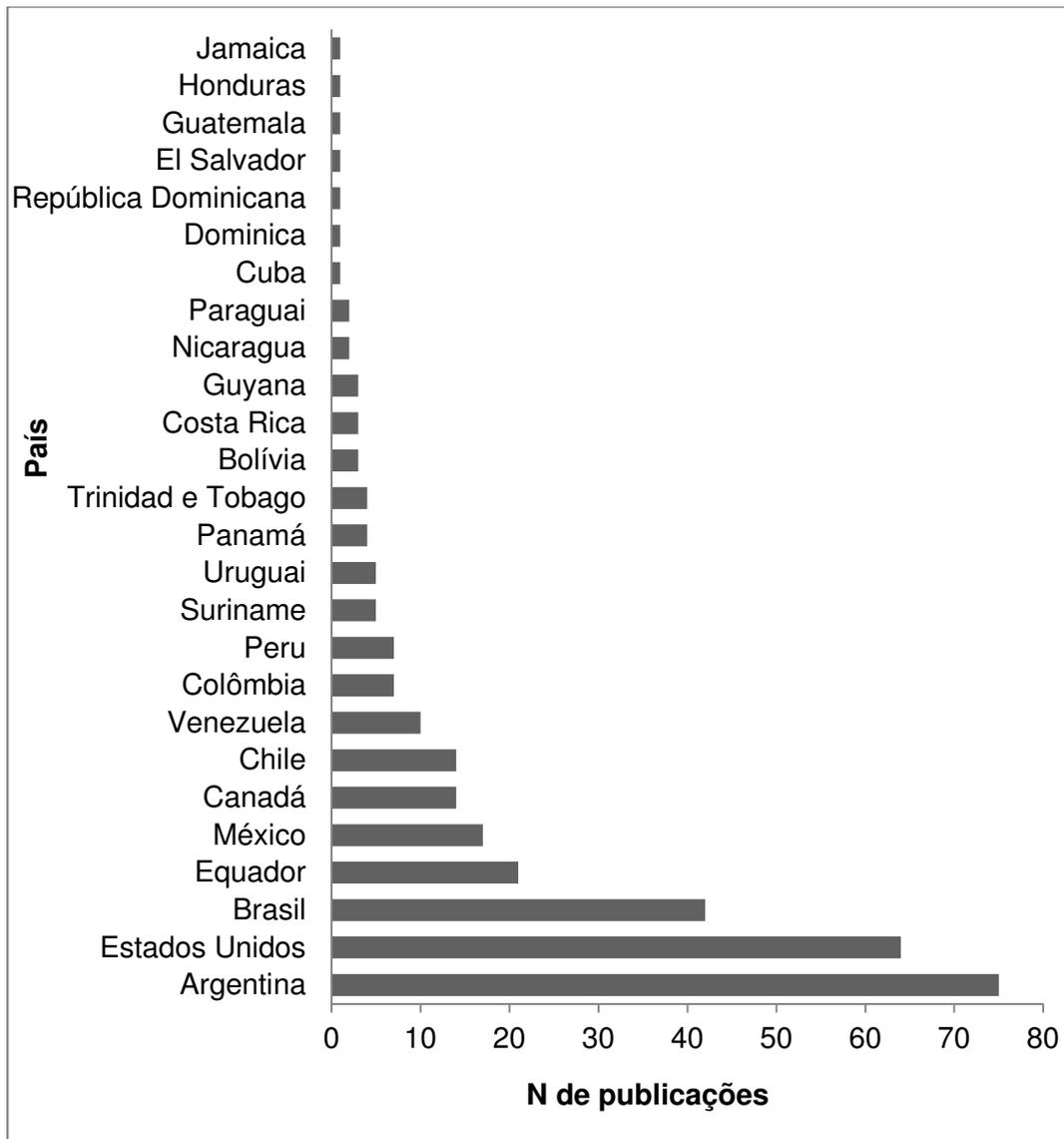


Figura 2. Quantidade de referências por país com informações sobre biologia reprodutiva de Fluvicolinae.

Nas comparações entre países, os Estados Unidos tiveram o maior número de registros de ninhadas (N = 2086) e medidas de ovos (N = 1402), seguido pela Argentina (1275 e 1087 respectivamente). Todos os outros países tiveram menos de 310 registros de cada um dos parâmetros (Fig. 3).

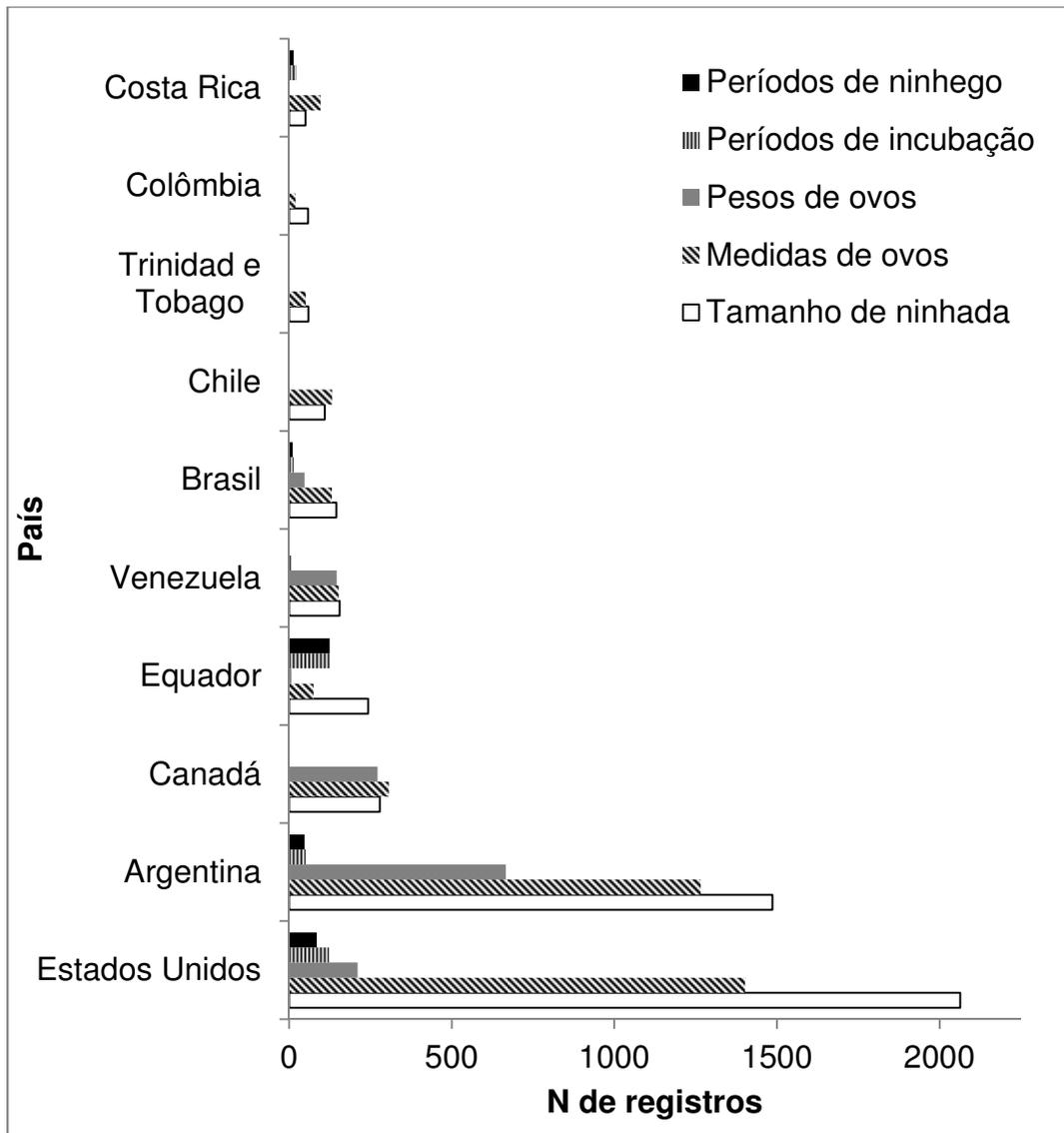


Figura 3. Registros de tamanho de ninhada, medidas de ovos, massa de ovos, e períodos de incubação e de ninhego de Fluvicolinae encontrados na literatura para os 10 países mais bem amostrados.

A quantidade de publicações por país foi positivamente relacionada com o número de universidades, riqueza de espécies de Fluvicolinae e área de cada país e negativamente relacionada com a riqueza total de espécies de cada país (Tabela 1). Além disso, o número de universidades e a riqueza de espécies de Fluvicolinae explicaram a maior parte da variação no número de publicações (Tabela 2).

Tabela 1. Resultados do Modelo Linear Generalizado (GLM) do número de publicações com dados de reprodução de Fluvicolinae em relação ao número de instituições de ensino superior (IES), riqueza de Fluvicolinae, riqueza total de espécies e área total de cada país. Valores significativos em negrito.

Termo	Coeficiente	Erro Padrão	Valor de P
(Intercepto)	8,8E-01	1,7E-01	<0,001
Número de IES	6,6E-04	1,2E-04	<0,001
Riqueza de Fluvicolinae	7,3E-02	5,2E-03	<0,001
Riqueza total de espécies	-1,3E-03	1,9E-04	<0,001
Área do país (km ²)	1,5E-07	2,5E-08	<0,001

Tabela 2. ANOVA mostrando o tamanho dos efeitos dos preditores do Modelo Linear Generalizado do número publicações por país contendo informações sobre reprodução de Fluvicolinae em relação aos preditores: número de instituições de ensino superior (IES), riqueza de Fluvicolinae, riqueza total de espécies e área do país.

Termo	GL	Variância	Variância explicada	GL Resid.	Variância Resid.
Nulo				28	584
Número de IES	1	215	36,7%	27	369
Riqueza de Fluvicolinae	1	185	31,7%	26	184
Riqueza total de espécies	1	50	8,5%	25	134
Área do país (km ²)	1	28	4,8%	24	107

As publicações continham registros de 4751 tamanhos de ninhada, 3952 medidas de ovos, 1152 massas de ovos, 349 períodos de incubação e 285 períodos de ninhego em todo o Novo Mundo (Fig. 4). As espécies com o maior número de registros de tamanho de ninhada foram

Empidonax traillii (N = 946), *Sayornis phoebe* (N = 720), and *Pyrocephalus rubinus* (N = 557) (Fig. 5). As espécies com o maior número de ovos medidos foram *Empidonax minimus* (N = 392), *Alectrurus risora* (N = 379, Fig. 5), *P. rubinus* (N = 345) e *Myiophobus fasciatus* (N = 240) (Fig. 5). As espécies com o maior número de ovos pesados foram *A. risora* (N = 367), *E. minimus* (N = 272) e *Fluvicola pica* (N = 123, Fig. 5). A maior parte dos registros de período de incubação e de ninhego foram de *Contopus sordidulus* (75 e 67), *P. rubinus* (67 e 73) e *Muscigralla brevicauda* (57 e 56), respectivamente (Fig. 5).

Não encontramos registros de tamanho de ninhada para 43 espécies, medidas de ovos para 48 espécies, pesos de ovos de 101 espécies, período de incubação de 100 espécies e período de ninhego de 105 espécies (Fig. 6). Dentre os 38 gêneros pertencentes à subfamília Fluvicolinae, três (*Aphanotriccus*, *Cnemarchus*, e *Tumbezia*) não continham informação reprodutiva.

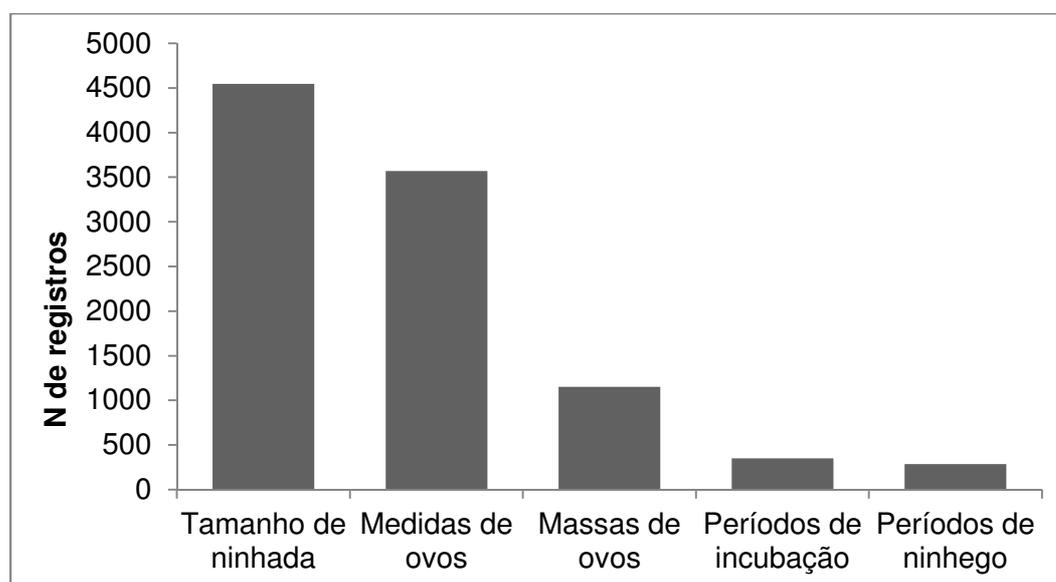


Figura 4. Número de registros de tamanho de ninhada, medidas de ovos, massa de ovos, períodos de incubação e de ninhego de Fluvicolinae encontrados na revisão de literatura.

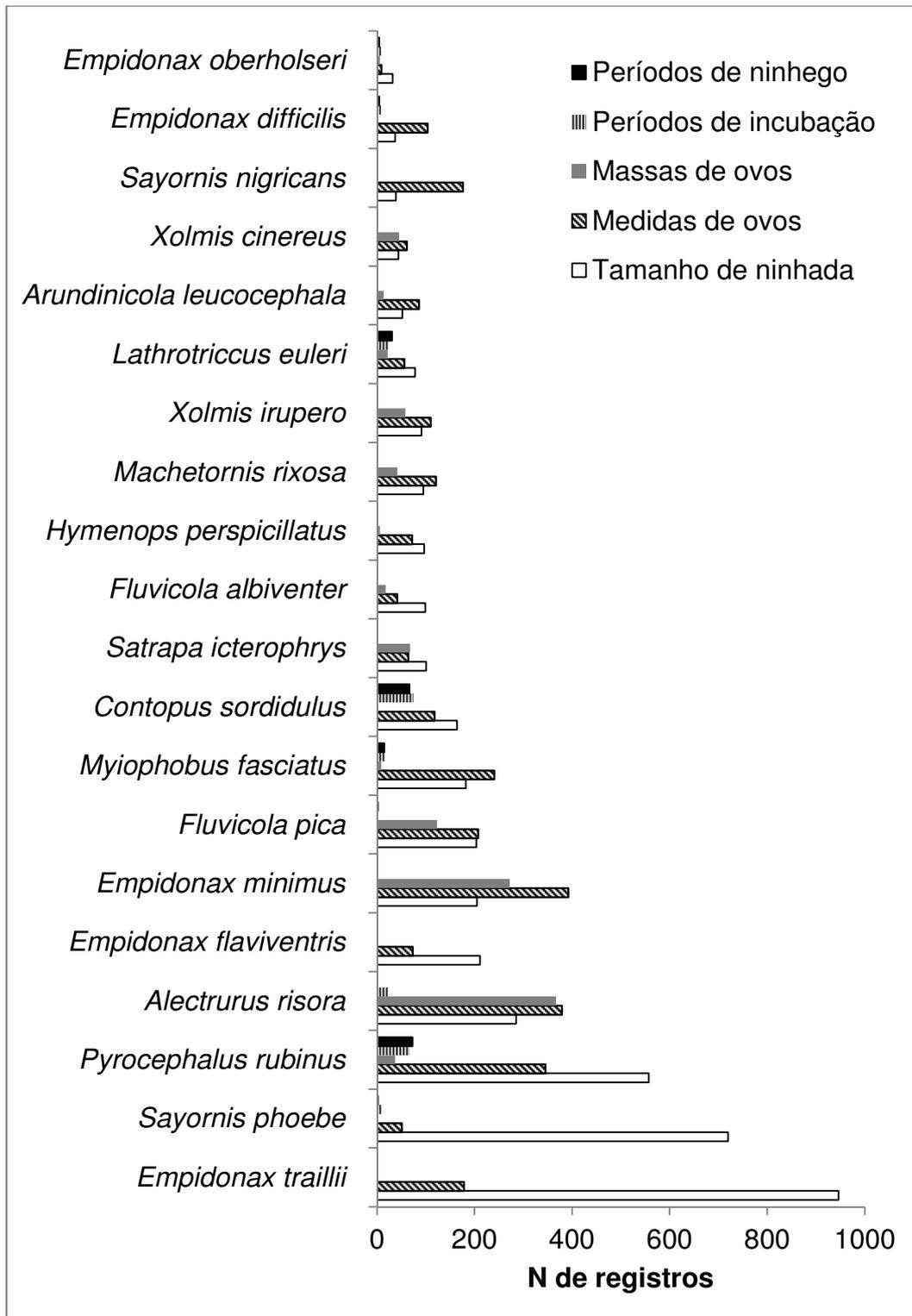


Figura 5. Número de registros de tamanho de ninhada, medidas de ovos, massa de ovos, períodos de incubação e de ninhego encontrados na revisão de literatura, das 20 espécies de Fluvicolinae mais bem amostradas para tamanho de ninhada.

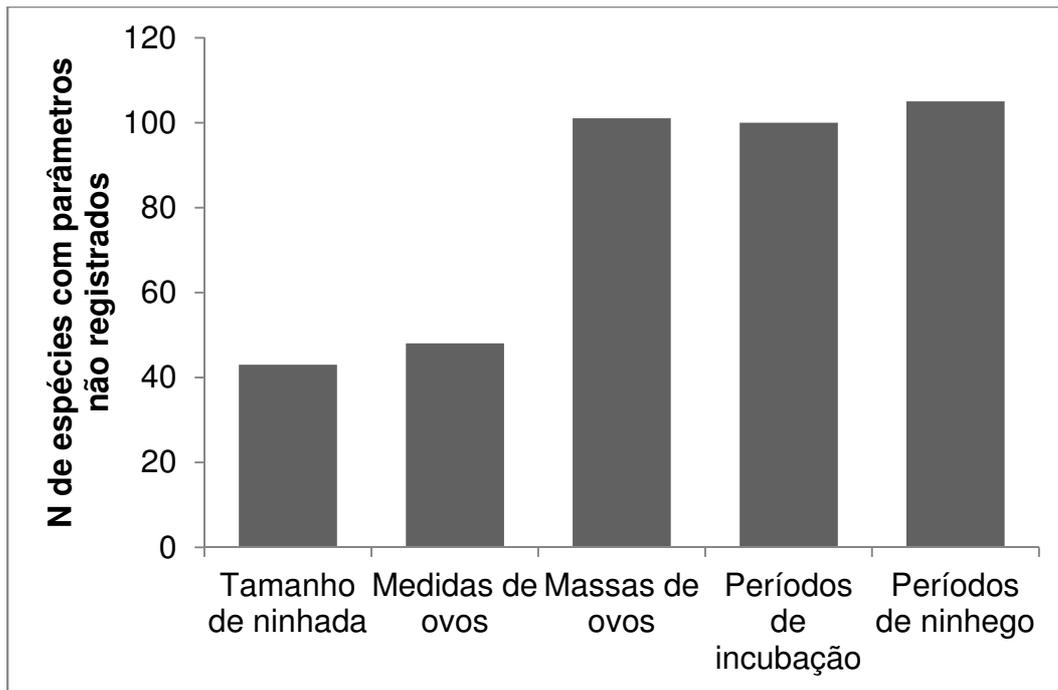


Figura 6. Quantidade de espécies de Fluvicolinae que não possuem ou não encontramos registros de tamanho de ninhada, medidas de ovos, massa dos ovos, períodos de incubação e de ninhego na revisão de literatura.

A quantidade de registros de tamanho de ninhada das espécies foi positivamente relacionada com o potencial de amostragem das espécies e o tamanho da área reprodutiva (Tabela 3). Em relação à abundância relativa, quanto mais comum é a espécie, maior a quantidade de registros existentes na literatura. O potencial de amostragem explicou 21,5% da variação, o tamanho da área reprodutiva explicou 18,1% enquanto que a abundância relativa explicou 10,6% da variação na quantidade de registros entre as espécies (Tabela 4).

Tabela 3. Resultados do Modelo Linear Generalizado (GLM) do número de registros de tamanho de ninhada das espécies de Fluvicolinae em relação ao tamanho da área reprodutiva, abundância relativa e do potencial de cada espécie ser amostrada. Valores significativos em negrito.

Termo	Coefficiente	Erro padrão	Valor de P
Intercepto	3,2E+00	4,5E-02	<0,001
Potencial de amostragem	5,0E-04	3,7E-05	<0,001
Área reprodutiva (km ²)	2,9E-07	4,9E-09	<0,001
Abundância relativa [Relativamente comum]	-1,4E+00	3,7E-02	<0,001
Abundância relativa [Incomum]	-1,7E+00	4,9E-02	<0,001
Abundância relativa [Rara]	-2,5E+00	2,4E-01	<0,001

Tabela 4. ANOVA mostrando o tamanho dos efeitos dos preditores do Modelo Linear Generalizado do registros de tamanho de ninhada das espécies de Fluvicolinae em relação ao tamanho da área reprodutiva, abundância relativa e do potencial de cada espécie ser amostrada.

Termo	GL	Variância	Variância explicada	GL resid.	Variância resid.
Nulo				130	17862
Potencial de amostragem	1	3846	21,5%	129	14016
Área reprodutiva (km ²)	1	3236	18,1%	128	10781
Abundância relativa	3	1901	10,6%	125	8879

DISCUSSÃO

Até onde sabemos este é o maior levantamento de literatura sobre biologia reprodutiva de uma única subfamília de aves do Novo Mundo.

Reconhecemos que podem existir muitas publicações que não foram encontradas, principalmente em revistas locais e não indexadas. Entretanto, este trabalho traz à tona uma quantidade importante de informações que são úteis para o entendimento dos padrões gerais de pesquisa em relação aos países e espécies, além de permitir identificar lacunas de conhecimento que devem ser preenchidas.

O número de publicações tendeu a aumentar ao longo dos períodos de tempo. Esta tendência segue a expansão da ornitologia neotropical (James 1987, Vuilleumier 2003) causada pelos crescentes investimentos em museus de história natural, universidades e recursos humanos, como apontado em países como o Brasil (Alves *et al.* 2008, Borges 2008) e Colômbia (Naranjo 2008). Além disso, a ornitologia neotropical tem se expandido mesmo quando as condições políticas e econômicas são desfavoráveis (e.g. Ecuador, Freile 2005).

A quantidade de publicações em idiomas além do inglês é considerável. Com cerca de um terço das publicações escritas em espanhol e português, há uma quantidade de informações relevante para ser levada em conta pela comunidade científica, principalmente os não nativos de países com idiomas latinos. A utilização de informações que estão em idiomas latinos tem um papel fundamental ao ajudar a diminuir o viés no entendimento de história de vida das aves da AAN.

Encontramos dados para 26 dos 51 países do Novo Mundo. A maioria das ilhas do Caribe nunca foi amostrada. A maior parte das publicações são provenientes da Argentina, Estados Unidos e Brasil. Embora o número de publicações não difere marcadamente entre estes três países, a quantidade de informações difere. Os Estados Unidos e a Argentina tiveram uma quantidade de registros de tamanhos de ninhada e de medidas de ovos muito maior do que todos os outros países. O maior acúmulo de dados por publicação representa um maior esforço de campo além da tradição em estudos sobre biologia reprodutiva. O que também é consistente com a análise por país.

O número de instituições de ensino superior explicou a maior parte (36,9%) da variação na quantidade de publicações por país. A quantidade de instituições pode ser interpretada como investimento em recursos

humanos e, portanto, reflete parte da capacidade de pesquisa e obtenção de dados de cada país. A amostragem é geralmente enviesada para poucas localidades (e.g. Borges 1995, Peterson *et al.* 1998) que usualmente são também ricas em recursos humanos (e.g. Borges 1995). Entretanto, o Brasil tem um maior número de instituições do que a Argentina, por exemplo, que tem maior quantidade de publicações e principalmente registros reprodutivos. Tanto a Argentina quanto os Estados Unidos tradicionalmente estudam aves há muito mais tempo do que a maioria dos outros países e isso possivelmente se reflete na maior quantidade de registros nestes países. A Argentina publica sua primeira revista científica ornitológica, *El Hornero*, desde 1917 por meio da Sociedad Ornitológica del Plata. Por outro lado a primeira revista brasileira foi a Revista Brasileira de Ornitologia (inicialmente Ararajuba), publicada apenas em 1990 pela Sociedade Brasileira de Ornitologia (reviewed in Paynter 1991). Paynter (1991) notou um déficit nas publicações ornitológicas do Brasil em relação à Argentina e Chile. Com o aumento no número de publicações e autores nas últimas décadas, o Brasil é o segundo colocado na América do Sul em número de publicações.

Outra variável importante em relação ao número de registros é a riqueza de espécies de Fluvicolinae que se reproduzem no país, que explicou 31,7% da variação quantidade de publicações dos países. É esperado que a riqueza de espécies explique boa parte da variação, pois quanto maior o número de espécies em um determinado país, maior a quantidade de estudos que podem ser feitos. Apesar de o Brasil ter praticamente a mesma riqueza de espécies ocorrentes (51) em relação à Argentina (54), este último possui 54 espécies que se reproduzem no território enquanto somente 38 se reproduzem em território brasileiro. Isso explica parcialmente o menor número de publicações. Deve-se destacar também que vários dos países com maior riqueza de Fluvicolinae como Peru (61 espécies), Bolívia (53), Colombia (43) e Venezuela (31), possuem poucas publicações (Anexo I). Uma das razões para este padrão pode ser a menor tradição em estudos de biologia reprodutiva. Além disso, como são países com maior riqueza de espécies em todas as Américas (Anexo I), é possível que os esforços de pesquisa fiquem dispersos dentre

as centenas de espécies que ocorrem nos seus territórios, como demonstrado pela relação negativa entre a quantidade de publicações e a riqueza total de espécies no Modelo Linear Generalizado (Tabela 1). Portanto, mesmo quando os países possuem uma quantidade relevante de publicações, a enorme riqueza total de espécies produz uma considerável quantidade de espécies mal estudadas, como encontrado neste estudo e apontado por outros autores (Martin 1996, 2004, Winker 1998).

O tamanho do território de cada país foi positivamente relacionado e explicou 4,8% da quantidade de publicações por país. No entanto, em um estudo anterior a quantidade de publicações ornitológicas foi negativamente relacionada com a área do país (Winker 1998). O padrão encontrado em nossas análises pode ser resultado da maior quantidade de locais que podem ser amostrados em países maiores. Além disso, o tamanho do país geralmente está relacionado com o tamanho populacional e a quantidade de pesquisadores.

Portanto, a amostragem é deficiente para muitos países além de ser enviesada para poucas espécies, como é comumente encontrado (e.g. Borges 1995, Peterson *et al.* 1998). Este cenário de falta de conhecimento é desafiador para o entendimento dos padrões de história de vida. Soluções para que se consiga reverter este quadro estão no aumento do número de instituições acadêmicas ao longo da AAN (Rodríguez *et al.* 2005) no estabelecimento e melhora de redes de cooperação e pesquisa internacionais como *Golondrinas de las Americas* (golondrinas.cornell.edu) e *Aves Internacionales* (biology.ufl.edu/centers/migration/aves) além da distribuição de recursos para a educação de forma mais uniforme em todas as regiões. No curto prazo, recomendamos a revisão de publicações pelos pesquisadores que tem acesso a revistas científicas pouco conhecidas ou de acesso limitado.

