



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

**BIOLOGIA REPRODUTIVA E COMPORTAMENTO COOPERATIVO EM NINHOS
DE *CYPASNAGRA HIRUNDINACEA***

LUANE REIS DOS SANTOS



Brasília – DF

2008

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

BIOLOGIA REPRODUTIVA E COMPORTAMENTO COOPERATIVO EM NINHOS
DE *CYPHNAGRA HIRUNDINACEA*

Luane Reis dos Santos

Dissertação apresentada ao Departamento de Ecologia da Universidade de Brasília como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Ecologia

Orientador: Miguel Ângelo Marini, Ph. D.

Brasília – DF

2008

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

LUANE REIS DOS SANTOS

BIOLOGIA REPRODUTIVA E COMPORTAMENTO COOPERATIVO EM NINHOS
DE *CYPSNAGRA HIRUNDINACEA*

Dissertação defendida e aprovada em 27 de março de 2008 como requisito parcial para a obtenção do grau de mestre em Ecologia pela Universidade de Brasília.

Comissão Examinadora:

Prof. Dr. Miguel Ângelo Marini

Presidente/Orientador

Universidade de Brasília

Prof. Dr. Mauro Pichorim

Membro Titular

UFRN

Dr^a. Mariana Cariello

Membro Titular

CNPq

Prof. Dr^a. Maria Alice dos Santos Alves

Membro Suplente

UERJ

Agradecimentos

Agradeço primeiramente à minha família, principalmente aos meus pais a quem dedico este trabalho, por todo apoio e compreensão. Vocês que acreditaram nesse sonho e me deram todo incentivo para realizá-lo. Sem vocês nada disso seria possível.

Ao meu irmão Bruno Reis dos Santos por ter dividido comigo as experiências do mestrado e pelas aulas particulares de estatística e ao meu irmão Fabiano Reis dos Santos que sempre me ajudou a resolver os problemas dos computadores nas horas de aperto.

Ao Orientador Miguel Ângelo Marini, por ter acreditado que eu conseguiria chegar até aqui, me dando sempre muito incentivo. Agradeço também por todos os ensinamentos passados nestes 6 anos de convivência e também pelos “puxões de orelha”, que serão tão valiosos para toda a minha vida profissional.

Agradeço ao meu companheiro Gustavo Fisher por todo carinho, paciência e incentivo durante este período, além da ajuda de campo como “escalador profissional de árvores altas.”

Aos amigos Nadinni Sousa, Lilian Manica e Daniel Gressler, que foram minha segunda família durante esses dois anos. Obrigada pelo companheirismo e pelas nossas valiosas discussões e trocas de experiências ao longo de todo o mestrado. Agradeço também a Sheila, Gabriela, Priscilla, Clarice, Oscar, Yonara, Mariana e a todos os colegas do laboratório pela ajuda de campo.

Aos ornitólogos Tarcísio Abreu e Charles Duca por terem sido uma fonte de inspiração e grandes incentivadores ao trabalho com as aves. Agradeço pela amizade e ensinamentos de campo que foram tão importantes para a minha formação.

Ao amigo Sandro Barata por ter cedido as fotos de *C. hirundinacea* e pelo companheirismo e ajuda no campo e pela foto da capa. Agradeço também à Debora Goedert pela ajuda na tradução dos resumos.

À amiga Maria Rosa Zanatta (Rosinha) e aos professores Carolyn Proença, Manoel Cláudio da Silva Junior e Christopher William Fagg pela ajuda na identificação das espécies de planta suporte e das plantas que constituem os ninhos. À Luciana Paiva pela ajuda na identificação das plantas no campo.

Aos amigos queridos Guilherme Salviano (Sal), Tatiana Brisolla (Tati), Priscilla Bittar (Pri), Adriano Barata, Luiz Felipe Pimenta e a todo o grupo N'ZAMBI pelo apoio e incentivo, que foi fundamental, principalmente nos finalmentes e nas horas de cansaço.

Agradeço ao Prof. Dr. Mauro Pichorim, a Dr. Mariana Cariello e a Prof. Dr. Maria Alice dos Santos Alves, que aceitaram participar como membros da banca examinadora desta dissertação.

Ao Decanato de Pesquisa e Pós-Graduação (DPP/UnB) pelo apoio financeiro para a ida ao Congresso Brasileiro de Ornitologia.

À coordenação e secretaria do Programa de Pós-graduação em Ecologia, pelo apoio logístico, financeiro e burocrático durante esses dois anos.

Ao CNPq, pela concessão da bolsa de estudos e pelo apoio financeiro ao projeto.

Ao FUNPE, a FINATEC e a FAPDF pelo apoio financeiro concedido ao projeto.

À administração da Estação Ecológica de Águas Emendadas pela autorização da realização do estudo na reserva.

Enfim, agradeço a todos que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho.

Índice

Resumo	1
Abstract	3
Introdução Geral	5
Referências Bibliográficas	8
CAPÍTULO I - BIOLOGIA REPRODUTIVA E COMPORTAMENTO COOPERATIVO DE <i>CYPSNAGRA HIRUNDINACEA</i>	11
Resumo	12
Abstract	14
Introdução	16
Metodologia	17
<i>Área de estudos</i>	17
<i>Captura e marcação dos indivíduos</i>	18
<i>Procura e monitoramento dos ninhos</i>	19
<i>Período reprodutivo</i>	20
<i>Ninhos</i>	20
<i>Ovos</i>	21
<i>Ninhegos</i>	21
<i>Cuidado parental</i>	22
<i>Análises estatísticas</i>	23
Resultados	24
<i>Período reprodutivo</i>	24
<i>Ninhos</i>	24
<i>Construção do ninho</i>	25

<i>Ovos</i>	27
<i>Período de incubação</i>	28
<i>Ninhegos</i>	28
<i>Cuidado parental e comportamento cooperativo</i>	34
Discussão	38
<i>Período reprodutivo</i>	38
<i>Ninhos</i>	38
<i>Construção do ninho</i>	39
<i>Ovos</i>	39
<i>Ninhegos, cuidado parental e comportamento cooperativo</i>	40
Conclusão	43
Referências bibliográficas	45
CAPÍTULO II - INFLUÊNCIA DE VARIÁVEIS AMBIENTAIS E TEMPORAIS NO SUCESSO REPRODUTIVO DE <i>CYPHNAGRA HIRUNDINACEA</i>	49
Resumo	50
Abstract	52
Introdução	53
Metodologia	54
<i>Área de estudo</i>	54
<i>Localização e monitoramento de ninhos</i>	55
<i>Sobrevivência dos ninhos</i>	56
Resultados	61
<i>Causas de perdas de ninhos</i>	61
<i>Sobrevivência dos ninhos</i>	62

Discussão	74
<i>Causas da perda de ninhos</i>	74
<i>Sobrevivência dos ninhos</i>	75
<i>As hipóteses</i>	76
Conclusão	81
Referências bibliográficas	83

Índice de Figuras

CAPÍTULO I - Biologia reprodutiva e comportamento cooperativo de *Cypsnagra hirundinacea*

Figura 1. Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE). Quadrado (linha branca) representa a grade de 100 ha, e o polígono (linha amarela) representa toda a área de procura de ninhos18

Figura 2. Espécies vegetais utilizadas como suporte para os ninhos de *Cypsnagra hirundinacea*, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF observadas entre 2002 e 200727

Figura 3. Ovos e ninhegos de *Cypsnagra hirundinacea* em diferentes idades: A) ovos no ninho evidenciando a coloração e as manchas marrons; B) ninhego com 2 dias de idade; C) ninhegos com 6 dias; D) ninhegos com 8 dias e E) ninhegos com 10 dias. Fotos A, D e E: Sandro Barata. Fotos B e C: Luane R. dos Santos32

Figura 4. Retas de regressão [A) da massa corporal, B) do comprimento da asa, C) da narina e D) do tarso] em relação à idade de ninhegos de *Cypsnagra hirundinacea* em ninhos sem (—■) e com (---○)ajudantes observados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF entre 2002 e 200733

Figura 5. Taxa de entrega de alimentos por ninhego total em ninhos de *Cypsnagra hirundinacea* com (□) e sem ajudantes (●). As classes de idade representam os intervalos 1) 1-5 dias e 2) 6-10 dias. O tamanho amostral para ninhos sem ajudantes foi 25 (classe 1) e 16 (classe 2) e para ninhos com ajudantes foi de 19 (classe 1) e 10 (classe 2)36

Figura 6. Taxa de entrega de alimentos por ninhego das fêmeas de *Cypsnagra hirundinacea* em ninhos com (□) e sem ajudantes (●). As classes de idade representam os intervalos 1) 1-5 dias e 2) 6-10 dias. O tamanho amostral para ninhos sem ajudantes foi de 24 (classe 1) e 16 (classe 2) e para ninhos com ajudantes foi de 20 (classe 1) e 8 (classe 2)37

Figura 7. Taxa de entrega de alimentos por ninhego dos machos de *Cypsnagra hirundinacea* em ninhos com (□) e sem ajudantes (●). As classes de idade representam os intervalos 1) 1-5 dias e 2) 6-10 dias. O tamanho amostral para ninhos sem ajudantes foi de 23 (classe 1) e 16 (classe 2) e para ninhos com ajudantes foi de 20 (classe 1) e 8 (classe 2)37

CAPÍTULO II - Influência de variáveis ambientais e temporais no sucesso de reprodutivo de *Cypsnagra hirundinacea*

Figura 1. Efeito da idade (1 e 26 dias) na taxa de sobrevivência diária dos ninhos de *Cypsnagra hirundinacea*, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF ao longo das estações reprodutivas de 2002 a 2007.....66

Figura 2. Probabilidade de sobrevivência esperada para ninhos de *Cypsnagra hirundinacea* no início (entre os dias 1 - 26), no meio (entre os dias 50 - 75) e no final (entre os dias 80 -105) da estação reprodutiva, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF entre 2002 e 2007.....66

Figura 3. Probabilidade de sobrevivência de ninhos esperada para o período de incubação (16 dias) de *Cypsnagra hirundinacea*, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF entre 2002 e 2007.....69

Figura 4. Efeito da idade (1 e 10 dias) na taxa de sobrevivência diária dos ninhos de *Cypsnagra hirundinacea* no período de ninhegos, ao longo da estação reprodutiva, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF ao longo das estações reprodutivas de 2002 a 2007.....73

Figura 5. Probabilidade de sobrevivência esperada para ninhos de *Cypsnagra hirundinacea* no período de ninhegos, no início (entre os dias 1-10), no meio (entre os dias 51-60) e no final (entre os dias 96-105) da estação reprodutiva, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF entre 2002 e 2007.....73

Índice de Tabelas

CAPÍTULO I - Biologia reprodutiva e comportamento cooperativo de *Cypsnagra hirundinacea*

Tabela 1. Variáveis morfológicas e altura em relação ao nível do solo de ninhos de *Cypsnagra hirundinacea* encontrados na Estação Ecológica de Águas Emendadas.....26

CAPÍTULO II - Influência de variáveis ambientais e temporais no sucesso reprodutivo de *Cypsnagra hirundinacea*

Tabela 1. Número, destino e causas de perda aparente dos ninhos de *Cypsnagra hirundinacea* encontrados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF durante as estações reprodutivas de 2002 a 200762

Tabela 2. Parâmetros de sobrevivência de ninhos de *Cypsnagra hirundinacea* na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF durante as estações reprodutivas de 2002 a 2007.....63

Tabela 3. Resultado das duas etapas da seleção de modelos do período total de ninhos que explicam a variação das taxas de sobrevivência diária dos ninhos de *Cypsnagra hirundinacea*, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF durante as estações reprodutivas de 2002 a 2007.....64

Tabela 4. Importância relativa e estimativas de β dos melhores modelos na análise de sobrevivência dos ninhos de *Cypsnagra hirundinacea* na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF durante as estações reprodutivas de 2002 a 200765

Tabela 5. Resultado das duas etapas da seleção de modelos do período de incubação que explicam a variação das taxas de sobrevivência diária dos ninhos de *Cypsnagra hirundinacea*, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF durante as estações reprodutivas de 2002 a 2007.....68

Tabela 6. Importância relativa e estimativas de β dos melhores modelos na análise de sobrevivência do período de incubação de *Cypsnagra hirundinacea* na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF durante as estações reprodutivas de 2002 a 200769

Tabela 7. Resultado das duas etapas da seleção de modelos do período de ninhegos que explicam a variação das taxas de sobrevivência diária dos ninhegos de *Cypsnagra hirundinacea*, na Estação Ecológica de Águas Emendadas DF durante as estações reprodutivas de 2002 a 2007.....71

Tabela 8. Importância relativa e estimativas de β dos melhores modelos na análise de sobrevivência dos ninhegos de *Cypsnagra hirundinacea* na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF durante as estações reprodutivas de 2002 a 2007.....72

Resumo

Cypsnagra hirundinacea (Aves: Thraupidae) é uma espécie que ocorre em áreas abertas do Cerrado e possui reprodução cooperativa, onde os ajudantes são filhotes de estações reprodutivas passadas. O primeiro capítulo desta dissertação apresenta uma descrição de aspectos da biologia reprodutiva de *C. hirundinacea*, incluindo período reprodutivo, ninho, ovos, filhotes, período de incubação e ninhegos, cuidado parental e reprodução cooperativa. O segundo capítulo tem como objetivo estimar a probabilidade de sobrevivência do período total de ninhos, do período de incubação e do período de ninhegos e avaliar o efeito de variáveis temporais e ambientais sobre o sucesso reprodutivo de *C. hirundinacea*. A busca e monitoramento de ninhos foram realizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), DF, entre os anos de 2002 e 2007. Ao longo de todo o estudo foram encontrados 64 ninhos. O período reprodutivo se inicia em meados de agosto e se estende até a primeira quinzena de dezembro. As características dos ninhos, ovos e ninhegos estão de acordo com a variação encontrada na família Thraupidae. O tamanho da ninhada variou entre um e três ovos e o período de incubação foi de $16 \pm 0,3$ dias. A incubação é do tipo assincrônica e somente a fêmea incuba enquanto o macho e os ajudantes ficam em guarda próximos ao ninho. O período médio de permanência dos ninhegos no ninho é de $12,1 \pm 0,5$ dias. A fêmea e o macho do par reprodutor, assim como os ajudantes participam da defesa do ninho e da alimentação dos filhotes. A massa corporal, assim como a asa dos ninhegos de ninhos com ajudantes aumentou mais rapidamente do que a de ninhegos de ninhos sem ajudantes. Além disso, ao final do período de permanência no ninho, os filhotes de ninhos com ajudantes apresentaram medidas mais próximas das dos adultos do que filhotes de ninhos sem ajudantes. Os ajudantes podem afetar positivamente na sobrevivência dos filhotes e a aptidão do par reprodutor, uma vez que na sua presença as taxas de entrega de alimentos foram maiores e tanto a fêmea, quanto o macho do par reprodutor reduziram seu esforço de entrega. Dos 58

ninhos que se tornaram ativos, 32,7% foram bem sucedidos, 56,9% foram predados (predação aparente) e 10,4% foram abandonados. A predação foi a maior causa de perda de ninhadas, tendo uma média de 53,4% entre os anos. Utilizando-se do método de Mayfield, encontrou-se uma probabilidade de sobrevivência dos ninhos de *C. hirundinacea* de 26,7%, que foi semelhante ao encontrado para outras espécies de Passeriformes no Cerrado e na região tropical. Através da análise de modelos, no programa MARK, constatou-se que os períodos de incubação e ninhego podem ser influenciados de forma distinta pelas variáveis temporais e ambientais. Além disso a análise evidenciou que a variação temporal e a idade são variáveis importantes para prever as taxas de sobrevivência diária (TSDs), indicando uma diminuição na probabilidade de sobrevivência dos ninhos ao longo da estação reprodutiva e à medida que os ninhos se tornam mais velhos. As variáveis ano, altura e distância não foram variáveis importantes para prever as TSDs e a variável ajudantes não apresentou nenhum efeito sobre as TSDs do período total dos ninhos, do período de incubação e do período de ninhegos.

Palavras-chave: *Cypsnagra hirundinacea*, história de vida, biologia reprodutiva, reprodução cooperativa, sucesso reprodutivo, Programa MARK, Cerrado.

Abstract

White-rumped Tanager (*Cypsnagra hirundinacea*) is a cooperative breeding species, which helpers are offspring of earlier breeding seasons. This species occurs in open areas of the Cerrado (Neotropical savanna). The first chapter of this dissertation presents a description of several aspects of *C. hirundinacea* reproductive biology, including reproductive period, nest, eggs, nestlings, incubation and nestling periods, parental care and cooperative breeding. The second chapter aims to estimate survival probability from total nests period, and separately during incubation and nestling period as a function of temporal and environmental variables. Nest searches and monitoring were conducted at “Estação Ecológica de Águas Emendadas” (ESECAE), Distrito Federal, Brazil, from 2002 to 2007. Sixty-four nests were found during these years. The breeding period started in mid August and ended in the first half of December. Nests, eggs and nestlings characteristics are similar to the ones reported for other tanagers. Clutch size varied from one to three eggs and incubation period lasted 16 ± 0.3 days. Incubation is asynchronous and only the female incubated eggs, while male and helpers only guarded the nest from a short distance. Nestling period was 12.1 ± 0.5 days. The breeding pair and the helpers fed the nestlings and defended the nest during this phase. Nestlings’ growth rates of body mass and wing were higher at nests with helpers than at nests without helpers. In addition, at the end of the period, nestlings from helped nests were morphometric more similar to adults than nestlings from unhelped nests. Food delivery rate per nestling was higher in helped nests, and both breeding female and male had lower food delivery rates at these nests. Thus, helper presence at the nest increased nestling body condition, which might have affected their survival and breeding pair fitness. Fifty-eight nests were active, from which 32.7% were successful, 56.9% depredated (apparent predation), and 10.4% abandoned. Nest predation was the main cause of nest losses,

with an average of 54.3% among years. Mayfield's nest survival probability was 26.7%, similar to that one found to other passerine birds in Cerrado and in other tropical areas. Using model selection of daily survival probabilities in program MARK, different effects of temporal and environmental variables were found during all nest periods (incubation, nestling and total). This study suggests that nest survival probability decreased through the breeding season and during nest age, being important predictive variables. The variables year, nest height, and nest distance to the nearest road had little support in the models considered and the variable helper presence at the nest had no effect on daily survival rates.

Key-words: White-rumped Tanager (*Cypsnagra hirundinacea*), life history, breeding biology, cooperative breeding, reproductive success, Program MARK, Cerrado (Neotropical savanna).

Introdução Geral

A reprodução é um processo fundamental, que demanda uma quantidade de energia adicional e pode representar um efeito adverso ao longo da vida dos organismos (RICKLEFS, 1990). Diante disso, as estratégias reprodutivas são determinadas pelo esforço reprodutivo do indivíduo, que é expresso em termos de conflitos entre a alocação de recursos limitados (RICKLEFS, 1977). As aves exibem uma grande diversidade nas estratégias reprodutivas, que se refletem na variação dos aspectos da biologia reprodutiva. A biologia reprodutiva é uma importante fonte de conhecimento para a compreensão dos padrões de história de vida das aves. Entretanto, ainda existem poucas informações sobre a história de vida e sucesso reprodutivo de pássaros tropicais (MARTIN, 1996), havendo uma necessidade de mais estudos nesta região.

A predação exerce uma importante influência no sucesso reprodutivo das aves (MARTIN, 1993). Este processo tem sido evidenciado como a principal causa de perda de ninhos na região tropical (ONIKI, 1979), sendo constatadas taxas de predação entre 80 e 90% (STUTCHBURY & MORTON, 2001). Estudos apontam a que a predação também tem sido a principal causa de perdas de ninhos para a região do Cerrado (LOPES & MARINI, 2005; FRANCISCO 2006; DUCA, 2007; MEDEIROS & MARINI, 2007; BORGES, 2008; GRESSLER, 2008). Além da predação, a sobrevivência de ninhos também pode sofrer influência de outros fatores, como variáveis ambientais e temporais. A relação desses fatores com o sucesso reprodutivo é fundamental para o entendimento das estratégias reprodutivas.

A reprodução cooperativa é descrita em sistemas sociais onde um ou mais indivíduos podem auxiliar os pais no cuidado com os filhotes no ninho (BROWN, 1987; COCKBURN, 1998; STUTCHBURY & MORTON, 2001; KOENIG & DICKINSON, 2004). Algumas famílias de aves são mais predispostas a terem reprodução cooperativa. Isso por que a baixa mortalidade nestas

famílias implica em uma baixa substituição da população diminuindo a oportunidade de reprodução independente (ARNOLD & OWENS, 1998.). Além disso, uma vida sedentária e um clima quente e relativamente constante parecem predispor algumas linhagens a terem reprodução cooperativa (ARNOLD & OWENS, 1999). Esse fenômeno é amplamente relacionado a aves de climas subtropicais e tropicais e pode ser entendido como uma consequência do comportamento territorial de grupo (GASTON, 1978). A presença de ajudantes no ninho foi descrita para algumas espécies de Thraupidae (SKUTCH, 1961; ALVES, 1990; COCKBURN, 2003), indicando que este comportamento pode ser comum ao grupo taxonômico.

Cypsnagra hirundinacea (Aves: Thraupidae) é uma espécie que habita áreas abertas do Cerrado no interior do Brasil e suas áreas adjacentes (RIDGELY & TUDOR, 1989). Vive em bandos de até oito indivíduos (MIKICH & BÉRNILS, 2004) e possui um sistema cooperativo de reprodução, onde os ajudantes são filhotes de estações reprodutivas passadas (COCKBURN, 2003). Sua área de vida pode ter em média 30 há e ocupa parcelas de campo limpo, cerrado típico e cerrado ralo (SANTOS, dados não publicados). Predominantemente insetívoros, seu forrageamento se dá por meio de uma vasculha minuciosa dos arbustos e árvores e, ocasionalmente, no solo (SCHERER-NETO *et al.*, 1996; RAGUSA-NETTO, 1997). Além disso, *C. hirundinacea* pode se associar a bandos mistos para forragear, sendo comum a sua vigilância como sentinela (VASCONCELOS *et al.*, 1999; RAGUSA-NETTO, 2000). Sua distribuição vai desde o nordeste do Brasil ao Mato Grosso, Bolívia e Paraguai (SICK, 1997), sendo observada também, no Amapá e Suriname (RIDGELY & TUDOR, 1989). A espécie é amplamente distribuída e não está incluída em nenhuma categoria de risco (IUCN, 2008), mas é considerada vulnerável no Estado do Paraná e em perigo no Estado de São Paulo (MIKICH & BÉRNILS, 2004). Ainda são escassas as informações a respeito de aspectos reprodutivos de *C. hirundinacea* (SCHERER-NETO *et al.* 1996).

Este estudo foi apresentado em dois capítulos que objetivaram descrever a biologia reprodutiva de *Cypsnagra hirundinacea* e entender como fatores ambientais e temporais influenciam no sucesso reprodutivo da espécie. No primeiro capítulo fez-se uma descrição detalhada de vários aspectos da biologia reprodutiva, incluindo ninho, ovos, filhotes, período de incubação e ninhegos e reprodução cooperativa. No segundo capítulo foram analisadas as taxas de sobrevivência diárias do período total de ninhos, do período de incubação e do período de ninhegos. Através de uma análise de modelos feita no programa MARK, avaliou-se a influência de fatores ambientais e temporais sobre a sobrevivência dos ninhos de *C. hirundinacea*.

Referências Bibliográficas

- ALVES, M. A. S. 1990. Social system and helping behavior in the White-banded Tanager (*Neothraupis fasciata*). *Condor* 92: 470-474.
- ARNOLD, K. E. & I. P. F. OWENS. 1998. Cooperative breeding in birds: a comparative test of life history hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 265: 739-745.
- ARNOLD, K. E. & I. P. F. OWENS. 1999. Cooperative breeding in birds: the role of ecology. *Behavioral Ecology* 10: 465-471.
- BORGES, F. 2008. Efeitos da fragmentação sobre o sucesso reprodutivo de aves em uma região de Cerrado no Distrito Federal. Dissertação de Mestrado. Brasília, Universidade de Brasília.
- BROWN, J. L. 1987. *Helping and communal breeding in birds*. Princeton, Princeton University Press.
- COCKBURN, A. 1998. Evolution of helping behavior in cooperatively breeding birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 141-177.
- COCKBURN, A. 2003. Cooperative breeding in Oscine passerines: does sociality inhibit speciation? *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 270: 2207-2214.
- DUCA, C. G. 2007. *Biologia e conservação de Neothraupis fasciata (Aves: Emberizidae) no Cerrado do Brasil Central*. Tese de Doutorado. Brasília, Universidade de Brasília.
- FRANCISCO, M. R. 2006. Breeding biology of the Double-collared Seedeater (*Sporophila caerulescens*). *Wilson Journal of Ornithology* 118: 85-90.
- GASTON, A. J. 1978. The evolution of group territorial behavior and cooperative breeding. *American Naturalist* 112: 1091-1100.

- GRESSLER, D. T. 2008. Biologia e sucesso reprodutivo de *Sicalis citrina* Pelzeln, 1870 (Aves: Emberizidae) no Distrito Federal. Dissertação de Mestrado. Brasília, Universidade de Brasília.
- IUCN. 2008. *2007 IUCN Red List of Threatened Species*. Disponível on-line em: <www.iucnredlist.org> [27/02/08].
- LOPES, L. E. & M. Â. MARINI. 2005. Low reproductive success of Campo Suiriri (*Suiriri affinis*) and Chapada Flycatcher (*S. islerorum*) in the central Brazilian Cerrado. *Bird Conservation International* 15: 337-346.
- KOENIG W. D. & J. L. DICKINSON. 2004. *Ecology and evolution of cooperative breeding in birds*. Cambridge, Cambridge University Press.
- MARTIN, T. E. 1993. Nest predation and nest sites: new perspectives on old patterns. *BioScience* 43: 523-532.
- MARTIN, T. E. 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: What do we really know? *Journal of Avian Biology* 27: 263-272.
- MEDEIROS, R. C. S. & M. Â. MARINI. 2007. Biologia reprodutiva de *Elaenia chiriquensis* (Lawrence) (Aves: Tyrannidae) em Cerrado do Brasil Central. *Revista Brasileira de Zoologia* 24: 12-20.
- MIKICH, S. & R. S. BÉRNILS. 2004. *Livro vermelho da fauna ameaçada no estado do Paraná*. Curitiba, Instituto Ambiental do Paraná.
- ONIKI, Y. 1979. Is nesting success of birds low in the tropics? *Biotropica* 11: 60-69.
- RAGUSA-NETTO, J. 1997. Seasonal variation in foraging behavior of *Cypsnagra hirundinacea* in the campo cerrado. *Ararajuba, Revista Brasileira de Ornitologia* 5:72-75.
- RAGUSA-NETTO, J. 2000. Raptors and “campo-cerrado” bird mixed flock led by *Cypsnagra hirundinacea* (Emberizidae: Thraupinae). *Revista Brasileira de Biologia* 60: 461-467.

- RICKLEFS, R. E. 1977. On the evolution of reproductive strategies in birds: reproductive effort. *American Naturalist* 111: 453-478.
- RICKLEFS, R. E. 1990. *A economia da natureza*. 3ª ed. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan.
- RIDGELY, R.S. & G. TUDOR. 1989. *The birds of South America*. Vol. 1. Austin, University of Texas Press.
- SCHERER-NETO, P.; STRAUBE, F. C & M. R. BORNSCHEIN. 1996. Avifauna e conservação dos campos cerrados no Estado do Paraná (Brasil). *Acta Biológica Leopoldensia* 18: 145-157.
- SICK, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Rio de Janeiro, Nova Fronteira.
- SKUTCH, A. F. 1961. Helpers among birds. *Condor* 63: 198-226.
- STUTCHBURY, B. J. M. & E. S. MORTON. 2001. *Behavioral Ecology of Tropical Birds*. San Diego, Academic Press.
- VASCONCELOS, M. F.; MALDONADO-COELHO, M. & R. DURÃES. 1999. Notas sobre algumas espécies de aves ameaçadas e pouco conhecidas da porção meridional da Cadeia do Espinhaço, Minas Gerais. *Melopsittacus* 2: 44-50.

CAPÍTULO I
BIOLOGIA REPRODUTIVA E COMPORTAMENTO COOPERATIVO DE
CYPSNAGRA HIRUNDINACEA

Resumo

Cypsnagra hirundinacea (Aves: Thraupidae) é uma espécie que habita áreas abertas no Cerrado e possui reprodução cooperativa. Devido à escassez de informações a respeito de seus aspectos reprodutivos, este capítulo teve como objetivo descrever aspectos da biologia reprodutiva como: período reprodutivo, ninho, ovos, filhotes, período de incubação e ninhegos, cuidado parental e reprodução cooperativa de *C. hirundinacea*. A busca e o monitoramento de ninhos foram realizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAB), DF, entre os anos de 2002 e 2007. Ao longo de todo o estudo foram encontrados 64 ninhos. O período reprodutivo se inicia em meados de agosto e se estende até a primeira quinzena de dezembro, tendo uma duração de 106 dias no ano de 2006 e de 110 dias no ano de 2007. As características dos ninhos, ovos e ninhegos estão de acordo com a variação encontrada na família Thraupidae. Os ninhos possuem formato de cesto alto, tendo altura média em relação ao solo de $3,7 \pm 0,3$ m, altura média de $61,2 \pm 2,5$ mm, profundidade de $46,7 \pm 2,3$ mm, diâmetro externo de $86,8 \pm 3,4$ mm e diâmetro interno de $61,7 \pm 1,9$ mm, sendo construído principalmente em plantas do gênero *Kielmeyera*. Os ovos têm formato ovóide, coloração azul esverdeada com algumas manchas marrons. Possuem massa de $3 \pm 0,1$ g, comprimento de $20,6 \pm 0,7$ mm e largura de $15,5 \pm 0,05$ g. O tamanho da ninhada variou entre um e três ovos e o período de incubação foi de $16 \pm 0,3$ dias. A incubação é do tipo assincrônica e somente a fêmea incuba enquanto o macho e os ajudantes ficam em guarda próximos ao ninho. O período médio de permanência dos ninhegos no ninho foi de $12,1 \pm 0,5$ dias. A fêmea e o macho do par reprodutor, bem como os ajudantes participam da defesa do ninho e da alimentação dos filhotes. A massa corporal, assim como a asa dos ninhegos de ninhos com ajudantes aumentou mais rapidamente do que a de ninhegos de ninhos sem ajudantes. Já o crescimento da narina e do tarso dos ninhegos de ninhos com ajudantes não foi mais rápido do que o de ninhegos de ninhos sem ajudantes. Apesar disso, estas medidas também

foram maiores para ninhegos de ninhos com ajudantes. Ao final do período de permanência no ninho, os filhotes de ninhos com ajudantes apresentaram medidas mais próximas das dos adultos do que filhotes de ninhos sem ajudantes. As taxas de entrega de alimentos por filhote foram maiores em ninhos com ajudantes, e nestes ninhos tanto a fêmea, quanto o macho do par reprodutor reduziram o esforço de entrega ao longo do período de ninhegos. Isto pode indicar que os ajudantes afetam positivamente na sobrevivência dos filhotes e na aptidão do par reprodutor.

Palavras-chave: *Cypsnagra hirundinacea*, biologia reprodutiva, reprodução cooperativa, Cerrado.

Abstract

The White-rumped Tanager (*Cypsnagra hirundinacea*) is a cooperative breeding species that occurs in open areas of the Cerrado (Neotropical savanna). This chapter aims to describe aspects of breeding biology such as reproductive period, nests, eggs and nestlings characteristics, incubation and nestling period, parental care and cooperative breeding of *C. hirundinacea*. Nests search and monitoring were conducted at the “Estação Ecológica de Águas Emendadas” (ESECAE), DF, Brazil, from 2002 to 2007. Sixty-four nests were found during these years. The breeding period started in mid August and ended in the first half of December, lasting 106 days in 2006 and 110 days in 2007. Nests, eggs and nestlings characteristics are similar to the ones reported for other tanagers. Nests are open cup-shaped and are usually built at 3.7 ± 0.3 m height, mainly in trees of the genus *Kielmeyera*. Nests were 61.2 ± 2.5 mm high and 46.7 ± 2.3 mm depth, their average external diameter was 86.8 ± 3.4 mm and internal diameter of 61.7 ± 1.9 mm. Eggs had ovoid shape, blue-greenish color with brown spots. Their average mass was 3 ± 0.1 g, and their size was 20.6 ± 0.7 mm length and 15.5 ± 0.05 g width. Clutch size varied from one to three eggs and incubation period lasted 16 ± 0.3 days. Incubation is asynchronous and only the female incubated eggs while, male and helpers only guarded the nest from a short distance. Nestling period lasted 12.1 ± 0.5 days. Both female and male of breeding pair and their helpers are involved on nest defense and nestling feeding. Nestlings’ growth rates of body mass and wing were higher at nests with helpers than at nests without helpers. However, nestlings’ growth rates of beak and tarsus were not statistically different between them, although these measures were higher for nestlings from nests with helpers. At the end of the period, nestlings from helped nests were morphometric more similar to adults than nestlings from unhelped nests. Food delivery rate per nestling was higher in helped nests, and both breeding female and male had lower food

delivery rates at these nests. Thus, helper presence at the nest increased nestling body condition, which might have affected their survival and breeding pair fitness.

Key-words: *Cypsnagra hirundinacea*, breeding biology, cooperative breeding, Cerrado (Neotropical savanna).

Introdução

A história de vida reflete o balanço entre as demandas energéticas conflitantes existentes entre a sobrevivência e a reprodução (BENNETT & OWENS, 2002). Diante disso, estratégias reprodutivas são determinadas pelo esforço reprodutivo do indivíduo, podendo representar um efeito adverso ao longo de sua vida (RICKLEFS, 1977, 1990). As aves possuem um ciclo de vida relativamente consistente, porém, demonstram uma grande variação em aspectos da história de vida. Neste contexto, as estratégias reprodutivas exibem uma grande diversidade, que se reflete em aspectos como, o período reprodutivo, a construção dos ninhos, o período de incubação, o tamanho da ninhada e o período de alimentação dos filhotes (BENNETT & OWENS, 2002). Sabe-se que as histórias de vida de pássaros da região tropical têm características como ninhadas pequenas e alta predação de ninhos (SKUTCH, 1949). No entanto, ainda existe pouco conhecimento sobre características da história de vida de pássaros tropicais (MARTIN, 1996). O estudo desses aspectos da biologia reprodutiva é importante para a compreensão das diferentes estratégias reprodutivas.

A reprodução cooperativa é descrita em sistemas sociais onde um ou mais indivíduos podem auxiliar os pais no cuidado com os filhotes no ninho (COCKBURN, 1998; STUTCHBURY & MORTON, 2001). Esse fenômeno é amplamente relacionado a aves de climas subtropicais e tropicais e pode ser entendido como uma consequência do comportamento territorial de grupo. Esse comportamento pode ter evoluído de fatores ecológicos como a alta sobrevivência dos adultos e a saturação do hábitat, que são comuns nos trópicos (GASTON, 1978). De acordo com a hipótese de história de vida a reprodução cooperativa ocorre somente em linhagens taxonômicas em que baixas taxas de mortalidade, dispersão e reprodução são encontradas (ARNOLD & OWENS, 1998).

Os ajudantes podem auxiliar na reprodução aumentando as taxas de entrega de alimentos para os filhotes e defendendo o ninho contra predadores (STUTCHBURY & MORTON, 2001). Várias hipóteses tentam explicar o auxílio dos ajudantes na reprodução dos adultos. Eles podem estar garantindo que seus genes, de certa forma, estarão sendo passados para os filhotes; podem herdar o território dos pais; podem aprender a cuidar dos filhotes aumentando a probabilidade de seu sucesso reprodutivo no futuro ou podem ter oportunidades de cópula com os adultos (GASTON, 1978; STUTCHBURY & MORTON, 2001).

Considerando-se que a importância de estudos sobre a história natural das espécies, os objetivos deste capítulo são descrever aspectos da biologia reprodutiva como período reprodutivo, ninho, ovos, filhotes, comportamento parental e comportamentos sociais de *Cypsnagra hirundinacea* presentes na área de estudo.

Metodologia

Área de estudo

O estudo foi realizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE) (10.500 ha) (15° 31'12'' a 15°35'50''S e 47°31'54'' a 47°40'31''W), Distrito Federal. A ESECAE é uma das mais importantes unidades de conservação do Brasil Central, tendo grande relevância na preservação de paisagens e habitats de Cerrado. Nela se encontram representadas as fitofisionomias de cerrado *sensu stricto*, campo limpo, campo sujo, matas de galeria alagáveis e veredas (SILVA JR & FELFILI, 1996) (Figura 1). A coleta de dados se deu nos possíveis locais de nidificação onde os bandos foram localizados.

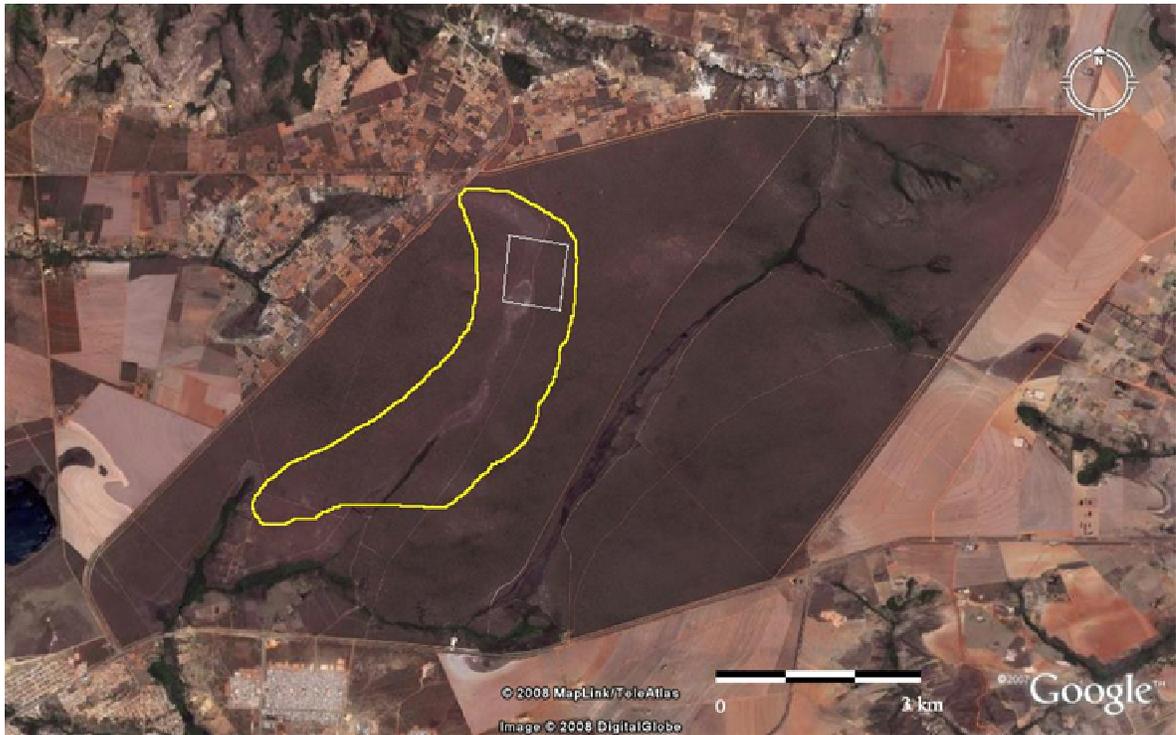


Figura 1. Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE). Quadrado (linha branca) representa a grade de 100 ha, e o polígono (linha amarela) representa toda a área de procura de ninhos.