Em relação aos parâmetros de história de vida, os registros para tamanho de ninhada e medidas de ovos são relativamente abundantes. Por outro lado, há menos informação sobre massas de ovos e sabe-se pouco sobre períodos de incubação e de ninhego de boa parte das espécies. Os dois parâmetros mais bem amostrados (tamanho de ninhada

e medidas de ovos) são mais facilmente obtidos do que os parâmetros pouco amostrados, pois não requerem o acompanhamento dos ninhos, basta que sejam encontrados. Claramente, a quantidade e a qualidade dos dados disponíveis na AAN são deficientes para permitir o testes compreensivos de hipóteses básicas de história de vida e precárias para que haja progresso teórico significativo e a geração de hipóteses para a região. Este padrão reforça a visão de que a maioria dos estudos não dura tempo suficiente para gerar dados que são importantes para que se consiga avanços teóricos (Russell 2000). Dados sobre períodos de desenvolvimento necessitam, além do período para a procura dos ninhos, o acompanhamento por todo o período de atividade, que pode durar um mês ou mais dependendo da espécie. Se levamos em conta as altas taxas de predação nesta região (e.g. Skutch 1985, Mezquida & Marone 2001, Lopes & Marini 2006), muitos ninhos devem ser encontrados e acompanhados para que se obtenha estas informações para apenas um ou poucos ninhos. Estudos de biologia reprodutiva no hemisfério norte geralmente terminam quando os filhotes saem do ninho (veja Russell 2000). Entretanto, se queremos melhorar nossa compreensão sobre as estratégias de história de vida de aves da AAN, precisamos saber quanto tempo os jovens permanecem no território parental, assim como taxas de sobrevivência de jovens e adultos (Martin 1996, Russell 2000). Portanto, os estudos devem durar mais tempo para obter dados importantes para os avanços teóricos.

Poucas espécies foram melhor amostradas e mesmo assim insuficientemente. Espécies comuns e relativamente comuns, espécies amplamente distribuídas foram mais bem amostradas do que espécies incomuns e raras e com distribuição restrita, com poucas exceções (e.g. *Alectrurus risora*, Di Giacomo *et al.* 2011a, 2011b). Neste estudo confirmamos que esses padrões ainda permanecem como indicados em estudos anteriores (e.g. Martin 1996, Russell 2000, Alves *et al.* 2008). Para se preencher as lacunas de conhecimento são necessários mais estudos com espécies de distribuição restrita, incomuns e raras. Além disso, como os tamanhos de ninhada não variam tanto na AAN quanto variam na região Neártica (Ricklefs 1969, Skutch 1985), estudos de longo

prazo são necessários para se aumentar a quantidade de dados disponíveis e melhorar o entendimento sobre as estratégias de história de vida. Estudos de curto prazo, e.g. uma estação reprodutiva, são suficientes para a descrição de tamanhos de ninhadas, medidas e massas de ovos e períodos de incubação e de ninhego. No entanto, dados sobre o cuidado parental após a saída dos filhotes do ninho e de sobrevivência de jovens e adultos são os que mais fazem falta para o entendimento da teoria de história de vida. Para que se obtenham estimativas desses parâmetros é preciso um grande tamanho amostral, com um considerável esforço de campo, que só pode ser obtido por meio de estudos de médio e longo prazo.

Adicionalmente, iniciar estudos de campo requer revisar o que já se sabe sobre as espécies alvo e a localidade de estudo. Revisões de literatura por país e publicadas em inglês são valiosas para este propósito. Listas de publicações ornitológicas por país (veja os métodos) foram muito úteis para o presente trabalho. Tais revisões devem ser encorajadas, já que uma grande quantidade de informação pode se tornar disponível para pesquisadores locais assim como para pesquisadores de outras regiões. Esse tipo de iniciativa facilita as descrições de padrões geográficos, identificação de lacunas e o entendimento ecológico e evolutivo a respeito dos padrões observados.

Se por um lado há uma deficiência de dados, por outro a AAN possui uma diversidade de espécies impressionante, mas com tamanhos de ninhada que variam pouco entre todas as espécies. Essa pequena variação é um experimento natural que pode nos ajudar a entender a variação em outros parâmetros de história de vida. Com essas observações, outras questões vêm à tona. Há diferenças de períodos de desenvolvimento entre sub-famílias ou famílias? Há diferenças nas taxas de sobrevivência em diferentes estágios de vida (ovo, ninhego, jovem, adulto) entre linhagens? Se sim, por que? Portanto, os pesquisadores da AAN tem um grande número de parâmetros de história de vida de várias espécies para documentar. Mais que isso, possuem um bom motivo para fazê-lo, i.e. uma oportunidade única de promover o avanço da teoria história de vida ao testar hipóteses inovadoras, e o melhor, dentro de um

contexto teórico que será essencial para o desenvolvimento da ornitologia da América Austral e Neotropical.

Parte 2 – Análises Geográficas e Ecológicas

"To do science is to search for repeated patterns, not simply to accumulate facts, and to do the science of geographical ecology is to search for patterns of plant and animal life that can be put on a map."

Robert H. MacArthur

Capítulo 2

A Teoria de História de Vida desde o Princípio: Testando as Hipóteses propostas por Lack (1947) e Ashmole (1963), e o Paradigma do Hemisfério Norte Aplicado no Hemisfério Sul da América²

Resumo

Variações nos parâmetros reprodutivos nas espécies e entre espécies são relacionadas com a aptidão evolutiva, por meio da contribuição desses parâmetros para o crescimento populacional. O tamanho de ninhada das aves provavelmente é o parâmetro de história de vida mais bem conhecido dentre todos os animais. A observação de que as ninhadas aumentam com a latitude levou à formulação de hipóteses relacionando o padrão com a disponibilidade de alimento e a predação de ninhos. A disponibilidade de alimento tem sido explicada através de dois mecanismos, a duração do dia (Lack 1947) e a sazonalidade ambiental (Ashmole 1963). Entretanto, a variação latitudinal no tamanho de ninhada ainda é uma questão não resolvida por três razões principais. Primeiro, após o surgimento da hipótese de sazonalidade a hipótese da duração do dia raramente foi testada e a limitação de alimento por meio da densidade populacional foi amplamente aceita como o mecanismo para a variação no tamanho de ninhada. Segundo, embora a limitação de alimento seja amplamente aceita como o maior determinante de tamanho de ninhada, a evidência é basicamente baseada em populações locais. Terceiro, muitos dos padrões de história de vida são baseados no conhecimento biológico do hemisfério norte, que possui menos de 25% de toda a biodiversidade de aves do planeta. Neste capítulo analisamos o tamanho de ninhada de

² Capítulo a ser submetido para publicação como: Heming, N. M., R. E. Ricklefs & M. Â. Marini. Life-history Theory from the Beginning: Testing the Hypotheses Proposed by Lack and Ashmole, and the Northern Paradigm Applied to the American Southern Hemisphere

Fluvicolinae em ampla escala geográfica com os objetivos de: (1) testar as hipóteses de Lack (1947) e Ashmole (1963) lado a lado, e (2) comparar os hemisférios sul e norte das Américas para testar quais fatores influenciam o tamanho de ninhada ao longo de cada um dos hemisférios. A hipótese de duração do dia e sazonalidade (DDS) explicou 28% da variação total no tamanho de ninhada e ambas as variáveis foram significativas ($p < 0,05$). De acordo com a regressão parcial a variação explicada compartilhada pelas duas variáveis foi de 17%. A duração do dia explicou 25% no total e 8% sozinha de toda a variação no tamanho de ninhada. A sazonalidade explicou 20% no total e 3% sozinha de toda a variação no tamanho de ninhada. O modelo com as variáveis ecológicas e ambientais explicou 44% da variação total no hemisfério norte e apenas 17% no hemisfério sul. O tamanho de ninhada teve relação significativa com o comportamento migratório e com a amplitude latitudinal de reprodução dos gêneros (ALR) apenas no hemisfério norte. Em ambos os hemisférios as espécies com ninhos abertos tiveram menores tamanhos de ninhada do que espécies com ninhos fechados e em cavidades; e o tamanho de ninhada teve relação positiva significativa com a DDS. Entretanto, o aumento é menor no hemisfério sul do que no hemisfério norte. É notável que o mecanismo de duração do dia proposto por Lack (1947) não tenha sido investigado pela maior parte dos pesquisadores. Além disso, a grande quantidade de variação não explicada no hemisfério sul da América reforça a visão de que os mecanismos precisam ser revisitados para melhorar nossa compreensão sobre como as estratégias de histórias de vida são moldadas. O fato de as aves dos dois hemisférios estarem sujeitas a condições ambientais antagônicas, com a relação latitude e tamanhos de ninhada ser menor no hemisfério sul em relação ao hemisfério norte, é uma grande oportunidade para compreender melhor as estratégias de história de vida.

Palavras chave

tamanho de ninhada, disponibilidade de alimento, comparações ecológicas, análises geográficas, Tyrannidae, Fluvicolinae

INTRODUÇÃO

Variações nos parâmetros reprodutivos nas espécies e entre espécies são relacionadas com a aptidão evolutiva, por meio da contribuição desses parâmetros para o crescimento populacional (Saether & Bakke 2000). Estes parâmetros são moldados por fatores ecológicos, ambientais e filogenéticos e podem ser designados como determinantes extrínsecos e intrínsecos (Stearns 1992). Os determinantes extrínsecos (e.g. duração de horas do dia e sazonalidade) são as forças ambientais que moldam a sobrevivência e reprodução das espécies. Os determinantes intrínsecos (e.g. tipo de ninho, comportamento migratório) são respostas aos fatores ambientais e refletem compromissos entre parâmetros de história de vida e restrições filogenéticas na expressão da variação genética (Roff 1992, Stearns 1992).

O tamanho de ninhada das aves provavelmente é o parâmetro de história de vida mais bem conhecido dentre todos os animais. O início do desenvolvimento da teoria de história de vida deu-se com o reconhecimento por Moreau (1944) de que os tamanhos de ninhadas são maiores em latitudes maiores (Ricklefs 2000b). As duas principais hipóteses criadas para explicar este padrão foram predação de ninhos e limitação de alimento. De acordo com a hipótese de predação, o insucesso reprodutivo durante a fase de ninho aumenta de acordo com a atividade no ninho, favorecendo pais que diminuem a atividade fazendo posturas com menos ovos e tendo menos filhotes para alimentar. Como se pressupõe que a predação de ninhos é maior nos trópicos do que em latitudes maiores, este mecanismo é consistente com os menores tamanhos de ninhada de aves tropicais (Skutch 1949). De acordo com a hipótese de limitação de alimento, a quantidade de recursos disponíveis para os pais alimentarem os filhotes durante a estação reprodutiva é a principal causa da variação latitudinal no tamanho de ninhada (Lack 1947, Ashmole 1963). Portanto, taxas reprodutivas mais elevadas são favorecidas quando há mais recursos disponíveis para a reprodução (Ricklefs 1980, Martin 1995b, McNamara *et al.* 2008). Dois mecanismos foram propostos para explicar a hipótese de disponibilidade de alimento.

De acordo com o primeiro, os pais tem mais horas por dia para alimentar os filhotes durante a estação reprodutiva em latitudes mais elevadas quando comparadas com latitudes menores (Lack 1947). A segunda afirma que a maior sazonalidade de recursos é responsável pela maior mortalidade de indivíduos durante o inverno de latitudes maiores. Desse modo, com baixa densidade populacional e maior disponibilidade de recursos, os pais podem alimentar um maior número de filhotes durante a estação reprodutiva (Ashmole 1963).

A teoria de história de vida tem sido um campo de investigação ativo (Martin, 2004) por mais de 70 anos (Ricklefs 2000b). Muitas hipóteses alternativas tem sido propostas para explicar o gradiente latitudinal de tamanho de ninhada e estudos teóricos têm provido resultados contrastantes. Por exemplo, Lima (1987) sugeriu que a disponibilidade de alimento seria um fator limitante se os pais esgotarem o estoque de alimento em seus territórios, e que a predação é mais importante para determinar o tamanho da ninhada do que a disponibilidade de alimento. Em contraste, alguns modelos sugerem que apesar das diferenças nas taxas de predação de ninhos entre regiões tropicais e temperadas, o aumento latitudinal na sazonalidade de recursos seria suficiente para explicar a variação no tamanho de ninhada (McNamara *et al.* 2008, Griebeler *et al.* 2010).

Frente a falta de consenso, muitos estudos tem investigado causas ambientais indiretas, focando em taxa metabólica basal (Wikelski, Spinney, *et al.* 2003, Wiersma *et al.* 2007), imunocompetência e hemoparasitismo (Martin *et al.* 2001, Lee *et al.* 2008), efeito da temperatura no comportamento de incubação (Conway & Martin 2000, Londoño *et al.* 2008), seleção sexual (Badyaev 1997, Kolm *et al.* 2007), desenvolvimento embriônico (Martin & Schwabl 2008, Cooper *et al.* 2011), entre outros.

No entanto, a variação latitudinal no tamanho de ninhada das aves persiste como uma questão não resolvida, basicamente por três razões principais. Primeiro, após o surgimento da hipótese de sazonalidade a hipótese da duração do dia raramente foi testada (e.g. Sanz *et al.* 2000) e a limitação de alimento por meio da densidade populacional foi

amplamente aceita como o mecanismo para a variação no tamanho de ninhada (e.g. Ricklefs 1980, Koenig 1984, 1986, Arcese & Smith 1988, Korpimäki & Hakkarainen 1991, Kostrzewa & Kostrzewa 1991, Korpimäki & Wiehn 1998, Yom-Tov & Geffen 2002, Griebeler & Böhning-Gaese 2004, Evans *et al.* 2005). Embora a hipótese de limitação de alimento tenha sido frequentemente testada experimentalmente por meio da manipulação de ninhadas (Cronmiller & Thompson 1980, Lessells 1986, Dijkstra *et al.* 1990, Christe *et al.* 2011) ou suplementação alimentar (Simons & Martin 1990, Wiehn & Korpimäki 1997, Clifford & Anderson 2001) durante a estação reprodutiva, estes desenhos experimentais não permitem a distinção entre respostas de densidade populacional e tempo disponível para alimentar os filhotes. Para distinguir entre os mecanismos, ambos os fatores, duração do dia e densidade populacional, devem ser levados em conta em experimentos mais complexos.

Segundo, embora a limitação de alimento seja amplamente aceita como o maior determinante de tamanho de ninhada (Lack 1947, revisado em Martin 1987, mas veja Ferretti *et al.* 2005), a evidência é basicamente baseada em populações locais (Martin 2004). Muitos dos estudos focam em uma única população de uma espécie em particular (Boyce & Perrins 1987, Korpimäki & Hakkarainen 1991, Korpimäki & Wiehn 1998). No entanto, estes estudos podem superestimar os efeitos da plasticidade fenotípica e normas de reação dos indivíduos enquanto subestimam as causas evolutivas da variação no tamanho de ninhada (Martin 2004). Outros estudos comparam várias espécies de uma única área (Slagsvold 1982, Mason 1985, Yom-Tov *et al.* 1994, Mezquida & Marone 2001, Auer *et al.* 2007), onde pode-se confundir a variação entre espécies com efeitos linhagem-específicos (detalhes em Stearns 1992). Estudos com grande amplitude geográfica geralmente focam em uma única espécie (e.g. Murray 1976, Koenig 1984, Soler & Soler 1992, Young 1994, Bell 1996, Hendricks 1997, Sanz 1998, Dunn *et al.* 2000, Carrillo & González-Dávila 2009) mas não capturam uma quantidade significativa da amplitude latitudinal existente nos continentes. Já estudos que comparam várias espécies ao longo de grandes áreas geográficas são menos comuns principalmente porque há poucos dados disponíveis (Moreau 1944, Lack

1947, Kulesza 1990, Böhning-Gaese *et al.* 2000, Martin *et al.* 2000, Cardillo 2002, Vaclav & Sanchez 2008). Isto é particularmente verdade para o hemisfério sul (e.g. Kulesza 1990) e o resultado é que a variação intraespecífica não é incluída em estudos geográficos amplos de tamanho de ninhada (e.g. Jetz *et al.* 2008).

Terceiro, muitos dos padrões de história de vida são baseados no conhecimento biológico do hemisfério norte (Martin 2004), que possui menos de 25% de toda a biodiversidade de aves do planeta. Evidências para o gradiente latitudinal tem sido encontradas examinando-se padrões de tamanho de ninhada de espécies amplamente distribuídas (e.g. Murray 1976, Koenig 1984, Young 1994, Bell 1996, Hendricks 1997, Sanz 1998, Dunn *et al.* 2000, Carrillo & González-Dávila 2009, mas veja Soler & Soler 1992) e por meio de análises comparativas entre várias espécies (Moreau 1944, Lack 1947, Kulesza 1990, Böhning-Gaese *et al.* 2000, Martin *et al.* 2000, Cardillo 2002) principalmente na América do Norte e Europa. Em geral os estudos possuem pouca ou nenhuma informação de espécies além das regiões Neártica e Paleárctica. Por exemplo, Kulesza (1990) não encontrou dados de tamanho de postura de passeriformes neotropicais e Jetz (2008) encontrou dados de tamanho de ninhada para apenas 49% das espécies da região Neotropical. Em contraste, na região Neotropical, somente a América do Sul possui mais de 30% de toda a diversidade de aves do planeta (Ridgely & Tudor 1989, 1994) e mesmo assim tem sido menos estudada pelos pesquisadores de história de vida (Martin 1996, 2004). De um ponto de vista global, os maiores tamanhos de ninhada pertencentes à avifauna menos diversificada do hemisfério norte são melhor estudados (Martin 1996, Ricklefs 2000b) porém incomuns (Jetz *et al.* 2008).

Neste capítulo analisamos o tamanho de ninhada de Fluvicolinae em ampla escala geográfica com os objetivos de: (1) testar as hipóteses de Lack (1947) e Ashmole (1963) lado a lado, e (2) comparar os hemisférios sul e norte das Américas para testar quais fatores influenciam o tamanho de ninhada ao longo de cada um dos hemisférios.

MÉTODOS

Procuramos dados originais de biologia reprodutiva de Fluvicolinae por meio de uma ampla revisão de literatura, conferimos nomes científicos e sinónimas em Hellmayr (1927) e obtivemos dados de tamanho de ninhada e localidade (detalhes no capítulo 1). Registros que não fomos capazes de geo-referenciar, de ninhadas explicitamente incompletas ou reconhecidos como identificação incorreta por nós ou pela literatura foram excluídos das análises. Além dos dados de literatura, utilizamos dados obtidos no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) e informações disponíveis online no banco de dados do Museum of Vertebrate Zoology at Berkeley (MVZ, mvz.berkeley.edu), Field Museum at Chicago (FMNH, fieldmuseum.org) e California Academy of Sciences (CAS, calacademy.org).

Devido à escassez de dados para algumas localidades, utilizamos o número de ninhegos como tamanho de ninhada, desde que estivessem dentro do tamanho de ninhada conhecido para a espécie. Excepcionalmente em um registro para o Uruguai (Gore & Gepp 1978) utilizamos o número de filhotes recém saídos do ninho de *Xolmis dominicanus* como tamanho de ninhada.

Reconhecemos que a predação parcial de ninhos pode ser uma causa potencial de desvios no tamanho de ninhadas. Entretanto, não acreditamos ser um problema para as análises desde que a predação parcial de ninhos é incomum e toda a ninhada geralmente é perdida em um evento de predação de ninho (Ricklefs 1969, Nilsson 1984, França & Marini 2009). Também reconhecemos fontes de ruído que podem ser importantes, como a variação local no tamanho de ninhada ao longo da estação reprodutiva (Drent & Daan 1980, Murphy 1986, Stutchbury & Robertson 1988, Hochachka 1990, Wardrop & Ydenberg 2003, Gil-
Delgado *et al.* 2004), diferenças entre casais devido à idade (Richdale 1949, Nol & Smith 1987), condição corpórea (Silverin 1981, Askenmo 1982, Newton *et al.* 1983, Loman 1984, Christians *et al.* 2002, Smith & Moore 2003, Wardrop & Ydenberg 2003), assim como diferenças entre anos devido às variações climáticas (Marchant 1959, Järvinen & Väisänen

1984, Boyce & Perrins 1987, Martin 1987, Korpimäki & Wiehn 1998, Gilg Delgado *et al.* 2004). Mesmo que estas variáveis possam aumentar o ruído nas análises, acreditamos que elas não enviesam as análises estatísticas, pois assumimos que todas as localidades e espécies estão sujeitas às mesmas variações. Para reduzir o ruído local, calculamos o tamanho médio de ninhada para cada espécie e ecorregião (Olson *et al.* 2001) antes de analisar os dados.

Pressupostos sobre efeitos ecológicos e filogenéticos

Considerando-se as linhagens pertencentes a esta subfamília, pode haver vieses se as exigências ambientais e/ou respostas às variações ambientais fossem drasticamente diferentes entre espécies. Entretanto, os parâmetros de história de vida geralmente são conservados dentro das linhagens (Wiens & Graham 2005) e mais de 90% da variação entre linhagens de aves ocorre no nível de famílias ou em níveis superiores (Owens & Bennett 1995). Além disso, a maior parte da variação interespecífica existente nos parâmetros reprodutivos dos tiranídeos da América do Norte está relacionada com variáveis ecológicas, enquanto que a filogenia, ao nível de família e gênero, tem pouco impacto na variabilidade destes parâmetros (Murphy 1989). Além disso, como este é um clado relativamente recém evoluído (~13 Mya; Ohlson *et al.* 2008) consideramos toda a subfamília Fluvicolinae como sujeita e respondendo igualmente às variáveis ambientais.

Determinantes intrínsecos

A massa (ou tamanho) corporal pode explicar boa parte da variação em vários parâmetros de história de vida de mamíferos, répteis e aves (Western & Ssemakula 1982, Stearns 1983, 1984, Saether 1987). Como a massa corporal aumenta com a latitude (Meiri & Dayan 2003) e o tamanho de ninhada aumenta alometricamente com o tamanho corporal, se o tamanho corporal explica boa parte da variação no tamanho de ninhada, as relações ecológicas do tamanho de ninhada podem ser

adaptativamente menos importantes do que o proposto pela teoria de história de vida (Western & Ssemakula 1982). Utilizamos a massa corporal (g) das espécies relatadas em Dunning (1992), Di Giacomo (2005) e BirdLife (www.birdlife.org). Utilizamos um valor único de massa corporal para cada espécie nas análises, desconsiderando variações intraespecíficas principalmente para espécies com ampla distribuição, pois não encontramos valores locais. Não encontramos a massa corporal de *Xolmis salinarum* na literatura e, portanto, estimamos a massa corporal proporcional baseando-se no tamanho e massa de espécies congêneres.

Classificamos as espécies de acordo com o comportamento migratório em: residentes, migrantes de curta, média e longa distância de acordo com Fitzpatrick *et al.* (2004). Nas regiões neárticas as condições climáticas são severas durante o inverno, o que impõe custos energéticos relacionados com a termo regulação durante o repouso em noites frias (Wikelski, Tarlow, *et al.* 2003) ou com a migração de longas distâncias até regiões neotropicais (Berthold 2001). Por outro lado, nas regiões neotropicais o clima é relativamente ameno, o que permite que as aves defendam territórios ao longo de todo ano (Stutchbury & Morton 2008) ou migrem distâncias menores do que a maioria das aves de regiões neárticas (Chesser 1994). Portanto, os passeriformes de regiões neárticas apresentam tipicamente maiores taxas de mortalidade do que os de regiões neotropicais (Ricklefs *et al.* 2011) e espera-se que tenham maiores tamanhos de ninhada.

Classificamos os ninhos em abertos (taça), fechados (pendões, esferas, domos e rachaduras em rochas) e cavidades. O tipo de ninho pode afetar o tamanho de ninhada por meio de dois mecanismos. Por um lado, embora ninhos fechados e em cavidades possam estar sujeitos às altas taxas de predação na região Neotropical (Renton & Salinas-Melgoza 2004), eles são mais seguros do que ninhos abertos (von Haartman 1957, Ricklefs 1969, Alerstam & Högstedt 1981, Lima 1987). Por outro lado, se atividades que despendam muito tempo (e.g. construção do ninho) levem à seleção por maiores tamanhos de ninhada (Skinner 1985), então esperamos que espécies com ninhos mais custosos tenham ninhadas maiores do que espécies de ninhos abertos e mesmo em cavidades

(Fluvicolinae não possui espécies escavadoras).

A área de distribuição pode estar relacionada com a amplitude do nicho ecológico (Brown 1995). Além disso, espécies mais amplamente distribuídas possuem parâmetros associados com altas taxas de crescimento populacional, como a alta fecundidade (Duncan *et al.* 2002). Logo, espera-se que gêneros amplamente distribuídos tenham maiores tamanhos de ninhada. Calculamos a amplitude latitudinal de reprodução (ALR) dos gêneros como a diferença entre a maior e a menor latitude onde houve registro reprodutivo. Não fomos capazes de calcular a ALR para boa parte das espécies, pois muitas tinham poucos registros ao longo da distribuição. Portanto, embora haja espécies congêneras com grande diferença na ALR, consideramos a medida para gênero mais confiável.

Determinantes extrínsecos

Latitude é uma variável que captura a variação global de muitas variáveis ambientais. Calculamos a duração do dia de acordo com a latitude de cada registro utilizando o modelo proposto por Forsythe *et al.* (1995). Este modelo leva em conta a latitude e o dia do ano para estimar o número de horas de luz para uma superfície plana. Como nem todos os registros tinham a data do ano e muitos artigos apresentavam o tamanho médio de ninhada para uma localidade específica para um período determinado ou a estação reprodutiva, padronizamos o cálculo para 45 dias antes do solstício de verão. O dia exato é arbitrário, mas escolhemos este período pois os Fluvicolinae se reproduzem durante a primavera e o verão em latitudes maiores, onde a duração de horas de luz por dia varia mais. O verão inicia no solstício de verão, em torno do dia 21 de junho no hemisfério norte e por volta de 21 de dezembro no hemisfério sul e, dependendo da espécie, este período pode incluir a postura de ovos ou o período em que os filhotes estão deixando o ninho. Portanto, espera-se que o 45º dia antes do solstício de verão capture condições reprodutivas de todas as espécies. Além disso, o dia exato do solstício de verão é um único dia com o maior número de horas de luz e espera-se que a duração do dia no 45º dia antes do solstício capture condições reprodutivas médias

de toda a estação reprodutiva.

Utilizamos a Evapotranspiração Potencial (PET; Trabucco & Zomer 2009) para representar a disponibilidade de recursos. Esta fonte de dados sobre PET é mensal, possibilitando o cálculo da sazonalidade subtraindo-se o mês com valor mínimo do ano do mês com o valor máximo ($ET_{seas} = PET_{max} - PET_{min}$).

Análises estatísticas

As variáveis ambientais, plantas e animais e seus parâmetros de história de vida não estão distribuídos uniformemente ou ao acaso ao longo do espaço. Estas variáveis geralmente estão estruturadas em gradientes e/ou em manchas gerados por processos físicos. Como consequência do mesmo processo causal, as medidas ou amostras tem maior probabilidade de serem similares às medidas/amostras próximas e são denominadas como espacialmente autocorrelacionadas (Cliff & Ord 1973, Ripley 1981, Legendre 1993). Sob procedimentos estatísticos clássicos, os dados autocorrelacionados violam o pressuposto de observações independentes e inflam os graus de liberdade. Se não levada em conta, a autocorrelação espacial pode levar a subestimativa do intervalo de confiança e/ou interpretação errônea das relações ecológicas (Lennon 2000). Dependendo do grau de autocorrelação nos resíduos, o teste de hipóteses pode ter sérios problemas devido aos falsos positivos (Lennon 2000, mas veja Diniz-Filho *et al.* 2003).

Por outro lado, como as estruturas espaciais estão presentes na maior parte dos fenômenos ecológicos investigados, a análise do padrão espacial é fundamental para o entendimento dos mecanismos subjacentes (Legendre & Legendre 1998). Com isto em mente, conferimos a estrutura espacial na variação geográfica do tamanho de ninhada utilizando o índice (I) de Moran. O I de Moran é uma extensão do coeficiente de correlação (ρ) de Pearson. Enquanto o ρ mede a associação entre duas variáveis, x e y , o I mede o grau de associação entre as observações de uma única variável. O I de Moran varia entre -1 e 1 e é igual a zero quando não há autocorrelação. Este coeficiente mede a autocorrelação global da variável,

mas com a utilização de matrizes de peso é possível calcular a autocorrelação para várias classes de distância (veja discussão em Getis 2009). A utilização de matrizes de peso é útil quando se deseja estimar em qual escala espacial existe autocorrelação espacial.