Captura e marcação dos indivíduos

Após a localização dos bandos de *C. hirundinacea* os indivíduos foram capturados, sempre que possível, em redes de neblina (12 X 2,5 m e malha 36 mm). Quando necessário, foi realizado *playback*, com o auxílio de um gravador, para atrair os indivíduos aos locais das redes. Os indivíduos tiveram sua idade estimada pelo grau de ossificação do crânio, presença de comissura labial e coloração da plumagem. Além disso, foram coletadas as medidas da massa corporal, comprimento da asa, da narina e do tarso. Cada indivíduo foi marcado com uma anilha metálica (CEMAVE/IBAMA) no tarso direito e uma seqüência única de três anilhas coloridas no tarso esquerdo.

A identificação das fêmeas e dos machos reprodutores foi feita através do canto emitido por cada um na vocalização em dueto, que é característico de cada sexo. Esta vocalização é emitida somente pelos indivíduos do par reprodutor de *C. hirundinacea*, não sendo observada a sua realização pelos ajudantes. Foram consideradas fêmeas reprodutoras, aquelas que foram encontradas incubando os ovos e machos reprodutores, aqueles que foram encontrados defendendo a fêmea e o local de nidificação. Os outros indivíduos associados ao par reprodutor, quando presentes, foram considerados ajudantes.

Procura e monitoramento dos ninhos

Foram monitorados cinco bandos de *C. hirundinacea* ao longo dos anos de 2005 e 2006, podendo-se constatar, desta forma, a época do ano em que o período reprodutivo da espécie ocorre. Diante disso, a procura de ninhos foi realizada de forma intensiva entre os meses de agosto e dezembro dos anos de 2006 e 2007. Além disso, ninhos encontrados, de forma aleatória entre os anos de 2002 e 2005 também foram considerados nas análises descritivas da reprodução de *C. hirundinacea*. A procura foi realizada inspecionando-se arbustos e árvores de possíveis locais de nidificação e seguindo-se indivíduos que carregavam algum tipo de material para construção do ninho ou alimentos para os filhotes. A localização dos ninhos também foi feita ouvindo-se o canto dos adultos que sempre estavam próximos ao local de nidificação nas primeiras horas da manhã. Para a marcação foi utilizada uma fita plástica laranja, colocada a uma distância mínima de cinco metros do ninho. Ninhos localizados fora da grade de estudos foram georreferenciados com o auxílio de um aparelho GPS (Garmin e-trex, precisão 7 m).

Após a localização, o conteúdo dos ninhos foi registrado (vazio, ovo ou filhote), e seu status definido como ativo ou inativo. O monitoramento dos ovos deu-se a cada 3-4 dias. Próximo

às datas de postura e eclosão o monitoramento foi feito em intervalos de 1-2 dias, para uma maior precisão no registro da data.

Período reprodutivo

O período reprodutivo pode ser entendido como o período que vai desde o início da construção do primeiro ninho até o dia em que o último ninho encontrado se tornar inativo. Para a determinação do período reprodutivo foram utilizados os ninhos encontrados nos anos de 2006 e 2007, uma vez que somente nestes anos os dados foram coletados de forma sistemática. Para esta estimativa foi considerada a situação em que os ninhos se encontravam na data de encontro (construção, ovo ou filhote), determinando-se o período de construção do ninho como tendo nove dias, o período de incubação com tendo 16 dias e o período mínimo de ninhegos como tendo 10 dias.

Ninhos

Sempre que possível, os ninhos tiveram suas medidas coletadas no início do período de incubação, evitando-se desta forma as deformações decorrentes de seu uso. Foi medida a altura, a profundidade, o diâmetro externo e o diâmetro interno de cada ninho, com o auxílio de um paquímetro digital (precisão 0,1 mm). A altura do ninho em relação ao solo foi medida com uma trena. Em ninhos altos (> 3 m), a estimativa da altura foi feita posicionando-se um bambu de quatro metros de comprimento ao lado da planta suporte do ninho. As plantas suporte foram identificadas logo após a localização dos ninhos. Ninhos inativos foram coletados, quando possível, para a posterior identificação do material utilizado, no Herbário do Instituto de Biologia da Universidade de Brasília. Dois ninhos inativos foram coletados e depositados na Coleção Ornitológica Marcelo Bagno da Universidade de Brasília.

Ovos

Os ovos foram caracterizados quanto ao formato, de acordo com a proposta de DE LA PEÑA, (1987), e quanto à coloração. Os ovos tiveram seu comprimento e largura medidos com paquímetro digital de precisão de 0,1 mm. Para a obtenção da massa foi utilizada uma balança tipo dinamômetro de 10 g e precisão de 0,1 g, sendo esta medida coletada logo após a postura de todos os ovos. Para a determinação do tamanho de ninhada foram considerados os ninhos encontrados em construção ou no estágio inicial de incubação, onde houve a postura de apenas um ovo.

Determinou-se o período de incubação como sendo o período que vai da postura do primeiro ovo até o dia do nascimento do primeiro filhote. Para sua estimativa foram considerados todos os ninhos encontrados na fase de construção, ou no dia da postura do primeiro ovo e onde pelo menos um ovo eclodiu.

Ninhegos

Sempre que possível os ninhegos foram medidos e pesados com paquímetro digital de precisão 0,1 mm e balança tipo dinamômetro de 10 e 50 g, respectivamente. Foram feitas medidas da asa, bico (narina) e tarso dos ninhegos. As medidas foram feitas nos dias 2, 4, 6, 8 e 10 do período de permanência dos ninhegos no ninho, evitando-se, assim, a intensa manipulação no ninho. As medidas e a massa corporal de ninhegos acompanhados desde o início do desenvolvimento foram utilizadas como parâmetros na estimativa da idade de ninhegos encontrados em outros estágios de desenvolvimento. Além disso, estes dados morfométricos foram utilizados na comparação entre o desenvolvimento de ninhegos de ninhos com e sem ajudantes. Na primeira visita ao ninho, os ninhegos tinham o tarso marcado com uma caneta atóxica, possibilitando a identificação de cada um, no ninho. Todos os ninhegos que chegaram até

o décimo dia de permanência no ninho foram marcados com uma anilha metálica (CEMAVE/IBAMA) e receberam uma combinação única de três anilhas coloridas para posterior identificação, fora do ninho.

Determinou-se o período de ninhegos como tendo início no dia da eclosão do primeiro ovo e término no dia da saída do último filhote do ninho. Para a estimativa deste período foram considerados todos os ninhos encontrados antes ou no dia da eclosão do primeiro ovo e onde os ninhegos permaneceram no ninho até a sua saída bem sucedida.

Cuidado parental

Para avaliar o cuidado parental e o auxílio dos ajudantes no ninho foram consideradas as atividades de defesa do ninho e entrega de alimentos aos filhotes. Por meio de observações feitas nos ninhos, constataram-se comportamentos dos adultos como vigilância do ninho, vocalizações de alarme na presença de possíveis predadores e interações agonísticas intra e interespecíficas. Em cada observação quantificou-se a entrega de alimentos e posteriormente calculou-se a taxa de entrega de alimentos por filhote no ninho através da fórmula: (número de entregas/ minuto)/(tamanho da ninhada). Optou-se por este cálculo, uma vez que os ninhos possuíam diferentes tamanhos de ninhadas.

As observações foram realizadas, sempre que possível, no período de incubação e ao longo de todo o período de permanência dos ninhegos no ninho. Para o período de incubação foi feita uma observação de duas horas, entre 8:00-10:00, em cada ninho. As observações no período de alimentação dos ninhegos foram divididas em duas classes de idade: 1) 1-5 dias e 2) 6-10 dias. Cada observação durou entre 30 e 160 min e foi feita entre 6:00-10:00 e entre 14:00-18:00. Para evitar possíveis perturbações nos ninhos devido à presença da pesquisadora, as observações foram feitas dentro de uma tenda, confeccionada com tecido camuflado. A tenda era posicionada

a uma distância mínima de 20 m do ninho no dia anterior à observação. Nas situações em que a tenda foi posicionada no dia da observação, descartaram-se os primeiros 10 minutos de observação, nos quais as perturbações poderiam afetar as atividades normais dos adultos. Observações onde os indivíduos não retornaram ao ninho e ficaram claramente incomodados com a presença da tenda, emitindo vocalizações de alarme, foram desconsideradas. Algumas filmagens também foram feitas com uma câmera analógica (14 x) em ninhos localizados a uma altura máxima de 1,7 m. A câmera era posicionada em um tripé a uma distância mínima de 10 m do ninho no dia da filmagem. Cada filmagem teve uma duração máxima de uma hora e trinta minutos, sendo os primeiros cinco minutos descartados devido às perturbações causadas durante o posicionamento da câmera.

Análises estatísticas

Para avaliar a diferença dos períodos de permanência da fêmea no ninho com períodos de forrageamento, durante a fase de incubação, aplicou-se um teste *t* (ZAR, 1999). Para comparar o desenvolvimento dos ninhos de ninhos com e sem ajudantes, ao longo do período de permanência no ninho foi utilizada uma regressão linear simples das medidas coletadas em relação à idade. Para comparar a inclinação das retas de regressão entre os tratamentos, foi feito um teste *t* entre os coeficientes angulares de cada reta, de acordo com ZAR (1999). Para avaliar a diferença entre as taxas de entrega de alimentos por filhote de ninhos com e sem ajudantes foi feito o teste *t* (ZAR, 1999) e para os dados sem distribuição normal o teste Mann-Witney (ZAR, 1999). Os valores apresentados nos Resultados representam a média \pm erro padrão. As análises estatísticas foram realizadas no programa R, considerando-se uma significância de 0,05 (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2006).

Resultados

Ao longo de todo o estudo foram encontrados 64 ninhos de *C. hirundinacea*. Destes, um foi encontrado em 2002, um em 2003, quatro em 2004, nove em 2005, 26 em 2006 e 23 em 2007. Dentre os ninhos incluídos nas análises 58 se tornaram ativos e 6 nunca se tornaram ativos, sendo utilizados somente para descrever o local de nidificação e a planta suporte utilizada.

Período reprodutivo

As estimativas encontradas indicam que o período reprodutivo de *C. hirundinacea* se inicia em meados de agosto e se estende até a primeira quinzena de dezembro. No ano de 2006, estimou-se que o primeiro ninho, encontrado no período de ninhegos, tornou-se ativo no dia 20 de agosto e que o último ninho, tornou-se inativo no dia 3 de dezembro. No ano de 2007, o primeiro ninho, encontrado em fase de construção, teve início no dia 27 de agosto e o último, tornou-se inativo no dia 14 de dezembro. Esses resultados sugerem que, possivelmente, a duração do período reprodutivo foi de 106 dias no ano de 2006 e de 110 dias no ano de 2007. Apesar de nos outros anos não ser possível estimar o período reprodutivo, em 2003 e em 2005, os primeiros ninhos foram encontrados no dia 28 de agosto e no dia 26 de agosto, respectivamente.

Ninhos

O ninho de *C. hirundinacea* possui um formato de cesto alto e é, em geral, apoiado em uma trifurcação de galhos com diâmetros semelhantes. Foi observado somente um ninho apoiado em uma bifurcação, sendo que um dos galhos possuía um diâmetro maior e servia de principal apoio ao ninho. O ninho é construído em locais bem protegidos pela folhagem das árvores ou arbustos, sendo difícil a sua localização, pois geralmente está bem camuflado.

O revestimento exterior do ninho é composto principalmente por raques de folhas compostas das leguminosas *Dimorphandra mollis* Benth. e *Mimosa* sp. Essas raques são entrelaçadas entre si e recebem um reforço de teia de aranha que ajuda a manter a estabilidade e fixar a estrutura do ninho na planta suporte. O interior é revestido por uma fina camada de gramíneas que são colocadas logo após a camada mais externa do ninho. Acima dessa camada de gramíneas podem ser depositados pedaços de líquens, plúmulas, pequenas folhas e aquênios de plantas da família Asteraceae. Esses aquênios também foram encontrados revestindo a parte externa de alguns ninhos. Na parte mais interna do ninho é depositada uma grossa camada de paina oriunda principalmente de *Eriotheca pubescens* (Mart. & Zucc.) Schott. & Endl. (Malvaceae) e de uma galha pilosa e ferrugínea encontrada em folhas de *Erythroxylum suberosum* A. St.-Hil. (Erythroxylaceae).

A altura média dos ninhos em relação ao solo foi de $3,7 \pm 0,3$ m, a altura média de $61,2 \pm 2,5$ mm, a profundidade de $46,7 \pm 2,3$ mm, o diâmetro externo de $86,8 \pm 3,4$ mm e o diâmetro interno de $61,7 \pm 1,9$ mm (Tabela 1). Foram identificadas 16 espécies de plantas utilizadas como suporte para 58 ninhos, sendo a mais utilizada *Kilmeyera* spp. ($n = 13$) (Figura 2). Constatou-se que há uma preferência pela construção dos ninhos em áreas abertas, predominantemente no Cerrado ralo. Foram encontrados 39 ninhos no Cerrado ralo, sete no Cerrado típico, nove no Parque cerrado e sete no campo sujo. Além disso, dois ninhos foram encontrados em áreas abertas dominadas por capim-gordura (*Melinis minutiflora* Beauv.).

Construção do ninho

Apenas as fêmeas de *C. hirundinacea* constroem ninhos. Os machos acompanham as fêmeas na busca por material e também foram avistados carregando material. Entretanto, quando o casal se aproxima do ninho, o macho se mantém em uma posição de sentinela em uma planta

próxima ou na mesma planta onde o ninho é construído, enquanto a fêmea confecciona o ninho. Quando os ajudantes estão presentes, eles podem ou não acompanhar o casal dominante na procura por material. Quando não acompanham o casal dominante, eles ficam forrageando em um local próximo ao ninho podendo emitir vocalização de alarme quando algum possível predador se aproxima. Assim como o macho, eles não ajudam na construção do ninho, mas ficam em posição de sentinela enquanto a fêmea está no ninho.

A construção dos ninhos pode durar até nove dias e é iniciada com a deposição de uma fina camada de teia de aranha e o acréscimo de duas a quatro raques ou gramíneas. O material vai sendo acrescentado a partir da base até que sejam formadas as paredes do ninho. Quando esta estrutura está pronta uma grossa camada de gravetos é colocada mais externamente e uma camada de gramíneas é colocada mais internamente, juntamente com teia de aranha para formar o revestimento do ninho. Somente quando toda a estrutura externa do ninho está pronta inicia-se o revestimento interno com uma grossa camada de paina, sendo esta a última etapa da construção (Figura 3A, 3D e 3E).

Tabela 1. Variáveis morfológicas e altura em relação ao nível do solo de ninhos de *Cypsnagra hirundinacea* encontrados na Estação Ecológica de Águas Emendadas.

Variáveis	N	Média ± EP	Mínimo	Máximo
Altura em relação ao solo (m)	64	3,7 ± 0,3	0,7	17,5
Altura (mm)	5	61,2 ± 2,5	53,8	68,1
Profundidade (mm)	5	46,7 ± 2,3	41,2	54,4
Diâmetro externo (mm)	5	86,8 ± 3,4	73,6	93,0
Diâmetro interno (mm)	5	61,7 ± 1,9	55,0	66,4

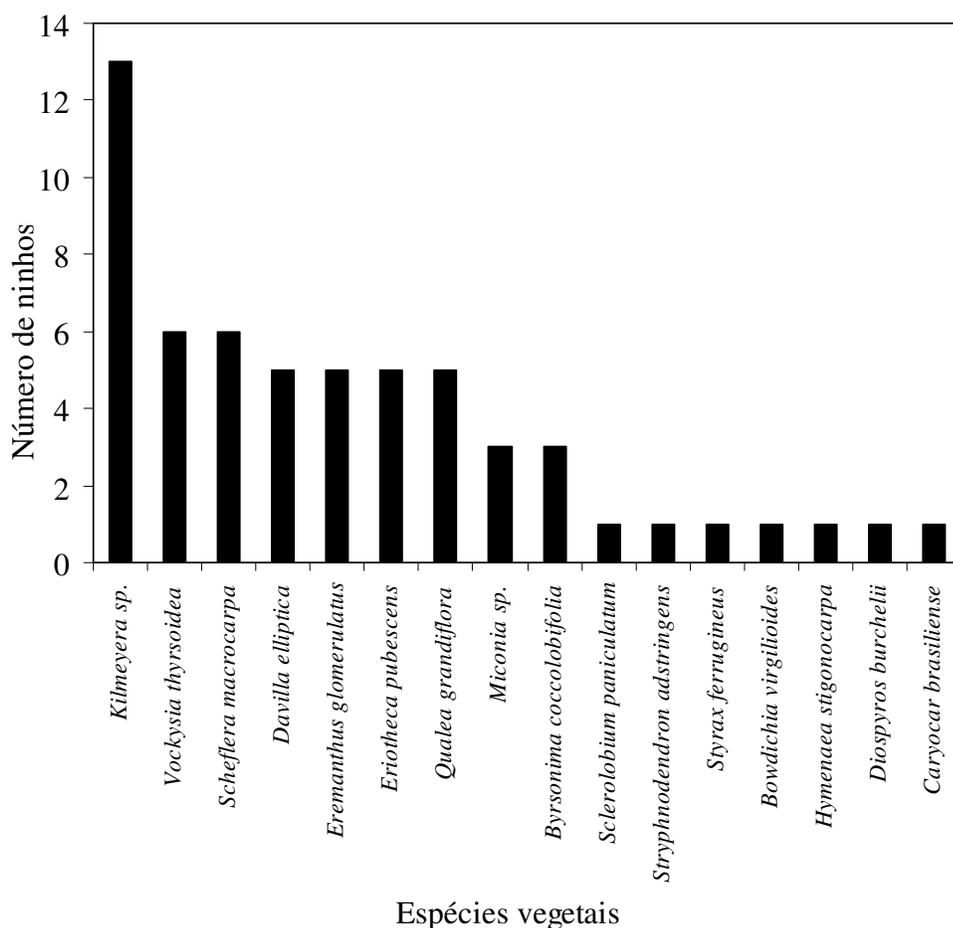


Figura 2. Espécies vegetais utilizadas como suporte para os ninhos de *Cypsnagra hirundinacea*, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF observadas entre 2002 e 2007.

Ovos

Os ovos possuem formato ovóide e coloração azul-esverdeado, com poucas manchas marrons espalhadas por toda a sua extensão e algumas mais concentradas na porção terminal do pólo rombo (Figura 3A). Ao todo foi feita a morfometria de 26 ovos, que apresentaram as seguintes medidas: massa $3,0 \pm 0,1$ g, comprimento $20,6 \pm 0,7$ mm e largura $15,5 \pm 0,05$ mm. A morfometria dos ovos foi feita somente no ano de 2006, uma vez que três ninhos foram

abandonados devido a manipulação da pesquisadora no ninho. A maioria das ninhadas teve tamanho de três ovos ($n = 37$), sendo o restante de dois ($n = 5$) e de um ($n = 2$) ovo.