Para testar as hipóteses conferimos a autocorrelação nos resíduos. Como a autocorrelação nos resíduos é interpretada como sendo devido a variáveis faltantes que estruturam os dados, pode-se calcular variáveis artificiais utilizando-se filtros de autovetores espaciais (SEF) para remover a estrutura ou dependência dos resíduos (Getis & Griffith 2002). Os autovetores são utilizados para representar tipos particulares de padrões de mapas incorporados nos dados. Os filtros entram como variáveis preditoras no modelo e representam as variáveis faltantes, filtrando a autocorrelação em diferentes escalas (Getis & Griffith 2002). Este procedimento assegura que os resíduos estejam de acordo com os pressupostos do modelo (Getis & Griffith 2002).

Após conferir a autocorrelação nos resíduos, selecionamos os SEF necessários para manter a autocorrelação residual abaixo de 0,05. Posteriormente conduzimos as análises com as variáveis ecológicas e com os filtros necessários. Nos resultados é reportada a variação explicada pelas variáveis ambientais.

Utilizamos análise de componentes principais (PCA) para reduzir a multicolinearidade entre variáveis. A multicollinearidade é indesejável entre variáveis preditoras, pois pode enviesar as estimativas do modelo e confundir a interpretação das correlações. A PCA captura a variação nos dados e a decompõe em eixos ortogonais, os componentes principais, que são utilizados na análise.

As análises foram feitas utilizando-se os programas SAM (Rangel *et al.* 2010) e JMP v. 9.0. (SAS Institute 2010) com nível de significância em 0,05 (Zar 1998).

Duração do dia vs. sazonalidade de recursos

Testamos as hipóteses de duração do dia (Lack 1947) e a sazonalidade (Ashmole 1963) utilizando análise de regressão parcial para

os dados de ambos os hemisférios ao mesmo tempo. Quando há uma variável resposta e duas ou mais variáveis explicativas, a regressão parcial permite separar a variação explicada por cada uma das variáveis. Além disso é possível quantificar a variação explicada por ambas as variáveis ao mesmo tempo, explicação compartilhada pelas variáveis.

Hemisfério norte vs. hemisfério sul

Para analisar as diferenças entre ambos os hemisférios, buscamos uma divisão que fizesse sentido biogeográfico. Não poderíamos simplesmente dividir os hemisférios na linha do Equador, pois consideraríamos a porção norte da América do Sul como hemisfério norte, e portanto, sem sentido biológico.

Uma opção biogeográfica seria comparar as Regiões Zoogeográficas, que são baseadas na distribuição do *taxa* de vertebrados (Wallace 1876, Lomolino *et al.* 2010). A América contém duas regiões principais, Neotropical e Neártica e, mais recentemente, duas mais foram propostas, Andina e Caribenha (Procheş & Ramdhani 2012). A região Neotropical engloba a América do Sul e a maior parte da América Central, enquanto a região Neártica é composta pelo norte do México até Estados Unidos e Canadá. Entretanto, com essa divisão perderíamos a maior parte do gradiente latitudinal para ambos os hemisférios.

A terceira opção foi dividir entre norte e sul do Istmo do Panamá. A composição de espécies da América Central não foi sempre similar a da América do Sul. O aumento na similaridade de espécies ocorreu há aproximadamente 2,7 milhões de anos, a partir do fechamento do Istmo do Panamá (Webb 1997, 2006). A formação de uma ponte de terra aumentou a troca de espécies entre ambos os continentes (Weir *et al.* 2009) levando ao período conhecido como o “Grande Intercâmbio Biótico Americano” (Webb 1997, 2006). Os tiranídeos se diversificaram no continente sul americano ao longo do período Terciário (Ohlson *et al.* 2008) e, assim como outros *taxa*, aceleraram a taxa de invasão na América do Norte após o fechamento do Istmo do Panamá (Webb 1997, Ricklefs 2002, Weir *et al.* 2009). Portanto, dividimos as américas em duas

regiões biogeográficas, uma ao norte e outra ao sul do Istmo do Panamá (Fig. 1). Consideramos as ilhas das Antilhas Ocidentais como Norte, pois eram mais similares à América Central e do Norte em relação à composição de gêneros (*Contopus*, *Empidonax* e *Sayornis*) do que a América do Sul. Esta divisão nos permitiu manter o gradiente latitudinal de tamanho de ninhada do modo como os estudos tem se referido historicamente. Embora este evento biogeográfico tenha facilitado a ocupação do hemisfério norte pelos Tyrannidae, a maior parte da variação no tamanho de ninhada deve-se às variáveis ecológicas e uma pequena quantidade da variação aos efeitos filogenéticos (veja o item acima “Pressupostos sobre efeitos ecológicos e filogenéticos”).

Analisamos os dados para cada hemisfério separadamente, incluindo todos os determinantes intrínsecos e extrínsecos utilizando o Método dos Mínimos Quadrados (MMQ) (Zuur *et al.* 2007). Este método é consistente quando não há multicolinearidade entre os preditores e assume-se que os erros tem distribuição normal. Não removemos preditores não significativos das análises porque teriam sido substituídos por SEF ao remover a autocorrelação espacial dos resíduos. Comparamos os coeficientes dos preditores entre os hemisférios norte e sul para inferir as diferenças entre os dois hemisférios.

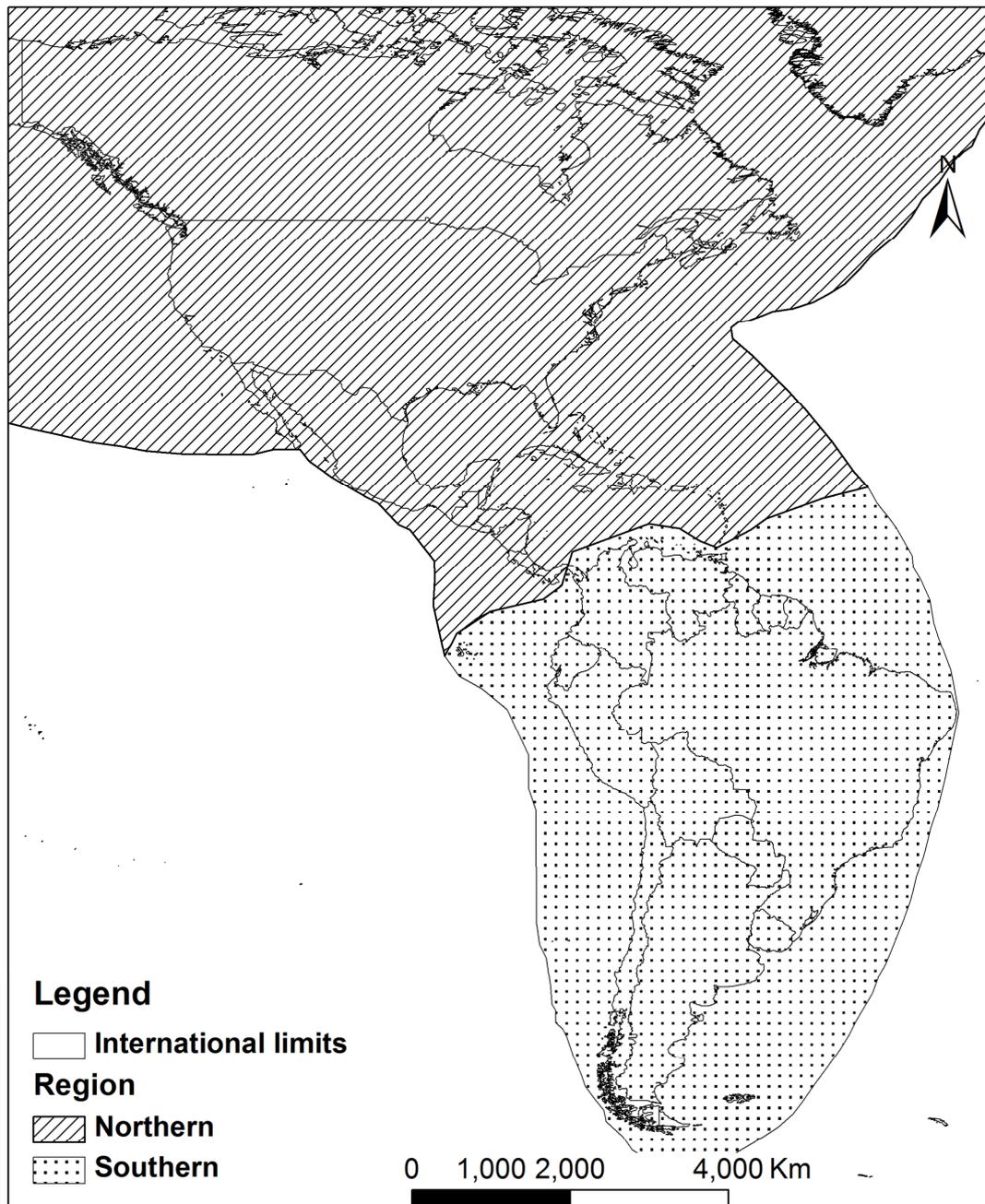


Figura 1. Limites das regiões biogeográficas utilizados em nossas análises. Hemisfério norte compreendendo o norte do Istmo do Panamá e as Antilhas Ocidentais e o hemisfério sul compreendendo o sul do Istmo do Panamá, América do Sul, Galápagos e Malvinas.

RESULTADOS

Obtivemos dados de 5019 ninhos pertencentes a 90 espécies de Fluvicolinae no Novo Mundo. Após calcular o tamanho médio de ninhada para cada espécie e ecorregião, realizamos as análises com 534 pontos resultantes.

De acordo com os índices de Moran obtidos, os tamanhos de ninhada são espacialmente estruturados. Os baixos I s de Moran dos resíduos do modelo indicam que os preditores foram suficientes para explicar a estrutura espacial existente e que os coeficientes foram corretamente estimados. Em todo o conjunto de dados, os maiores valores de Moran estiveram entre 0,20 e 0,31 entre a primeira e a sexta classe de distância (Tabela 1).

Dados positivamente correlacionados (I de Moran > 0) indicam que os pontos vizinhos possuem valores similares entre si. Os tamanhos de ninhada foram positivamente autocorrelacionados até a oitava classe de distância (~4000 km) e negativamente autocorrelacionados em distâncias maiores, o que corresponde a distância entre as regiões tropicais e temperadas.

Duração do dia vs. sazonalidade de recursos

A autocorrelação nos resíduos da regressão parcial esteve entre 0,14 na primeira e 0,12 na terceira classe de distância. Após utilizar os filtros (SEF) o maior I de Moran foi 0,06 na primeira classe e não foi significativo.

A hipótese de alimento (duração do dia + sazonalidade) explicou 28% da variação total no tamanho de ninhada e ambas as variáveis foram significativas ($p < 0,05$). De acordo com a regressão parcial a variação explicada compartilhada pelas duas variáveis foi de 17%. A duração do dia explicou 25% no total e 8% sozinha de toda a variação no tamanho de ninhada. A sazonalidade explicou 20% no total e 3% sozinha de toda a variação no tamanho de ninhada (Fig. 2).

Tabela 1. Resultados da análise de autocorrelação espacial, mostrando as classes de distância, distância (km), valor do *I* de Moran, erro padrão e significância do *I* de Moran de cada classe de distância dos tamanhos de ninhada de Fluvicolinae no Novo Mundo.

Classe de distância	de Distância (km)	<i>I</i> de Moran	de Erro padrão	Valor de P
1	329	0,30	0,010	<0,001
2	890	0,25	0,010	<0,001
3	1343	0,31	0,010	<0,001
4	1844	0,31	0,010	<0,001
5	2386	0,28	0,010	<0,001
6	2942	0,21	0,010	<0,001
7	3495	0,07	0,010	<0,001
8	3997	0,05	0,010	<0,001
9	4546	-0,08	0,008	<0,001
10	5258	-0,19	0,008	<0,001
11	6283	-0,32	0,009	<0,001
12	7414	-0,29	0,010	<0,001
13	8199	-0,19	0,010	<0,001
14	8727	-0,17	0,010	<0,001
15	9260	-0,18	0,010	<0,001
16	9915	-0,21	0,010	<0,001
17	12472	-0,19	0,008	<0,001

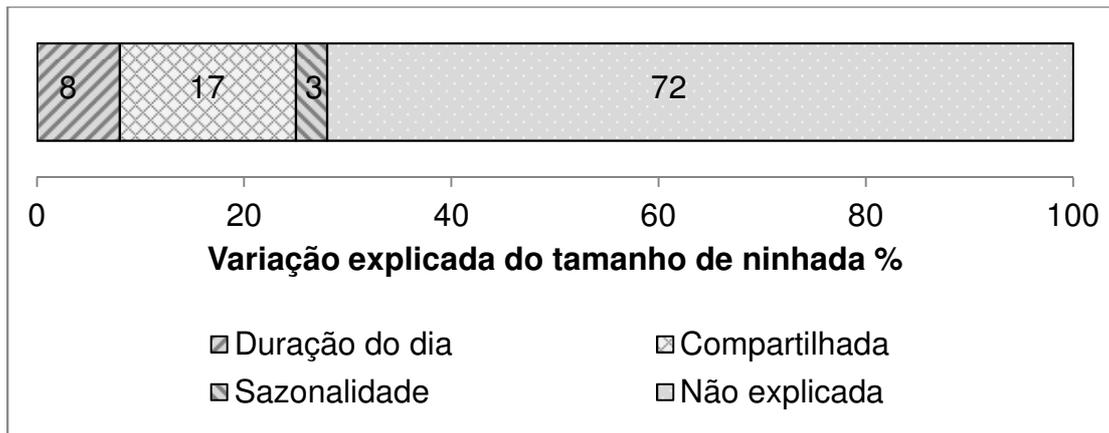


Figura 2. Resultados da regressão parcial mostrando a quantidade de variação explicada pela duração do dia, sazonalidade, compartilhada (explicada por ambas as variáveis) e variação nos tamanhos de ninhada de *Fluviolinae* no Novo Mundo não explicada pelas variáveis.

Hemisfério norte vs. hemisfério sul

Como as variáveis sazonalidade ambiental e a duração do dia foram colineares, fizemos uma PCA e mantivemos o primeiro componente da duração do dia e sazonalidade (DDS) para as análises geográficas. Os resíduos do modelo com todas as variáveis explicativas estavam livres de autocorrelação e não foi preciso utilizar filtros de autovetores espaciais (Fig. 3).

O modelo (MMQ) explicou 44% da variação total no hemisfério norte e apenas 17% no hemisfério sul (Tabela 2). Os tamanhos de ninhada previstos pelo modelo foram relativamente parecidos com os valores observados (Figs. 4a, 4b). A variação residual não apresentou estrutura espacial (Fig. 4c). Todas as variáveis explanatórias, exceto a massa corporal das espécies, foram significativas no hemisfério norte. No hemisfério sul, o tipo de ninho, massa corporal e duração do dia e sazonalidade (DDS) foram significativas (Tabela 3).

Tabela 2. Resultado do Método dos Mínimos Quadrados mostrando a quantidade de variação explicada (R^2), tamanho médio de ninhada e o número de observações de tamanhos de ninhada de Fluvicolinae nos hemisférios norte e sul do Novo Mundo.

Termo	Norte	Sul
R^2	0,44	0,17
Tamanho médio de ninhada	3,43	2,66
Número de observações	271	263

Tabela 3. Resultado do Método dos Mínimos Quadrados mostrando o número de graus de liberdade (GL), a estatística F (F ratio) e a probabilidade (valor de P) dos preditores: massa corporal da espécie, comportamento migratório, tipo de ninho, amplitude latitudinal de reprodução do gênero (ALR) e do componente de duração do dia e sazonalidade (DDS) da análise dos tamanhos de ninhada de Fluvicolinae nos hemisférios norte e sul do Novo Mundo.

Termo	Norte			Sul		
	GL	F Ratio	Valor de P	GL	F Ratio	Valor de P
Massa corporal	1	0,250	0,617	1	6,707	0,010
Comportamento migratório	3	10,083	<0,001	1	0,011	0,916
Tipo de ninho	2	4,074	0,018	2	5,102	0,007
ALR	1	40,616	<0,001	1	3,372	0,068
DDS	1	22,890	<0,001	1	13,521	<0,001

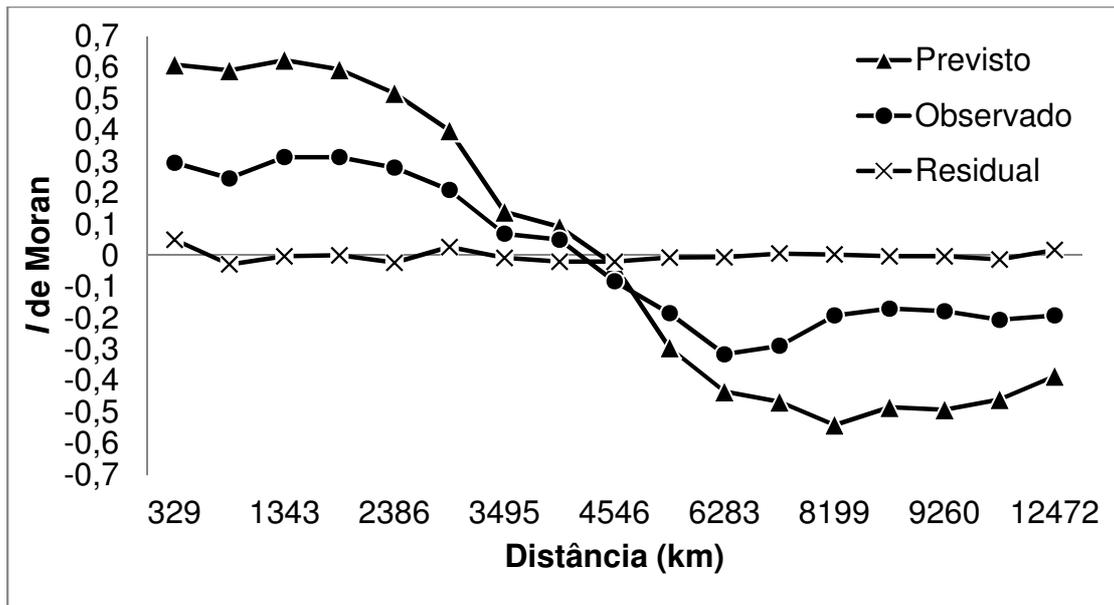
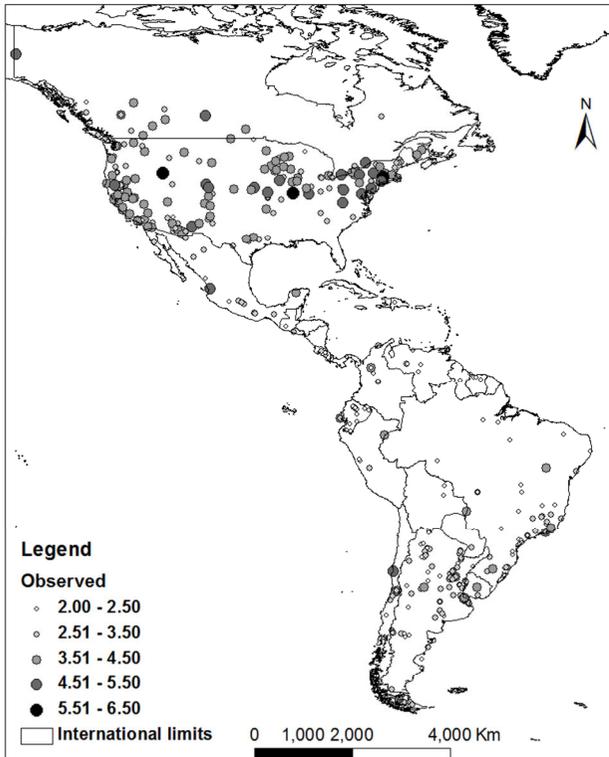
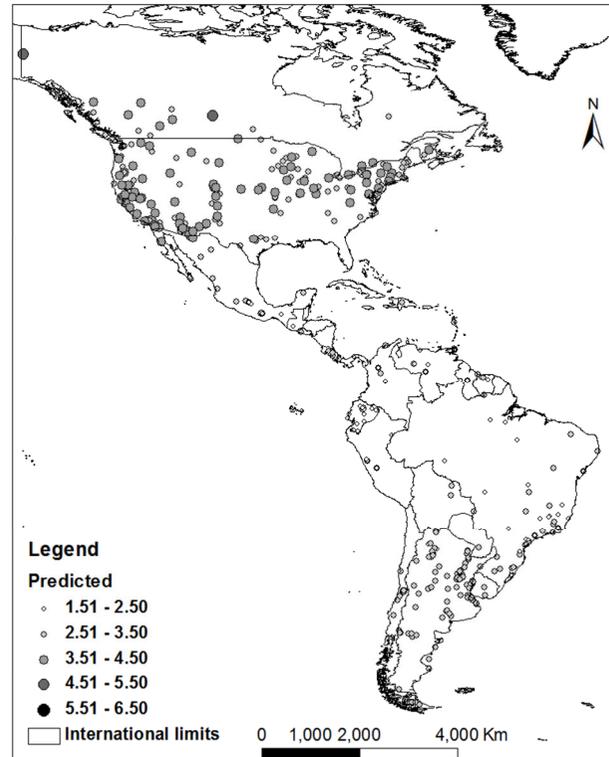


Figura 3. Valores do I de Moran dos valores observados (●), previstos (▲) e residuais (X) para cada classe de distância (km) da análise de autocorrelação espacial dos tamanhos de ninhada de Fluvicolinae nos hemisférios norte e sul do Novo Mundo.

a



b



c

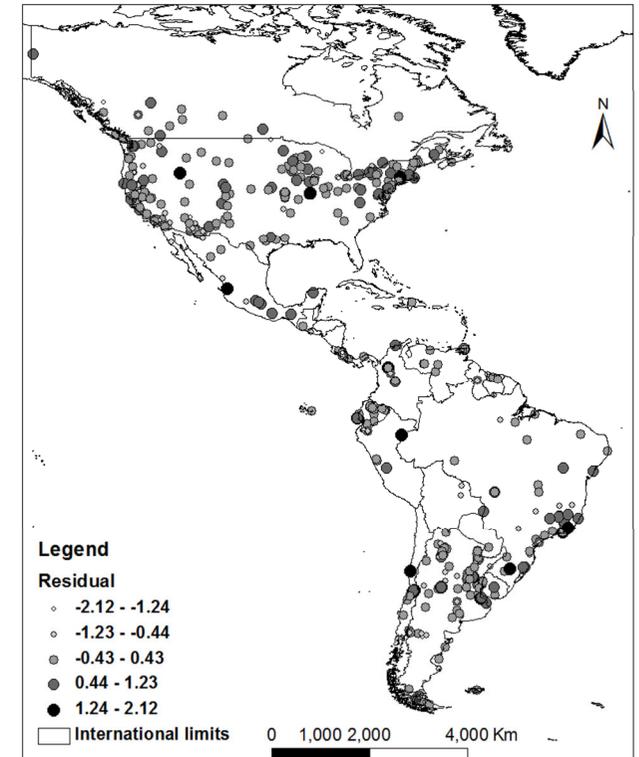


Figura 4. Valores de tamanhos de ninhada observados (a), previstos (b) e residuais (c) da análise dos tamanhos de ninhada de Fluvicolinae nos hemisférios norte e sul do Novo Mundo, estimados com o Método dos Mínimos Quadrados.

Determinantes intrínsecos

O tamanho de ninhada teve relação significativa com a massa corporal apenas no hemisfério sul e relação com o comportamento migratório apenas no hemisfério norte (Tabela 4). No hemisfério norte, migrantes de curta distância tem maiores tamanhos de ninhada do que espécies residentes e migrantes de longa distância, enquanto que migrantes de média distância tem ninhadas menores do que os outros grupos (Fig. 5, Tabela 4).

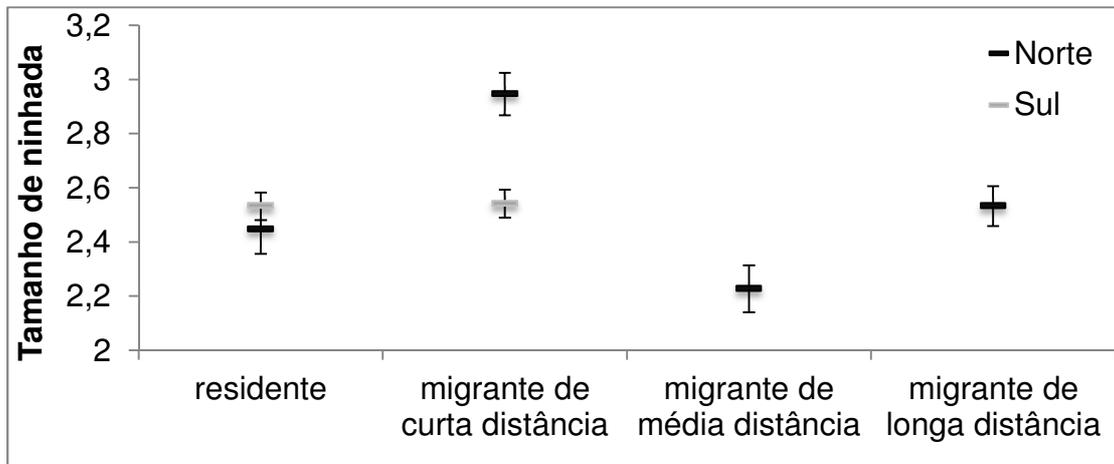


Figura 5. Tamanhos de ninhada ($\bar{X} \pm SE$) em relação ao comportamento migratório de Fluvicolinae nos hemisférios norte e sul do Novo Mundo, estimados com o Método dos Mínimos Quadrados.

Em ambos os hemisférios, espécies com ninhos abertos possuem menores tamanhos de ninhada do que espécies com ninhos fechados e em cavidades (Fig. 6, Tabela 4). O tamanho de ninhada teve relação significativa com o aumento na amplitude latitudinal de reprodução dos gêneros no hemisfério norte (Tabela 4).

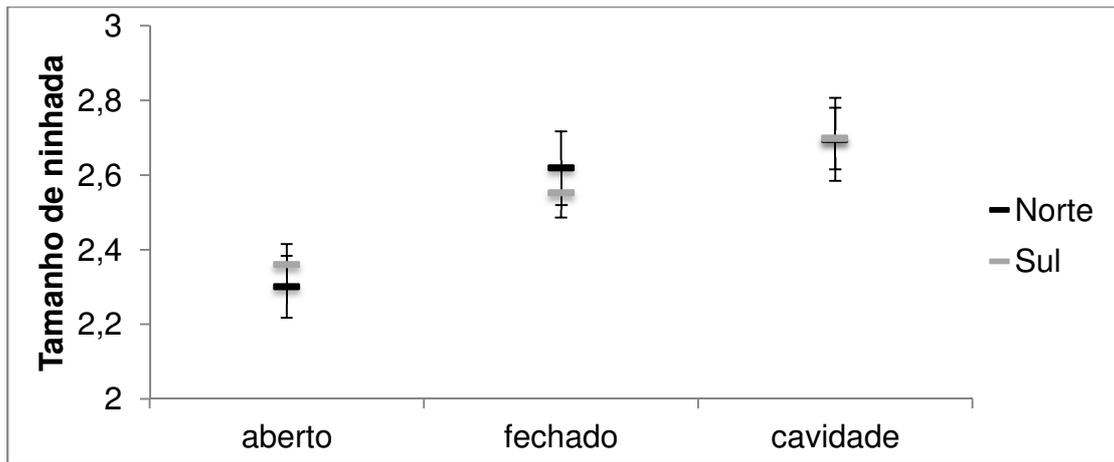


Figura 6. Tamanhos de ninhada ($\bar{X} \pm SE$) em relação ao tipo de ninho de Fluvicolinae nos hemisférios norte e sul do Novo Mundo, estimados com o Método dos Mínimos Quadrados.

Determinantes extrínsecos

O tamanho de ninhada teve relação positiva significativa com a duração do dia e sazonalidade (DDS) em ambos os hemisférios (Tabela 4). Entretanto, o aumento é menor no hemisfério sul do que no hemisfério norte.