Período de incubação

Constatou-se que o intervalo entre a postura dos ovos é de um dia ($n = 16$ ninhos), assim como o intervalo entre sua eclosão ($n = 11$ ninhos). Além disso, a fêmea começa a incubar desde a postura do primeiro ovo ($n = 8$ ninhos), caracterizando tanto a eclosão como a incubação como sendo do tipo assincrônica. A estimativa do período médio de incubação foi de $16 \pm 0,3$ dias (mínimo = 14; máximo = 17; $n = 14$). As observações ($n = 14$ horas) feitas em oito ninhos revelaram que as fêmeas alternam períodos de incubação ($1 \pm 0,2$ horas; mínimo = 0,1 horas; máximo = 1,5 horas; $n = 8$ horas) com períodos equivalentes fora do ninho forrageando ($0,8 \pm 0,2$ horas; mínimo = 0,03 horas; máximo = 1,6; $n = 6$ horas), sendo que esta diferença não foi significativa ($t = 0,93$, g.l. = 14, $p = 0,37$). O macho e os ajudantes não participam da incubação, podendo ficar próximos ao ninho, em posição de sentinela enquanto a fêmea incuba, ou forrageando longe do ninho.

Ninhegos

Os ninhegos nascem com os olhos fechados, cobertos por uma penugem na região dorsal do corpo e na cabeça. A pele é uma fina camada de coloração rosa, o interior da boca possui uma coloração vermelho-claro e a comissura labial apresenta uma cor esbranquiçada. A partir do quarto dia de desenvolvimento já podem ser observados canhões de penas pouco desenvolvidos nas asas e no quinto dia começam a crescer canhões no dorso e no ventre dos ninhegos. Os olhos dos ninhegos se abrem aproximadamente nesta etapa do desenvolvimento. As penas das asas

estão parcialmente desenvolvidas a partir do oitavo dia e aproximadamente no nono dia o corpo já possui penas esparsas (Figuras 3B-D).

A estimativa do período médio de ninhegos foi de $12,1 \pm 0,5$ dias (mínimo = 10 dias; máximo = 15 dias, $n = 13$), sendo que com 10 dias os filhotes já eram capazes de sair do ninho. Após 10 dias de permanência no ninho, os ninhegos apresentam uma plumagem bastante semelhante a dos adultos, sendo, no entanto, menos brilhante (Figura 3E). O bico possui uma cor cinza escuro, a pele uma coloração mais escura e as penas da garganta são brancas.

A massa corporal de ninhegos de ninhos com ajudantes aumentou mais rapidamente do que a de ninhegos de ninhos sem ajudantes. Durante o período de dois a 10 dias de desenvolvimento foram acompanhados 13 filhotes de ninhos sem ajudantes, para os quais 92% da variação da massa corporal ocorreu em função da idade (Equação da reta: $\text{Massa}_{NSA} = 1,17 + 1,81 \text{ Idade}$; $r^2 = 0,82$; $F_{1,28} = 339,5$; $p < 0,05$) (Figura 4). Ao final deste período, os ninhegos atingiram uma massa corporal média de $18,6 \pm 1,4$ g ($n = 5$) correspondente a 69% da massa corporal média dos adultos ($27,1 \pm 0,3$ g; $n = 74$). Em ninhos com ajudantes, foram acompanhados oito filhotes, para os quais 94% da variação da massa ocorreu em função da idade ($\text{Massa}_{NCA} = 3,72 + 2,25 \text{ Idade}$; $r^2 = 0,94$; $F_{1,26} = 478,7$; $p < 0,05$) (Figura 4). Estes ninhegos atingiram, ao final do período, uma massa corporal média de $24,1 \pm 0,7$ g ($n = 6$), o que corresponde a 89% da massa corporal média dos adultos. Estes dois tratamentos diferiram significativamente quanto à taxa diária de aumento da massa ($t = 6,48$; g.l. = 54; $p < 0,05$), representada pelos coeficientes angulares das equações de regressão, sendo maior para filhotes de ninhos com ajudantes (2,25 g/dia) do que para filhotes de ninhos sem ajudantes (1,81 g/dia).

Semelhantemente aos resultados da massa corporal, o crescimento da asa de ninhegos de ninhos com ajudantes foi mais rápido do que o de ninhegos de ninhos sem ajudantes. Foram acompanhados 16 filhotes de ninhos sem ajudantes, sendo que 94% da variação no comprimento

da asa ocorreu em função da idade ($Asa_{NSA} = 0,4 + 3,57 \text{ Idade}$; $r^2 = 0,94$; $F_{1,34} = 507,9$; $p < 0,05$) (Figura 4). Ao final do período considerado na análise, a asa atingiu um comprimento médio de $37,2 \pm 1,6 \text{ mm}$ ($n = 5$), correspondendo a 50% do comprimento médio da asa dos adultos ($74,7 \pm 0,6 \text{ mm}$; $n = 39$). Já em ninhos com ajudantes, foram acompanhados 12 filhotes, sendo que 96% da variação da asa ocorreu em função da idade ($Asa_{NCA} = 0,72 + 4,48 \text{ Idade}$; $r^2 = 0,96$; $F_{1,33} = 842,6$; $p < 0,05$) (Figura 4). A asa atingiu um comprimento médio de $46,1 \pm 3,4 \text{ mm}$, ao final do período, correspondendo a 61,7% do comprimento médio da asa dos adultos. Os dois tratamentos diferiram significativamente em relação à taxa de aumento diário da asa ($t = 16,75$; $g.l = 67$; $p < 0,05$), sendo que filhotes de ninhos com ajudantes tiveram maior taxa de aumento ($0,72 \text{ mm/dia}$) do que filhotes de ninhos sem ajudantes ($0,4 \text{ mm/dia}$).

Diferentemente dos resultados anteriores, o crescimento da narina de ninhegos de ninhos com ajudantes não foi mais rápido do que o de ninhegos de ninhos sem ajudantes. Foram acompanhados 16 filhotes de ninhos sem ajudantes, para os quais 81% da variação no comprimento da narina dependeu da idade ($Narina_{NSA} = 2,68 + 0,31 \text{ Idade}$; $r^2 = 0,81$; $F_{1,34} = 149,2$; $p < 0,05$) (Figura 4). Ao final do período, a narina atingiu um comprimento médio de $5,9 \pm 0,1 \text{ mm}$ ($n = 5$), correspondendo a 60,2% do comprimento médio da narina dos adultos ($9,8 \pm 0,1 \text{ mm}$; $n = 39$). Em ninhos com ajudantes, foram acompanhados 12 filhotes, em que 81% da variação no comprimento da narina dependeu da idade ($Narina_{NCA} = 2,8 + 0,38 \text{ Idade}$; $r^2 = 0,81$; $F_{1,36} = 157,3$; $p < 0,05$) (Figura 4). Para estes filhotes, ao final do período, a narina atingiu um comprimento médio de $6,7 \pm 0,1 \text{ mm}$, o que corresponde a 68,3% do comprimento médio da narina dos adultos. Estes dois tratamentos não diferiram significativamente quanto à taxa diária de aumento da narina ($t = 0,72$; $g.l. = 70$; $p > 0,05$), sendo apenas um pouco maior para filhotes de ninhos com ajudantes ($0,38 \text{ g/dia}$) do que para filhotes de ninhos sem ajudantes ($0,31 \text{ g/dia}$).

Semelhantemente aos resultados da narina, o crescimento do tarso de ninhegos de ninhos com ajudantes não foi mais rápido do que o de ninhegos de ninhos sem ajudantes. Foram acompanhados 14 ninhegos de ninhos sem ajudantes, sendo que 82% da variação no comprimento do tarso ocorreu em função da idade ($\text{Tarso}_{\text{NSA}} = 5,97 + 1,43 \text{ Idade}$; $r^2 = 0,82$; $F_{1,30} = 139,1$; $p < 0,05$) (Figura 4). O comprimento médio do tarso, ao final do período ($20,7 \pm 0,9$ mm; $n = 3$) correspondeu a 87,7% do comprimento médio do tarso dos adultos ($23,6 \pm 0,2$ mm; $n = 39$). Em ninhos com ajudantes, foram acompanhados 13 ninhegos, em que 91% da variação no comprimento do tarso ocorreu em função da idade ($\text{Tarso}_{\text{NCA}} = 8,4 + 1,61 \text{ Idade}$; $r^2 = 0,91$; $F_{1,33} = 336,6$; $p < 0,05$) (Figura 4). O comprimento médio do tarso, ao final do período foi de $23,7 \pm 0,3$ mm, foi igual ao comprimento médio do tarso dos adultos. Os dois tratamentos não diferiram significativamente quanto à taxa diária de aumento da massa ($t = 1,97$; g.l. = 63; $p > 0,05$), mas foi um pouco maior para ninhegos de ninhos com ajudantes (1,61 g/dia) do que para ninhegos de ninhos sem ajudantes (1,43 g/dia).

Durante o período de permanência no ninho, observou-se que filhotes no mesmo ninho podem ter diferentes tamanhos e que entre um monitoramento e outro os filhotes menores, muitas vezes, não estavam mais no ninho. Além disso, observou-se que ao deixarem o ninho ($n = 4$ ninhos) os filhotes ($n = 5$ filhotes) ainda não conseguem voar, talvez por que as penas das asas e da cauda ainda não estejam totalmente desenvolvidas, por isso deslocam-se através de pequenos saltos. Nos primeiros cinco dias logo que saem, eles ficam entre 0-50 m de distância do local do ninho, escondidos embaixo da vegetação no chão e em pequenos arbustos. Neste período os adultos ficam bastante agressivos, não deixando outros pássaros se aproximarem e emitindo vocalização de alarme com a aproximação de pesquisadores.



Figura 3. Ovos e ninhegos de *Cypsnagra hirundinacea* em diferentes idades: A) ovos no ninho evidenciando a coloração e as manchas marrons; B) ninhego com 2 dias de idade; C) ninhegos com 6 dias; D) ninhegos com 8 dias e E) ninhegos com 10 dias. Fotos A, D e E: Sandro Barata. Fotos B e C: Luane R. dos Santos.

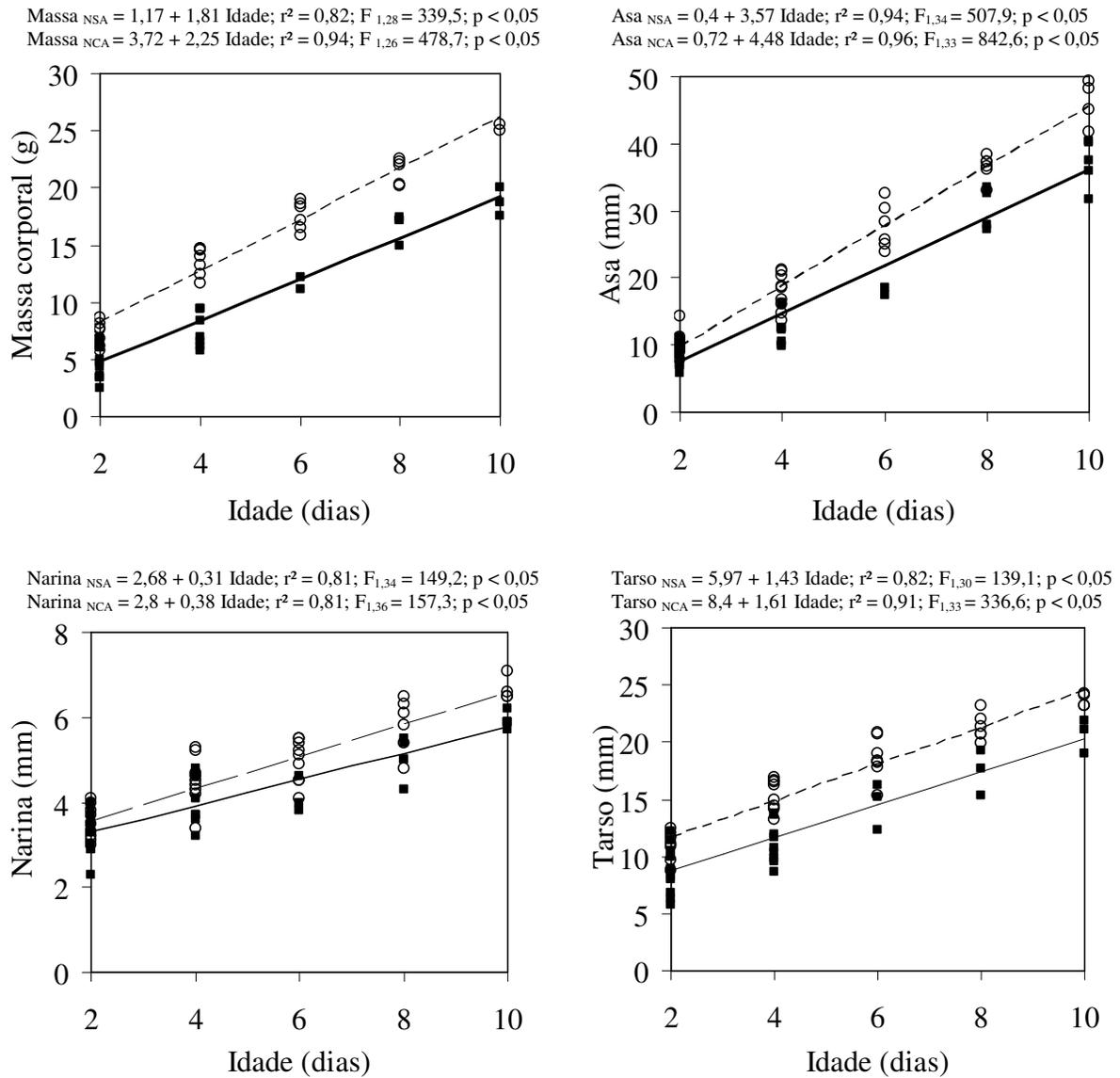


Figura 4. Retas de regressão [A) da massa corporal, B) do comprimento da asa, C) da narina e D) do tarso] em relação à idade de ninhegos de *Cypsnagra hirundinacea* em ninhos sem (—■) e com (---○) ajudantes observados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF entre 2002 e 2007.

Cuidado parental e comportamento cooperativo

Para avaliar o cuidado parental e o comportamento cooperativo foram observados 13 ninhos sem ajudantes, sendo 25 observações na classe de idade 1 (n = 37 h) e 16 observações na classe de idade 2 (n = 20 h). Nos ninhos com ajudantes (n = 10) foram realizadas 21 observações na classe de idade 1 (n = 20 h) e 10 observações na classe de idade 2 (n = 13 h).

Foi constatado que tanto a fêmea quanto o macho do par reprodutor defendem o ninho durante o período de alimentação dos ninhegos. Durante o monitoramento dos ninhos, sempre que estavam próximos ambos vocalizavam (alarme e dueto). Em duas ocasiões foram observadas interações agonísticas de pares reprodutores com indivíduos de outros bandos de *C. hirundinacea* que se aproximaram de seus ninhos. Nestas situações, o par reprodutor vocalizou em dueto várias vezes e atacou os indivíduos que se aproximaram do ninho. Por outro lado, constatou-se que quando predadores como *Cyanocorax cristatellus* (Aves: Corvidae), se aproximam, o par reprodutor não defende o ninho. Observou-se em duas ocasiões que com a aproximação de um bando de *Cyanocorax cristatellus* (Aves: Corvidae) ao local do ninho os indivíduos do par reprodutor de *C. hirundinacea* ficaram parados próximos ao ninho sem fazer nenhum movimento. Em uma dessas ocasiões a fêmea de *C. hirundinacea* estava no ninho, mas saiu logo depois que um indivíduo de *C. cristatellus* se aproximou do ninho, resultando na predação do ninhego.

Tanto a fêmea quanto o macho participam da alimentação dos ninhegos e removem os sacos fecais levando-os para longe do ninho. Por diversas vezes observou-se que após a entrega de alimentos aos ninhegos a fêmea se posiciona embaixo do ninho e fica arrumando algumas falhas e fechando alguns buracos com o bico. Além disso, os adultos continuam a entregar alimentos para os filhotes depois que eles saem do ninho. Pelo menos em cinco ocasiões foi

observado que depois de um mês da saída do ninho, os filhotes ainda estavam sendo alimentados pelos adultos.

Os ajudantes podem auxiliar os pais tanto na defesa do ninho quanto na entrega de alimentos aos ninhegos. Diversas vezes durante o monitoramento dos ninhos os ajudantes emitiram sons de alarme sozinhos ou junto com o casal dominante. Eles entregam alimentos desde o início do período de ninhegos até depois que os filhotes saem do ninho. Em três ocasiões foram observados filhotes que já haviam saído do ninho há três semanas sendo alimentados pelos ajudantes.

As taxas de entrega de alimentos por filhote foram maiores em ninhos com ajudantes do que em ninhos sem ajudantes ao longo do período de ninhegos. Além disso, a diferença entre as taxas de entrega foi estatisticamente diferente para a primeira etapa ($t = 2,79$; g.l. = 42; $p < 0,05$), mas não na segunda etapa ($t = 0,34$; g.l. = 24; $p > 0,05$) do período (Figura 5). Estes dados sugerem que as taxas de entrega de alimentos se tornam similares à medida que os ninhegos se tornam mais velhos.

Tanto a fêmea quanto o macho do par reprodutor tiveram uma taxa de entrega de alimentos maior em ninhos sem ajudantes, a qual aumentou à medida que os ninhegos se tornaram mais velhos (Figura 5). Já em ninhos com ajudantes, a fêmea e o macho entregaram menos alimentos, sendo que a fêmea diminuiu a taxa de entrega ao longo do período (Figura 5). As taxas de entrega de alimentos por filhote das fêmeas não diferiram estatisticamente entre ninhos com e sem ajudantes na primeira etapa do período de ninhegos ($U = 196$; $p > 0,05$), mas tiveram uma tendência a ser significativa na segunda etapa ($t = 1,94$; g.l. = 22; $p = 0,06$). Já as taxas de entrega de alimentos dos machos não tiveram uma diferença significativa na primeira etapa ($U = 278$, $p > 0,05$), mas foram estatisticamente diferentes na segunda etapa ($t = 2,06$; g.l. =

22; $p < 0.05$). Estes dados sugerem que o auxílio dos ajudantes no ninho, diminui o esforço dos pais na entrega de alimentos aos ninhegos.

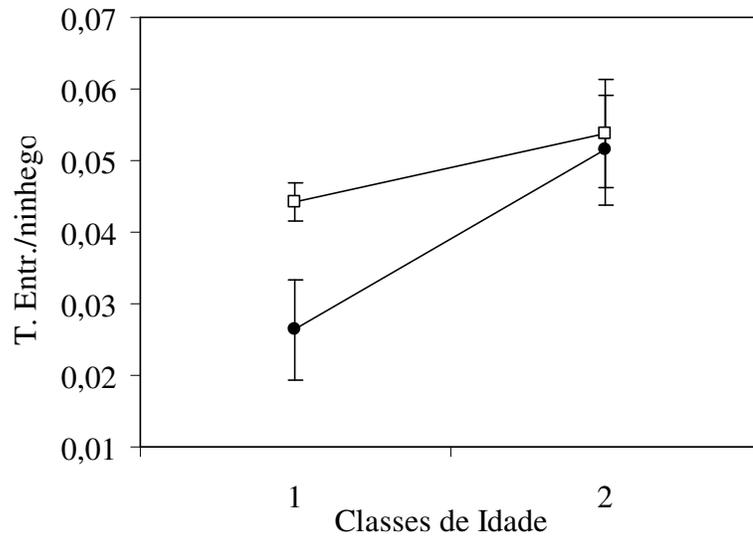


Figura 5. Taxa de entrega de alimentos por ninhego total em ninhos de *Cypsnagra hirundinacea* com (□) e sem ajudantes (●). As classes de idade representam os intervalos 1) 1-5 dias e 2) 6-10 dias. O tamanho amostral para ninhos sem ajudantes foi 25 (classe 1) e 16 (classe 2) e para ninhos com ajudantes foi de 19 (classe 1) e 10 (classe 2).

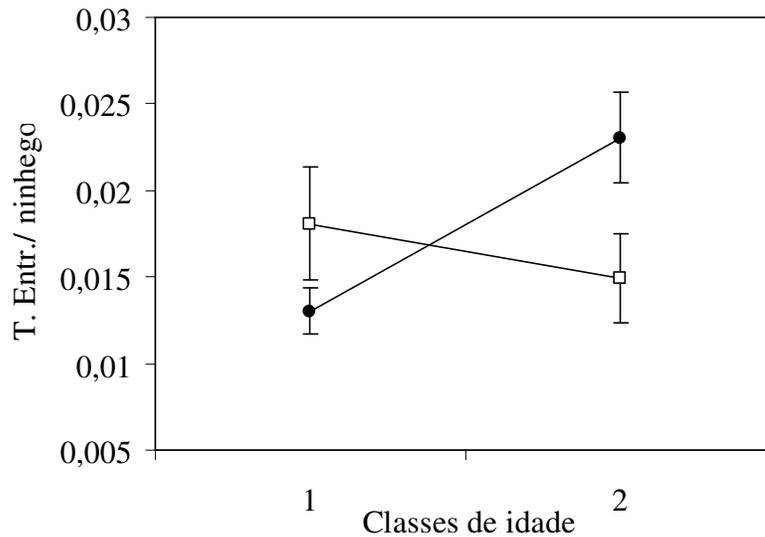


Figura 6. Taxa de entrega de alimentos por ninhego das fêmeas de *Cypsnagra hirundinacea* em ninhos com (□) e sem ajudantes (●). As classes de idade representam os intervalos 1) 1-5 dias e 2) 6-10 dias. O tamanho amostral para ninhos sem ajudantes foi de 24 (classe 1) e 16 (classe 2) e para ninhos com ajudantes foi de 20 (classe 1) e 8 (classe 2).

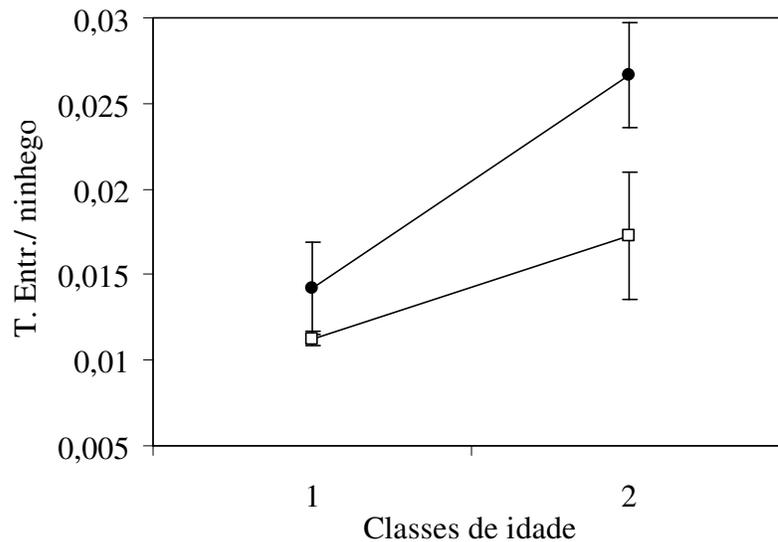


Figura 7. Taxa de entrega de alimentos por ninhego dos machos de *Cypsnagra hirundinacea* em ninhos com (□) e sem ajudantes (●). As classes de idade representam os intervalos 1) 1-5 dias e 2) 6-10 dias. O tamanho amostral para ninhos sem ajudantes foi de 23 (classe 1) e 16 (classe 2) e para ninhos com ajudantes foi de 20 (classe 1) e 8 (classe 2).

Discussão

Período reprodutivo

O período reprodutivo de *C. hirundinacea* teve início em agosto, no final da estação seca, e foi até dezembro, que corresponde ao meio da estação chuvosa na região central do Brasil. Estes resultados estão de acordo com o encontrado para outras espécies de Passeriformes insetívoros da região centro-sul do Brasil (MARINI & DURÃES, 2001). O período reprodutivo de *C. hirundinacea* também coincidiu com o de outras espécies de Passeriformes que nidificam na mesma área, incluindo o Thraupidae *Neothraupis fasciata* (DUCA, 2007) e os Tyrannidae *Elaenia chiriquensis* (MEDEIROS & MARINI, 2007), *Suiriri islerorum* e *Suiriri affinis* (LOPES & MARINI, 2005). Foi relatado para *N. fasciata* que o início do período reprodutivo pode ser determinado pelas condições climáticas, uma vez que houve uma variação no início da nidificação entre os anos, de acordo com o início das chuvas (DUCA, 2007). Entretanto, essa variação anual não foi observada para *C. hirundinacea*, indicando que o início do período reprodutivo pode não ter sido determinado pelo início das chuvas nos anos de 2006 e 2007.

Ninhos

A descrição dos ninhos de *C. hirundinacea* é semelhante ao descrito para a espécie no Estado de São Paulo (IHERING, 1914) e está de acordo com o que geralmente é encontrado para vários integrantes da família Thraupidae, um cesto aberto bem elaborado (SKUTCH, 1954; SICK, 1997). Entretanto, os ninhos dos integrantes da família Thraupidae podem variar muito em relação à forma, altura e material utilizado (EULER, 1900; SKUTCH, 1954).

O padrão encontrado para *C. hirundinacea* quanto ao local de nidificação e à altura do ninho são diferentes do que é descrito para outras espécies de áreas abertas. Espécies campestres

como *Tachyphonus phoenicius* e *Schistochlamys melanopis* fazem ninhos no capim próximos do chão (SICK, 1997), sendo este padrão também encontrado para *N. fasciata* (ALVES & CAVALCANTI, 1990). Os ninhos de *N. fasciata* se assemelham aos de *C. hirundinacea* quanto à forma, mas são muito diferentes em relação ao material utilizado na sua confecção. São utilizadas folhas secas e raízes finas, não sendo descrita a presença de teia de aranha e de forramento com paina (ALVES & CAVALCANTI, 1990). As medidas dos ninhos de *C. hirundinacea* foram muito semelhantes às encontradas para o ninho de *Conothraupis speculigera*, no Equador (GREENEY *et al.*, 2006), sendo este também construído em uma trifurcação. As medidas também se assemelham as dos ninhos de *Habia rubica* e *Habia gutturalis* em Honduras (WILLIS, 1961) e de *Tachyphonus phoeniceus* no Suriname (HAVERSCHMIDT, 1956).

Construção do ninho

A construção do ninho feita somente pela fêmea também é relatada para outras espécies de Thraupidae do gênero *Ramphocelus*, *Piranga* (SKUTCH, 1954) e para *N. fasciata* (ALVES & CAVALCANTI, 1990; DUCA, 2007). Também foi observado para *Ramphocelus dimidiatus* e *Ramphocelus passerinii* que enquanto a fêmea constrói o ninho, o macho fica em guarda um local (SKUTCH, 1954). Entretanto, em várias outras espécies da família, tanto a fêmea quanto o macho participam da construção do ninho (SKUTCH, 1954; LONG & HEALTH, 1994).

Ovos

As medidas dos ovos foram semelhantes às medidas encontradas para a espécie no Estado de São Paulo (IHERING, 1914). Também foram semelhantes às medidas registradas para *Tachyphonus phoenicius* (20,9 x 14,9 mm) (HAVERSCHMIDT, 1956), uma espécie com tamanho corporal similar ao de *C. hirundinacea* (15,5 cm) (SICK, 1997). No entanto, foram menores do

que o relatado para outras espécies de tamanho semelhante: *Neothraupis fasciata* (23,9 x 16,8 mm) (ALVES & CAVALCANTI, 1990) e *Pipraeidea melanonota* (22,6 x 17,9 mm) (DE LA PENA, 1987).

As ninhadas de *C. hirundinacea* foram de três ovos, tendo em raras exceções dois ovos ou um. Esses resultados estão de acordo com o tamanho médio de ninhada encontrado para a família Thraupidae ($2,9 \pm 0,6$ ovos) no sul da América do Sul (YOM-TOV *et al.*, 1994). Para *Neothraupis fasciata* foram encontradas ninhadas de um, dois e três ovos (ALVES & CAVALCANTI, 1990; DUCA, 2007), sendo encontrados tamanhos de ninhadas semelhantes para outras espécies de Thraupidae (BOND, 1943, SKUTCH, 1954).

O fato de somente as fêmeas incubarem parece ser comum entre os Thraupidae, entretanto, o período de incubação de *C. hirundinacea* foi, em geral, maior do que o relatado para outras espécies da família (SKUTCH, 1945; SKUTCH, 1954). Isto pode se dever estar relacionado à assincronia entre o nascimento dos filhotes, o que não foi observado para outros Thraupidae (SKUTCH, 1954).

Ninhegos, cuidado parental e comportamento cooperativo

O período médio de ninhegos de *C. hirundinacea* foi menor do que o encontrado para outros Thraupidae que nidificam em locais altos, mas foi semelhante ao encontrado para indivíduos que nidificam em locais baixos (SKUTCH, 1954; SICK, 1997). Isso pode ocorrer devido ao fato dos ninhos de *C. hirundinacea* estarem localizados em áreas abertas, o que facilitaria o encontro por predadores. *Neothraupis fasciata*, outro Thraupidae encontrado no Cerrado, também possui um período médio de incubação relativamente baixo ($n = 11$ dias), quando comparado aos valores encontrados na literatura (DUCA, 2007).

O fato de terem sido observados filhotes de diferentes tamanhos no ninho, bem como a mortalidade parcial da ninhada, são indícios de uma reprodução assincrônica. Como os filhotes são alimentados desde o momento da eclosão, pode ser estabelecida uma hierarquia de acordo com o seu tamanho. Sendo assim, os filhotes menores geralmente morrem no período de permanência no ninho, devido a uma desvantagem competitiva (SLAGSVOLD, 1986; STENNING, 1996). A reprodução assincrônica pode ser uma resposta adaptativa à disponibilidade de alimentos, seja em uma tentativa reprodutiva ou na reprodução ao longo da vida, ou pode ser não-adaptativa, resultando de uma resposta às variações ambientais (STENNING, 1996). No entanto, essas hipóteses não foram testadas neste estudo.

As taxas de crescimento da massa corporal e da asa foram diferentes estatisticamente entre os ninhegos de ninhos com e sem ajudantes. Diante disso, pôde-se constatar que ninhegos de ninhos com ajudantes possuem maior taxa de crescimento diário do que ninhegos de ninhos sem ajudantes. Apesar das taxas de crescimento da narina e do tarso não diferirem estatisticamente, elas também foram maiores para ninhegos de ninhos com ajudantes. Além disso, em ninhegos de ninhos com ajudantes todas as medidas consideradas foram maiores do que em ninhegos de ninhos sem ajudantes, em todo o período de permanência no ninho. Ao final do período de permanência no ninho os filhotes de ninhos com ajudantes apresentaram medidas mais próximas das dos adultos, indicando melhores condições de sobrevivência. Estes resultados indicam que os ajudantes podem ter um efeito positivo sobre probabilidade de sobrevivência dos filhotes até que estes se tornem independentes. Este efeito também pode ser significativo no recrutamento de filhotes que saem do ninho (HATCHWELL *et al.*, 2004).

A defesa do ninho e a entrega de alimentos para os filhotes por parte da fêmea e do macho, bem como a presença de ajudantes, também foram relatadas para outras espécies de Thraupidae (SKUTCH, 1954; SKUTCH, 1961; ALVES, 1990; LONG & HEALTH, 1994; DUCA, 2007).

Os ajudantes também podem aumentar a vigilância no ninho, reduzindo a predação (HATCHWELL *et al.*, 2004). Entretanto, para *C. hirundinacea* a vigilância do ninho parece ser ineficiente na presença de *C. cristatellus*, já que os adultos não defendem o ninho na sua presença.

Os resultados evidenciaram que na primeira etapa do período de ninhegos a taxa de entrega de alimentos foi maior em ninhos com ajudantes, quando comparada aos ninhos sem ajudantes. Isso indica que nesta etapa os ajudantes possuíram um efeito aditivo sobre o esforço de entrega de alimentos pelos pais, uma vez que foi constatado que não há uma diferença significativa na taxa de entrega de alimentos de fêmeas e machos de ninhos com e sem ajudantes. O efeito dos ajudantes deve ser aditivo quando os pais mantêm um nível fixo de investimento e quando existem evidências de que a redução da ninhada se deve a inanição (HATCHWELL, 1999). Outros estudos também encontraram este efeito dos ajudantes, evidenciando o aumento do número de filhotes produzidos devido a uma diminuição da inanição (EMLEN, 1990; KOENIG & STACEY, 1990; WALTERS, 1990; EMLEN & WREGGE, 1991). Entretanto, neste estudo não foi possível evidenciar se ninhos com ajudantes produziram mais filhotes do que ninhos sem ajudantes e se o efeito aditivo se deve à inanição dos filhotes.

Na segunda etapa do período de ninhegos a taxa de entrega de alimentos foi semelhante entre os ninhos com e sem ajudantes. Isso indica que houve uma redução compensatória no esforço do par reprodutor de ninhos com ajudante, quando comparado aos ninhos sem ajudantes. O par reprodutor tem uma redução compensatória no seu investimento quando a redução de ninhada é rara (HATCHWELL, 1999). A redução compensatória e o efeito aditivo podem ocorrer na mesma espécie, sendo mais comum que os machos reprodutores se utilizem destas duas estratégias, uma vez que eles são mais variáveis quanto a sua confiança na paternidade do que as fêmeas são em sua confiança na maternidade (HATCHWELL, 1999). A redução no esforço de entrega de alimentos por ambos os pais também foi encontrada em outras espécies como

Pomatostomus temporalis, uma espécie de reprodução comunitária (BROWN *et al.*, 1978) e *Sialia mexicana* (DICKINSON *et al.*, 1996). Esta redução no esforço dos pais devido ao auxílio dos ajudantes no ninho pode trazer a eles benefícios como: realização de múltiplas tentativas reprodutivas no mesmo ano e aumento da probabilidade de sobrevivência e de fecundidade futura (COCKBURN, 1998; CAFREY, 1999). Esta redução no esforço pode ser especialmente benéfica para as fêmeas, uma vez que elas têm um gasto energético grande durante a postura e incubação dos ovos, sendo uma forma de recuperar as reservas de energia (CAFREY, 1999).

Diante disso, sugerimos que em ninhos com ajudantes, os filhotes podem ter uma maior probabilidade de sobrevivência por que saem maiores do ninho devido a uma maior taxa de entrega de alimentos. Os ajudantes podem aumentar as taxas de entrega de alimentos por filhote, aumentando assim a taxa de crescimento dos ninhegos quando não há disponibilidade de alimentos. Isto pode significar que os filhotes terão uma maior probabilidade de sobrevivência até se tornarem independentes (EMLEN & WREGE, 1991). Em um estudo feito com *Sialia mexicana*, nos Estados Unidos, o aumento na quantidade de adultos alimentando, aumentou a entrega de alimentos, resultando em maiores taxas de crescimento dos ninhegos (DICKINSON *et al.*, 1996).

Conclusão

Este estudo descreveu aspectos da biologia reprodutiva de *C. hirundinacea*, apresentando conhecimentos a cerca da história de vida da espécie, incluindo a reprodução cooperativa. Nossos resultados estão de acordo com o padrão geral encontrado para a família Thraupidae, que possui uma grande variação entre os aspectos da biologia reprodutiva. No entanto, a reprodução assincrônica encontrada em *C. hirundinacea* não parece ser comum em outras espécies da família. Os resultados aqui encontrados acrescentam informações sobre as características da

biologia reprodutiva de aves tropicais, contribuindo de forma consistente para o entendimento do padrão da história de vida das mesmas.

Neste estudo sugerimos que a reprodução cooperativa pode ter um efeito positivo na sobrevivência dos filhotes, uma vez que constatamos que os filhotes são maiores em ninhos com ajudantes. Este efeito pode ter uma influência positiva indireta na aptidão dos adultos do par reprodutivo. Acreditamos que estes resultados possam contribuir para futuras questões que envolvam os custos e benefícios, diretos e indiretos, de se manter um sistema social cooperativo, incluindo, por exemplo, cópula extra-par e aquisição de territórios. Além disso, os resultados encontrados podem acrescentar informações a estudos que busquem compreender a influência da história de vida na evolução do comportamento cooperativo.

Referências Bibliográficas

- ALVES, M. A. S. 1990. Social system and helping behavior in the White-banded Tanager (*Neothraupis fasciata*). *Condor* 92: 470-474.
- ALVES, M. A. S. & R. B. CAVALCANTI. 1990. Ninhos, ovos e crescimento de filhotes de *Neothraupis fasciata*. *Ararajuba, Revista Brasileira de Ornitologia* 1: 91-94.
- ARNOLD, K. E. & I. P. F. OWENS. 1998. Cooperative breeding in birds: a comparative test of life history hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 265: 739-745.
- BENNETT, P. M. & I. P. F. OWENS. 2002. *Evolutionary ecology of birds: life history, mating system and extinction*. Oxford, University Press.
- BOND, J. 1943. Nidification of the passerine birds of Hispaniola. *Wilson Bulletin* 55: 115:125.
- BROWN, J. L.; DOW, D. D.; BROWN, E. R. & S. D. BROWN. 1978. Effects of helpers on feeding of nestlings in the Grey-crowned Babbler (*Pomatostomus temporalis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 4: 43-59.
- CAFREY, C. 1999. Feeding rates and individual contributions to feeding at nests in cooperatively breeding Western American Crows. *Auk* 116: 836-841.
- COCKBURN, A. 1998. Evolution of helping behavior in cooperatively breeding birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 141-177.
- DE LA PEÑA, M. R. 1987. *Nidos y huevos de las aves argentinas*. Argentina, editado pelo autor.
- DICKINSON, J. L.; KOENIG, W. D. & F. A. PITELKA. 1996. Fitness consequences of helping behavior in the Western Bluebird. *Behavioral Ecology* 2: 168-177.
- DUCA, C. G. 2007. *Biologia e conservação de Neothraupis fasciata (Aves: Emberizidae) no Cerrado do Brasil Central*. Tese de Doutorado. Brasília, Universidade de Brasília.

- EMLEN, S. T. 1990. White-fronted bee-eaters: helping in a colonially nesting species, p. 487-526. *In: P. B. Stacey & W. D. Koenig. (Eds.). Cooperative breeding in birds: long-term studies of ecology and behavior.* Cambridge, Cambridge University Press.
- EMLEN, S. T. & P. H. WREGE. 1991. Breeding biology of White-fronted Bee-eaters at Nakuru: the influence of helpers on breeder fitness. *Journal of Animal Ecology* 60: 309-326.
- EULER, C. 1900. Descrição de ninho e ovos das aves do Brazil. *Revista do Museu Paulista* 4: 9-148.
- GASTON, A. J. 1978. The evolution of group territorial behavior and cooperative breeding. *American Naturalist* 112: 1091-1100.
- GREENEY, H. F.; MERY JUIÑA, M. & A. F. M. SORNOZA. 2006. Nest descriptions for *Conothraupis peculigera* and *Thlypopsis ornata* in Ecuador. *Boletín SAO* 16: 24-29.
- HATCHWELL, B. J. 1999. Investment strategies of breeders in avian cooperative breeding systems. *American Naturalist* 154: 205-219.
- HATCHWELL, B. J.; RUSSEL, A. F.; MACCOLL, A. D. C.; ROSS, D. J. & M. K. FOWLIE. 2004. Helpers increase long-term but not short-term productivity in cooperatively breeding long-tailed tits. *Behavioral Ecology* 15: 1-10.
- HAVERSCHMIDT, F. 1956. The nest and egg of *Tachyphonus phoeniceus*. *Wilson Bulletin* 68: 322-323.
- IHERING, H. V. 1914. Novas contribuições para a ornitologia do Brasil. *Revista do Museu Paulista* 9: 411-448
- KOENIG, W. D. & P. B. STACEY 1990. Acorn woodpeckers: group-living and food storage under contrasting ecological conditions, p. 413-453. *In: P. B. Stacey & W. D. Koenig. (Eds.). Cooperative breeding in birds: long-term studies of ecology and behavior.* Cambridge, Cambridge University Press.