Tabela 4. Coeficiente, erro padrão e a probabilidade (valor de P) dos preditores: massa corporal da espécie, comportamento migratório (CM), tipo de ninho (Ninho), amplitude latitudinal de reprodução do gênero (ALR) e do componente de duração do dia e sazonalidade (DDS) da análise (Método dos Mínimos Quadrados) dos tamanhos de ninhada de Fluvicolinae nos hemisférios norte e sul do Novo Mundo.

Termo	Norte			Sul		
	Coef.	Erro Padrão	Valor de P	Coef.	Erro Padrão	Valor de P
(Intercepto)	2,538	0,150	<0,001	2,536	0,118	<0,001
Massa corporal	-0,004	0,009	0,617	0,007	0,003	0,010
CM [residente]	-0,091	0,091	0,320	0,005	0,051	0,916
CM [migrante curta distância]	0,408	0,079	<0,001	0,005	0,051	0,916
CM [migrante média distância]	-0,311	0,087	<0,001	-	-	-
CM [migrante longa distância]	-0,006	0,073	0,937	-	-	-
Ninho [aberto]	-0,237	0,083	0,005	0,176	0,055	0,002
Ninho [fechado]	0,080	0,099	0,420	0,015	0,066	0,819
Ninho [cavidade]	0,157	0,111	0,159	0,161	0,082	0,051
ALR	0,017	0,003	<0,001	0,004	0,002	0,068
DDS	0,241	0,050	<0,001	0,136	0,037	<0,001

DISCUSSÃO

Tanto a duração do dia como a sazonalidade tiveram efeitos significativos e explicaram uma variação substancial nos tamanhos de ninhada de Fluvicolinae. Nas comparações entre hemisférios o tamanho de

ninhada é correlacionado com o componente ambiental (DDS) e vários aspectos ecológicos das espécies de Fluvicolinae. No entanto, as relações diferem entre hemisférios. A massa corporal explicou uma parte significativa, mas pequena, da variabilidade do tamanho de ninhada apenas no hemisfério sul, enquanto que o comportamento migratório e a ALR explicaram uma porção significativa da variação no hemisfério norte. O tipo de ninho teve uma relação significativa em ambos os hemisférios.

Duração do dia vs. sazonalidade de recursos

Ambos, duração do dia e sazonalidade tiveram efeitos significativos e explicaram uma quantidade considerável da variação no tamanho de ninhada dos fluvicolíneos. Desse modo, é interessante notar que o mecanismo de duração do dia proposto por Lack (1947) não tenha sido investigado pela maior parte dos pesquisadores. A habilidade parental para alimentar ninhadas maiores tem sido extensivamente testada por meio de experimentos de aumento de ninhada e suplementação de recursos (veja as referências na introdução). Entretanto, os experimentos realizados até o momento não foram delineados para distinguir entre os mecanismos relacionados com a disponibilidade de alimento para a reprodução.

Modelos teóricos têm dado suporte ao mecanismo de sazonalidade (McNamara *et al.* 2008, Griebeler *et al.* 2010). Novamente, estes modelos negligenciam o mecanismo de duração do dia. Ao avaliar alimento e predação, Lima (1987) sugeriu que o tamanho de ninhada é limitado pela predação e influenciado pelo alimento. Se a duração do dia é essencial para alimentar os filhotes, os recursos alimentares podem não ser esgotados, mas a capacidade de alimentar os filhotes seria limitada pelo tempo e pela predação. Portanto, reconhecemos mais uma variável no modelo proposto por Lima (1987), o número de horas disponível para alimentar a prole ou duração do dia, como proposto por Lack (1947). Modelos que incluam todas as três variáveis: (1) taxas de predação, (2) disponibilidade de alimento (por meio de fatores dependentes da densidade) e (3) duração do dia, podem ser investigados no futuro por meio de enfoques experimentais ou teóricos, baseados em modelos.

Mais importante, enfatizamos a importância de estudos ao longo de amplas escalas geográficas/latitudinais que durem vários anos. O fotoperíodo é praticamente constante ao longo dos anos enquanto que a disponibilidade de alimento varia ao longo do tempo (e.g. entre anos) e também depende da densidade populacional local. Portanto, comparações e experimentos bem delineados são essenciais para distinguir os efeitos de ambas as variáveis e entender os mecanismos responsáveis pelas variações no tamanho de ninhada.

Hemisfério norte vs. hemisfério sul

Determinantes intrínsecos

O tamanho corporal foi responsável por uma pequena mas significativa contribuição para a variação no tamanho de ninhada apenas no hemisfério sul. O investimento reprodutivo aumenta alometricamente com a massa corporal (Western & Ssemakula 1982). Entretanto, se o esforço reprodutivo adicional é investido na massa dos ovos (Saether 1985), o tamanho de ninhada pode diminuir (Saether 1985, Böhning-Gaese *et al.* 2000) ou não ter relação com a massa corporal (Kulesza 1990). Não havia sido encontrada relação significativa entre massa corporal e tamanho de ninhada de passeriformes da América do Sul (Yom-Tov *et al.* 1994). Os motivos pelos quais os Fluvicolinae apresentam essa relação ainda tem que ser investigados. Apesar disso o efeito foi pequeno e a relação com a massa corporal não obscurece os efeitos de outras variáveis ambientais, como Saether (1985) alertara. Portanto, a relação alométrica do tamanho de ninhada com a massa corporal nos Fluvicolinae pode ser considerada negligível e as variáveis ambientais e ecológicas representam a maior parte da variação no tamanho de ninhada, como esperado.

Em relação ao comportamento migratório, no hemisfério norte os migrantes de curta distância possuem tamanhos de ninhada maiores enquanto migrantes de média distância possuem ninhadas menores do que espécies residentes ou migrantes de longa distância. A teoria de história de vida prediz que aves sujeitas a maiores taxas de mortalidade possuem

tamanhos de ninhada maiores (Roff 1992, Stearns 1992). É possível que migrantes de curta distância no hemisfério norte estejam sujeitos a níveis de sazonalidade mais altos do que as migrantes de média e longa distância e por isso tenham tamanhos de ninhadas maiores. Migrantes de média distância podem evitar ambos, os custos relacionados com a sazonalidade e os custos de migração. Migrantes de longa distância (somente hemisfério norte) podem ter custos mais altos relacionados com a migração e, desse modo tem ninhadas maiores do que migrantes de média distância. Espécies residentes do hemisfério norte habitam áreas tropicais na América Central e, portanto, não se espera que tenham ninhadas maiores devido à baixa sazonalidade de recursos/temperatura ao longo do ano.

No hemisfério sul não houve diferença entre residentes e migrantes de curta distância, como encontrado anteriormente (Yom-Tov *et al.* 1994). Este padrão pode estar relacionado com o clima ameno na região e é possível que os custos de migração e sazonalidade sejam equivalentes entre os grupos.

Ambos os hemisférios tiveram o mesmo padrão de tamanho de ninhada em relação ao tipo de ninho, sendo que ninhadas de ninhos fechados e em cavidades não diferiram entre si, mas foram maiores do que ninhadas de ninhos abertos. A relação do tipo de ninho com o tamanho de ninhada de passeriformes é consistente nos hemisférios norte (Saether 1985, Kulesza 1990, Martin & Li 1992, Martin 1995b) e sul (Mason 1985, Auer *et al.* 2007) com poucas exceções (Yom-Tov *et al.* 1994). Os maiores tamanhos de ninhada de ninhos fechados e cavidades são geralmente explicados pela hipótese de predação de ninho (Slagsvold 1982, Lima 1987, Doligez & Clobert 2003) já que a taxa de sobrevivência difere consistentemente entre estes tipos de ninho (Slagsvold 1982, Mason 1985, Saether 1985, Yom-Tov *et al.* 1994, Martin *et al.* 2000, Auer *et al.* 2007, but see Martin & Li 1992). As diferenças nas taxas de sobrevivência de ninho de Fluvicolinae ainda precisam ser confirmadas por observações em campo.

O tamanho de ninhada tendeu a aumentar juntamente com a ALR no hemisfério norte. Sabe-se que a área de distribuição está associada com a amplitude de nicho (Brown 1984, Morin & Chuine 2006, Abellán & Ribera 2011). Além disso, espécies mais generalistas podem possuir características como: habitam locais com climas mais variados, possuem maior habilidade

de dispersão e tendem a ter maiores tamanhos de ninhada (Stearns 1976). Estudos tem confirmado que espécies que possuem parâmetros que permitem maiores taxas de crescimento populacional (e.g. alta fecundidade, pequeno tamanho corporal) também possuem maiores áreas de distribuição (Duncan *et al.* 2002), assim como o tamanho de ninhada positivamente relacionado com o número de regiões climáticas que se sobrepõe com a área de distribuição (Vaclav & Sanchez 2008).

Determinantes extrínsecos

O componente de duração do dia e sazonalidade (DDS) teve relação positiva significativa para os dois hemisférios. De modo geral, o componente DDS engloba a variação na disponibilidade de alimento em relação a ambos, sazonalidade e duração do dia, para alimentar a prole. Os padrões geográficos de tamanho de ninhada, em sua maioria no hemisfério norte, tem sido claramente demonstrados (Johnston 1954, Murray 1976, Kulesza 1990, Patten 2007, Jetz *et al.* 2008). Vários estudos tem sugerido que o alimento é um importante determinante do investimento reprodutivo em relação ao tamanho de ninhada (Newton *et al.* 1983, Robb *et al.* 1992, Clifford & Anderson 2001, Christians *et al.* 2002, mas veja Ferretti *et al.* 2005).

Alguns estudos tem mostrado que o tamanho de ninhada é menor em localidades do hemisfério sul, comparado com o hemisfério norte (Yom-Tov 1987, Yom-Tov *et al.* 1994, Martin 1996, Martin *et al.* 2000, Auer *et al.* 2007, Jetz *et al.* 2008). No entanto, poucos estudos avaliaram a relação da disponibilidade de recursos com o tamanho de ninhada em alguma localidade do hemisfério sul e com resultados contrários ao esperado (e.g. Ferretti *et al.* 2005). A relação mais fraca de tamanho de ninhada dos Fluvicolinae em relação a quantidade de recursos somada com o resultado encontrado por Ferretti *et al.* (2005), em que a população com maior limitação de alimento tinha um maior tamanho de ninhada, reforça que a disponibilidade de alimento pode ser menos importante em regiões além da Neártica e Paleártica e que fatores além da disponibilidade de alimento podem ser mais importantes em outras regiões (Martin 2004, Ferretti *et al.* 2005).

O achado mais importante deste estudo é que a relação entre alimento

e tamanho de ninhada é mais forte no hemisfério norte do que no hemisfério sul. Em um modelo sobre mudança de disponibilidade de alimento em relação à sazonalidade, baseado em respostas densidade dependentes (McNamara *et al.* 2008), aumentos de 0 para 60% na sazonalidade produziram aumentos de mais de 300% na disponibilidade de alimento para a reprodução. Por outro lado, quando a sazonalidade aumenta para 20% a disponibilidade de alimento aumenta apenas 68%. Se a disponibilidade de alimento está sujeita a respostas dependentes da densidade de indivíduos, como proposto por Ashmole (1963) e suportado no modelo de McNamara *et al.* (2008), podemos esperar menor tamanho de ninhada quando as populações estão sujeitas a ambientes menos sazonais (Martin 2002). Esse mecanismo explica o padrão de menor tamanho de ninhada na América Austral encontrado nos Fluvicolinae. Pequenos tamanhos de ninhada foram encontrados em regiões ao sul da América do Sul, como a Patagônia. Estes são ambientes com baixa produtividade ao longo de todo o ano e baixa sazonalidade entre as estações do ano, o que é consistente com a ideia de que os tamanhos de ninhada são maiores em ambientes com maior disponibilidade de alimento para a reprodução (Ashmole 1963, Martin 1987, McNamara *et al.* 2008).

Varição não explicada

Por que tão pouco da variação no tamanho de ninhada foi explicado no hemisfério sul? De acordo com nossos resultados, os tamanhos de ninhada no hemisfério sul estão sujeitos a um menor efeito da disponibilidade de alimento e, portanto, não são tão bem explicados pelas variáveis clássicas investigadas no hemisfério norte. Estratégias de história de vida são um conjunto de parâmetros multifacetados, que co-variam entre si e diferem entre ambos os hemisférios (Martin 2004). Neste estudo foram investigadas relações com apenas alguns parâmetros/fatores.

Vários outros fatores podem ser responsáveis pela seleção do tamanho de ninhada. Primeiro, as aves no hemisfério sul habitam ambientes com muitas outras características ambientais características dos neotrópicos. Estas aves neotropicais estão sujeitas a uma enorme diversidade de

predadores de ninhos (e.g. Skutch 1985), possuem menores taxas de desenvolvimento (Ricklefs 1976, Bryant & Hails 1983) e cuidam da prole por períodos mais longos do que as aves de regiões boreais (Russell 2000, Russell *et al.* 2004, Schaefer *et al.* 2004). Segundo, o clima severo do continente norte americano pode causar maior mortalidade de adultos devido às condições do inverno que espécies residentes experimentam ou devido aos custos de migração para escapar do clima de inverno (Kipp 1943, Mönkkonen *et al.* 1992, Berthold 2001, Broggi *et al.* 2007, Bruderer & Salewski 2009).

Portanto, aves dos dois hemisférios estão sujeitas a condições ambientais antagônicas, por um lado espécies neotropicais, com altas taxas de mortalidade nos primeiros estágios de vida e por outro as espécies neárticas, que sofrem altas taxas de mortalidade no estágio final de vida e tem pequena longevidade. Muitos parâmetros como taxas de sobrevivência de ninhos, jovens e adultos, períodos de incubação e de ninhego, massa de ovos, número de tentativas reprodutivas por estação, intervalos de renidificação, duração da estação reprodutiva, entre outros, tem relação com os tamanhos de ninhada de maneiras específicas. Entretanto, para a maioria dos parâmetros de aves neotropicais há pouco ou nenhum dado disponível (Martin 1996). A grande quantidade de variação não explicada no hemisfério sul da América reforça a visão de que ainda há muito para ser compreendido em termos de quais fatores moldam as histórias de vida. Descrições detalhadas de biologia reprodutiva proverão informações necessárias sobre os padrões de variação, necessários para a geração e teste de hipóteses que são essenciais para se compreender as estratégias reprodutivas das aves (Auer *et al.* 2007).

Conclusões

Este é provavelmente o primeiro estudo a investigar os efeitos da sazonalidade climática e da duração do dia simultaneamente. Encontramos suporte para ambos os mecanismos, entretanto, como a maior parte da variação é explicada por ambas, são necessários estudos para verificar os mecanismos subjacentes.

Este foi o primeiro trabalho a comparar tamanhos de ninhada ao longo de todo o Novo Mundo. Além disso, confirmamos algumas das principais relações ecológicas com os tamanhos de ninhada de passeriformes no Novo Mundo. Mesmo tendo analisado apenas uma subfamília, padrões similares podem ser encontrados em outros passeriformes (veja referências acima). Sobretudo, este é o primeiro estudo a mostrar a estrutura geográfica no tamanho de ninhada e a mostrar como o tamanho de ninhada está relacionado com variáveis ambientais na América do Sul. No entanto, a América Austral e Neotropical apresenta um padrão que difere em grande parte do padrão comumente estudado na região Neártica e Paleártica. Não há um gradiente tão forte no tamanho de ninhada e há muita variação local e entre localidades que não é explicada em escala geográfica. Acreditamos que esse padrão se deve fundamentalmente à maior longevidade das aves na AAN. Para ter uma alta aptidão reprodutiva em toda a vida, as espécies com baixas mortalidades anuais de adultos podem demandar um esforço reprodutivo ao longo das estações reprodutivas muito mais baixo do que o que maximizaria a reprodução em uma dada estação (Williams 1966). A falta de entendimento sobre a variação no tamanho de ninhada no hemisfério sul da América reforça a visão de que os mecanismos de Lack (1947) e Ashmole (1963) precisam ser revisitados e a aptidão reprodutiva em toda a vida do organismo (Williams 1966) precisa ser incorporada aos modelos se quisermos melhorar nossa compreensão sobre as estratégias de histórias de vida das aves. Além disso, da maneira como os estudos são conduzidos, com baixo tamanho amostral e levando em conta ninhos individuais, não trará muitos avanços sobre o entendimento da teoria de história de vida. É preciso que os estudos levem em conta o sucesso reprodutivo total ao longo da vida das aves (Williams 1966, Charnov *et al.* 2007). São necessários estudos de longo prazo que acompanhem a história dos indivíduos e que disponibilizem dados sobre vários outros parâmetros (e.g. duração da estação reprodutiva, número de tentativas por estação, número de estações reprodutivas) se quisermos entender adequadamente as estratégias na América Austral e Neotropical.

Capítulo 3

Correlações Ecológicas e Aumento no Volume de Ovos de Fluvicolinae (Tyrannidae) em Direção ao Sul do Novo Mundo³

Resumo

Estudos sobre história de vida em aves buscam entender as causas e consequências da variação nas estratégias reprodutivas. Para maximizar o êxito reprodutivo os organismos devem equilibrar seu esforço reprodutivo entre a quantidade e a qualidade da prole. Os ornitólogos centralizaram os estudos de história de vida no tamanho de ninhada devido à afirmação de Lack (1947) de que o tamanho de ninhada varia mais do que o tamanho dos ovos. Entretanto, o tamanho de postura da maioria das espécies de aves varia muito pouco ao longo de toda a América Austral e Neotropical (AAN), um padrão que tem desafiado os pesquisadores. Sabendo-se que vários fatores podem estar relacionado com o volume dos ovos das aves, a investigação deste parâmetro reprodutivo é uma alternativa interessante para se entender as estratégias de história de vida destes organismos. Neste capítulo avaliamos a variação geográfica no volume de ovos de Fluvicolinae e testamos as hipóteses de relacionadas com variáveis ecológicas. Obtivemos 762 registros dos quais 437 foram geo-referenciados, pertencentes a 86 espécies e 31 gêneros das 132 espécies e 38 gêneros de Fluvicolinae. O volume dos ovos variou entre 1088 e 8292 mm³. O volume dos ovos tendeu a aumentar em direção ao sul da América do Sul e o padrão foi mantido após controlar pela massa corporal. O modelo explicou 87,4% de toda a variação no volume dos ovos, sendo que o tamanho corporal explicou 83,9% da variação no volume dos ovos. Dos 16,1% da variação residual no volume de ovos (não explicados pela massa corporal), 21,7% (3,5% do total) foram

³ Capítulo a ser submetido para publicação como: Heming, N. M. & M. Â. Marini. Ecological Correlates and Southward Increase in Egg Volume of New World Flycatchers

explicados pelos preditores ecológicos utilizados na análise e 78,3% (12,6% do total) não foram explicados. O tamanho de ninhada explicou 6,9% da variação residual (1,1% do total) e o comportamento migratório explicou 7,9% da variação residual (1,3% do total) do volume de ovos. Migrantes de longa distância tiveram ovos significativamente menores do que espécies residentes. O tipo de ninho explicou 1,5% da variação residual (0,3% do total) do volume de ovos, sendo que Espécies que nidificam em cavidades tiveram ovos maiores do que espécies com ninhos abertos. A amplitude latitudinal de reprodução explicou 5,4% da variação residual (0,8% do total) do volume de ovos. A tendência de aumento no volume de ovos em direção ao sul da América do Sul é um padrão bastante interessante. O número de ovos por ninhada tende a aumentar em direção ao norte do hemisfério norte e este padrão tem sido amplamente discutido. No entanto, este padrão não se repete no hemisfério sul, o que tem chamado a atenção dos pesquisadores. Portanto, considerando-se o tamanho de ninhada menos variável nos passeriformes da América Austral e Neotropical em relação aos da região Boreal, o tamanho dos ovos pode explicar outra fração das estratégias de história de vida no hemisfério sul. Considerando-se a baixa quantidade de variação explicada pelos preditores utilizados neste estudo, a coleta de informações sobre períodos de desenvolvimento poderá ajudar a responder algumas das questões sobre as estratégias de história de vida das aves da América Austral e Neotropical.

Palavras chave

investimento reprodutivo, história de vida, tipo de ninho, comportamento migratório, padrão geográfico, Tyrannidae, Fluvicolinae

INTRODUÇÃO

Estudos sobre história de vida em aves buscam entender as causas e consequências da variação nas estratégias reprodutivas (Martin 1987, Roff 1992, Stearns 1992). A alocação do investimento reprodutivo dos pais é relevante tanto para a aptidão dos próprios pais quanto de sua prole. Ovos maiores produzem filhotes de melhor qualidade, que crescem mais rapidamente e sobrevivem melhor do que filhotes nascidos de ovos menores (Smith *et al.* 1995, Styrsky *et al.* 1999, Dawson & Clark 2000, Whittingham *et al.* 2007). Se o investimento reprodutivo é direcionado para a qualidade da prole e os pais criam menos filhotes do que poderiam, a aptidão dos pais diminui. Por outro lado, se o investimento é alocado para o número de filhotes em detrimento da qualidade, a aptidão de ambos, pais e prole é diminuído pois a prole terá menor sucesso para sobreviver, se estabelecer e reproduzir. Portanto, para maximizar o sucesso reprodutivo os organismos devem balancear a alocação de recursos entre número e qualidade da prole (reviewed in Roff 1992, Stearns 1992).

Os ornitólogos centralizaram os estudos de história de vida no tamanho de ninhada devido à afirmação de Lack (1947) de que o tamanho de ninhada varia mais do que o tamanho dos ovos (Stearns 1992). De fato, o tamanho de postura varia consideravelmente da região tropical em direção à região boreal (Lack 1947, Jetz *et al.* 2008). Este padrão é comumente explicado pelas hipóteses clássicas de disponibilidade de alimento (Lack 1947, Ashmole 1963) e predação de ninhos (Skutch 1949). Entretanto, ao longo de toda a América Austral e Neotropical (AAN) o tamanho de postura da maioria das espécies de aves varia muito pouco (Skutch 1949, Ricklefs 1976). As teorias clássicas de disponibilidade de alimento e predação não tem conseguido explicar este padrão (Martin 1996, Martin *et al.* 2000) e a busca por uma teoria capaz de explicar padrões de história de vida em escala geográfica mais ampla tem sido um grande desafio para os pesquisadores (para mais detalhes veja Martin 1996). Sabendo-se que as aves podem modificar seu investimento reprodutivo em ambos tamanho de ninhada e tamanho de ovos, a investigação deste último é uma alternativa interessante para se entender as estratégias de história de vida de aves (Martin 2004).

A variação geográfica no tamanho dos ovos e suas relações com variáveis ecológicas e ambientais são bem documentadas em diversos taxa (e.g. insetos, Brown & Cameron 1979, anuros, Butterfield *et al.* 1989, répteis, Sinervo & Licht 1991, peixes, Heath *et al.* 2003). Nas aves, apenas a variação geográfica de tamanho de ninhada é bem documentada (e.g. Jetz *et al.* 2008), especialmente em direção a latitudes do hemisfério norte. Apenas recentemente algumas tentativas tem sido feitas para se entender e descrever a variação no tamanho de ovos em aves (e.g. Blackburn 1991, Olsen & Marples 1993, Figuerola & Green 2006, Martin *et al.* 2006, Martin 2008).

O tamanho de ovos pode variar geograficamente devido ao seu papel complementar com outros parâmetros de história de vida (Lack 1968, Martin 2002, Martin *et al.* 2006). Em diversos taxa a relação mais bem conhecida é o aumento alométrico da massa dos ovos com a massa corporal da espécie (Saether 1987, Stearns 1992). Entretanto, a massa corporal explica apenas parte desta variação e as causas da variação residual permanecem pouco compreendidas (Martin *et al.* 2006). Outra relação fundamental é o *trade-off* (compromisso) entre massa dos o ovos e tamanho de ninhada. Como a energia para o esforço reprodutivo é limitada, espera-se que a massa de cada ovo diminua com o aumento no investimento em tamanho de ninhada (Roff 1992, Stearns 1992). Este *trade-off* também pode influenciar a massa dos ovos indiretamente por meio de outras relações ecológicas que afetam o investimento no tamanho de ninhada.

O tipo de ninho pode influenciar o tamanho dos ovos devido as diferentes taxas de predação de ninhos (Martin *et al.* 2006). Altas taxas de predação de ninhos favorecem um menor investimento em tamanho de ninhada (Slagsvold 1982, 1984, Lima 1987, Martin *et al.* 2000, 2006) e o *trade-off* entre tamanho de ninhada e de ovos pode afetar o tamanho dos ovos (Martin *et al.* 2000, 2006, Wilson & Martin 2011). Ninhos fechados e em cavidade possuem taxas de predação menores do que ninhos abertos (Lack 1954). Portanto, espera-se que os ninhos fechados e em cavidades possuam maior número de ovos, porém menores, do que os ninhos abertos. Alternativamente, ninhos mais protegidos podem permitir maiores períodos de desenvolvimento (Lack 1947), selecionando ovos maiores devido às

necessidades energéticas dos embriões (Martin 2008).

A mortalidade de adultos pode influenciar a relação entre tamanho de ninhada e de ovos (Ghalambor & Martin 2001, Martin *et al.* 2006), porém em direção oposta a taxa de predação de ninhos. Alta mortalidade de adultos favorece o aumento no investimento reprodutivo por meio de maiores tamanhos de ninhada e ovos menores (Roff 1992, Stearns 1992, Martin *et al.* 2006). Por outro lado, uma baixa mortalidade de adultos favorece a diminuição no investimento reprodutivo (Williams 1966, Martin 1995a, 2002) por meio de menores tamanhos de ninhada e aumento no investimento parental em termos de qualidade da prole tamanho dos ovos (Cody 1966, Stearns 1992). A mortalidade de adultos difere entre aves de regiões neárticas e neotropicais. Aves de regiões neárticas estão sujeitas a condições climáticas severas durante o inverno ou as evitam migrando longas distâncias até regiões neotropicais (Berthold 2001). Por outro lado, as aves neotropicais estão sujeitas a um clima ameno e defendem territórios ao longo de todo ano (Stutchbury & Morton 2008) ou migram distâncias menores do que a maioria das aves de regiões neárticas (Chesser 1994). Portanto, devido aos custos impostos pelas condições severas do inverno ou pelas longas distâncias que devem ser percorridas durante a migração (Berthold 2001, Alerstam *et al.* 2003), os Passeriformes de regiões neárticas apresentam tipicamente maiores taxas de mortalidade do que os de regiões neotropicais (Ricklefs *et al.* 2011) e espera-se que tenham maiores tamanhos de ninhada e menores ovos.

Outra variável ecológica que pode afetar o tamanho do ovo é a amplitude da distribuição geográfica das espécies. Como a amplitude de distribuição pode ter relação com a amplitude do nicho ecológico (Brown 1995), espera-se que as espécies amplamente distribuídas tenham maiores tamanhos de ninhada e desenvolvimento mais rápido (Duncan *et al.* 2002). Com o *trade-off* entre tamanho de ninhada e tamanho de ovo, espera-se que quanto mais ampla a distribuição geográfica da espécie menor o tamanho dos ovos.

Neste estudo avaliamos a variação geográfica nos tamanhos de ovos de Fluvicolinae com dados de uma ampla revisão de literatura e testamos as hipóteses de que tamanhos de ovos variam em função do tipo de ninho,

comportamento migratório e amplitude latitudinal da área de reprodução. Até onde sabemos, este é o primeiro estudo a avaliar a variação geográfica no tamanho de ovos em ampla escala geográfica no Novo Mundo.

MÉTODOS

Obtivemos dados de medidas de ovos e localidade (latitude e longitude) da revisão de literatura e registros de museu (vide Capítulo 1). Cada estudo, incluindo aqueles que reportaram apenas a medida de um ovo e os que reportaram a medida de vários ovos, foi considerado como uma observação por espécie e localidade. Quando os estudos reportaram apenas valores mínimos e máximos calculamos a média destes valores.

Calculamos o volume dos ovos utilizando a correção para o índice de volume calculada para *Sayornis phoebe* (0,5117) de acordo com Manning (1979) que utilizou oito ovos provenientes de duas ninhadas. Excluímos registros reconhecidos, pela literatura ou por nós, como identificados erroneamente, registros com medidas fora do padrão da espécie (*outliers* nas análises), e registro com medidas faltantes.