- LONG A. J. & M. F. HEALTH. 1994. Nesting ecology and helping behavior in the Azure-rumped Tanager in Mexico. *Condor* 96: 1095-1099.
- LOPES, L. E. & M. Â. MARINI. 2005. Low reproductive success of Campo Suiriri (*Suiriri affinis*) and Chapada Flycatcher (*S. islerorum*) in the central Brazilian Cerrado. *Bird Conservation International* 15: 337-346.
- MARINI, M. Â. & R. DURÃES. 2001. Annual patterns of molt and reproductive activity of passerines in South-Central Brazil. *Condor* 103: 767-775.
- MARTIN, T. E. 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: What do we really know? *Journal of Avian Biology* 27: 263-272.
- MEDEIROS, R. C. S. & M. Â. MARINI. 2007. Biologia reprodutiva de *Elaenia chiriquensis* (Lawrence) (Aves: Tyrannidae) em Cerrado do Brasil Central. *Revista Brasileira de Zoologia* 24: 12-20.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2006. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, R Foundation for Statistical Computing. Disponível on-line em: <http://www.R-project.org>.
- RIBEIRO, J. F. & B. M. T. WALTER. 1998. Fitofisionomias do Bioma Cerrado. p. 89-166. In Cerrado: Ambiente e Flora (S. M. Sano e S. P. Almeida, Ed.). Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), Planaltina.
- RICKLEFS, R. E. 1977. On the evolution of reproductive strategies in birds: reproductive effort. *American Naturalist* 111: 453-478.
- RICKLEFS, R. E. 1990. *A economia da natureza*. 3ª ed. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan.
- SICK, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Rio de Janeiro, Nova Fronteira.
- SILVA JR., M. C. & J. M. FELFILI. 1996. A Vegetação da Estação Ecológica de Águas Emendadas. Brasília, Governo do Distrito Federal, SEMATEC, IEMA.

- SKUTCH, A. F. 1945. Incubation and nestling periods of Central American birds. *Auk* 62: 8-37.
- SKUTCH, A. F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91: 430-455.
- SKUTCH, A. F. 1954. Life histories of Central American birds: families Fringillidae, Thraupidae, Icteridae, Parulidae and Coerebidae. *Pacific Coast Avifauna* 31: 1-448.
- SKUTCH, A. F. 1961. Helpers among birds. *Condor* 63: 198-226.
- SLAGSVOLD, T. 1986. Asynchronous versus synchronous hatching in birds: experiments with the Pied Flycatcher. *Journal of Animal Ecology* 55: 1115-1134.
- STENNING, M. J. 1996. Hatching asynchrony, brood reduction and other rapidly reproducing hypotheses. *TREE* 11: 243-246.
- STUTCHBURY, B. J. M. & E. S. MORTON. 2001. *Behavioral Ecology of Tropical Birds*. San Diego, Academic Press.
- WALTERS, J. R. 1990. Red-cockaded Woodpeckers: a primitive cooperative breeder, p. 69-101. *In: P. B. Stacey & W. D. Koenig. (Eds.). Cooperative breeding in birds: long-term studies of ecology and behavior*. Cambridge, Cambridge University Press.
- WILLIS, E. 1961. A study of nesting Ant-tanagers in British Honduras. *Condor* 63: 479-503.
- YOM-TOV, Y.; CHRISTIE, M. I. & G. J. IGLESIAS. 1994. Clutch size in passerines of Southern South America. *Condor* 96: 170-177.
- ZAR, J.L. 1999. *Biostatistical analysis*. 4th ed. Englewood Cliffs: Prentice Hall.

CAPÍTULO II
INFLUÊNCIA DE VARIÁVEIS AMBIENTAIS E TEMPORAIS NO SUCESSO
REPRODUTIVO DE *CYPSNAGRA HIRUNDINACEA*

Resumo

O sucesso reprodutivo é um importante aspecto da história de vida das aves. O objetivo deste estudo foi estimar a probabilidade de sobrevivência do período total de ninhos, do período de incubação e do período de ninhegos e avaliar o efeito de variáveis temporais e ambientais sobre o sucesso reprodutivo de *Cypsnagra hirundinacea*. A coleta de dados foi realizada na Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), DF, durante as estações reprodutivas de 2002 a 2007. Foram encontrados 64 ninhos, sendo que 58 se tornaram ativos. Destes, 32,7% foram bem sucedidos, 56,9% foram predados (predação aparente) e 10,4% foram abandonados. A porcentagem média de predação entre os anos foi de 53,4%, sendo esta a principal causa de perda de ninhos. Utilizando-se do método de Mayfield, encontrou-se uma probabilidade de sobrevivência dos ninhos de *C. hirundinacea* de 26,7%, que foi semelhante ao encontrado para outras espécies de Passeriformes no Cerrado e em outras áreas da região tropical. Através da análise de modelos realizada no programa MARK, constatou-se que os períodos de incubação, ninhego e o período total de ninhos podem ser influenciados de forma distinta pelas variáveis temporais e ambientais. O estudo ofereceu suporte à hipótese de que a sobrevivência diária dos ninhos, durante todos os períodos considerados, é negativamente influenciada pela variação temporal ao longo da estação reprodutiva e pela idade do ninho. Além disso, constatou-se que a variação temporal foi uma importante variável preditora da taxa de sobrevivência diária (TSD) no período total de ninho e no período de ninhego e que a idade foi importante em todos os períodos considerados. O estudo também evidenciou a influência das variáveis ano, altura e distância à estrada mais próxima sobre as TSDs dos ninhos, entretanto estas variáveis não foram importantes para prever as TSDs. O estudo não evidenciou a influência dos ajudantes sobre as

TSDs no período total dos ninhos, no período de incubação e no período de ninhegos, não sendo esta considerada uma importante variável para prever as TSDs.

Palavras-chave: *Cypsnagra hirundinacea*, Thraupidae, sucesso reprodutivo, variáveis temporais e ambientais, Cerrado.

Abstract

Reproductive success is an important aspect of avian life-history. The aim of this study was to estimate survival probability from nests of White-rumped Tanager (*Cypsnagra hirundinacea*), and separately during incubation and nestling period as a function of temporal and environmental variables. The study was conducted at “Estação Ecológica de Águas Emendadas” (ESECAE), DF, during breeding seasons of 2002 to 2007. Sixty-four nests were found, but only 58 of these were active. From these, 32.7% were successful, 56.9% depredated (apparent predation), and 10.4% abandoned. The average predation between years was 53.4% and was the main cause of unsuccessful nests during all years. Mayfield’s survival probability was 26.7%, similar to that one found to other passerine birds in Cerrado and in other tropical areas. Using model selection of daily survival probabilities in program MARK, different effects of temporal and environmental variables were found during all nest periods (incubation, nestling and total). The result supports the hypothesis that daily nest survival, during all periods considered, was negatively influenced by temporal variation within the reproductive season and by nest age. Temporal variation was an important predictive variable of nests and nestling daily survival rate (DSR) and age was important in all periods considered. It is also suggested that the year of study, height and distance from the nearest road influenced DSR, however these variables were not important predictors. There was no evidence that helper presence influenced DSR in all nest periods, so it was not an important variable to predict DSR.

Key-words: White-rumped Tanager (*Cypsnagra hirundinacea*), reproductive success, temporal and environmental variables, Cerrado (Brazilian savanna).

Introdução

O sucesso reprodutivo é um importante aspecto da história de vida das aves. Embora o seu conhecimento contribua para entendimento das interações ecológicas entre as aves e o seu meio, ainda são escassos os estudos que abordam este aspecto na região Neotropical (MARTIN, 1996; ROBINSON *et al.*, 2000). A predação de ninhos tem sido identificada como uma causa importante de perda de ninhos exercendo grande influência nos processos evolutivos de aves (MARTIN, 1993a). Estudos evidenciam as altas taxas de predação nos trópicos (STUTCHBURY & MORTON, 2001) indicando que esta é a principal causa de perda de ninhos na região tropical (ONIKI, 1979; ROBINSON *et al.*, 2000). Entretanto os fatores que influenciam os padrões de predação de ninhos ainda não são bem conhecidos.

A sobrevivência dos ninhos pode ser influenciada por diversos fatores temporais e ambientais. A interação entre esses fatores e o sucesso reprodutivo pode ser fundamental no processo de evolução de estratégias reprodutivas. O sucesso reprodutivo pode sofrer um declínio sazonal ao longo das estações reprodutivas (PERRINS, 1970) e esta variação pode ser causada por diversos fatores, como flutuações nas taxas de predação (STUTCHBURY & MORTON, 2001) e diferenças entre indivíduos no início e no final da estação reprodutiva (VERHULS *et al.*, 1995). Os diferentes anos podem representar uma fonte de variação no sucesso reprodutivo, indicando uma flutuação nas taxas de predação e uma heterogeneidade nas taxas de sobrevivência (ROBINSON *et al.*, 2000). A idade do ninho pode ser uma fonte de variação na probabilidade de sobrevivência pois, segundo SKUTCH (1949), à medida que o ninho se torna mais velho a probabilidade de predação tende a aumentar, devido a um aumento da atividade dos adultos no ninho para alimentar os filhotes.

Altas taxas de predação podem exercer uma forte seleção sobre o local de nidificação (MARTIN & ROPER, 1988). Neste contexto, a altura do ninho pode ser uma importante característica na escolha do local de nidificação (POWELL & STEIDL, 2000) podendo influenciar nas taxas de predação (MARTIN, 1993b). As estradas também podem ter uma grande influência sobre a biologia reprodutiva de animais que vivem em suas adjacências (PESCADOR & SALVADOR, 2007), principalmente as estradas com pouca densidade de trânsito de automóveis, que podem ser utilizadas por predadores de ninhos para forragear em suas proximidades (PESCADOR & SALVADOR, 2007). Diante disso, a distância entre ninhos e as estradas podem ser determinantes no sucesso reprodutivo de aves.

O principal objetivo deste estudo foi entender como variáveis temporais e ambientais afetam o sucesso reprodutivo de *Cypsnagra hirundinacea*. Diante disso, foi feita uma seleção hierárquica de modelos para testar a seguinte hipótese: A probabilidade de sobrevivência dos ninhos de *C. hirundinacea* é igual ao longo da estação reprodutiva e entre os anos e independe da idade e altura do ninho, bem como da distância em relação às estradas e à presença de ajudantes. Também tivemos como objetivo estimar as taxas de sobrevivência diária e o sucesso reprodutivo de ninhos, ovos e ninhegos de *C. hirundinacea* na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal.

Metodologia

Área de estudo

Vide Capítulo 1.

Localização e monitoramento de ninhos

A localização e o monitoramento dos ninhos foram realizados nas estações reprodutivas (entre agosto e dezembro) dos anos de 2002 a 2007 (Vide Capítulo 1). Até o ano de 2005, a localização dos ninhos foi feita de forma aleatória. A partir do ano de 2006, a seguinte metodologia foi adotada: indivíduos que estavam com algum comportamento característico de reprodução, como carregar material para construção do ninho ou alimento no bico, foram seguidos; os ninhos foram procurados dentro das áreas de vida delimitadas e todos os possíveis locais de nidificação foram inspecionados visualmente.

Após a localização, o conteúdo dos ninhos foi registrado (vazio, ovo ou filhote), e o status definido como ativo ou inativo. O monitoramento se deu a cada 3-4 dias. Próximo às datas de postura e eclosão o monitoramento foi feito em intervalos de 1-2 dias, para uma maior precisão na data de registro. Quando não foi possível avaliar com precisão as datas de postura, eclosão ou predação considerou-se que essas mudanças ocorreram no meio do intervalo entre duas checagens.

Ninhos onde pelo menos um ninhego atingiu a idade mínima de 10 dias de vida foram considerados bem sucedidos. Utilizamos a idade mínima de modo a evitar superestimar as taxas de sobrevivência diárias (TSDs), uma vez que quase todos os ninhos cujos ninhegos sobreviveram mais de 10 dias eram considerados bem sucedidos. Ninhos onde todos os ovos ou ninhegos sumiram antes da idade mínima, ou onde foram encontrados vestígios de predação (ninho destruído, ovos quebrados, penas ou ninhegos mortos) foram considerados predados. Predações parciais de ovos e ninhegos não foram consideradas nas análises de TSDs. Ninhos cujos ovos foram encontrados frios, ou ultrapassaram o tempo máximo de incubação (17 dias) foram considerados abandonados. Ninhos abandonados, encontrados em construção ou vazios, sem indícios de atividade dos adultos, não foram considerados nas análises.

Sobrevivência dos ninhos

A Taxa de Sobrevivência Diária (TSD) reflete a probabilidade de um ninho sobreviver a um intervalo de tempo específico (DINSMORE *et al.*, 2002). As TSDs dos ninhos de *Cypsnagra hirundinacea* foram calculadas utilizando-se o programa MARK (WHITE & BURNHAM, 1999). Este programa permite avaliar o suporte relativo de múltiplos modelos descrevendo as relações entre as TSDs e as (co)variáveis de interesse (DINSMORE *et al.*, 2002; ROTELLA *et al.*, 2004; DINSMORE & DINSMORE, 2007). Para que essas análises sejam realizadas corretamente no programa MARK é preciso que cinco premissas sejam atendidas:

- 1 – No momento do encontro os ninhos têm a idade corretamente determinada;
- 2 – O destino dos ninhos é corretamente determinado;
- 3 – O encontro e o monitoramento dos ninhos não causam efeitos sobre a sobrevivência;
- 4 – Os destinos dos ninhos são independentes;
- 5 – Existe homogeneidade das Taxas de Sobrevivência Diária.

A idade dos ninhos foi determinada considerando-se o dia de postura do primeiro ovo como sendo a data de início do ninho. Dentre os 52 ninhos considerados na análise, pôde-se determinar a idade exata de 20 ninhos que foram encontrados antes ou no dia da postura do primeiro ovo. Os 32 ninhos restantes foram encontrados após a data de postura do primeiro ovo, não sendo possível determinar a idade exata destes ninhos. Para estes ninhos foi utilizada a metodologia descrita a seguir.

Para ninhos encontrados após o dia da primeira postura e onde pelo menos um ovo eclodiu, estimou-se o dia de início do ninho considerando-se que a incubação teve uma duração média de 16 dias. Para ninhos encontrados somente com ninhegos, utilizaram-se dados morfométricos dos filhotes para a estimativa correta da idade dos mesmos e considerou-se o período médio de incubação para a estimativa da data de início do ninho. Para ninhos que foram

encontrados com ovos e predados ainda na fase de incubação, estimou-se o dia de início considerando-se que o dia médio do intervalo de monitoramento foi igual ao dia médio do período de incubação. Neste último caso, optou-se por manter estes ninhos na análise por que a sua retirada poderia subestimar os valores das TSDs uma vez que todos esses ninhos foram predados.

Acredita-se que a segunda e a terceira premissa foram atendidas, uma vez que todos os ninhos foram acompanhados até que se tornassem inativos utilizando-se a metodologia já descrita acima. Além disso, teve-se cuidado na marcação e durante as visitas aos ninhos, para que se causasse o menor impacto possível. Evitou-se desta forma, despertar a atenção dos possíveis predadores. A quarta premissa é violada somente em casos onde os ninhos se encontram agregados (DINSMORE & DINSMORE, 2007). Porém, MOYNAHAN *et al.* (2007), sugere que múltiplas tentativas reprodutivas pela mesma fêmea na mesma estação reprodutiva ou em múltiplos anos violam a premissa de independência. No entanto, o programa MARK não permite avaliar os efeitos randômicos relacionados aos indivíduos, o que tornaria impossível modelar uma possível heterogeneidade individual (MOYNAHAN *et al.*, 2007). Acredita-se que a quinta premissa foi atendida, já que todos os ninhos utilizados na análise foram encontrados na mesma localidade, podendo-se assumir que as estimativas das taxas de sobrevivência diárias estão sob influência das mesmas variáveis e que se aplicam a todos os ninhos igualmente.

Para a construção dos modelos foram delineadas algumas hipóteses que refletem o efeito de algumas fontes de variação nas TSDs de *C. hirundinacea*. Cada modelo mostrou que as TSDs são uma função de alguma combinação hipotética de fontes de variação bióticas e abióticas. As variáveis incorporadas aos modelos foram as seguintes:

Padrões de variação temporal: A variação temporal pode ser uma causa na variabilidade da sobrevivência ao longo da estação reprodutiva. Existem evidências de uma forte tendência das

taxas de sobrevivência no início da estação reprodutiva serem maiores do que no final (PERRINS, 1970). Diante disso, acreditamos que a variação temporal exerça um efeito negativo sobre as TSDs.

Ano: Cada ano pode apresentar diferentes padrões ambientais (DINSMORE, 2002), por exemplo, diferenças nos padrões pluviométricos, variações na disponibilidade de recursos e flutuações no número de predadores. Diante disso, esperamos encontrar uma variação anual nas TSDs na modelagem dos efeitos do ano. Como foram encontrados poucos ninhos nos anos de 2002, 2003 e 2004, estes foram agrupados e considerados como um único ano. Os outros anos foram considerados independentemente.

Idade do ninho: De acordo com a hipótese de SKUTCH (1949) a probabilidade de sobrevivência deve diminuir à medida que o ninho fica mais velho, porque há um aumento da atividade dos adultos no ninho, atraindo a atenção de predadores. Diante disso, esperamos que haja um declínio nas TSDs à medida que a idade do ninho aumenta.

Altura: Ninhos mais altos podem estar menos acessíveis aos predadores (WILSON & COOPER, 1998), especialmente os terrestres. Por isso, esperamos que ninhos mais altos terão maior probabilidade de sobrevivência do que ninhos mais baixos.

Distância do ninho até a estrada mais próxima: A atividade dos predadores pode ser maior em áreas próximas a descontinuidades no hábitat (GATES & GYSEL, 1978; MARINI *et al.*, 1995). Esperamos, portanto, que ninhos mais distantes das estradas tenham maiores TSDs do que ninhos mais próximos. Para o teste desta hipótese consideramos a distância (m) de cada ninho até a estrada mais próxima, dentro da ESECAE. Essas estradas são de terra, possuindo uma largura média de aproximadamente 5 m, por onde trafegam poucos carros, motos e bicicletas de pesquisadores e funcionários da ESECAE. Para a determinação da distância, os ninhos foram

georreferenciados com o auxílio de um GPS (Garmin e-trex, precisão 7 m) e tiveram a distância até a estrada mais próxima estimada por meio do software Google Earth.

Ajudantes no ninho: Os ajudantes, que são adultos não reprodutivos, podem aumentar as taxas de entrega de alimentos aos ninhegos e defender os ninhos de seu bando contra predadores (BROWN, 1987; STUTCHBURY & MORTON, 2001). Diante disso, acreditamos que as TSDs tendem a aumentar com a presença dos ajudantes no ninho. Para o teste desta hipótese foram considerados 21 ninhos sem ajudante, 16 ninhos com um ajudante e 14 ninhos com mais de um ajudante.