Utilizamos massa corporal (g) das espécies provenientes de Dunning (1992), Di Giácomo (2005) e BirdLife (2005). Para *Xolmis salinarum* estimamos a massa corporal baseando-se no tamanho corporal e a massa de outras espécies congêneres. Nas análises, utilizamos um único valor de massa corporal para cada espécie, desconsiderando variações geográficas, pois não fomos capazes de encontrar valores locais ao longo da distribuição das espécies. Como muitos estudos reportavam valores médios de comprimento e largura dos ovos para várias ninhadas, não foi possível realizar as análises com o tamanho de ninhada de cada registro. Portanto, calculamos a média de tamanho de ninhada para cada espécie baseando-se nos registros de literatura. As espécies foram classificadas em quatro categorias de comportamento migratório: residentes, migrantes de curta-, média- e longa-distância, de acordo com Fitzpatrick *et al.* (2004). Os ninhos foram categorizados como abertos (taça ou plataforma), fechados (pendão, esfera, domo ou fenda) e cavidades, de acordo com Jetz *et al.* (2004).

Calculamos a amplitude latitudinal de reprodução para cada espécie como a diferença entre os registros mais ao norte e os registros reprodutivos mais ao sul encontrados na revisão de literatura.

Pressupostos sobre efeitos ecológicos e filogenéticos

Assumimos que todas as espécies da subfamília Fluvicolinae estão sujeitas e respondem às variáveis ambientais de modo similar (detalhes no Capítulo 2).

Análises estatísticas

Fizemos dois conjuntos de análises. Primeiro, geo-referenciamos os registros e testamos a autocorrelação espacial no volume de ovos (análise geográfica). Depois utilizamos todos os registros encontrados e testamos o efeito das variáveis ecológicas (análise ecológica) sobre o volume dos ovos.

Análise geográfica

As variáveis ambientais, organismos e seus parâmetros de história de vida estão estruturados em gradientes ou manchas que são geradas por processos físicos e ecológicos, portanto, são designados como espacialmente autocorrelacionados (Cliff & Ord 1973, Ripley 1981, Legendre 1993). Quando analisados utilizando métodos estatísticos clássicos, os dados autocorrelacionados violam o pressuposto de observações independentes e as estimativas do número de graus de liberdade são maiores do que o total existente (Lennon 2000). Se não for levada em conta, a autocorrelação espacial pode levar a uma subestimativa dos intervalos de confiança e a interpretação errônea das relações ecológicas (Lennon 2000). Conferimos a estrutura espacial no tamanho dos ovos utilizando o índice de autocorrelação espacial I de Moran com o programa SAM (2008). O I de Moran calcula a autocorrelação total global, mas com o uso de matrizes de peso é possível calcular a quantidade de autocorrelação em faixas de distância chamadas de classes de distância (Getis 2009). Este método é útil quando se deseja

estimar a distância em que os dados estão estruturados e a quantidade de autocorrelação que existe em cada classe de distância. Calculamos o *I* de Moran dos tamanhos de ovo para 16 classes de distância entre 198 a 8508 km.

Análise ecológica

O volume dos ovos e a massa corporal foram logaritmizadas para a realização das análises estatísticas. Testamos as relações de volume de ovos com a massa corporal das espécies, tamanho de ninhada, comportamento migratório, tipo de ninho e amplitude reprodutiva latitudinal utilizando Modelos Lineares Generalizados (GLM) no programa R (Rangel *et al.* 2010) com nível de significância de 0,05.

RESULTADOS

Obtivemos 762 registros dos quais 437 foram geo-referenciados, pertencentes a 86 espécies e 31 gêneros das 132 espécies e 38 gêneros de Fluvicolinae. O volume dos ovos variou entre 1088 e 8292 mm³, a massa corporal variou entre 6,5 e 99,2 g, o tamanho médio de ninhada das espécies variou de 2 a 4,6 ovos e a amplitude latitudinal de reprodução das espécies variou entre 0 e 78,1° (Tabela 1). A maioria dos registros pertenceu a migrantes de curta distância (N = 406), seguido por residentes (N = 205), migrantes de longa (N = 122) e média (N = 29) Distância. Em relação aos tipos de ninho, a maior parte dos registros foram de ninhos abertos (N = 561), seguido por fechados (N = 131) e em cavidade (N = 70).

Análise geográfica

O volume dos ovos tendeu a aumentar em direção ao sul da América do Sul (Fig. 1a) e o padrão foi mantido após controlar pela massa corporal (Fig. 1b). A maior parte dos resíduos positivos da análise com todos os preditores permaneceu na América do Sul (Fig. 1c) embora não tenham apresentado autocorrelação (veja abaixo). A autocorrelação espacial nos dados brutos de

tamanho de ninhada variou entre -0,200 e 0,124, sendo positiva nas 10 classes de distância mais curtas (até 4000 km) e negativa nas seis classes mais longas (Tabela 2). Ao controlar por massa corporal a autocorrelação variou entre -0,124 e 0,038, sendo positiva nas oito primeiras classes e significativamente negativa entre 5500 e 8500 km (Tabela 2). Nos resíduos da análise com todos os preditores a autocorrelação variou de -0,032 a 0,008, sendo negativa e significativa apenas na penúltima classe de distância (Tabela 2).

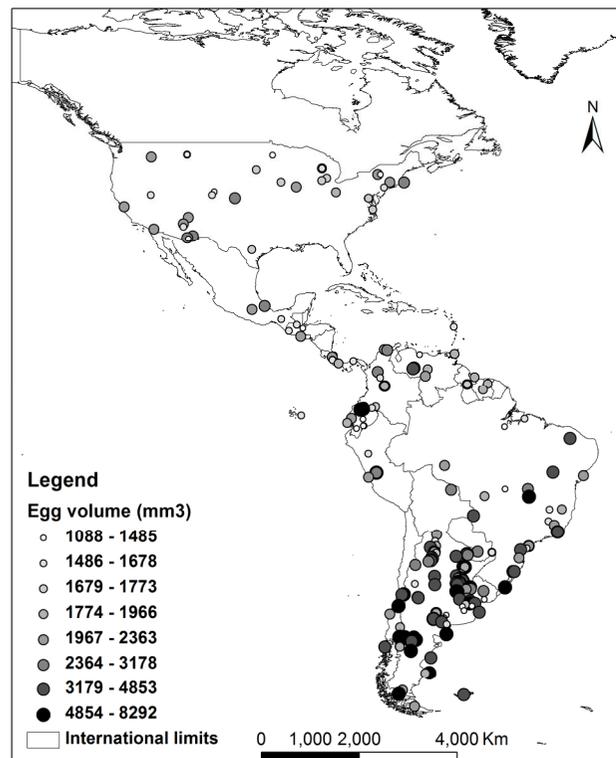
Tabela 1. Número de registros, valores mínimos, médios, desvio padrão (DP) e máximos do volume de ovos, massa corporal, tamanho médio de ninhada e amplitude latitudinal de reprodução (ALR) das espécies de Fluvicolinae no Novo Mundo.

Termo	N	Min.	\bar{X}	DP	Max.
Volume do ovo (mm ³)	762	1088	2434	1260	8292
Massa corporal da espécie (g)	86	6,5	20,9	16,0	99,2
Tamanho médio de ninhada da espécie	86	2	2,7	0,6	4,6
ALR (° lat.)	86	0	20,8	16,7	78,1

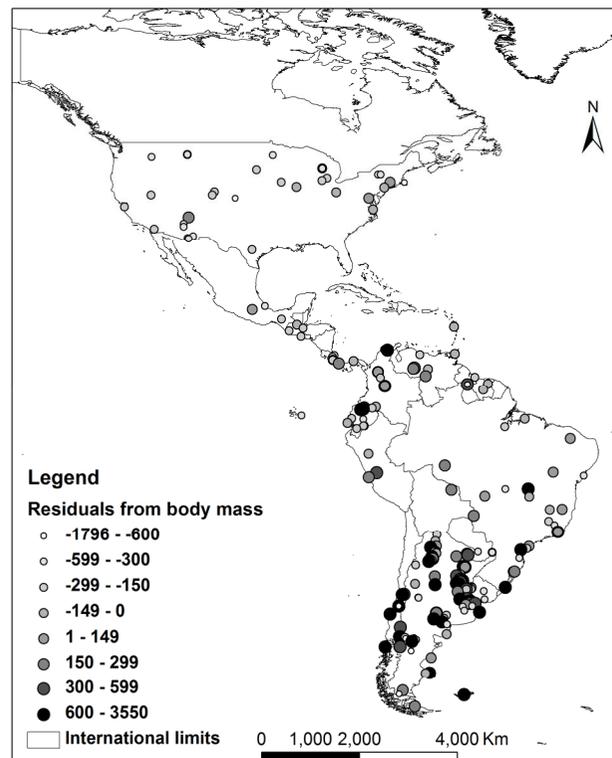
Tabela 2. Resultados da análise de autocorrelação espacial, com as classes de distância, distância (km), valor do *I* de Moran de cada classe de distância do volume de ovos, dos resíduos do tamanho dos ovos e da massa corporal e dos resíduos do GLM com todos os preditores ecológicos de Fluvicolinae no Novo Mundo. Valores significativos em negrito.

Classe de distância	Distância (km)	<i>I</i> de Moran		
		Volume dos ovos	Resid. volume ovos e massa corporal	Resíduos modelo completo
1	198	0,101	0,038	0,008
2	541	0,105	0,015	0,006
3	795	0,108	0,037	0,008
4	1063	0,076	0,034	-0,011
5	1406	0,124	0,038	0,002
6	1838	0,119	0,030	0,003
7	2344	0,066	0,028	-0,008
8	2959	0,024	0,036	0,030
9	3586	0,033	0,019	-0,002
10	4033	0,016	-0,002	-0,006
11	4371	-0,044	-0,024	-0,015
12	4686	-0,072	-0,021	-0,012
13	5015	-0,049	-0,021	0,001
14	5513	-0,200	-0,047	-0,007
15	6893	-0,150	-0,124	-0,032
16	8508	-0,103	-0,074	0,001

a



b



c

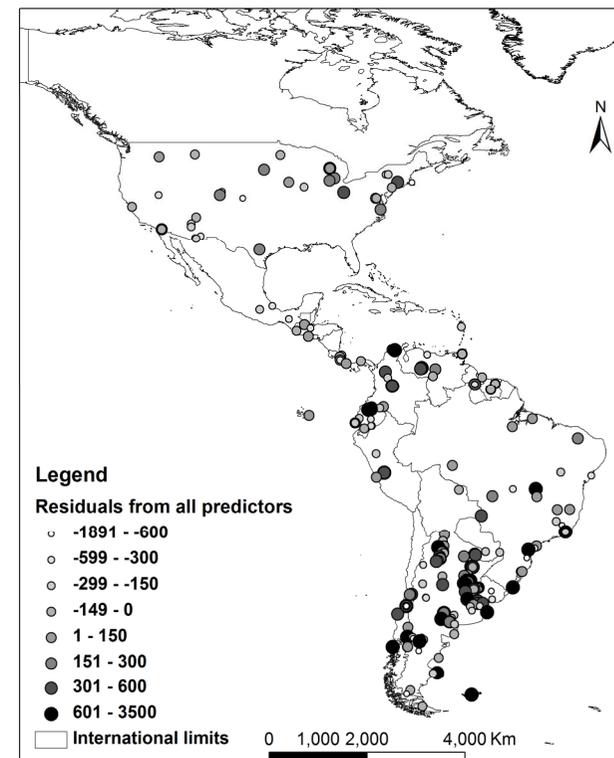


Figura 1. Valores observados (a), resíduos da massa corporal (b) e resíduos do GLM (c) do volume de ovos de Fluvicolinae no Novo Mundo.

Análise ecológica

O GLM explicou 87,4% de toda a variação no volume dos ovos. Todas as variáveis foram significativas e o tamanho corporal explicou 83,9% da variação no volume dos ovos. Dos 16,1% da variação residual no volume de ovos (não explicados pela massa corporal), 21,7% (3,5% do total) foram explicados pelos preditores ecológicos utilizados na análise e 78,3% (12,6% do total) não foram explicados.

O volume dos ovos diminuiu significativamente com o aumento do tamanho de ninhada das espécies (Tabela 3). O tamanho de ninhada explicou 6,9% da variação residual (1,1% do total) do volume de ovos (Tabelas 3 e 4).

Tabela 3. Resultados mostrando o coeficiente, erro padrão e a probabilidade (valor de P) do GLM testando a relação entre o volume de ovos de Fluvicolinae no Novo Mundo em relação aos preditores: massa corporal da espécie, comportamento migratório (CM), tipo de ninho (Ninho) e amplitude latitudinal de reprodução do gênero (ALR).

Termo	Coeficiente	Erro Padrão	Valor de P
(Intercepto)	5,870	0,046	<0,001
Log (massa corporal)	0,734	0,012	<0,001
Tamanho médio de ninhada da espécie	-0,031	0,012	0,009
CM [migrante curta distância]	-0,030	0,022	0,180
CM [migrante média distância]	-0,060	0,035	0,084
CM [migrante longa distância]	-0,151	0,027	<0,001
Ninho [fechado]	-0,009	0,015	0,550
Ninho [cavidade]	0,071	0,020	<0,001
ALR	-0,003	<0,001	<0,001

O comportamento migratório teve relação significativa com o volume de ovos e explicou 7,9% da variação residual (1,3% do total) do volume de ovos (Tabela 4). Migrantes de longa distância tiveram ovos significativamente

menores do que espécies residentes (Tabela 3). Migrantes de média distância tenderam a ter ovos menores do que espécies residentes, mas a diferença não foi significativa. O tipo de ninho explicou a menor parte entre os preditores, 1,5% da variação residual (0,3% do total) do volume de ovos (Tabela 4). Espécies que nidificam em cavidades tiveram ovos maiores do que espécies com ninhos abertos, enquanto espécies de ninhos fechados não diferiram significativamente das espécies com ninhos abertos (Tabela 3). A amplitude latitudinal de reprodução teve relação negativa e explicou 5,4% da variação residual (0,8% do total) do volume de ovos (Tabelas 3 e 4).

Tabela 4. Resultado do teste de efeitos (ANOVA) mostrando os graus de liberdade (GL), variância, variância explicada do modelo geral (%), variância explicada dos resíduos do volume de ovos e tamanho corporal (%), graus de liberdade restantes (GL Resid.) e variância residual do GLM testando a relação entre o volume de ovos de Fluvicolinae no Novo Mundo em relação aos preditores: massa corporal da espécie, comportamento migratório, tipo de ninho e amplitude latitudinal de reprodução do gênero (ALR).

Termo	GL	Variância	Variância explicada	Variância residual da	
				massa corporal explicada	GL Resid. Variância Resid.
Nulo					761 126,3
Massa corporal	1	106,0	83,9%		760 20,3
Tamanho médio de ninhada da espécie	1	1,4	1,1%	6,9%	759 19,0
Comportamento migratório	3	1,6	1,3%	7,9%	756 17,3
Tipo de ninho	2	0,3	0,3%	1,5%	754 17,0
ALR	1	1,1	0,8%	5,4%	753 15,9

DISCUSSÃO

Neste estudo encontramos estrutura espacial no volume de ovos de Fluvicolinae no Novo Mundo. Além disso, os preditores ecológicos testados estiveram relacionados com o volume de ovos nesta subfamília.

Análise geográfica

A autocorrelação positiva no volume de ovos nas primeiras oito classes demonstra que o volume dos ovos é similar em localidades distantes até aproximadamente 3000 km. Esta distância corresponde a variação em regiões dentro dos continentes. A autocorrelação negativa em distâncias maiores do que 5000 km representam as tendências opostas entre América do Norte e do Sul, por exemplo. Portanto, o volume dos ovos tende a ser similar dentro das regiões mas maior em uma região do que em outra a mais de 5000 km de distância.

Após controlar pela massa corporal, todos os resíduos positivos encontravam-se na América do Sul. Além do mais, o volume tendeu a aumentar em direção ao sul (Fig. 1b, Tabela 2). Estes resultados são consistentes com estudos anteriores com passeriformes, onde não foi encontrada diferença no volume de ovos entre Venezuela e Argentina, mas foram encontradas diferenças entre os países sul americanos e o Arizona, na América do Norte (Martin *et al.* 2006, Martin 2008).

Apesar do padrão geográfico observado, houve um grande ruído no volume de ovos ao longo da América do Sul, que é representado pelos baixos coeficientes (I) de Moran. A grande quantidade de ruído é facilmente compreendida, pois o tamanho dos ovos de cada espécie é altamente variável em cada localidade ou entre localidades (Martin *et al.* 2006, Martin 2008). Entretanto, este ruído não enfraquece o padrão geográfico como um todo, pois o número de ovos medidos geralmente foi pequeno em cada localidade estudada. Poucos estudos tem um tamanho amostral suficiente para avaliar a variação dentro de cada localidade, que pode estar relacionada com a variação interindividual (e.g. Bendire 1895, Hartert & Venturi 1909, Bent 1963, Andors & Vuilleumier 1998, Narosky & Salvador 1998). Além

disso, sabe-se pouco sobre variações no tamanho de ovos entre populações de uma mesma espécie. Estudos que descrevam e avaliem as causas de variações entre localidades e entre indivíduos da mesma localidade são importantes para se entender as causas ecológicas dessa variabilidade. Estes estudos também podem trazer questões interessantes que ajudem a compreender aspectos locais menos estudados das estratégias de história de vida das aves, além de permitir a visualização de padrões geográficos mais claros.

Os resíduos do modelo completo, com todos os preditores, não foram autocorrelacionados. Entretanto, a maior parte dos resíduos positivos e os maiores valores positivos estavam na América do Sul (Fig. 1c). As implicações são discutidas na seção de análises ecológicas (abaixo).

Análise ecológica

A análise com todos os preditores explicou a maior parte da variação no volume de ovos de Fluvicolinae no Novo Mundo. A maior parte da variação no volume de ovos foi explicada pela massa corporal das espécies. A massa corporal geralmente explica uma parte considerável da variação no tamanho dos ovos em vários grupos de aves (e.g. Styrsky *et al.* 2002) devido a um efeito simplesmente alométrico e sem importância ecológica por si só (Blackburn 1991, Bennett & Owens 2002, Martin *et al.* 2006, Kolm *et al.* 2007).

De toda a variação residual no volume de ovos, os preditores ecológicos utilizados na análise explicaram 21,7% enquanto 78,3% não foram explicados. O volume dos ovos diminuiu significativamente com o aumento do tamanho de ninhada médio da espécie. O compromisso entre tamanho e número de ovos é esperado devido a restrições energéticas no investimento reprodutivo (Saether 1987, Stearns 1992). Portanto, o aumento de um ovo em uma ninhada deveria resultar em uma redução proporcional no tamanho dos ovos. Por exemplo, adicionando um ovo em uma ninhada de três ovos corresponde a um aumento de 33% no investimento energético. Portanto, esperaríamos que o tamanho dos ovos diminuíssem mais do que os 3,1% encontrados neste estudo. *Trade-offs* interespecíficos entre a massa e o

número de ovos permanece um assunto controverso, especialmente na América Austral e Neotropical (Roff 1992, Stearns 1992). Outras escalas de análise podem ser importantes para dissociar estas relações. Em uma comparação entre famílias, por exemplo, até 20% da variação no tamanho dos ovos foi explicada pelo tamanho de ninhada (Blackburn 1991). Este estudo também sugere que as relações entre tamanho e número de ovos podem estar encobertas por diferenças ecológicas entre espécies (Blackburn 1991). Nossos resultados dão suporte a existência de um compromisso entre tamanho e número de ovos entre espécies devido a diferenças ecológicas.

Migrantes de longa distância tiveram ovos menores do que espécies residentes e os migrantes de média distância tenderam a ter ovos menores. Entretanto, havia apenas 29 registros de medidas de ovos de migrantes de média distância. Ambas as categorias (migrantes de média e longa distância) são representados por espécies restritas à região Neártica e também possuem maiores tamanhos de ninhada do que os Fluvicolinae da América Austral e Neotropical, estes últimos representados por residentes e migrantes de curta distância. As espécies neárticas podem estar sujeitas a maiores taxas de mortalidade devido ao comportamento migratório, o que favorece o investimento no número de ovos, comprometendo o investimento em tamanho de cada ovo (Blackburn 1991).

Espécies que nidificam em cavidades possuem ovos maiores do que espécies de ninhos abertos, embora a variação explicada seja muito pequena. Ninhos em cavidade são mais seguros do que ninhos abertos (Roff 1992, Stearns 1992), o que permite períodos de desenvolvimento mais longos (Martin & Li 1992, Willson *et al.* 2001, Auer *et al.* 2007) e requer maiores ovos (Martin & Li 1992, Auer *et al.* 2007). Este mecanismo ainda precisa ser testado, pois há poucas espécies de Fluvicolinae com períodos de desenvolvimento descritos (Capítulo 1). Notavelmente, o volume dos ovos não é comprometido pelo maior número de ovos dos ninhos em cavidade (Capítulo 2). De modo geral, sabe-se que os ninhos mais seguros favorecem aumentos no tamanho de ninhada, dos ovos e períodos de incubação mais longos (Slagsvold 1982, Figuerola & Green 2006, Fontaine & Martin 2006, Martin *et al.* 2006) e a variação nestes parâmetros está de acordo com o padrão conhecido.

A amplitude latitudinal de reprodução (ALR) foi negativamente correlacionada com o volume dos ovos. Espécies com distribuições maiores geralmente possuem nichos mais amplos (Slagsvold 1982, Figuerola & Green 2006, Fontaine & Martin 2006, Martin *et al.* 2006), além de parâmetros de história de vida associados com altas taxas reprodutivas (Brown 1995, Gaston & Spicer 2008). A amplitude de distribuição de Fluvicolinae está positivamente relacionada com o tamanho de ninhada (Capítulo 2). Portanto, é esperada uma diminuição no volume dos ovos simplesmente como resultado de um compromisso com o maior número de ovos por ninhada. Sugerimos um efeito adicional no compromisso entre número e tamanho de ovos, explicado pela ALR. Se espécies amplamente distribuídas possuem taxas de desenvolvimento mais altas (Duncan *et al.* 2002) espera-se que o volume dos ovos diminua juntamente com períodos de incubação e de ninhego. Este mecanismo permanece para ser testado devido à escassez de dados de desenvolvimento.

Conclusões

A massa corporal das espécies explicou a maior parte (83,9%) da variação total do volume de ovos. Os preditores ecológicos explicaram pouco mais de 21% dos 16,1% de variação residual. Não utilizamos medidas diretas de predação de ninho e mortalidade de adultos; entretanto, utilizamos variáveis indiretamente relacionadas (tipo de ninho e comportamento migratório) com as taxas de predação e mortalidade. Estudos que investiguem taxas de mortalidade de ninhos e de adultos destas espécies certamente irão ajudar a explicar a variação no volume de ovos em mais detalhes.

Em relação ao padrão geográfico, há uma considerável quantidade de variação no volume de ovos que permanece sem explicação ecológica, especialmente na América do Sul, onde ficou a maior parte dos resíduos positivos. O compromisso entre tamanho e número de ovos não é sempre claro, devido a fatores que se confundem entre si, e nem sempre tem sido encontrado em comparações interespecíficas (revisado em Martin *et al.*

2006). Sugerimos que parte desta controvérsia pode ser resultado de dois fatores antagônicos. Enquanto a teoria de história de vida prediz um compromisso entre tamanho e número de ovos (reviewed in Martin *et al.* 2006), as mudanças relacionadas ao tamanho e número de ovos podem estar fortemente correlacionadas quando algum fator ecológico (e.g. tipo de ninho) influencia os dois parâmetros reprodutivos (Roff 1992, Stearns 1992). Os resultados deste capítulo, juntamente com os resultados do capítulo anterior, confirmam que o tipo de ninho pode influenciar o tamanho e número de ovos na mesma direção (positivamente correlacionados), enquanto outros (e.g. amplitude latitudinal de reprodução) influenciam ambos os parâmetros em direções opostas (negativamente correlacionados). Estas relações antagônicas podem confundir a relação ovo-ninhada e podem ser a causa dos padrões obscuros no compromisso entre número e tamanho de ovos (revisado em Martin *et al.* 2006).

Vários fatores ecológicos podem ser importantes determinantes do volume dos ovos. O volume dos ovos pode ser fortemente correlacionado com as taxas de desenvolvimento (reviewed in Martin *et al.* 2006). Períodos de incubação mais longos, assim como menor permanência no ninho (nest attentiveness) e temperaturas de incubação mais baixas tem sido relacionadas ao maior tamanho dos ovos (Martin *et al.* 2007, Martin 2008). Infelizmente a escassez de dados para a maior parte dos parâmetros de história de vida na América Austral e Neotropical não permitem o teste destas hipóteses para a maior parte dos grupos de aves desta região (Martin *et al.* 2006, Martin 2008).

Portanto, considerando-se o tamanho de ninhada menos variável nos passeriformes da América Austral e Neotropical em relação aos da região Boreal (Martin 1996, Martin *et al.* 2000, Jetz *et al.* 2008), o tamanho dos ovos pode explicar outra fração das estratégias de história de vida nestas regiões. Várias hipóteses permanecem abertas para serem testadas. A coleta de informações sobre períodos de desenvolvimento nestas regiões irá ajudar na formulação de novas hipóteses e a responder algumas destas questões sobre as estratégias de história de vida.

Considerações Finais

Até onde sabemos este trabalho é a maior revisão de literatura sobre reprodução de aves? em nível de subfamília (ou família) já realizado no novo mundo. Percebemos que há uma enorme quantidade de dados (até mesmo nas publicações em Inglês) que são desconhecidos ou não utilizados pela literatura em geral. A amplitude geográfica desses dados (e para outros grupos) pode ajudar a elucidar vários aspectos sobre padrões de pesquisa no Novo Mundo, assim como padrões de história de vida.

Há uma quantidade significativa de espécies sobre as quais pouco ou nada se sabe de reprodução. Mesmo as espécies sobre as quais se conhece a biologia reprodutiva, há um enorme desconhecimento sobre boa parte dos parâmetros reprodutivos, principalmente os que demandam monitoramento e estudos mais duradouros.

Encontramos dados para 26 dos 51 países do Novo Mundo. O número de instituições de ensino superior explicou a maior parte (36,9%) da variação na quantidade de publicações por país. A quantidade de instituições pode ser interpretada como investimento em recursos humanos e, portanto, reflete parte da capacidade de pesquisa e obtenção de dados de cada país.

A riqueza de espécies de Fluvicolinae que se reproduzem no país explicou 31,7% da variação quantidade de publicações dos países. É esperado que a riqueza de espécies explique boa parte da variação, pois quanto maior o número de espécies em um determinado país, maior a quantidade de estudos que podem ser feitos. Por outro lado, houve relação negativa entre a quantidade de publicações e a riqueza total de espécies. É possível que os esforços de pesquisa fiquem dispersos dentre as centenas de espécies que ocorrem nos seus territórios. Portanto, a enorme riqueza total de espécies de alguns países produz uma considerável quantidade de espécies mal estudadas.

De modo geral a amostragem é deficiente para muitos países além de ser enviesada para poucas espécies. Este cenário de falta de conhecimento é desafiador para o entendimento dos padrões de história de vida. O desenvolvimento de uma Ornitologia (Reprodutiva) Neotropical depende do

preenchimento das lacunas mencionadas acima. Para tal, são necessários estudos de maior duração e que contemplem espécies raras e pouco comuns e com menor distribuição ou restritas. Além disso, a ornitologia precisa ser desenvolvida na maior parte dos países. Em países onde já existe alguma quantidade de informação que se acumulou ao longo dos anos, revisões bibliográficas são necessárias e recomendadas. Revisões podem agregar uma grande quantidade de informação e sintetizam o conhecimento corrente.

No segundo capítulo analisamos a variação latitudinal de tamanho de ninhada de Fluvicolinae em escala continental e comparamos os hemisférios norte e sul do Novo Mundo. Encontramos que tanto a duração do dia quanto a sazonalidade anual tiveram relação significativa com o aumento do tamanho de ninhada. Tal resultado é intrigante, pois a hipótese de duração do dia recebeu menos atenção após o surgimento da hipótese de sazonalidade. No entanto, como parte da variação é explicada pelas duas variáveis, estudos futuros podem ser desenhados para avaliar qual dos dois mecanismos é mais importante.