É necessário que antes da análise, sejam padronizados os dias de início e término da estação reprodutiva, sendo o dia de encontro do primeiro ninho e o dia em que o último ninho se tornou inativo, respectivamente (ROTELLA, 2007). Desta forma, padronizou-se que a estação reprodutiva começou no dia 28 de agosto e terminou no dia 10 de dezembro, totalizando 105 dias. A função de ligação seno foi utilizada para o cálculo de modelos sem variação temporal e a função de ligação logística no cálculo dos modelos que incluem variação temporal. Essas funções de ligação permitem que os valores dos parâmetros fiquem em um intervalo entre zero e um (WHITE & BURNHAM, 1999; ROTELLA *et al.*, 2004). Foi feita uma seleção hierárquica de modelos baseada no Critério de Informação de Akaike (AIC) corrigido para amostras de tamanho pequeno (AICc, BURNHAM & ANDERSON, 2002). Modelos com mais suporte obtiveram um menor valor de AICc. Foram selecionados para possíveis explicações na variação das TSDs modelos com $\Delta AICc$ menor ou igual a 2 (BURNHAM & ANDERSON, 2002). A importância relativa das variáveis foi calculada somando-se o Peso de Akaike de todos os modelos que incluem a variável de interesse (JOHNSON & OMLAND, 2004; FIELDS *et al.*, 2006).

A seleção hierárquica de modelos para o período total de ninhos, para o período de incubação e de ninhegos foi feita em duas etapas (FIELDS *et al.*, 2006). O objetivo da primeira

etapa foi avaliar o padrão de variação temporal que melhor explica a sobrevivência ao longo da estação reprodutiva. Nesta etapa foi gerado um modelo nulo que não inclui variação temporal nas TSDs, e modelos com variação temporal linear e quadrática. Foram combinadas a estes modelos as variáveis temporais idade e ano. Na segunda etapa da análise, foi avaliada a influência de variáveis ambientais e bióticas sobre a sobrevivência dos ninhos, ovos e ninhegos. Para isso, o modelo que recebeu maior suporte na primeira etapa da análise foi combinado às variáveis altura, distância e ajudante. Foram desenvolvidos modelos com todas as possíveis interações entre as variáveis. Os modelos com maior suporte ($\Delta AICc \leq 2$) foram considerados significativos para explicarem a variação nas TSDs de ninhos, ovos e ninhegos de *C. hirundinacea*. A equação logística do melhor modelo foi utilizada para avaliar o efeito de cada uma das variáveis sobre a taxa de sobrevivência diária e para o cálculo da probabilidade de sobrevivência ao longo da estação reprodutiva. As TSDs foram utilizadas para o cálculo da probabilidade de sobrevivência do período total de duração dos ninhos (ovos + ninhegos), do período de incubação e do período de ninhegos. Essa estimativa foi obtida elevando-se as TSDs ao número de dias necessários para completar cada período.

A probabilidade de sobrevivência dos ninhos também foi calculada utilizando-se o protocolo de MAYFIELD (1961, 1975), considerando-se as modificações sugeridas por HENSLER & NICHOLS (1981). Estes resultados foram utilizados para a comparação com outros estudos que utilizaram o método de MAYFIELD (1961, 1975) para estimativa da sobrevivência de ninhos. Para esta análise foi considerado o período médio de incubação (16 dias) e o período médio de ninhegos (12 dias). As TSDs foram calculadas de acordo com a fórmula: $1 - (\text{número de ninhos perdidos} / \text{número de dias-ninho (ovos ou filhotes)})$, sendo um dia-ninho correspondente a um ninho ativo durante um dia. A probabilidade de sobrevivência dos ninhos foi calculada para os períodos de incubação e de ninhegos elevando-se as TSDs ao número médio de dias de cada

período. Para o período total do ninho, multiplicou-se as probabilidades de sobrevivência dos ninhos no período de incubação e de ninhegos (Sucesso de Mayfield).

O teste-*t* (ZAR, 1999) foi utilizado para avaliar as diferenças entre as taxas de predação no período de incubação e no período de ninhegos. Os valores apresentados representam a média \pm erro padrão. As análises estatísticas foram realizadas com auxílio do programa R (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2006).

Resultados

Causas de perdas de ninhos

Durante os seis anos em que o estudo foi desenvolvido, foram encontrados 64 ninhos, sendo que 58 se tornaram ativos. Destes, 32,7% foram bem sucedidos, 56,9% foram predados (predação aparente) e 10,4% foram abandonados. A predação foi a maior causa de perda de ninhadas, com taxas variando entre 65,2% e 33,3% entre os anos, tendo uma média de 53,4% (Tabela 1). As taxas de predação foram maiores em ninhos no período de incubação ($56 \pm 8,5\%$), variando entre 40% e 80%. Para ninhos no período de ninhegos a taxa de predação teve uma média de $43,7 \pm 8,5\%$, variando entre 20 e 60%. Essa diferença nas taxas de predação entre o período de incubação e ninhegos não foi significativa ($t = 1,01$, g.l. = 6, $p = 0,35$).

O abandono também foi uma das causas de perda de ninhadas. Dentre as causas de abandono estão a interferência do observador ($n = 3$), a inviabilidade dos ovos ($n = 1$) e causas desconhecidas ($n = 2$). No caso onde houve inviabilidade dos ovos a fêmea ficou incubando por mais de 18 dias e depois abandonou o ninho. Embora tenham sido encontrados ninhos cujos filhotes estavam parasitados por larvas de *Philornis* sp. ($n = 15$), não foi registrada nenhuma perda de filhotes devido ao parasitismo.

Tabela 1. Número, destino e causas de perda aparente dos ninhos de *Cypsnagra hirundinacea* encontrados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF, durante as estações reprodutivas de 2002 a 2007.

Ano	Número de ninhos (%)		
	Sucesso	Predado	Abandonado
2002-2003-2004	4 (66,7)	2 (33,3)	0 (0,0)
2005	3 (37,5)	5 (62,5)	0 (0,0)
2006	4 (17,4)	15 (65,2)	4 (17,4)
2007	8 (38,1)	11 (52,4)	2 (9,5)
% Média \pm EP	39,9 \pm 10,1	53,4 \pm 7,2	6,7 \pm 4,2

Sobrevivência dos ninhos

De acordo com o protocolo de Mayfield, a probabilidade de sobrevivência dos ninhos estimada (Sucesso de Mayfield) foi de 26,7%, considerando-se todos os anos de estudo (Tabela 2). Pôde-se constatar também, que esta probabilidade foi maior no ano de 2007 quando comparada ao ano de 2006 (Tabela 2). Para a análise de sobrevivência dos ninhos realizada no programa MARK foram considerados 52 ninhos para o período total dos ninhos, 44 para o período de incubação e 34 para o período de ninhegos. Na análise do período total dos ninhos, foram considerados 12 modelos na primeira etapa da análise e oito modelos na segunda etapa. Na primeira etapa o modelo que recebeu maior suporte indicou que as TSDs dos ninhos variam em função da idade e de um padrão temporal linear (Tabela 3). A idade exerceu um efeito negativo sobre as TSDs e sua importância relativa foi a maior dentre todas as variáveis (Tabela 4). Todos

os melhores modelos ($\Delta AICc \leq 2$) incluíram algum tipo de variação temporal. O padrão temporal linear teve uma importância relativa maior do que o padrão quadrático, indicando um efeito mais forte sobre a sobrevivência (Tabela 4). O ano também apareceu entre os melhores modelos, mas sua importância relativa foi baixa e os intervalos de confiança dos coeficientes de todos os anos incluíram o zero, indicando uma influência fraca sobre as TSDs.

Tabela 2. Parâmetros de sobrevivência de ninhos de *Cypsnagra hirundinacea* na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF, durante as estações reprodutivas de 2002 a 2007.

Ano	Período do ninho	Taxa de Sobrevivência Diária	Probabilidade de Sobrevivência no Período (%)	Sucesso de Mayfield (%)
2002-2007	Incubação	0,965	57,4	26,7
	Ninhegos	0,937	46,5	
2006	Incubação	0,963	55,2	12,6
	Ninhegos	0,883	22,8	
2007	Incubação	0,966	58,3	34,6
	Ninhegos	0,957	59,3	

Na segunda etapa da análise, as variáveis altura, distância e ajudantes foram combinadas ao melhor modelo da primeira etapa. O melhor modelo incluiu a variável idade e recebeu um forte suporte, sendo 1,43 AICc unidades melhor que o segundo melhor modelo (Tabela 3). Este modelo indicou que as TSDs dos ninhos de *C. hirundinacea* diminuíram ao longo da estação reprodutiva e à medida que os ninhos se tornaram mais velhos (Figura 1). Os outros dois melhores modelos indicaram que as TSDs dos ninhos variam em função da distância e da altura. Entretanto, ambas as variáveis exerceram um efeito positivo, porém fraco sobre as TSDs dos ninhos (Tabela 4).

Tabela 3. Resultado das duas etapas da seleção de modelos do período total de ninhos que explicam a variação das taxas de sobrevivência diária dos ninhos de *Cypsnagra hirundinacea*, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF, durante as estações reprodutivas de 2002 a 2007.

Modelo	K	AICc	Δ AICc	w
Modelos 1ª etapa				
S(linear + idade)	3	192,48	0,00	0,30
S(idade)	2	193,74	1,26	0,16
S(linear + idade + ano)	6	193,79	1,30	0,16
S(quadrático + idade)	4	194,05	1,56	0,14
S(quadrático + idade + ano)	7	195,34	2,86	0,07
S(idade + ano)	5	195,72	3,24	0,06
S(linear)	2	196,48	3,99	0,04
S(quadrático)	3	197,52	5,04	0,02
S(linear + ano)	5	198,32	5,84	0,02
S(.)	1	199,41	6,92	0,01
S(quadrático + ano)	6	199,52	7,04	0,01
S(ano)	4	201,88	9,40	0,00
Modelos 2ª etapa				
S(linear + idade)	3	192,48	0,00	0,40
S(linear + idade + distância)	4	193,92	1,43	0,20
S(linear + idade + altura)	4	194,00	1,52	0,19
S(linear + idade + distância + altura)	5	195,66	3,18	0,08
S(linear + idade + ajud)	5	196,04	3,56	0,07
S(linear + idade + altura + ajud)	6	197,64	5,16	0,03
S(linear + idade + distância + ajud)	6	197,83	5,35	0,03
S(linear + idade + distância + altura + ajud)	7	199,54	7,06	0,01

Nota: K é o número de parâmetros utilizados no modelo; w é o peso do modelo. As variáveis apresentadas nos modelos são idade, linear (padrão temporal linear), quadrático (padrão temporal quadrático), ano, distância, altura e ajud (ajudantes). S(.) representa o modelo nulo.

Tabela 4. Importância relativa e estimativas de β dos melhores modelos na análise de sobrevivência dos ninhos de *Cypsnagra hirundinacea* na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF durante as estações reprodutivas de 2002 a 2007.

Parâmetros	Importância relativa da			
	variável	β	EP	95% IC
1ª etapa				
Idade	0,89	- 0,07	0,03	- 0,13 < β < - 0,01
Linear	0,52	- 0,01	0,01	- 0,03 < β < 0,001
Ano 1		- 1,22	0,88	- 2,95 < β < 0,51
Ano 2	0,32	- 1,25	0,77	- 2,77 < β < 0,27
Ano 3		- 0,58	0,79	- 2,13 < β < 0,96
Quadrático	0,25	- 0,0002	0,0003	- 0,0008 < β < 0,0004
2ª etapa				
Distância	0,32	0,001	0,001	- 0,001 < β < 0,003
Altura	0,31	0,06	0,09	- 0,11 < β < 0,24

Notas: Consideraram-se as estimativas de β e os intervalos de confiança do melhor modelo que incluiu a variável de interesse. O ano 1 representa o ano de 2005, o ano 2 é o ano de 2006 e ano 3 é o ano de 2007.

A probabilidade de sobrevivência para ninhos no começo da estação reprodutiva foi de 49% (IC = 20% -79%). Para ninhos que iniciaram no meio da estação reprodutiva foi de 32% (IC = 7% - 69%). Para ninhos do final da estação reprodutiva a probabilidade de sobrevivência foi de 21% (IC = 3% - 61%) (Figura 2). Apesar da diferença entre a probabilidade de sobrevivência ao longo da estação reprodutiva pode-se observar uma grande sobreposição entre os intervalos de confiança.

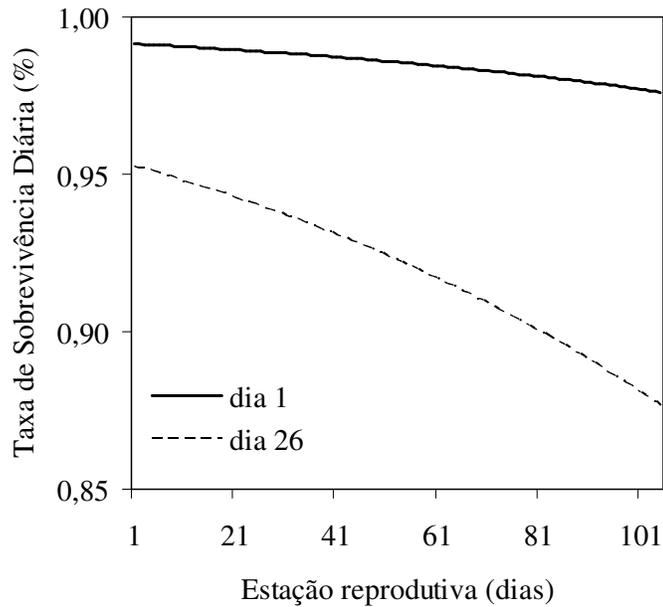


Figura 1. Efeito da idade (1 e 26 dias) na taxa de sobrevivência diária dos ninhos de *Cypsnagra hirundinacea*, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF ao longo das estações reprodutivas de 2002 a 2007.

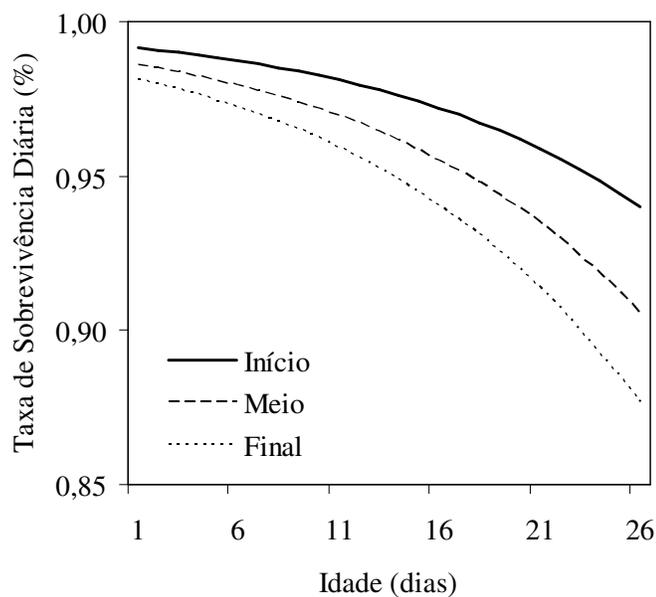


Figura 2. Probabilidade de sobrevivência esperada para ninhos de *Cypsnagra hirundinacea* no início (entre os dias 1 - 26), no meio (entre os dias 50 - 75) e no final (entre os dias 80 -105) da estação reprodutiva, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF entre 2002 e 2007.

Para a análise de sobrevivência do período de incubação de *C. hirundinacea*, os resultados da primeira etapa da análise indicaram que as TSDs variaram em função da idade e de um padrão temporal linear (Tabela 5). O melhor modelo incluiu apenas a idade, recebendo um forte suporte desta variável. Além disso, sua importância relativa foi a mais alta dentre todas as variáveis (Tabela 6). Já o padrão temporal linear mostrou um efeito fraco sobre as TSDs, uma vez que o valor da sua estimativa de β foi muito próximo de zero e o intervalo de confiança incluiu o zero (Tabela 6). Desta forma, esta variável não se mostrou adequada para a análise das TSDs do período de incubação.

Na segunda etapa da análise do período de incubação os resultados sugerem que a sobrevivência diminui à medida que os ninhos se tornam mais velhos (Figura 3). Essa evidência recebeu um forte suporte, uma vez que a idade apareceu no primeiro modelo, tendo uma importância relativa alta (Tabelas 5 e 6). Os outros dois melhores modelos indicaram que as TSDs devem variar em função da distância e da altura, mas as evidências para esta relação foram fracas. Os ajudantes não mostraram nenhuma influência sobre as TSDs, uma vez que não apareceram nos melhores modelos. Além disso, todos os modelos que incluíram ajudantes tiveram um baixo suporte (Tabela 5).

Ninhos mais altos e mais distantes das estradas têm maior probabilidade de sobrevivência do que ninhos mais baixos e mais próximos. No entanto, os efeitos dessas variáveis sobre as TSDs foram fracos, já que os intervalos de confiança de suas estimativas incluem o zero (Tabela 6). A probabilidade de sobrevivência do período de incubação foi de 43%, com TSDs variando entre 0,992 e 0,858, para toda estação reprodutiva.

Tabela 5. Resultado das duas etapas da seleção de modelos do período de incubação que explicam a variação das taxas de sobrevivência diária dos ninhos de *Cypsnagra hirundinacea*, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF durante as estações reprodutivas de 2002 a 2007.

Modelo	K	AICc	Δ AICc	w
Modelos 1ª etapa				
S(idade)	2	103,33	0,00	0,58
S(linear + idade)	3	105,28	1,96	0,22
S(quadrático + idade)	4	107,21	3,88	0,08
S(idade + ano)	5	108,78	5,45	0,04
S(.)	1	109,29	5,97	0,03
S(linear + idade + ano)	6	110,60	7,28	0,02
S(linear)	2	110,71	7,39	0,01
S(quadrático + idade + ano)	7	112,35	9,02	0,01
S(quadrático)	3	112,73	9,41	0,01
S(ano)	4	114,27	10,95	0,00
S(linear + ano)	5	115,26	11,94	0,00
S(quadrático + ano)	6	117,18	13,85	0,00
Modelos 2ª etapa				
S(idade)	2	103,33	0,00	0,35
S(idade + distância)	3	104,30	0,97	0,22
S(idade + altura)	3	104,40	1,07	0,21
S(idade + distância + altura)	4	105,79	2,47	0,10
S(idade + ajud)	4	107,34	4,01	0,05
S(idade + distância + ajud)	5	108,29	4,97	0,03
S(idade + altura + ajud)	5	108,32	5,00	0,03
S(idade + distância + altura + ajud)	6	109,72	6,40	0,01

Nota: K é o número de parâmetros utilizados no modelo; w é o peso do modelo. As variáveis apresentadas nos modelos são idade, linear (padrão temporal linear), quadrático (padrão temporal quadrático), ano, distância, altura e ajud (ajudantes). S(.) representa o modelo nulo.

Tabela 6. Importância relativa e estimativas de β dos melhores modelos na análise de sobrevivência do período de incubação de *Cypsnagra hirundinacea* na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF durante as estações reprodutivas de 2002 a 2007.

Parâmetros	Importância			
	relativa da variável	β	EP	95% IC
1ª etapa				
Idade	0,95	- 0,2	0,07	- 0,34 < β < - 0,05
Linear	0,25	- 0,003	0,01	- 0,02 < β < 0,02
2ª etapa				
Distância	0,36	0,001	0,001	- 0,001 < β < 0,004
Altura	0,35	0,12	0,13	-0,14 < β < 0,38

Notas: Consideraram-se as estimativas de β e os intervalos de confiança do melhor modelo que incluiu a variável de interesse.

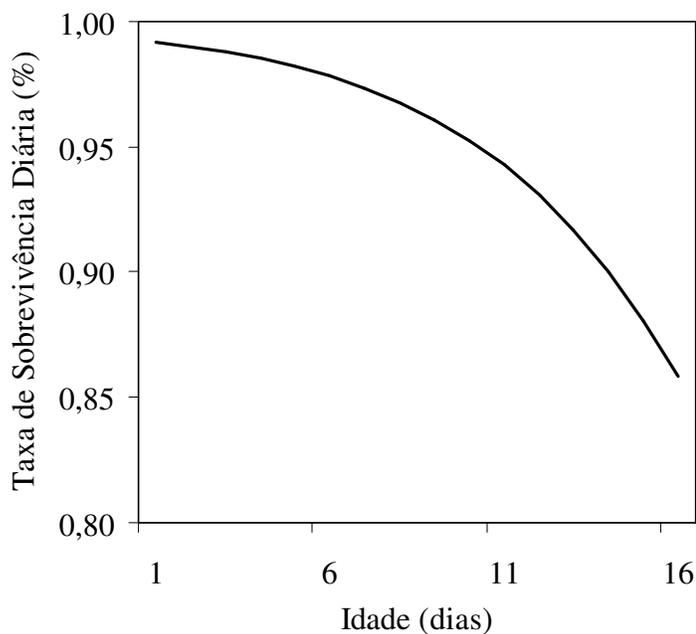


Figura 3. Probabilidade de sobrevivência de ninhos esperada para o período de incubação (16 dias) de *Cypsnagra hirundinacea*, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF entre 2002 e 2007.