Os padrões de tamanho de ninhada, assim como as variáveis preditoras diferiram entre os hemisférios. Esses resultados reforçam a visão de que os padrões verificados no hemisfério norte não são os mesmos encontrados no hemisfério sul. Desse modo, aumenta a necessidade de que se conheçam os parâmetros reprodutivos na região Neotropical e Austral do Novo Mundo (e provavelmente de outras regiões do planeta) para que se expanda e melhore a compreensão sobre estratégias de história de vida de aves como um todo.

Encontramos que vários determinantes intrínsecos tem relação com o tamanho de ninhada. Dentre eles, o comportamento migratório teve relação com o tamanho de ninhada no hemisfério norte, mas não no hemisfério sul. Esse padrão levanta questões importantes sobre estratégias de história de vida na região Neotropical e Austral. Por exemplo, se a migração impõe custos energéticos, de sobrevivência e de tempo, e o tamanho de ninhada não difere entre aves residentes e migratórias, que outro aspecto de história de vida é afetado para compensar os efeitos (se houver) de diferentes estratégias? O período entre tentativas seria mais curto? Sobrevivência maior? Essas questões permanecem para futuros estudos.

Os tamanhos de ninhada também diferiram em relação ao tipo de ninho.

Espécies de ninhos fechados e em cavidades tiveram tamanhos de ninhada maiores do que espécies de ninho aberto. Este padrão é esperado, pois ninhos fechados e em cavidades são mais seguros do que ninhos abertos. Estudos que analisem taxa de predação e sobrevivência de ninhos poderão confirmar se ninhos fechados e em cavidades de Fluvicolinae são menos predados do que ninhos abertos.

O tamanho de ninhada teve relação com a amplitude latitudinal da área de reprodução dos gêneros. O tamanho da área de distribuição das espécies pode estar relacionado com a amplitude de nicho. Assim, espécies com nichos mais amplos, mais plásticas, e ajustam o tamanho de ninhada de acordo com o ambiente que habitam podem ter maiores tamanhos de ninhada.

Boa parte da variação no tamanho de ninhada no hemisfério sul não foi explicada pelos preditores utilizados. Isso se deve ao fato de a variação do tamanho de ninhada ser menor e o padrão latitudinal não ser tão evidente. Biologicamente falando, os fatores que afetam o tamanho de ninhada são diferentes dos propostos pela teoria desenvolvida no hemisfério norte. Além disso, parâmetros ecológicos e ambientais locais e regionais, ao invés de continentais, podem ter uma relação mais forte com o tamanho de ninhada no hemisfério sul do Novo Mundo. Novamente, há uma necessidade enorme de estudos nessa região para que novas hipóteses sejam sugeridas, melhorando assim a compreensão sobre estratégias de história de vida de aves.

No terceiro capítulo analisamos a variação geográfica no volume de ovos de Fluvicolinae. Encontramos um padrão geográfico de aumento no volume de ovos em direção ao sul da América do Sul. O padrão se manteve nos resíduos da regressão com a massa corporal das espécies e nos resíduos com todos os preditores ecológicos.

Como esperado, a massa corporal das espécies foi positivamente correlacionada e explicou a maior parte da variação no volume dos ovos. Do mesmo modo, encontramos uma relação inversa, porém relativamente fraca, diretamente com o tamanho de ninhada.

Espécies migrantes de longa distância tiveram ovos com volume significativamente menor do que espécies residentes. Enquanto que

migrantes de média distância tenderam a ter ovos menores. Essas duas categorias são representadas por espécies da região Neártica e normalmente apresentam tamanhos de ninhada maior do que espécies da região Neotropical, o que pode evidenciar um *trade-off* entre tamanho de ninhada e tamanho de ovos.

Espécies que nidificam em cavidades tiveram ovos maiores do que as de ninho aberto, além de maiores tamanhos de ninhada. É notável que ambas medidas de esforço reprodutivo aumentem ao mesmo tempo, não havendo um *trade-off*. Isso pode ser resultado de ninhos mais seguros contra a predação que permitem um maior investimento na prole, assim como taxas de desenvolvimento mais lento que exigem maiores tamanhos de ovo.

A amplitude latitudinal de distribuição teve relação negativa com tamanho de ovo. Isto evidencia novamente um *trade-off* com o tamanho de ninhada, além de uma possível relação com desenvolvimento mais rápido.

Sobretudo, corroboramos o padrão de menor variação no tamanho de ninhada nas regiões Neotropical e Austral. Também corroboramos o padrão de maior volume de ovos nestas regiões além de uma tendência de aumento para o sul, padrão que não foi encontrado em direção ao norte do hemisfério norte. Juntos, esses resultados dão contribuições importantes para o desenvolvimento da teoria de história de vida por vários motivos. É um passo importante ao mostrar que o investimento reprodutivo pode ser direcionado para parâmetros além do número de ovos. Por exemplo, os períodos de incubação e de ninhego não são iguais entre as regiões Neotropical e Neártica, mas as razões também ainda devem ser investigados. Além disso, os resíduos positivos da análise de volume de ovos, encontrados apenas na região Neotropical e principalmente Austral, nos dão pistas de que outros parâmetros podem ter uma grande importância em relação ao investimento reprodutivo.

REFERÊNCIAS

- Abellán, P. & I. Ribera. 2011. Geographic location and phylogeny are the main determinants of the size of the geographical range in aquatic beetles. *BMC Evol. Biol.* 11: 344.
- Aguilar, T.M., R. Maia, E.S.A. Santos & R.H. Macedo. 2008. Parasite levels in Blue-black grassquits correlate with male displays but not female mate preference. *Behav. Ecol.* 19: 292–301.
- Alerstam, T., A. Hedenström & S. Åkesson. 2003. Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos* 103: 247–260.
- Alerstam, T. & G. Högstedt. 1981. Evolution of hole-nesting in birds. *Ornis. Scand.* 12: 188–193.
- Alves, M.A.S., J.M.C. Silva & E.S. Costa. 2008. Brazilian ornithology: History and current trends. *Ornitol. Neotrop.* 19: 391–399.
- Andors, A.V. & F. Vuilleumier. 1998. Observations on the distribution, behavior, and comparative breeding biology of *Neoxolmis rufiventris* (Aves, Tyrannidae). *Am. Mus. Novit.* 3220: 32 pp.
- Arcese, P. & J.N.M. Smith. 1988. Effects of population density and supplemental food on reproduction in song sparrows. *J. Anim. Ecol.* 57: 119–136.
- Ashmole, N.P. 1963. The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* 103b: 458–473.
- Askenmo, C. 1982. Clutch size flexibility in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ardea* 70: 189–196.
- Auer, S.K., R.D. Bassar, J.J. Fontaine & T. Martin. 2007. Breeding biology of passerines in a subtropical montane forest in northwestern Argentina. *Condor* 109: 321–333.
- Badyaev, A.V. 1997. Covariation between life history and sexually selected traits: an example with cardueline finches. *Oikos* 80: 128–138.
- Bell, C.P. 1996. The relationship between geographic variation in clutch size and migration pattern in the Yellow Wagtail. *Bird Study* 43: 333–341.
- Bendire, C. 1895. Life histories of North American birds, from the parrots to the grackles, with special reference to their breeding habits and eggs. Smithsonian Institution, Washington.
- Bennett, P.M. & I.P.F. Owens. 2002. Evolutionary ecology of birds: life histories, mating systems, and extinction. Oxford University Press, Oxford.
- Bent, A.C. 1963. Life histories of North American flycatchers, larks, swallows, and their allies. Dover Publications, Washington.
- Berthold, P. 2001. Bird migration: a general survey. Oxford University Press, Oxford.
- BirdLife International. 2011. IUCN Red List for birds [WWW Document]. URL <http://www.birdlife.org/datazone/species/search>
- Blackburn, T.M. 1991. An interspecific relationship between egg size and clutch size in birds. *Auk* 108: 973–977.
- Böhning-Gaese, K., B. Halbe, N. Lemoine & R. Oberrath. 2000. Factors influencing the clutch size, number of broods and annual fecundity of North American and European land birds. *Evol. Ecol. Res.* 2: 823–839.
- Borges, S.H. 1995. As teses de pós-graduação produzidas no Brasil na área de ornitologia entre 1970 e 1991. *Ararajuba* 3: 33–36.

- Borges, S.H. 2008. The relevance of graduate teachings in the formation of human resources for biodiversity studies in Brazil: a case study in ornithology. *Biota Neotrop.* 8: 21–27.
- Boyce, M.S. & C.M. Perrins. 1987. Optimizing Great Tit clutch size in a fluctuating environment. *Ecology* 68: 142–153.
- Broggi, J., E. Hohtola, M. Orell & J.-Å. Nilsson. 2007. Local adaptation to winter conditions in a passerine spreading north: a common-garden approach. *Evolution* 59: 1600–1603.
- Brown, J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *Amer. Nat.* 124: 255–279.
- Brown, J.H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, M.W. & E. Cameron. 1979. Effects of dispersal and egg mass size on parasitism by the gypsy moth egg parasite, *Ooencyrtus kuwanai*. *Environ. Entomol.* 8: 77–80.
- Bruderer, B. & V. Salewski. 2009. Lower annual fecundity in long-distance migrants than in less migratory birds of temperate Europe. *J. Ornithol.* 150: 281–286.
- Bryant, D.M. & C.J. Hails. 1983. Energetics and growth patterns of three tropical bird species. *Auk* 100: 425–439.
- Butterfield, B.P., W.E. Meshaka & S.E. Trauth. 1989. Fecundity and egg mass size of the Illinois chorus frog, *Pseudacris streckeri illinoensis* (Hylidae), from northeastern Arkansas. *Southwest. Nat.* 34: 556–557.
- Cardillo, M. 2002. The life-history basis of latitudinal diversity gradients: how do species traits vary from the poles to the equator? *J. Anim. Ecol.* 71: 79–87.
- Carrillo, J. & E. González-Dávila. 2009. Latitudinal variation in breeding parameters of the common kestrel *Falco tinnunculus*. *Ardeola* 56: 215–228.
- Charnov, E.L., R. Warne & M. Moses. 2007. Lifetime reproductive effort. *Amer. Nat.* 170: 129–142.
- Chesser, R.T. 1994. Migration in South America: an overview of the austral system. *Bird Conserv. Int.* 4: 91–107.
- Christe, P., O. Glazot, N. Strepparava, G. Devevey & L. Fumagalli. 2011. Twofold cost of reproduction: an increase in parental effort leads to higher malarial parasitaemia and to a decrease in resistance to oxidative stress. *Proc. R. Soc. B* 279: 1142–1149.
- Christians, J.K., M. Evanson & J.J. Aiken. 2002. Seasonal decline in clutch size in European starlings: a novel randomization test to distinguish between the timing and quality hypotheses. *J. Anim. Ecol.* 70: 1080–1087.
- Cliff, A.D. & J.K. Ord. 1973. *Spatial Autocorrelation*. Pion, London.
- Clifford, L.D. & D.J. Anderson. 2001. Food limitation explains most clutch size variation in the Nazca booby. *J. Anim. Ecol.* 70: 539–545.
- Cody, M.L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 20: 174–184.
- Cody, M.L. 1971. Ecological aspects of reproduction, p. 461–512. *In* D.S. Farner & J.R. King (eds.). *Avian Biology*. Academic Press, New York.
- Conway, C.J. & T.E. Martin. 2000. Evolution of passerine incubation behavior: Influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution* 54: 670–685.
- Cooper, C.B., M.A. Voss, D.R. Ardia, S.H. Austin & W.D. Robinson. 2011.

- Light increases the rate of embryonic development: implications for latitudinal trends in incubation period. *Funct. Ecol.* 25: 769–776.
- Cory, C.B. & C.E. Hellmayr. 1927. Catalogue of birds of the Americas and the adjacent islands. part 5. Tyrannidae. Field Museum of Natural History Zoological Series 13, Chicago.
- Cronmiller, J.R. & C.F. Thompson. 1980. Experimental manipulation of brood size in Red-winged Blackbirds. *Auk* 97: 559–565.
- Dawson, R.D. & R.G. Clark. 2000. Effects of hatching date and egg size on growth, recruitment, and adult size of Lesser Scaup. *Condor* 102: 930–935.
- Dijkstra, C., A. Bult, S. Bijlsma, S. Daan, T. Meijer & M. Zijlstra. 1990. Brood size manipulations in the Kestrel (*Falco tinnunculus*): effects on offspring and parent survival. *J. Anim. Ecol.* 59: 269–285.
- Diniz-Filho, J.A.F., L.M. Bini & B.A. Hawkins. 2003. Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 12: 53–64.
- Doligez, B. & J. Clobert. 2003. Clutch size reduction as a response to increased nest predation rate in the Collared Flycatcher. *Ecology* 84: 2582–2588.
- Drent, R.H. & S. Daan. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225–252.
- Duncan, R.P., T.M. Blackburn & C.J. Veltman. 2002. Determinants of geographical range sizes: a test using introduced New Zealand birds. *J. Anim. Ecol.* 68: 963–975.
- Dunn, P.O., K.J. Thusius, K. Kimber & D.W. Winkler. 2000. Geographic and ecological variation in clutch size of Tree Swallows. *Auk* 117: 215–221.
- Dunning, J.B. 1992. CRC Handbook of avian bird masses. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Evans, K.L., R.P. Duncan, T.M. Blackburn & H.Q.P. Crick. 2005. Investigating geographic variation in clutch size using a natural experiment. *Funct. Ecol.* 19: 616–624.
- FAOSTAT. 2012. Food and Agriculture Organization of the United Nations [WWW Document]. Statistical Database. URL <http://faostat3.fao.org/home/index.html>
- Ferretti, V., P.E. Llambías & T.E. Martin. 2005. Life-history variation of a neotropical thrush challenges food limitation theory. *Proc. Biol. Sci.* 272: 769–773.
- Figuerola, J. & A. Green. 2006. A comparative study of egg mass and clutch size in the Anseriformes. *J. Ornithol.* 147: 57–68.
- Fitzpatrick, J.W. 2004. Family Tyrannidae, p. 258–462. *In* J. del Hoyo, E.A. Elliott & D.A. Christie (eds.). Handbook of the Birds of the World Vol. 9, Cotingas to Pipits and Wagtails. Lynx Edicions, Barcelona.
- Fontaine, J.J. & T.E. Martin. 2006. Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecol. Lett.* 9: 428–434.
- Forsythe, W.C., E.J. Rykiel, R.S. Stahl, H. Wu & R.M. Schoolfield. 1995. A model comparison for daylength as a function of latitude and day of year. *Ecol. Model.* 80: 87–95.
- França, L.F. & M.Á. Marini. 2009. Low and variable reproductive success of a neotropical tyrant-flycatcher, Chapada Flycatcher (*Suiriri islerorum*). *Emu* 109: 265–269.

- Freile, J.F. 2005. Gustavo Orcés, Fernando Ortiz y el desarrollo de la ornitología hecha en Ecuador. *Ornitol. Neotrop.* 16: 321–336.
- Gaston, K.J. & J.I. Spicer. 2008. The relationship between range size and niche breadth: a test using five species of *Gammarus* (Amphipoda). *Glob. Ecol. Biogeogr.* 10: 179–188.
- Getis, A. 2009. Spatial Weights Matrices. *Geogr. Anal.* 41: 404–410.
- Getis, A. & D.A. Griffith. 2002. Comparative spatial filtering in regression analysis. *Geogr. Anal.* 34: 130–140.
- Ghalambor, C.K. & T.E. Martin. 2001. Fecundity-survival trade-offs and parental risk-taking in birds. *Sci.* 292: 494–497.
- Di Giacomo, A.G. 2005. Aves de la Reserva El Bagual, p. 201-465. *In* A.G. Di Giacomo & S.F. Krapovickas (eds.). *Historia Natural y Paisaje De La Reserva El Bagual, Provincia De Formosa, Argentina. Inventario De La Fauna De Vertebrados y De La Flora Vasculare De Un Área Protegida Del Chaco Húmedo. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata (Temas de Naturaleza y Conservación 4)*, Buenos Aires.
- Di Giacomo, A.G., A.S. Di Giacomo & J.C. Reboreda. 2011a. Effects of grassland burning on reproductive success of globally threatened Strange-tailed Tyrants *Alectrurus risora*. *Bird Conserv. Int.* 21: 411–422.
- Di Giacomo, A.S., A.G. Di Giacomo & J.C. Reboreda. 2011b. Male and female reproductive success in a threatened polygynous species: the Strange-tailed tyrant, *Alectrurus risora*. *Condor* 113: 619–628.
- Gil-Delgado, J.A., E. Marco, M. Paredes & C. Vives-Ferrándiz. 2004. Seasonal clutch size variation of multi-brooded bird species: comparisons between breeding season and latitudes. *Ibis* 147: 206–212.
- Google Inc. 2009. Google Earth. Google Inc., Mountain View, CA.
- Gore, M.E.J. & A.R.M. Gepp. 1978. *Las Aves del Uruguay*. Consejo Internacional para la Preservacion de las Aves, Montevideo.
- Griebeler, E.M. & K. Böhning-Gaese. 2004. Evolution of clutch size along latitudinal gradients: revisiting Ashmole's hypothesis. *Evol. Ecol. Res.* 6: 679–694.
- Griebeler, E.M., T. Caprano & K. Böhning-Gaese. 2010. Evolution of avian clutch size along latitudinal gradients: do seasonality, nest predation or breeding season length matter? *J. Evol. Biol.* 23: 888–901.
- von Haartman, L. 1957. Adaptation in hole-nesting birds. *Evolution* 11: 339–347.
- Hartert, E. & S. Venturi. 1909. Notes sur les oiseaux de la République Argentine. *Novit. Zool.* 16: 159–267.
- Heath, D.D., J.W. Heath, C.A. Bryden, R.M. Johnson & C.W. Fox. 2003. Rapid evolution of egg size in captive salmon. *Sci.* 299: 1738–1740.
- Hendricks, P. 1997. Geographical trends in clutch size: a range-wide relationship with laying date in American Pipits. *Auk* 114: 773–778.
- Hochachka, W. 1990. Seasonal decline in reproductive performance of Song Sparrows. *Ecology* 71: 1279–1288.
- Hussell, D.J.T. 1972. Factors affecting clutch size in arctic passerines. *Ecol. Monogr.* 42: 317–364.
- IAU. 2012. International Association of Universities - World Higher Education Database. Palgrave Macmillan, London.
- Jahn, A.E., D.J. Levey, J.A. Hostetler & A.M. Mamani. 2010. Determinants of

- partial bird migration in the Amazon Basin. *J. Anim. Ecol.* 79: 983–992.
- James, P.C. 1987. Ornithology in Central and South America. *Auk* 104: 348–349.
- Järvinen, A. & R.A. Väisänen. 1984. Reproduction of Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in good and bad breeding seasons in a northern marginal area. *Auk* 101: 439–450.
- Jetz, W., C.H. Sekercioglu & K. Böhning-Gaese. 2008. The worldwide variation in avian clutch size across species and space. *PLoS Biol.* 6: 2650–2657.
- Johnston, R.F. 1954. Variation in breeding season and clutch size in Song Sparrows of the Pacific coast. *Condor* 56: 268–273.
- Kipp, F. 1943. Beziehungen zwischen dem Zug und der Brutbiologie der Vögel. *J. Ornithol.* 91: 144–153.
- Koenig, W.D. 1984. Geographic variation in clutch size in the Northern Flicker (*Colaptes auratus*): support for Ashmole's hypothesis. *Auk* 101: 698–706.
- Koenig, W.D. 1986. Geographic ecology of clutch size variation in North American woodpeckers. *Condor* 88: 499–504.
- Kolm, N., R.W. Stein, A.Ø. Mooers, J.J. Verspoor & E.J.A. Cunningham. 2007. Can sexual selection drive female life histories? A comparative study on Galliform birds. *J. Evol. Biol.* 20: 627–638.
- Korpimäki, E. & H. Hakkarainen. 1991. Fluctuating food supply affects the clutch size of Tengmalm's owl independent of laying date. *Oecologia* 85: 543–552.
- Korpimäki, E. & J. Wiehn. 1998. Clutch size of Kestrels: seasonal decline and experimental evidence for food limitation under fluctuating food conditions. *Oikos* 83: 259–272.
- Kostrzewa, R. & A. Kostrzewa. 1991. Winter weather, spring and summer density, and subsequent breeding success of Eurasian Kestrels, Common Buzzards, and Northern Goshawks. *Auk* 108: 342–347.
- Kulesza, G. 1990. An analysis of clutch-size in New World passerine birds. *Ibis* 132: 407–422.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch size. *Ibis* 89: 302–352.
- Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford University Press, Oxford.
- Lack, D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London.
- Lee, K.A., M. Wikelski, W.D. Robinson, T.R. Robinson & K.C. Klasing. 2008. Constitutive immune defences correlate with life-history variables in tropical birds. *J. Anim. Ecol.* 77: 356–363.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74: 1659–1673.
- Legendre, P. & L. Legendre. 1998. Numerical ecology. Second English edition. Elsevier Science, Amsterdam.
- Lennon, J.J. 2000. Red-shifts and red herrings in geographical ecology. *Ecography* 23: 101–113.
- Lessells, C.M. 1986. Brood size in Canada geese: a manipulation experiment. *J. Anim. Ecol.* 55: 669–689.
- Lima, S.L. 1987. Clutch size in birds: a predation perspective. *Ecology* 68: 1062–1070.
- Loman, J. 1984. Breeding success in relation to parent size and experience in

- a population of the Hooded Crow. *Ornis. Scand.* 15: 183–187.
- Lomolino, M.V., B.R. Riddle, R.J. Whittaker & J.H. Brown. 2010. *Biogeography*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Londoño, G.A., D.J. Levey & S.K. Robinson. 2008. Effects of temperature and food on incubation behaviour of the northern mockingbird, *Mimus polyglottos*. *Anim. Behav.* 76: 669–677.
- Lopes, L.E. & M.Á. Marini. 2006. Low reproductive success of Campo Suiriri (*Suiriri affinis*) and Chapada Flycatcher (*S. islerorum*) in the central Brazilian Cerrado. *Bird Conserv. Int.* 15: 337–346.
- Manning, T.H. 1979. Density and volume corrections of eggs of seven passerine birds. *Auk* 96: 207–211.
- Marchant, S. 1959. The breeding season in SW Ecuador. *Ibis* 101: 137–152.
- Marini, M.Á., M. Barbet-Massin, L.E. Lopes & F. Jiguet. no prelo. Geographic and seasonal distribution of the Cock-tailed Tyrant (*Alectrurus tricolor*) inferred from niche modeling. *J. Ornithol.*
- de Mársico, M.C., B. Mahler & J.C. Reboreda. 2010. Reproductive success and nestling growth of the Baywing parasitized by Screaming and Shiny cowbirds. *Wilson J. Ornithol.* 122: 417–431.
- Martin, K. 1995a. Patterns and mechanisms for age-dependent reproduction and survival in birds. *Amer. Zool.* 35: 340–348.
- Martin, T.E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18: 453–487.
- Martin, T.E. 1995b. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecol. Monogr.* 65: 101–127.
- Martin, T.E. 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? *J. Avian Biol.* 27: 263–272.
- Martin, T.E. 2002. A new view of avian life-history evolution tested on an incubation paradox. *Proc. R. Soc. B* 269: 309–316.
- Martin, T.E. 2004. Avian life-history evolution has an eminent past: does it have a bright future? *Auk* 121: 289–301.
- Martin, T.E. 2008. Egg size variation among tropical and temperate songbirds: An embryonic temperature hypothesis. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105: 9268–9271.
- Martin, T.E., S.K. Auer, R.D. Bassar, A.M. Niklison & P. Lloyd. 2007. Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature. *Evolution* 61: 2558–2569.
- Martin, T.E., R.D. Bassar, S.K. Bassar, J.J. Fontaine, P. Lloyd, H.A. Mathewson, A.M. Niklison & A. Chalfoun. 2006. Life-history and ecological correlates of geographic variation in egg and clutch mass among passerine species. *Evolution* 60: 390–398.
- Martin, T.E. & P. Li. 1992. Life history traits of open-vs. cavity-nesting birds. *Ecology* 73: 579–592.
- Martin, T.E., P.R. Martin, C.R. Olson, B.J. Heidinger & J.J. Fontaine. 2000. Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Sci.* 287: 1482–1485.
- Martin, T.E., A.P. Møller, S. Merino & J. Clobert. 2001. Does clutch size evolve in response to parasites and immunocompetence? *Proc. Natl. Acad. Sci.* 98: 2071–2076.
- Martin, T.E. & H. Schwabl. 2008. Variation in maternal effects and embryonic development rates among passerine species. *Philos. Trans. R. Soc.*

- Lond., B 363: 1663–1674.
- Mason, P. 1985. The nesting biology of some passerines of Buenos Aires, Argentina. *Ornithol. Monogr.* 954–972.
- McNamara, J.M., Z. Barta, M. Wikelski & A.I. Houston. 2008. A theoretical investigation of the effect of latitude on avian life histories. *Amer. Nat.* 172: 331–345.
- Meiri, S. & T. Dayan. 2003. On the validity of Bergmann's rule. *J. Biogeogr.* 30: 331–351.
- Mezquida, E.T. & L. Marone. 2001. Factors affecting nesting success of a bird assembly in the central Monte Desert, Argentina. *J. Avian Biol.* 32: 287–296.
- Mönkkönen, M., P. Helle & D. Welsh. 1992. Perspectives on Palaearctic and Nearctic bird migration; comparisons and overview of life-history and ecology of migrant passerines. *Ibis* 134: 7–13.
- Moreau, R.E. 1944. Clutch-size: a comparative study, with special reference to african birds. *Ibis* 86: 286–347.
- Morin, X. & I. Chuine. 2006. Niche breadth, competitive strength and range size of tree species: a trade-off based framework to understand species distribution. *Ecol. Lett.* 9: 185–195.
- Murphy, M.T. 1986. Temporal components of reproductive variability in Eastern Kingbirds (*Tyrannus tyrannus*). *Ecology* 67: 1483–1492.
- Murphy, M.T. 1989. Life history variability in North American breeding tyrant flycatchers: phylogeny, size or ecology? *Oikos* 54: 3–14.
- Murray, G.A. 1976. Geographic variation in the clutch sizes of seven owl species. *Auk* 93: 602–613.
- Naranjo, L.G. 2008. El arcano de la ornitología Colombiana. *Ornitol. Col.* 7: 5–16.
- Narosky, T. & S.A. Salvador. 1998. Nidificación de las aves Argentinas (Tyrannidae). Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires.
- Natureserve. 2012. NatureServe Web Service. Arlington, VA. U.S.A.
- Newton, I., M. Marquiss & A. Village. 1983. Weights, breeding, and survival in European Sparrowhawks. *Auk* 100: 344–354.
- Nilsson, S.G. 1984. The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition. *Ornis. Scand.* 15: 167–175.
- Nol, E. & J.N.M. Smith. 1987. Effects of age and breeding experience on seasonal reproductive success in the song sparrow. *J. Anim. Ecol.* 301–313.
- Ohlson, J., J. Fjeldså & P.G.P. Ericson. 2008. Tyrant flycatchers coming out in the open: phylogeny and ecological radiation of Tyrannidae (Aves, Passeriformes). *Zool. Scr.* 37: 315–335.
- Olsen, P. & T. Marples. 1993. Geographic variation in egg size, clutch size and date of laying of Australian raptors (Falconiformes and Strigiformes). *Emu* 93: 167–179.
- Olson, D.M., E. Dinerstein, E.D. Wikramanayake, N.D. Burgess, G.V.N. Powell, E.C. Underwood, J.A. D'amico, I. Itoua, H.E. Strand, J.C. Morrison, C.J. Loucks, T.F. Allnutt, T.H. Ricketts, Y. Kura, J.F. Lamoreux, W.W. Wettengel, P. Hedao & K.R. Kassem. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on earth. *BioScience* 51: 933–938.

- Oniki, Y. & E.O. Willis. 2002. Bibliography of Brazilian birds: 1500-2002. Divisa Editora, Rio Claro.
- Owens, I.P.F. & P.M. Bennett. 1995. Ancient ecological diversification explains life-history variation among living birds. *Proc. R. Soc. B* 261: 227–232.
- Partridge, L. & P.H. Harvey. 1988. The ecological context of life history evolution. *Science* 241: 1449–1455.
- Patten, M.A. 2007. Geographic variation in calcium and clutch size. *J. Avian Biol.* 38: 637–643.
- Paynter, R.A. 1982. Ornithological gazetteer of Venezuela. Bird Department, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge.
- Paynter, R.A. 1989. Ornithological gazetteer of Paraguay. Bird Department, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge.
- Paynter, R.A. 1991. The maturation of Brazilian ornithology. *Ararajuba* 2: 105–106.
- Paynter, R.A. 1992. Ornithological gazetteer of Bolivia. Bird Department, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge.
- Paynter, R.A. 1993. Ornithological gazetteer of Ecuador. Bird Department, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge.
- Paynter, R.A. 1995. Ornithological gazetteer of Argentina. Bird Department, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge.
- Paynter, R.A. 1997. Ornithological gazetteer of Colombia. Bird Department, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge.
- Paynter, R.A. & M.A. Traylor. 1991. Ornithological gazetteer of Brazil. Bird Department, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge.
- Peterson, A.T., A.G. Navarro-Sigüenza & H. Benítez-Díaz. 1998. The need for continued scientific collecting; a geographic analysis of Mexican bird specimens. *Ibis* 140: 288–294.
- Plenge, M.A. 2011a. Bibliography of the birds of Peru. Part 1. 1590 - 2000. [WWW Document]. Boletín UNOP. Lima, Peru. URL <https://sites.google.com/site/boletinunop/compendio>
- Plenge, M.A. 2011b. Bibliography of the birds of Peru. Part 2. 2001 - 2011. [WWW Document]. Boletín UNOP. Lima, Peru. URL <https://sites.google.com/site/boletinunop/compendio>
- Poole, A. 2005. The birds of north America Online: Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca [WWW Document]. New York. URL <http://bna.birds.cornell.edu/BNA>
- Procheş, Ş. & S. Ramdhani. 2012. The world's zoogeographical regions confirmed by cross-taxon analyses. *BioScience* 62: 260–270.
- Rangel, T.F., J.A.F. Diniz-Filho & L.M. Bini. 2010. SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography* 33: 46–50.
- Remsen, J.V., C.D. Cadena, A. Jaramillo, M. Nores, J.F. Pacheco, M.B. Robbins, T.S. Schulenberg, F.G. Stiles, D.F. Stotz & J. Zimmer. 2012. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. [WWW Document]. South American Classification Committee American Ornithologists' Union. URL <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>
- Renton, K. & A. Salinas-Melgoza. 2004. Climatic variability, nest predation, and reproductive output of Lilac-crowned Parrots (*Amazona finschi*) in tropical dry forest of western Mexico. *Auk* 121: 1214–1225.

- Richdale, L.E. 1949. The effect of age on laying dates, size of eggs, and size of clutch in the Yellow-eyed Penguin. *Wilson Bull.* 61: 91–98.
- Ricklefs, R., T. Tsunekage & R. Shea. 2011. Annual adult survival in several new world passerine birds based on age ratios in museum collections. *J. Ornithol.* 152: 481–495.
- Ricklefs, R.E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithson. Contrib. Zool.* 9: 1–48.
- Ricklefs, R.E. 1976. Growth rates of birds in the humid New World tropics. *Ibis* 118: 179–207.
- Ricklefs, R.E. 1980. Geographical variation in clutch size among passerine birds: Ashmole's hypothesis. *Auk* 97: 38–49.
- Ricklefs, R.E. 1992. Embryonic development period and the prevalence of avian blood parasites. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 89: 4722–4725.
- Ricklefs, R.E. 2000a. Density dependence, evolutionary optimization, and the diversification of avian life histories. *Condor* 102: 9–22.
- Ricklefs, R.E. 2000b. Lack, Skutch, and Moreau: the early development of life-history thinking. *Condor* 102: 3–8.
- Ricklefs, R.E. 2002. Splendid isolation: historical ecology of the South American passerine fauna. *J. Avian Biol.* 33: 207–211.
- Ridgely, R.S. & G. Tudor. 1989. The birds of South America volume I, The Oscine Passerines: Jays, Swallows, Wrens, Thrushes and Allies, Vireos, Wood-warblers, Tanagers, Icterids and Finches. The University of Texas, Austin.
- Ridgely, R.S. & G. Tudor. 1994. The birds of South America volume II, The Suboscine Passerines: Ovenbirds and Woodcreepers, Antbirds, Gnateaters, and Tapaculos, Tyrant Flycatchers, Manakins and Cotingas. The University of Texas, Austin.
- Ripley, B.D. 1981. Spatial statistics. Wiley Online Library.
- Robb, L.A., K. Martin & S.J. Hannon. 1992. Spring body condition, fecundity and survival in female Willow Ptarmigan. *J. Anim. Ecol.* 61: 215–223.
- Rodríguez, J.P., J.A. Simonetti, A. Premoli & M.Á. Marini. 2005. Conservation in Austral and Neotropical America: building scientific capacity equal to the challenges. *Conserv. Biol.* 19: 969–972.
- Roff, D.A. 1992. The evolution of life histories: theory and analysis. Chapman and Hall, London.
- Russell, E.M. 2000. Avian life histories: is extended parental care the southern secret? *Emu* 100: 377–399.
- Russell, E.M., Y. Yom-Tov & E. Geffen. 2004. Extended parental care and delayed dispersal: Northern, tropical, and southern passerines compared. *Behav. Ecol.* 15: 831–838.
- Saether, B.E. 1985. Variation in reproductive traits in European passerines in relation to nesting site: allometric scaling to body weight or adaptive variation? *Oecologia* 68: 7–9.
- Saether, B.E. 1987. The influence of body weight on the covariation between reproductive traits in European birds. *Oikos* 48: 79–88.
- Saether, B.E. & Ø. Bakke. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81: 642–653.
- Santos, E.S.A., R. Maia & R.H. Macedo. 2009. Condition-dependent resource value affects male–male competition in the Blue–black Grassquit. *Behav. Ecol.* 20: 553–559.

- Sanz, J.J. 1998. Effects of geographic location and habitat on breeding parameters of Great Tits. *Auk* 115: 1034–1051.
- Sanz, J.J., J.M. Tinbergen, J. Moreno, M. Orell & S. Verhulst. 2000. Latitudinal variation in parental energy expenditure during brood rearing in the great tit. *Oecologia* 122: 149–154.
- SAS Institute. 2010. JMP software: version 8.0. SAS Institute.
- Schaefer, H.C., G.W. Eshiamwata, F.B. Munyekenye & K. Böhning-Gaese. 2004. Life-history of two African *Sylvia* warblers: low annual fecundity and long post-fledging care. *Ibis* 146: 427–437.
- Silverin, B. 1981. Reproductive effort, as expressed in body and organ weights, in the Pied Flycatcher. *Ornis. Scand.* 12: 133–139.
- Simons, L.S. & T.E. Martin. 1990. Food limitation of avian reproduction: an experiment with the Cactus Wren. *Ecology* 71: 869–876.
- Sinervo, B. & P. Licht. 1991. Proximate constraints on the evolution of egg size, number, and total clutch mass in lizards. *Science* 252: 1300–1302.
- Skinner, S.W. 1985. Clutch size as an optimal foraging problem for insects. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17: 231–238.
- Skutch, A.F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91: 430–455.
- Skutch, A.F. 1985. Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds, reviewed. *Ornithol. Monogr.* 36: 575–594.
- Slagsvold, T. 1982. Clutch size variation in passerine birds: the nest predation hypothesis. *Oecologia* 54: 159–169.
- Slagsvold, T. 1984. Clutch size variation of birds in relation to nest predation: on the cost of reproduction. *J. Anim. Ecol.* 53: 945–953.
- Smith, H.G., T. Ohlsson & K.-J. Wettermark. 1995. Adaptive significance of egg size in the European starling: experimental tests. *Ecology* 76: 1–7.
- Smith, R.J. & F.R. Moore. 2003. Arrival fat and reproductive performance in a long-distance passerine migrant. *Oecologia* 134: 325–331.
- Soler, M. & J.J. Soler. 1992. Latitudinal trends in clutch size in single brooded hole nesting bird species: a new hypothesis. *Ardea* 80: 293–300.
- Stearns, S.C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *Q. Rev. Biol.* 51: 3–47.
- Stearns, S.C. 1983. The influence of size and phylogeny on patterns of covariation among life-history traits in the mammals. *Oikos* 41: 173–187.
- Stearns, S.C. 1984. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of lizards and snakes. *Amer. Nat.* 123: 56–72.
- Stearns, S.C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, New York.
- Stearns, S.C. 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften* 87: 476–486.
- Stephens, L. & M.A. Traylor. 1983. *Ornithological gazetteer of Peru*. Bird Department, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge.
- Stephens, L. & M.A. Traylor. 1985. *Ornithological gazetteer of the Guianas*. Bird Department, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge.

- Stotz, D.F., J.W. Fitzpatrick, D.K. Moskovits & T.A. Parker III. 1996. Neotropical birds: ecology and conservation. University Of Chicago Press, Chicago.
- Stutchbury, B.J. & R.J. Robertson. 1988. Within-season and age-related patterns of reproductive performance in female Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *Can. J. Zool.* 66: 827–834.
- Stutchbury, B.J.M. & E.S. Morton. 2001. Behavioral ecology of tropical birds. Academic Press, London.
- Stutchbury, B.J.M. & E.S. Morton. 2008. Recent advances in the behavioral ecology of tropical birds. *Wilson J. Ornithol.* 120: 26–37.
- Styrsky, J.D., R.C. Dobbs, C.F. Thompson & M. Murphy. 2002. Sources of egg-size variation in House Wrens (*Troglodytes aedon*): ontogenetic and environmental components. *Auk* 119: 800–807.
- Styrsky, J.D., K.P. Eckerle & C.F. Thompson. 1999. Fitness-related consequences of egg mass in nestling House Wrens. *Proc. R. Soc. B* 266: 1253–1258.
- Trabucco, A. & R.J. Zomer. 2009. Global aridity index (global-aridity) and global potential evapo-transpiration (global-PET) geospatial database. CGIAR Consortium for Spatial Information. Published online, available from the CGIARCSI GeoPortal at: <http://www.cgiar-csi.org> (accessed 22 November 2011).
- Vaclav, R. & S. Sanchez. 2008. Patterns of life-history traits in open-nesting palearctic passerines as a function of the climatic variation of their ranges. *Ibis* 150: 574–584.
- Vanzolini, P.E., R.A. Paynter & M.A. Traylor. 1992. A supplement to the Ornithological Gazetteer of Brazil. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Vuilleumier, F. 2003. Neotropical ornithology: Then and now. *Auk* 120: 577–590.
- Vuilleumier, F. 2004. A critique of Neotropical ornithology: is research on Neotropical birds scientific. *Ornitol. Neotrop.* 15: 41–60.
- Wallace, A.R. 1876. The geographical distribution of animals. With a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface. Harper and Brothers, New York.
- Wardrop, S.L. & R.C. Ydenberg. 2003. Date and parental quality effects in the seasonal decline in reproductive performance of the Tree Swallow *Tachycineta bicolor*: interpreting results in light of potential experimental bias. *Ibis* 145: 439–447.
- Webb, S.D. 1997. The great American faunal interchange, p. 97–122. *In* A.G. Coates (ed.). Central America: a Natural and Cultural History. Yale University Press, New Haven.
- Webb, S.D. 2006. The great American biotic interchange: patterns and processes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 93: 245–257.
- Weir, J.T., E. Bermingham & D. Schluter. 2009. The Great American Biotic Interchange in birds. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106: 21737–21742.
- Western, D. & J. Ssemakula. 1982. Life history patterns in birds and mammals and their evolutionary interpretation. *Oecologia* 54: 281–290.
- Whittingham, L.A., P.O. Dunn & J.T. Lifjeld. 2007. Egg mass influences nestling quality in Tree Swallows, but there is no differential allocation in relation to laying order or sex. *Condor* 109: 585–594.

- Wiehn, J. & E. Korpimäki. 1997. Food limitation on brood size: experimental evidence in the Eurasian kestrel. *Ecology* 78: 2043–2050.
- Wiens, J.J. & C.H. Graham. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36: 519–539.
- Wiersma, P., A. Muñoz-García, A. Walker & J.B. Williams. 2007. Tropical birds have a slow pace of life. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104: 9340–9345.
- Wikelski, M., L. Spinney, W. Schelsky, A. Scheuerlein & E. Gwinner. 2003. Slow pace of life in tropical sedentary birds: A common-garden experiment on four stonechat populations from different latitudes. *Proc. R. Soc. B* 270: 2383–2388.
- Wikelski, M., E.M. Tarlow, A. Raim, R.H. Diehl, R.P. Larkin & G.H. Visser. 2003. Costs of migration in free-flying songbirds. *Nature* 423: 704.
- Williams, G. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *Amer. Nat.* 100: 687–690.
- Willson, M.F., J.L. Morrison, K.E. Sieving, T.L. De Santo, L. Santisteban & I. Díaz. 2001. Patterns of predation risk and survival of bird nests in a Chilean agricultural landscape. *Conserv. Biol.* 15: 447–456.
- Wilson, S. & K. Martin. 2011. Life-history and demographic variation in an alpine specialist at the latitudinal extremes of the range. *Pop. Ecol.* 53: 459–471.
- Winker, K. 1998. Recent geographic trends in neotropical avian research. *Condor* 100: 764–768.
- Yom-Tov, Y. 1987. The reproductive rates of Australian passerines. *Wildl. Res.* 14: 319–330.
- Yom-Tov, Y., M.I. Christie & G.J. Iglesias. 1994. Clutch size in passerines of southern South America. *Condor* 96: 170–177.
- Yom-Tov, Y. & E. Geffen. 2002. Examining Ashmole's hypothesis: Are life-history parameters of resident passerines related to the proportion of migrants? *Evol. Ecol. Res.* 4: 673–685.
- Young, B.E. 1994. Geographic and seasonal patterns of clutch size variation in House Wrens. *Auk* 111: 545–555.
- Zar, J.H. 1998. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey.
- Zuur, A.F., E.N. Ieno & G.M. Smith. 2007. *Analysing ecological data*. Springer, New York.

Anexos

ANEXO I - Resumo de dados por país

País	Publicações	Registros de tamanho de ninhada	Medidas de ovos	Pesos de ovos	Períodos de incubação	Períodos de ninhego	FAOSTAT 2012 Área do país (1000 Ha)	IAU 2012 Instituições de ensino superior	Natureserve 2012 Riqueza de espécies de Fluvicolinae	BirdLife International 2011 Riqueza Total de Aves
Argentina	75	1275	1087	666	50	47	2736690	95	54	993
Bahamas	0	0	0	0	0	0	13939	1	1	269
Belize	0	0	0	0	0	0	22970	2	5	549
Bolivia	3	3	5	0	0	0	1084390	55	53	1419
Brasil	42	149	131	47	14	11	8456510	1234	38	1721
Canadá	14	283	306	272	0	0	9984670	150	15	534
Chile	14	63	50	0	0	0	748800	89	24	437
Colômbia	7	58	20	0	0	0	1038700	200	43	1811
Costa Rica	3	50	97	0	23	14	50660	59	14	856
Cuba	1	0	1	0	0	0	110860	50	1	321
Dominica	1	1	2	0	0	0	750	0	1	212
Rep. Dominicana	1	2	0	0	0	0	48380	32	1	249
Equador	21	243	75	7	124	124	276840	71	43	1583
El Salvador	1	6	2	0	0	0	20720	28	8	500
United States	64	2086	1402	6	123	83	9522055	2163	24	878
Guatemala	1	1	8	0	0	0	108430	10	13	706
Guyana	3	13	12	0	0	0	196850	1	16	788
Haiti	0	0	0	0	0	0	27750	12	1	259

Honduras	1	0	0	0	0	0	112492	18	12	697
Jamaica	1	0	0	0	0	0	10991	4	1	189
México	17	41	10	0	1	2	1923040	1252	24	1071
Nicarágua	2	0	0	0	0	0	130373	45	12	675
Panama	4	13	20	6	6	3	75990	32	18	876
Paraguai	2	3	5	0	0	0	397300	21	21	688
Peru	7	7	11	0	0	0	1280000	103	61	1781
Suriname	5	23	107	2	0	0	161470	1	12	695
Trinidad e Tobago	4	59	51	0	0	0	5130	3	6	417
Uruguai	5	12	14	0	0	0	173620	17	14	405
Venezuela	10	155	152	146	8	1	882050	46	31	1351

ANEXO II - Resumo de dados por espécie

Espécie	Registros de tamanho de ninhada	Medidas de ovos	Pesos de ovos	Períodos de incubação	Períodos de ninhego	Abundância Relativa	Área reprodutiva (km ²)	Potencial de amostragem (Area%*Univ)
<i>Agriornis andicola</i>	0	0	0	0	0	Incomum	582000	82
<i>Agriornis lividus</i>	6	16	0	0	0	Incomum	593000	90
<i>Agriornis micropterus</i>	3	4	0	0	0	Incomum	530000	86
<i>Agriornis montanus</i>	4	8	0	0	0	Incomum	2170000	90
<i>Agriornis murinus</i>	3	4	3	0	0	Relativamente comum	478000	88
<i>Alectrurus risora</i>	285	379	367	23	0	Incomum	98900	80
<i>Alectrurus tricolor</i>	8	9	4	1	0	Incomum	626000	1040
<i>Aphanotriccus audax</i>	0	0	0	0	0	Incomum	122000	183
<i>Aphanotriccus capitalis</i>	0	0	0	0	0	Incomum	8000	51
<i>Arundinicola leucocephala</i>	52	86	14	0	0	Relativamente comum	9090000	868
<i>Cnemarchus erythropygius</i>	0	0	0	0	0	Incomum	127000	84
<i>Cnemotriccus fuscatus</i>	4	3	0	0	0	Relativamente comum	12200000	856
<i>Colonia colonus</i>	3	4	0	0	0	Relativamente comum	6770000	927
<i>Colorhamphus parvirostris</i>	22	17	1	0	0	Comum	389000	90
<i>Contopus albogularis</i>	0	0	0	0	0	Rara	115000	318
<i>Contopus caribaeus</i>	2	1	0	0	0	Relativamente comum	120000	48
<i>Contopus cinereus</i>	22	38	0	4	0	Relativamente comum	5650000	829
<i>Contopus cooperi</i>	10	51	0	0	0	Incomum	9360000	902
<i>Contopus fumigatus</i>	4	0	0	1	2	Relativamente comum	1020000	97
<i>Contopus hispaniolensis</i>	0	0	0	0	0	Comum	74800	25
<i>Contopus latirostris</i>	1	2	0	0	0	Incomum	3400	0
<i>Contopus lugubris</i>	0	0	0	0	0	Relativamente comum	8200	53
<i>Contopus nigrescens</i>	2	0	0	0	0	Rara	55600	86
<i>Contopus ochraceus</i>	0	0	0	0	0	Rara	3100	53

<i>Contopus pallidus</i>	0	0	0	0	0	Comum	11000	4
<i>Contopus pertinax</i>	0	50	0	0	0	Relativamente comum	856000	1214
<i>Contopus sordidulus</i>	164	118	0	75	67	Relativamente comum	6940000	1148
<i>Contopus virens</i>	6	77	0	8	1	Comum	4080000	1209
<i>Empidonax affinis</i>	0	0	0	0	0	Incomum	480000	1176
<i>Empidonax albigularis</i>	0	0	0	0	0	Incomum	413000	779
<i>Empidonax alnorum</i>	1	1	0	1	0	Incomum	7110000	783
<i>Empidonax atriceps</i>	0	2	0	0	0	Relativamente comum	3700	54
<i>Empidonax difficilis</i>	37	104	0	9	5	Relativamente comum	862000	1164
<i>Empidonax flavescens</i>	5	4	0	0	0	Relativamente comum	165000	244
<i>Empidonax flaviventris</i>	211	73	0	0	0	Comum	5330000	807
<i>Empidonax fulvifrons</i>	7	30	0	0	0	Incomum	510600	1328
<i>Empidonax hammondii</i>	11	60	0	0	0	Comum	2760000	1486
<i>Empidonax minimus</i>	205	392	272	0	0	Comum	5750000	1143
<i>Empidonax oberholseri</i>	32	9	6	9	5	Comum	2680000	1617
<i>Empidonax occidentalis</i>	2	0	0	0	0	Relativamente comum	2349000	1676
<i>Empidonax traillii</i>	946	178	0	2	1	Comum	7300000	1585
<i>Empidonax virescens</i>	14	85	0	1	0	Comum	3010000	1568
<i>Empidonax wrightii</i>	27	103	0	4	1	Comum	1150000	1792
<i>Fluvicola albiventer</i>	99	41	18	1	1	Relativamente comum	5620000	909
<i>Fluvicola nengeta</i>	23	32	15	2	0	Relativamente comum	1950000	1196
<i>Fluvicola pica</i>	204	207	123	1	2	Relativamente comum	1660000	174
<i>Gubernetes yetapa</i>	1	0	0	0	0	Incomum	2080000	982
<i>Hirundinea ferruginea</i>	2	6	0	0	0	Relativamente comum	5060000	888
<i>Hymenops perspicillatus</i>	97	72	6	0	0	Relativamente comum	2680000	201
<i>Knipolegus aterrimus</i>	5	13	0	0	0	Relativamente comum	1540000	113
<i>Knipolegus cyanostris</i>	3	8	2	0	0	Comum	1580000	1234
<i>Knipolegus franciscanus</i>	0	0	0	0	0	Incomum	25800	898
<i>Knipolegus hudsoni</i>	1	0	0	0	0	Relativamente comum	559000	118

<i>Knipolegus lophotes</i>	1	2	0	0	0	Relativamente comum	1320000	1167
<i>Knipolegus nigerrimus</i>	4	3	3	0	0	Incomum	400000	1234
<i>Knipolegus orenocensis</i>	0	0	0	0	0	Incomum	511000	882
<i>Knipolegus poecilocercus</i>	0	0	0	0	0	Incomum	1170000	164
<i>Knipolegus poecilurus</i>	0	0	0	0	0	Incomum	468000	701
<i>Knipolegus signatus</i>	15	20	0	0	0	Rara	132000	82
<i>Knipolegus striaticeps</i>	0	5	0	0	0	Relativamente comum	946000	77
<i>Lathrotriccus euleri</i>	78	56	22	24	31	Relativamente comum	10300000	897
<i>Lathrotriccus griseipectus</i>	0	0	0	0	0	Incomum	13800	77
<i>Lessonia oreas</i>	1	3	0	0	0	Relativamente comum	832000	82
<i>Lessonia rufa</i>	24	33	0	0	0	Relativamente comum	1320000	122
<i>Machetornis rixosa</i>	95	121	42	0	0	Comum	6660000	655
<i>Mitrephanes olivaceus</i>	0	0	0	0	0	Incomum	91000	96
<i>Mitrephanes phaeocercus</i>	2	0	0	0	0	Incomum	599000	892
<i>Muscigralla brevicauda</i>	25	11	0	57	56	Incomum	167000	98
<i>Muscipipra vetula</i>	1	1	0	0	0	Incomum	828000	1091
<i>Muscisaxicola albifrons</i>	0	0	0	0	0	Incomum	286000	82
<i>Muscisaxicola albilora</i>	6	3	0	0	0	Relativamente comum	228000	92
<i>Muscisaxicola alpinus</i>	3	2	2	0	0	Comum	49100	133
<i>Muscisaxicola capistratus</i>	4	2	0	0	0	Incomum	268000	87
<i>Muscisaxicola cinereus</i>	3	2	2	0	0	Relativamente comum	650000	83
<i>Muscisaxicola flavinucha</i>	5	6	0	0	0	Relativamente comum	763000	88
<i>Muscisaxicola fluviatilis</i>	1	0	0	0	0	Incomum	1240000	465
<i>Muscisaxicola frontalis</i>	0	0	0	0	0	Incomum	223000	84
<i>Muscisaxicola griseus</i>	0	0	0	0	0	Relativamente comum	313000	98
<i>Muscisaxicola juninensis</i>	0	0	0	0	0	Relativamente comum	514000	77
<i>Muscisaxicola maclovianus</i>	8	11	0	0	0	Relativamente comum	265000	92
<i>Muscisaxicola maculirostris</i>	9	43	0	0	0	Comum	2000000	90
<i>Muscisaxicola rufivertex</i>	5	2	2	0	0	Relativamente comum	1040000	85

<i>Myiobius atricaudus</i>	9	12	6	5	1	Incomum	4900000	956
<i>Myiobius barbatus</i>	22	19	2	4	4	Incomum	5550000	868
<i>Myiobius sulphureipygius</i>	9	14	0	4	2	Relativamente comum	639000	444
<i>Myiobius villosus</i>	0	0	0	0	0	Incomum	271000	117
<i>Myiophobus cryptoxanthus</i>	10	13	2	0	0	Incomum	70500	89
<i>Myiophobus fasciatus</i>	182	240	9	16	15	Relativamente comum	10200000	725
<i>Myiophobus flavicans</i>	0	1	0	0	0	Relativamente comum	272000	130
<i>Myiophobus inornatus</i>	0	0	0	0	0	Incomum	63300	77
<i>Myiophobus lintoni</i>	0	0	0	0	0	Incomum	11700	73
<i>Myiophobus ochraceiventris</i>	0	0	0	0	0	Relativamente comum	92900	91
<i>Myiophobus phoenicomitra</i>	0	0	0	0	0	Incomum	44100	124
<i>Myiophobus pulcher</i>	0	0	0	0	0	Relativamente comum	76700	163
<i>Myiophobus roraimae</i>	0	0	0	0	0	Relativamente comum	247000	115
<i>Myiotheretes fumigatus</i>	0	0	0	0	0	Incomum	204000	131
<i>Myiotheretes fuscorufus</i>	0	0	0	0	0	Incomum	110000	86
<i>Myiotheretes pernix</i>	0	0	0	0	0	Incomum	570	200
<i>Myiotheretes striaticollis</i>	0	0	0	0	0	Relativamente comum	632000	100
<i>Neopipo cinnamomea</i>	0	0	0	0	0	Rara	3330000	795
<i>Neoxolmis rufiventris</i>	13	16	0	0	0	Incomum	322000	105
<i>Ochthoeca cinnamomeiventris</i>	16	21	3	1	2	Relativamente comum	311000	136
<i>Ochthoeca diadema</i>	7	5	0	0	0	Relativamente comum	131000	142
<i>Ochthoeca frontalis</i>	0	0	0	0	0	Relativamente comum	229000	113
<i>Ochthoeca fumicolor</i>	2	5	0	0	0	Comum	258000	124
<i>Ochthoeca jelskii</i>	1	0	0	0	0	Incomum	73700	100
<i>Ochthoeca leucophrys</i>	1	3	0	0	0	Comum	782000	86
<i>Ochthoeca oenanthoides</i>	4	4	0	0	0	Relativamente comum	624000	83
<i>Ochthoeca piurae</i>	0	0	0	0	0	Incomum	20100	103
<i>Ochthoeca pulchella</i>	0	0	0	0	0	Relativamente comum	117000	86

<i>Ochthoeca rufipectoralis</i>	0	0	0	0	0	Relativamente comum	334000	119
<i>Ochthornis littoralis</i>	3	2	0	0	0	Relativamente comum	4560000	727
<i>Polioxolmis rufipennis</i>	3	0	0	0	0	Incomum	394000	86
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	557	345	37	67	73	Relativamente comum	7420000	863
<i>Pyrrhomyias cinnamomeus</i>	8	7	6	8	1	Comum	538000	111
<i>Satrapa icterophrys</i>	101	64	68	0	1	Relativamente comum	6570000	815
<i>Sayornis nigricans</i>	39	176	0	2	1	Relativamente comum	2970000	1057
<i>Sayornis phoebe</i>	720	51	0	10	2	Comum	6250000	1264
<i>Sayornis saya</i>	7	60	0	2	0	Relativamente comum	7210000	1378
<i>Terenotriccus erythrurus</i>	4	12	0	3	2	Relativamente comum	7490000	775
<i>Tumbezia salvini</i>	0	0	0	0	0	Relativamente comum	30300	103
<i>Xenotriccus callizonus</i>	3	3	0	0	1	Incomum	22200	600
<i>Xenotriccus mexicanus</i>	13	2	0	1	1	Incomum	113000	1252
<i>Xolmis cinereus</i>	44	61	45	0	0	Incomum	6890000	900
<i>Xolmis coronatus</i>	18	31	10	2	6	Relativamente comum	763000	106
<i>Xolmis dominicanus</i>	9	6	0	0	0	Incomum	130000	595
<i>Xolmis irupero</i>	91	110	58	1	1	Incomum	3570000	384
<i>Xolmis pyrope</i>	29	54	2	0	0	Relativamente comum	706000	92
<i>Xolmis rubetra</i>	1	0	0	0	0	Relativamente comum	685000	94
<i>Xolmis salinarum</i>	1	1	0	0	0	Relativamente comum	24900	95
<i>Xolmis velatus</i>	0	1	0	0	0	Relativamente comum	3620000	1035

ANEXO III – Referências com dados de Fluvicolinae

Autores	Ano	Revista/editora	vol./páginas
Agnolin, F. L., N. R. Chimento, C. Frank & R. F. Lucero	2009	Nótulas Faunísticas	34: 1-4.
Aguilar, T. M. & M. A. Marini.	2007	Brazilian Journal of Biology	67: 537-540.
Aguilar, T. M., L. O. Leite, M. Â. Marini	1999	Ararajuba	7 (2): 125-133.
Allen, A. S.	1943	Condor	45: 149-157.
Allen, G. M.	1903	Proceedings of the Manchester Institute of Arts and Sciences	4: 222 pp.
Allen, J. A.	1872	Bulletin of the Museum of Comparative Zoology.	03(6): 113-183.
Allen, J. A.	1893	Bulletin of the American Museum of Natural History	4: 107-158.
Allen, J. A.	1905	Bulletin of the American Museum of Natural History	21: 275-295.
Alvarez del Toro, M.	1965	Condor	67: 339-343.
Alves, V. S. & M. L. L. Soneghet	1999	Ararajuba	7(1): 27-29.
Amadon, D. & A. R. Phillips	1947	Auk	64: 576-581.
Andors, A. V. & F. Vuilleumier	1996	Ornitologia Neotropical	7: 109-118.
Andors, A. V. & F. Vuilleumier	1998	American Museum Novitates	3220: 1-32.
Andrade, M. A.	1995	Atualidades Ornitológicas	68: 6.
Andrade, M. A.	1996	Atualidades Ornitológicas	74:13-14.
Anjos, L.	1984	Arquivos de Biologia y Tecnologia	27(3): 401-405.
Aplin, O. V	1894	Ibis	36(2): 149-215.
Arbib Jr, R. S. & F. W. Loetscher Jr	1935	Auk	52(3): 325-328.
Arndt, J. E.	2002	British Columbia Birds	12: 5-7.
Auer, S. K., R. D. Bassar, J. J. Fontaine & T. E. Martin	2007	Condor	109: 321-333.
Baepler, D. H.	1962	Condor	64: 140-153.
Bailey, W.L.	1916	Auk	33: 200.
Baird, S. F., T. M. Brewer, & R. Ridgway	1874	Little, Brown, Boston.	pp. 590, pls. 56.
Bancroft, G.	1930	Condor	32(1): 20-49.
Barlow, C.	1901	Condor	3:151-184.

Barnett, J. M., R. Clark, A. Bodrati, G. Bodrati, G. Pugnali & M. della Seta	1998	Cotinga	9: 64-75.
Barros V., R.	1934	Revista Chilena de Historia Natural	5: 134-141
Batchelder, C. F.	1879	Bull. B.O.C.	4: 241-242.
Beheler, A. S.	2001	Ph.D. dissertation, Purdue University, West Lafayette, Indiana.	
Belcher, C. & Smooker, G.D.	1937	Ibis	XIV, 1(2): 225-550.
Belding, L.	1890	Occasional papers of the California Academy of Sciences. San Francisco	
Belton, W.	1994	Editora Unisinos, Porto Alegre	
Bendire, C. E.	1895	U. S. Nat. Mus. Bull.	N. 3.
Benson, T. A.	2005	Western Birds	36: 56-58.
Bent, A. C.	1942	U. S. Nat. Mus. Bull.	179
Berger, A. J. & P. B. Hofslund	1950	Jack-pine Warbler	28: 7-11.
Best, B. J., M. Checker, R. M. Thewlis, A. M. Best, & W. Duckworth	1996	Ornitologia Neotropical	7: 69-73.
Bielefeldt, J. & R. N. Roesnfield	1988	The Passenger Pigeon	54(1): 43-49.
Binford, L. C.	1989	The American Ornithologists' Union, Washington	
Blake, E. R.	1956	Condor	58: 386-388.
Bond, J.	1941	Auk	58: 364-375.
Bond, J.	1943	Wilson Bulletin	55(2): 115-125.
Bond, J.	1947	Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia	99: 127-154.
Bond, J. & R. M. de Schauensee.	1942	Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia	94: 307-391.
Bordner, D. L.	1961	Wilson Bulletin	73: 212.
Borrero, J. I.	1972	Mitt. Inst. Colombo-Alemán Investig. Cient.	6: 113-133.
Boswall, J.	1973	Bull. B.O.C.	93: 33-36.
Bowles, J. H. & F. R. Decker	1927	Auk	44:524-528.
Braga, F. M. de S.	2000	Boletim CEO	14: 7-9.

Brandt, A. E.	1947	Wilson Bulletin	59: 79-83.
Braz, V. S.	2008	Thesis (Doutorado em Ecologia)-Universidade de Brasília, Brasília.	184 pp.
Brewer, T. M.	1879	Proceeding of the United States National Museum	2: 1-10.
Brewer, T. M.	1879	The Oölogist	4(2): 85.
Briskie, J. V. & S. G. Sealy.	1987	Wilson Bulletin	99(3): 492-494.
Briskie, J. V. & S. G. Sealy.	1989	Auk	106(2): 269-278.
Briskie, J. V. & S. G. Sealy.	1990	Journal of Field Ornithology	61(2): 180-191.
Brooks, W. S.	1917	Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard	61: 135-160.
Bullock, D. S.	1929	Revista Chilena de Historia Natural	33: 171-211.
Burns, F. L.	1915	Wilson Bull.	27(1): 275-286.
Burns, F. L.	1921	Wilson Bulletin	33: 90-99.
Casas, A. E.	1992	Hornero	13: 248-252.
Casas, A., A. Garcia, & de la Peña	1990	Hornero	13(2): 159-160.
Cawkell, E. M. & J. E. Hamilton	1961	Ibis	103(1): 1-27.
Chace, J. E., A. Cruz, A. Cruz Jr.	1997	Western Birds	28: 110-112.
Chapman, F. M.	1894	Bulletin of the American Museum of Natural History	6(1): 86p.
Chapman, F. M.	1898	Bulletin of the American Museum of Natural History	10(2): 15-43.
Chapman, F. M.	1912	D. Appleton and Company. New York and London.	
Cherrie, G. K.	1895	San José de Costa Rica :Tip. Nacional	
Cherrie, G. K.	1916	Science Bulletin of the Museum of the Brooklyn Institute of Arts and Sciences	2: 133-374.
Chesser, R. T. & M. Marín	1994	Wilson Bulletin	106(4): 649-667.
Chubb	1910	Ibis	52(4): 571-647.
Cisneros-Heredia, D. F.	2006	Bull. B.O.C.	126: 153-164.
Cobos, V. & R. Miatello	2001	Hornero	16: 47-48.
Cofre, H. L., K. Böhning-Gaese, & P. A. Marquet	2007	Diversity & Distributions	13(2): 203-212.
Collins, C. T. & T. P. Ryan	1995	Ornitologia Neotropical	6: 19-25.
Conrad, K. F. & R. J. Robertson	1993	Condor	95(1): 57-62.

Contreras, J. R.	1978	Ecosur	5: 169-181
Contreras, J. R.	1990	Not. Fauníst.	22: 1-4.
Cozzani, N. C. & S. M. Zalba	2009	Ecologia Austral	19: 35-44.
Crawshay, R.	1907	London. UK.	
Crouch, J. E.	1959	Condor	61: 57.
Cruz, A. & R. W. Andrews	1989	Wilson Bulletin	101(1): 62-76.
Cruz, A. & R. W. Andrews	1997	Journal of Field Ornithology	68: 91-97.
d'Orbigny, A. D.	1847	P. Bertrand, Paris.	395 pp.
Dalgleish, J. J.	1881	Proceedings of the Royal Physical Society of Edinburgh	6: 232-254.
Dalgleish, J. J.	1884	Proceedings of the Royal Physical Society of Edinburgh	8: 77-88.
Darlington, P. J., Jr,	1931	Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard	71: 349-421.
Darrieu, C. A., G. Soave, & E. Soave	1988	Hornero	13: 53-58.
Darwin, C.	1838	Smith, Elder & Co., London	
Davis, D. E.	1945	Wilson Bulletin	57(3): 188-190.
Davis, J., G. F. Fidler & B. S. Davis.	1963	Condor	65: 337-382.
Davis, L. I.	1957	Wilson Bulletin	69: 364-367.
Davis, S. E.	1993	Fieldiana Zoology	71: 1-33.
Davis, T. J.	1986	Condor	88: 50-56.
Dawson, W. L.	1923	South Moulton Co., San Diego.	
de la Peña, M. R.	1985	Nuestras Aves	Ano 3, 8: 13-14.
de la Peña, M. R.	1989	Nuestras Aves	20: 5
de la Peña, M. R.	2001	Hornero	16: 17-21.
de la Peña, M. R.	2005	L.O.L.A. (Literature of Latin America), Buenos Aires.	
de la Peña, M. R., Beldoménico, P. M. & Antoniazzi, L. R.	2003	Revista FAVE - Ciencias Veterinarias	2(2): 141-146.
di Giacomo A. S., A. G. di Giacomo & J. C. Reboreda	2011	Condor	113: 619-628.
di Giacomo, A. G.	1992	Hornero	13: 244-245.

di Giacomo, A. G.	2005	Temas de Natura y Conservacion	4: 201-465.
di Giacomo, A. G. & B. López-Lanús	1998	Hornero	15(1): 29-38.
di Giacomo, A. G. & B. López-Lanús	2000	Hornero	15(2): 131-134.
di Giacomo, A. S., & A. G. di Giacomo.	2004	Ornitologia Neotropical	15 (Suppl.): 145-157.
Diamond, A. W.	1974	Journal of Zoology	183: 277-301.
Dickey, D. R., & A. J. Van Rossem	1938	Museum of Natural History, Zoological series	23, 609 pp.
Dinelli, L.	1918	Hornero	1: 140-147.
Dobbs, R. C.	2005	Journal of Field Ornithology	76: 183-192.
Dyrzcz, A. & H. F. Greeney	2010	Ornitologia Neotropical	21: 489-495.
Edwards, E. P. & P. S. Martin	1955	Auk	72(2): 174-178.
Ellis, L. A., S. D. Stump, & D. M. Weddle	2009	Journal of Wildlife Management	73(6): 946-954
Ellison, K. E.	2008	Wilson Journal of Ornithology	120(2): 339-344.
Euler, C.	1900	Rev. Mus. Paul.	4: 9-148
Ewert, D.	1975	Wilson Bulletin	87: 105-106.
		Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil, Caxambu, MG.	
Fernandes, V. M., V. C. Tomaz, & M. A. S. Alves.	2007		
French, R.	1991	Cornell University Press, Ithaca, New York.	
Ficken, M. S.	1967	Auk	84: 601-602.
Fjeldså, J.	1990	Bull. B.O.C.	110(1): 26-31.
Fontana, C. S.	1997	Cotinga	8: 79-81.
Fontana, C. S., C. M. Joenck & J. K. F. Mähler Jr	2000	Ornitologia Neotropical	11: 169-172.
Forcey, J.M.	2002	Huitzil	3:14-27.
Forcey, J.M. & R. Aragón	2009	Huitzil	10(2): 38-47.
Fraga, R. M.	1977	Hornero	11: 380-383.
Fraga, R. M.	1983	Hornero	12: 96-106.
Fraga, R. M.	2003	Ornitologia Neotropical	14(2): 145-156.
Frey, J. K., & F. C. Bermudez	1994	New Mexico Ornithological Society Bulletin	22(2): 1.
		Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard	
Friedmann, H.	1927		68(4): 137-236
Friedmann, H.	1931	Auk	48: 52-65.

Friedmann, H.	1934	The Wilson Bulletin	
Friedmann, H.	1949	Auk	66(2): 154-163.
Friedmann, H.	1963	Smithsonian Institution, Washington, D.C.	
Friedmann, H. & F. D. Smith Jr	1950	Proc. U. S. Natl. Mus.	100: 411-538.
Friedmann, H. & F. D. Smith Jr	1955	Proc. U. S. Natl. Mus.	104: 463-524.
Friedmann, H., L. F. Kiff, & S. I. Rothstein	1977	Smithsonian Contributions to Zoology	235
Gabrielson, I. N.	1922	Wilson Bulletin	34: 192-210.
Gelain, M. A.	1988	Garganchillo	6: 7-8.
Germain, M. F.	1860	Boston Soc. Nat. Hist.	7: 308-315.
Gibson, E.	1880	Ibis	22(1): 1-38.
Gibson, E.	1885	Ibis	27(3): 275-283.
Gibson, E.	1918	Ibis	60(3): 363-415.
Gilliard, E. T.	1959	American Museum Novitates	1927. 33p.
Goguen, C., D. Curson, & N. E. Mathews.	2005	Western Birds	36(4): 286-295.
González del Solar	1987	Nuestras Aves	44100
Goodall, J. D., A. W. Johnson, & R. A. Philippi	1946	Platt. Est. Graf., Buenos Aires.	
Goodfellow, W.	1901	Ibis	8(1): 450-486.
Gore, M. E. J. & A. R. M. Gepp	1978	Mosca Hermanos, Montevideo, Uruguay.	
Grant, C. H. B.	1911	Ibis	53(3): 459-478.
Greeney, H. F.	2007	Boletín SAO	17(1): 10-16.
Greeney, H. F. & T. Nunnery	2006	Bull. B.O.C.	126(1): 38-45.
Greeney, H. F. R. C. Dobbs, M. Juiña, & M. Lysinger.	2005	Boletín de la Sociedad Antioqueña de Ornitología	15: 89-99.
Greeney, H. F., & R. A. Gelis.	2008	Cotinga	29: 62-68.
Greeney, H. F., M. E. Juiña J., J. B. C. Harris, M. T.			
Wickens, B. Winger, R. A. Gelis, E. T. Miller & A. Solano-Ugalde	2010	Bull. B.O.C.	130(1): 61-68.
Greeney, H. F., P. R. Martin, R. A. Gelis, A. Solano-Ugalde, F. Bonier, B. Freeman, & E. T. Miller	2011	Bull. B.O.C.	131(8): 24-31.
Grinnell, J.	1908	Univ. Calif. Publ. Zool.	5: 1-170.
Gross A. O.	1964	Wilson Bulletin	76: 248-266.

Hannely, E. C., & H. F. Greeney	2008	Ornitologia Neotropical	19: 149-152.
Harper, E. C.	1935	Hornero	6: 91-94.
Hartert, E. & S. Venturi	1909	Novit. Zool.	16:159-267.
Haverschmidt, F.	1950	Wilson Bulletin	62(1): 39.
Haverschmidt, F.	1965	Auk	
Haverschmidt, F.	1968	Oliver & Boyd, Edinburgo.	
Hellebrekers, W. Ph. J.	1942	Zool. Meded	
Hellmayr, C. E.	1932	Field Museum of Natural History Zoological Series	19: 1-472
Holcomb, L. C.	1972	Auk	89: 837-841.
Holland, A. H.	1892	Ibis	1892: 34(2): 193-214.
Holland, A. H. & P. L. Sclater	1893	Ibis	35(4) 483-488.
Holtz, L.	1870	Journal für Ornithologie	1-24.
Howell, T. R.	1957	Condor	59: 73-111.
Howell, T. R.	1972	Condor	74: 316-340.
Hoy, G.	1980	Hist. Nat.	25(1): 180.
Hoy, G. & J. Ottow	1964	Auk	81(2): 186-203.
Hudson, W. H.	1920	Dutton, EP, New York.	
Humphrey, P. S., Bridge, D., Reynolds, P. W & R. T. Peterson.	1970	Prelim. Smiths. Manual Univ. of Kansas, Mus. Nat. Hist.	
Ihering, H. von.	1900	Rev. Mus. Paul.	4:191-300.
Ihering, H. von.	1914	Rev. Mus. Paul.	9: 411- 448.
Jacobs, J. W.	1924	Oologist	41: 52-54.
Johnsgard, P. A.	1979	Univ. of Nebraska Press, Lincoln.	
Johnson, A. W.	1967	Platt. Estbl. Gráficos, Buenos Aires, Argentina.	
Kiff, L. F., A. M. Marin, F. C. Sibley, J. C. Matheus, & N. J. Schmitt	1989	Bull. B.O.C.	109: 25-31.
King, J. R.	1954	Condor	56: 150-154.
Kirwan, G. M.	2009	Rev. Brasil. Ornitol.	17: 121–136.
Klaas, E. E.	1970	Ph.D. dissertation, Univ. Kansas, Lawrence.	
Knowlton, J. L.	2010	Ornitologia Neotropical	21: 109-129.

Lamm, D. W.	1948	Auk	65: 261-283.
Lawrence, G. N.	1874	Memoirs of the Boston Society of Natural History	2: 265-319.
Lazo, I. & J. J. Anabalon	1992	Ornitologia Neotropical	3: 57-64.
Lea, R. B. & E. P. Edwards	1950	Condor	52(6): 260-271.
Lévêque, R.	1964	Ibis	106(1): 52-62.
Lima, A. M. X., de	2008	Unpublished MSc. Dissertation, Universidade Federal do Paraná.	
Lima, P. C.	2006	Atualidades Ornitológicas	134: 29. 616 pp.
Luciano, E., P.A. Fernandes & C. Melo	2006	Livro de resumos do VII Congresso de Ecologia do Brasil, Caxambu, MG. 584.	
Luz, H. R., Ferreira, I., & Couri, M. S.	2007	Lundiana	8(2): 153-154.
MacLean, G. L.	1969	Auk	86: 144-145.
Marchant, S.	1958	Ibis	100: 349-387.
Marchant, S.	1959	Ibis	101(2): 137-152.
Marchant, S.	1960	Ibis	102(3): 349-382, 584-599.
Marcus, M. J.	1983	Auk	100: 621-629.
Marín A., M. Kiff, L. F., & L. Peña G.	1989	Bull. B.O.C.	109: 66-82.
Marín, M. & B. J. M. Carrión	1994	Ornitologia Neotropical	5: 121-124
Marini, M. Â., T. M. Aguilar, R. D. Andrade, L. O. Leite, M. Anciães, C. E. A. Carvalho, C. Duca, M. Maldonado-Coelho, F. Sebaio, & J. Gonçalves.	2007	Revista Brasileira de Ornitologia	15: 367-376.
Marini, M.Â., F.J.A. Borges, L.E. Lopes, N.O.M. Sousa, D.T. Gressler, L.R. Santos, L.V. Paiva, C. Duca, L.T. Manica, S.S. Rodrigues, L.F. França, P.M. Costa, L.C. França, N.M. Heming, M.B. Silveira, Z.P. Pereira, Y.P. Lobo & R.C.S. Medeiros	em prep.		
Mason, P.	1985	Ornithological Monographs	36: 954-972.
Masramón, O.	1969	Hornero	11(1): 33-45.
Maugueri, F.G.	2006	Cotinga	25: 43-46.
Maugueri, F.G.	2006	Ornitologia Neotropical	17: 155-158.
Maugueri, F.G.	2009	Nuestras Aves	54: 65-68.

Mazar Barnett, J., R. Clark, A. Bodrati, G. Bodrati, G. Pugnali & M. della Seta	2005	Cotinga Ph. D. Thesis. Madrid: Universidad Autónoma de Madrid.	9: 64-79.
Mezquida, E. T.	2000	Hornero	17: 31-40.
Mezquida, E. T.	2002	Auk	64(3): 351-381.
Miller, A. H.	1947	Ornitologia Neotropical	19: 361-370
Miller, E. T. & H. F. Greeney	2008	Bulletin of the American Museum of Natural History	37: 579-592.
Miller, L. E.	1917	Auk	57: 349-389.
Moore, R. T.	1940	Auk	102: 25-37.
Morton, M. L. & M. E. Pereyra	1985	Hornero	12: 122-126.
Narosky, S.	1983	Hornero	13: 173-178.
Narosky, S., A. G. di Giacomo, & B. López Lanus	1990	Wilson Bulletin	20: 221-222.
Nauman, E. D.	1923	Bulletin of the American Museum of Natural History	60: 1-432.
Naumburg E. M. B	1930	R. Friedländer & Sohn, Berlin.	449 pp.
Nehrkorn, A.	1910	R. Friedländer & Sohn, Berlin.	128 pp.
Nehrkorn, A.	1914	Berlin, Verlag von R. Friedländer & Sohn	128 pp.
Nehrkorn, A.	1914	Bonn. Zool. Beitr.	7: 84-150.
Niethammer, G.	1956	Hornero	13: 161-162.
Nores, M., & S. A. Salvador	1990	London: British Museum	349 pp.
Oates, E. W., & S. G. Reid	1903	Condor	41: 133-151.
Oberlander, G.	1939	Auk	90(4): 891.
Olivares, A. & J. A. Munves	1973	Ciência e Cultura	35(12): 1880-1885.
Oniki, Y. & E. O. Willis	1983	Rev. Brasil. Biol.	55: 609-615.
Pacheco, S. & J. E. Simon	1995	American Birds	30: 779-782.
Parker, T. A., III, S. Hilty, & M. Robbins.	1976	Journal für Ornithologie	70: 430-482.
Pässler, R.	1922	Condor	55: 17-20.
Pearson, O. P.	1953	Boletim do Museu Nacional	8: 49-60.
Peixoto Velho, P. P.	1932	A.Pichler's Witwe & Sohn, Viena.	
Pelzeln, A. von	1871	Gravenhage, Martinus Nijhoff	
Penard, F. P. & A. P. Penard	1910		

Pereyra, J. A.	1932	Hornero	5: 65-69.
Pereyra, J. A.	1937	Memorias del Jardín Zoológico de La Plata	7: 197-326.
Pereyra, J. A.	1951	Hornero	9: 291-347.
		Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard	65: 277-337.
Peters, J. L.	1923		
Philippi, B. R., Johnson A. W, Goodall J. D., & F. Behn.	1954	Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Santiago, Chile.	26: 1-63
Philippi, R. A. & Landbeck, L.	1865	Arch. Naturg.	31(1): 56-106.
Pichorim, M., M. R. Bornschein & B. L. Reinert	1996	Ararajuba	4: 29-31.
Pinto, O.M.O.	1953	Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia	11(13): 111-224.
Pinto, O.M.O.	1954	Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia	12(1): 1-98.
Radboone, S.	1935	Hornero	6: 99-101.
Ramo, C. & B. Busto	1984	Biotropica	16: 59-68.
Reed, C. S.	1919	Hornero	1: 267-273.
Renssen, T. A.	1974	Ardea	62: 123-127.
Reynolds, P. W.	1934	Hornero	5: 339-353.
Ribeiro, B. A., M. F. Goulart, & M. Â. Marini	2002	Ararajuba	10(2): 231-235.
Ridgely, R. S. & S. J. C. Gaulin	1980	Condor	82: 379-391.
Riker, C. B.	1890	Auk	7(2): 265-271.
Rocha, F. D.	1911	Bol. Museu Rocha, Fortaleza.	1(2): 5-26.
Rothschild, W. & E. Hartert	1902	Novit. Zool.	9(1): 381-418.
Rothstein, S. I.	1975	American Naturalist	109: 161-176.
Rowley, J. S.	1935	Condor	37: 163-168.
Rowley, J. S.	1962	Condor	64: 253-272.
Rowley, J. S.	1963	Condor	65: 318-323.
Saibene, C. A.	1988	Garganchillo (Bol. Mus. Ornitol. Mun. Berisso)	5: 7-8.
Salvador, S. A. & L. A. Salvador.	1984	Hist. Nat.	4: 121-130.
Salvador, S. A. & S. Narosky	1983	Hornero	12 (2): 134-137.
Schukman, J. M.	1974	Master's thesis, Fort Hays Kansas State College.	
Sclater, P. L.	1860	Proceedings of the Zoological Society of London	28: 73-82.

Sclater, P. L.	1873	Proc. Zool. Soc. London.	1873: 252-311.
Sclater, P. L. & O. Salvin	1879	Proc. Zool. Soc. London.	1879: 486-550.
Sclater, P. L. & W. H. Hudson	1888	R. H. Porter, London	
Serié, P. & C. H. Smyth	1923	Hornero	3: 37-55.
Silva, J. M. C. & D. C. Oren	1992	Goeldiana Zoologia	16: 1-9.
Skutch, A. F.	1945	Auk	62(1): 8-37.
Skutch, A. F.	1953	Ibis	95(1): 1-37.
Skutch, A. F.	1960	Pacific Coast Avifauna No. 34. Cooper Ornithological Society, Berkeley, California.	
Skutch, A. F.	1981	Nuttall Ornithological Society No. 19. Cambridge, Massachusetts.	
Smyth	1928	Hornero	4: 125-152.
Spaulding, F. B.	1887	Ornithologist and Oölogist	12(8): 133-134.
Spaw, C. D. & S. Rohwer.	1987	Condor	89: 307-318.
Spinuzza, J. M., S. Alzogaray, & J. Giménez	2009	Nótulas Faunísticas	30(2): 1-7.
Stager, K. E.	1954	Condor	56(1): 21-32.
Stoner, E. A.	1922	Wilson Bulletin	34: 115-116.
Stoner, E. A.	1938	Condor	-126170280
Street, P. B.	1946	Auk	63(3): 369-378.
Taczanowski, Par L.	1874	Proceedings of the Zoological Society of London	42: 501-565.
Taczanowski, Par L.	1879	Proc. Zool. Soc. London.	1879: 220-245.
Taczanowski, Par L.	1884	Typographie Oberthur, Rennes, France.	
Talmadge, R. R.	1948	Condor	50: 273-274.
Taylor, W. K. & H. Hanson	1970	Wilson Bulletin	82(3): 315-319.
Terrill, L. M.	1961	Canadian Field Naturalist	75: 2-11.
Tomaz, V. C., V. M. Fernandes, & M. A. S. Alves	2009	Revista Brasileira de Ornitologia	17(1): 70-72.
Trautman, M. B.	1940	Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan.	no. 44, pp. 466, pls. 15.
Vuilleumier, F.	1994	Ornitologia Neotropical	5: 1-55.
Vuilleumier, F. & D. N. Ewert.	1978	Bulletin of the American Museum of Natural History	162: 51-90.
Walkinshaw, L. H.	1961	Auk	78: 266-268.

Wetmore, A.	1926	Bulletin of the United States National Museum	133(1-4): 1-448.
Wheelock, I. G.	1904	A. C. McClurg and Co., Chicago.	
White, E. W.	1882	Proceedings of the Zoological Society of London	50(4): 591-636.
Willis, E. O.	2004	Brazilian Journal of Biology	64(4): 901-910.
Willis, E. O. & Y. Oniki.	2002	Papeis Avulsos de Zoologia, São Paulo	42: 193-264.
Wilson, A. S.	1924	Hornero	3: 246-248.
Wilson, D. B.	1973	Hornero	11: 222-224.
Withington, F.	1888	Ibis	30(4): 461-473.
Yaitch, J. A., & E. J. Larrison	1973	Murrelet	54: 14-16.
Young, C. G.	1925	Ibis	67(2): 465-475.
Young, C. G.	1929	Ibis	71(2): 221-261.
Zotta, A. R.	1939	Hornero	7: 243-255.
Zuria, I. & G. Rendón-Hernández	2010	Huitzil	11(1): 35-41.