Na análise de sobrevivência do período de ninhegos o modelo que recebeu maior suporte na primeira etapa, incluiu a idade e a variação temporal linear. A evidência para o efeito da idade foi forte, sendo a sua importância relativa alta quando comparada a outras variáveis (Tabela 8). A variação temporal apareceu em todos os melhores modelos. No entanto, o padrão linear ofereceu mais suporte aos modelos do que o padrão quadrático (Tabela 7). O ano também foi incluído entre os melhores modelos, mas com uma evidência fraca de seu efeito sobre a sobrevivência (Tabela 8).

Na segunda etapa da análise de sobrevivência do período de ninhegos, o melhor modelo indicou que a sobrevivência diminuiu linearmente ao longo da estação reprodutiva, sendo que o efeito temporal teve uma evidência fraca (Figura 4). A idade também exerceu um efeito negativo sobre sobrevivência, mas a sua influência, ao contrário do padrão linear, deu maior suporte ao modelo (Tabela 8). Os outros dois melhores modelos indicaram influência da distância e da altura sobre as TSDs, mas as evidências para esta relação foram fracas. As duas variáveis tiveram efeito negativo sobre a sobrevivência dos ninhegos (Tabela 8), indicando que ninhos mais baixos e mais próximos das estradas apresentaram maior probabilidade de serem bem sucedidos. Os modelos que incluíram ajudantes receberam um baixo suporte, não sendo observado um efeito significativo desta variável sobre a sobrevivência dos ninhegos (Tabela 7).

Tabela 7. Resultado das duas etapas da seleção de modelos do período de ninhegos que explicam a variação das taxas de sobrevivência diária dos ninhegos de *Cypsnagra hirundinacea*, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF durante as estações reprodutivas de 2002 a 2007.

Modelo	K	AICc	Δ AICc	w
Modelos 1ª etapa				
S(linear + idade)	3	87,68	0,00	0,17
S(linear)	2	87,79	0,11	0,16
S(linear + ano)	5	88,54	0,86	0,11
S(quadrático)	3	89,02	1,34	0,09
S(quadrático + idade)	4	89,09	1,42	0,09
S(linear + idade + ano)	6	89,33	1,66	0,08
S(idade)	2	89,40	1,72	0,07
S(quadrático + ano)	6	89,43	1,75	0,07
S(.)	1	90,28	2,60	0,05
S(quadrático + idade + ano)	7	90,48	2,80	0,04
S(lidade + ano)	5	90,93	3,26	0,03
S(ano)	4	91,26	3,58	0,03
Modelos 2ª etapa				
S(linear + idade)	3	87,68	0,00	0,42
S(linear + idade + altura)	4	89,48	1,80	0,17
S(linear + idade + distância)	4	89,57	1,89	0,16
S(linear + idade + ajud)	5	91,11	3,43	0,08
S(linear + idade + distância + altura)	5	91,48	3,81	0,06
S(linear + idade + distancia + ajud)	6	91,81	4,14	0,05
S(linear + idade + altura + ajud)	6	92,79	5,11	0,03
S(linear + idade + distância + altura + ajud)	7	93,65	5,98	0,02

Nota: K é o número de parâmetros utilizados no modelo; w é o peso do modelo. As variáveis apresentadas nos modelos são idade, linear (padrão temporal linear), quadrático (padrão temporal quadrático), ano, distância, altura e ajud (ajudantes). S(.) representa o modelo nulo.

Tabela 8. Importância relativa e estimativas de β dos melhores modelos na análise de sobrevivência dos ninhegos de *Cypsnagra hirundinacea* na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF durante as estações reprodutivas de 2002 a 2007.

Parâmetros	Importância relativa da			
	variável	β	EP	95% IC
1ª etapa				
Linear	0,58	- 0,01	0,01	- 0,030 < β < 0,001
Idade	0,48	- 0,07	0,03	- 0,131 < β < - 0,013
Ano 2		- 0,88	1,5	- 3,82 < β < 2,07
Ano 3	0,32	- 1,64	1,1	- 3,77 < β < 0,49
Ano 4		- 0,39	1,12	- 2,59 < β < 1,81
Quadrático	0,25	- 0,0002	0,0003	- 0,0008 < β < 0,0004
2ª etapa				
Distância	0,29	- 0,001	0,001	- 0,003 < β < 0,002
Altura	0,28	- 0,06	0,12	- 0,30 < β < 0,17

Notas: Consideraram-se as estimativas de β e os intervalos de confiança do melhor modelo que incluiu a variável de interesse; O ano 2 representa o ano de 2005; ano 3 é o ano de 2006 e ano 4 é o ano de 2007.

A probabilidade de sobrevivência no período de ninhegos no início da estação reprodutiva foi de 82% (IC = 74,5% - 89,5%). No meio da estação reprodutiva a probabilidade de sobrevivência foi de 60% (IC = 46% - 74,5%). No final da estação reprodutiva a probabilidade de sobrevivência foi de 40% (IC = 25,7% - 59%) (Figura 5). Apesar da diferença entre a probabilidade de sobrevivência ao longo da estação reprodutiva pode-se observar uma sobreposição entre os intervalos de confiança.

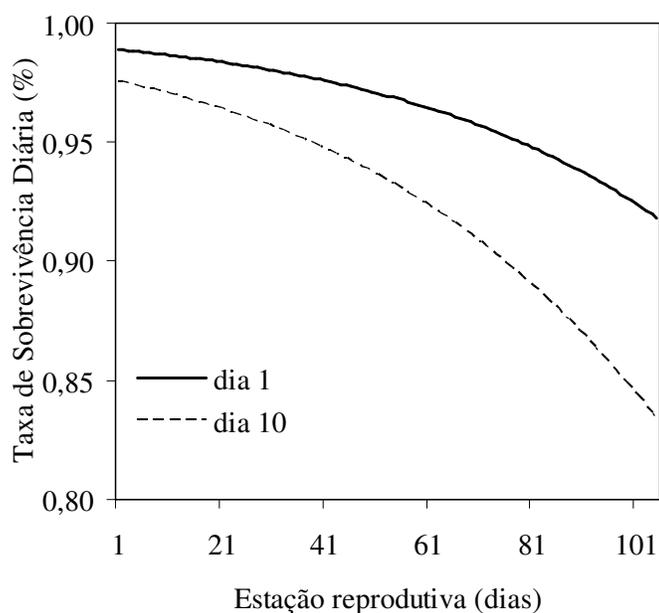


Figura 4. Efeito da idade (1 e 10 dias) na taxa de sobrevivência diária dos ninhos de *Cypsnagra hirundinacea* no período de ninhegos, ao longo da estação reprodutiva, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF ao longo das estações reprodutivas de 2002 a 2007.

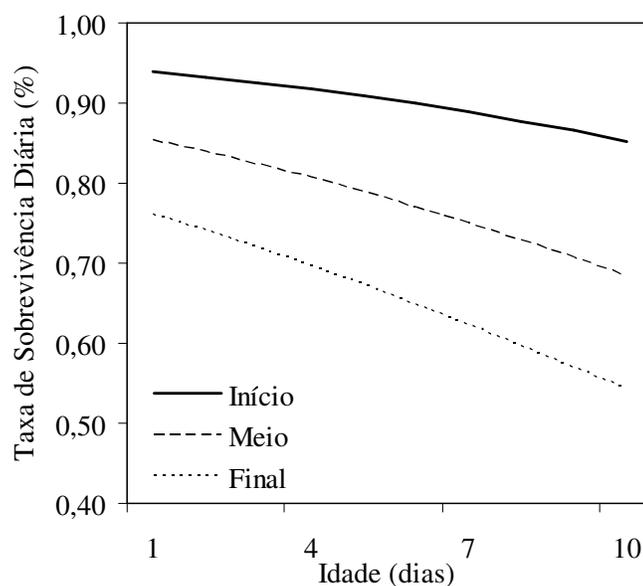


Figura 5. Probabilidade de sobrevivência esperada para ninhos de *Cypsnagra hirundinacea* no período de ninhegos, no início (entre os dias 1-10), no meio (entre os dias 51-60) e no final (entre os dias 96-105) da estação reprodutiva, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF entre 2002 e 2007.

Discussão

Causas da perda de ninhos

De acordo com os resultados encontrados, a principal causa de perda de ninhos de *C. hirundinacea* foi a predação, que também vem sendo relatada como a principal causa de perda de ninhos na região tropical (ONIKI, 1979; AGUILAR *et al.*, 2000; DUCA & MARINI, 2005; PINHO *et al.*, 2006). Outros estudos realizados na ESECAE também evidenciaram que a predação foi a principal causa de perda de ninhos (FRANÇA, 2005; LOPES & MARINI, 2005; DUCA, 2007; MEDEIROS & MARINI, 2007). Além disso, pôde-se constatar que as taxas de predação no período de incubação foram maiores do que as taxas de predação no período de ninhegos, mas essa diferença não foi significativa. DUCA (2007) também não encontrou diferenças significativas para *Neothraupis fasciata* (Thraupidae), porém as taxas de predação no período de incubação (43,2%) foram menores do que as taxas de predação no período de ninhegos (56,8%). As diferenças entre as taxas de predação dos períodos de incubação e de ninhegos também não foram significativas para *Elaenia chiriquensis* (MEDEIROS, 2004) na ESECAE.

Acreditamos que as principais predadoras de ninhos de *C. hirundinacea* na área de estudos são as aves. Um estudo feito na ESECAE com ovos de plasticina em ninhos artificiais constatou que a maioria das marcas deixadas nos ovos foi feita por aves (FRANÇA, 2005). Além disso, outro estudo, também na ESECAE, relatou predações em ninhos de Passeriformes realizadas por outros Passeriformes como: *N. fasciata*, *E. chiriquensis*, *C. hirundinacea* e *Cyanocorax cristatellus*, evidenciando este último como um dos principais predadores de ninhos (FRANÇA *et al.*, em preparação). Outros possíveis predadores de ninhos como *Caracara plancus*, *Milvago chimachima*, *Falco femoralis*, *Buteogallus meridionalis* e *Elanus leucurus* também foram avistados na área de estudos.

Sobrevivência dos ninhos

A probabilidade de sobrevivência dos ninhos de *C. hirundinacea* encontrada por meio do protocolo de Mayfield (26,7%) foi semelhante ao encontrado para *N. fasciata* (22,2%) (DUCA, 2007), na ESECAE. Entretanto, esta estimativa foi menor do que a encontrada para *N. fasciata* em outra área do Distrito Federal (38,4%) (ALVES & CAVALCANTI, 1990). Comparada com espécies de Tyrannidae da mesma área de estudos a probabilidade de sobrevivência de ninhos de *C. hirundinacea* foi maior do que a encontrada para *Suiriri affinis* (19%) e *Suiriri islerorum* (14%) (LOPES & MARINI, 2005) e para *E. chiriquensis* (21%) (MEDEIROS, 2004). Um estudo feito com a comunidade de aves da ESECAE encontrou uma probabilidade de sobrevivência de ninhos de 29,4% (BORGES, 2008). Para *Sporophila caerulescens* (Emberizidae), em um estudo no Cerrado, foi encontrada uma probabilidade de sobrevivência de ninhos maior (36%) (FRANCISCO, 2006). Para *Sicalis citrina*, também no Cerrado, foi encontrada uma probabilidade de sobrevivência de ninhos de 21% (GRESSLER, 2008).

Outros estudos realizados na região tropical encontraram valores semelhantes ao encontrado para *C. hirundinacea*. Em um estudo realizado no Pantanal com *Cercomacra melanaria* (Thamnophilidae), foi encontrada uma probabilidade de sobrevivência de 26% (PINHO *et al.*, 2006). O valor encontrado para *C. hirundinacea* também foi semelhante ao encontrado para espécies que constroem ninhos abertos em florestas da região Central do Panamá (24%) (ROBINSON *et al.*, 2000). Um estudo realizado na região subtropical encontrou valores que variaram de 6,8% a 30,5% para ninhos abertos, sendo que somente uma espécie, *Satrapa icterophrys*, teve maior probabilidade de sobrevivência de ninhos (30,5%) do que o encontrado neste estudo (MASON, 1985).

As hipóteses

Variação temporal

O padrão temporal linear foi uma variável importante para prever as taxas de sobrevivência do período total de ninhos e do período de ninhegos de *C. hirundinacea*. Para o período de incubação essa variável não foi tão importante, mostrando uma relação fraca com as TSDs. Os resultados estão de acordo com o esperado e mostraram que a probabilidade de sobrevivência tende a diminuir ao longo da estação reprodutiva.

Acreditamos que a principal causa de declínio da probabilidade de sobrevivência dos ninhos tenha sido o aumento da predação ao longo da estação reprodutiva. Um aumento na quantidade de predadores, que se desenvolvem e se dispersam ao longo da estação reprodutiva, pode ser uma possível causa no declínio do sucesso reprodutivo (MEZQUIDA & MARONE, 2001). Além disso, a combinação entre uma vulnerabilidade específica a predadores de ninhos e uma composição particular de aves se reproduzindo no início e no final da estação também poderiam explicar a baixa sobrevivência de ninhos no final da estação reprodutiva (MEZQUIDA & MARONE, 2001).

Durante o estudo, observou-se que a quantidade de possíveis predadores de ninhos avistados foi aumentando ao longo da estação reprodutiva. Alguns eventos de reprodução de aves predadoras de ninhos, como *C. cristatellus* e *F. femoralis* foram monitorados, podendo-se observar que os jovens que se desenvolveram, permaneceram na área até o final da estação reprodutiva.

A variação na disponibilidade de alimentos tem sido atribuída como uma importante causa do declínio no sucesso reprodutivo ao longo da estação reprodutiva (PERRINS, 1970; MARTIN, 1987; HOCHACHKA, 1990). Porém, muitos pássaros da região tropical podem iniciar a reprodução quando os recursos alimentares não são muito abundantes, evitando os picos de

predação de ninhos (STUTCHBURY & MORTON, 2001). O declínio no sucesso reprodutivo de aves ao longo da estação reprodutiva pode ter outras causas como: diferenças na qualidade dos pais no início e no final da estação reprodutiva (HOCHACHKA, 1990; NILSSON, 1994) e diminuição da defesa do ninho no final da estação reprodutiva devido a diminuição de indivíduos da mesma espécie nos territórios adjacentes (MERMOZ & REBORDA, 1998). Variações sazonais no sucesso reprodutivo de aves também foram relatadas em outros estudos realizados na Região Neotropical (MERMOZ & REBORDA, 1998; MEZQUIDA & MARONE, 2001; DUCA & MARINI, 2005). Outros estudos desenvolvidos no Cerrado indicaram diferentes resultados. Para *S. citrina*, houve um aumento da probabilidade de sobrevivência ao longo da estação reprodutiva (GRESSLER, 2008). Para *E. chiriquensis* (MEDEIROS, 2004; SOUSA, 2008) e para uma comunidade de aves de uma área fragmentada (BORGES, 2008) não houve variação na probabilidade de sobrevivência dos ninhos ao longo da estação reprodutiva.

Ano

A variação anual teve uma fraca evidência sobre as TSDs no período total dos ninhos e no período de ninhegos. Os resultados para estes períodos mostraram que o ano de 2006 apresentou uma maior diminuição nas TSDs em relação aos outros anos, o que está de acordo com os resultados encontrados através do protocolo de Mayfield. Neste ano, houve um grande acúmulo mensal de chuvas no mês de outubro (> 500 mm), o que não foi comum nos outros anos (INMET 2008). Além disso, em 2006, também foi encontrada uma maior taxa de predação de ninhos de *C. hirundinacea* quando comparado com os outros anos do estudo. Isso evidencia que, provavelmente, uma grande quantidade de chuva favorece a ação dos predadores influenciando negativamente as TSDs dos ninhos de *C. hirundinacea*.

Na análise do período de incubação os anos não mostraram nenhuma influência sobre as TSDs, uma vez que os modelos que incluíram essa variável receberam pouco suporte. Esses resultados sugerem que os fatores que afetam as TSDs do período de incubação são consistentes de ano para ano, devido a uma similaridade entre os anos (BEST, 1978).

Idade do ninho

A idade do ninho foi uma variável adequada para prever as TSDs nos três períodos considerados nas análises. De acordo com o esperado, a probabilidade de sobrevivência tende a diminuir à medida que o ninho fica mais velho. Os nossos resultados para o período total e para o período de ninhegos estão de acordo com o proposto pela hipótese de SKUTCH (1949), evidenciando que o declínio ao longo da idade do ninho deve-se ao aumento da atividade dos pais no ninho (Vide Capítulo 1), o que resulta em um aumento da predação.

No período de incubação a idade também se mostrou uma variável importante, indicando uma diminuição da probabilidade de sobrevivência ao longo do período. A atividade dos adultos no ninho pode aumentar ao longo do período de incubação, atraindo a atenção de predadores (GRANT *et al.*, 2005). No entanto, não foi possível registrar este aumento de atividade neste estudo. Algumas observações feitas durante o período de incubação indicaram que a fêmea pode ficar longos períodos fora do ninho. A alta predação na região tropical pode reduzir a atividade durante o período de incubação resultando em uma maior duração dos períodos dentro e fora do ninho (MARTIN, 1996). Esses grandes períodos fora do ninho podem aumentar o período de incubação, o que ocasionaria em um aumento da exposição do ninho à predação (CONWAY & MARTIN, 2000).

Altura do ninho

A altura não foi considerada uma importante variável para prever os padrões encontrados de sobrevivência do período total de ninho, de incubação e ninhegos. Considerando-se o período total do ninho e o período de incubação, os resultados mostraram que a altura exerce um efeito positivo sobre as TSDs. Isso indica que ninhos mais altos podem ter maior probabilidade de sobrevivência que ninhos mais baixos. Um estudo feito na América do Norte encontrou que ninhos mais altos têm menores taxas de predação do que ninhos de chão em áreas arbustivas e abertas (MARTIN, 1993b). Ninhos mais altos podem estar relacionados a lugares mais protegidos e escondidos, tornando-se menos acessíveis aos predadores (WILSON & COOPER, 1998), especialmente terrestres.

No período de ninhegos a altura teve um efeito negativo sobre as TSDs, indicando que em ninhos mais altos os ninhegos têm menor probabilidade de sobrevivência do que em ninhos mais baixos. Acredita-se que isso acontece por que em ninhos mais altos os ninhegos devem ser mais facilmente detectados por aves predadoras do que em ninhos mais baixos. Esses predadores são visualmente orientados e podem ser atraídos pela atividade dos adultos no ninho neste período. Em comunidades ricas em predadores, ninhos mais altos podem estar protegidos dos predadores de chão, mas em compensação a vulnerabilidade às aves predadoras aumenta (WILSON & COOPER, 1998).

Distância da estrada

A distância dos ninhos até a estrada mais próxima não se mostrou uma variável adequada para prever as TSDs da análise do período total de ninho, de incubação e do período de ninhegos. Nas três análises a distância apresentou valores de β muito próximos de zero e os intervalos de confiança incluíram o zero, indicando uma evidência fraca sobre as TSDs.

As estradas dentro da ESECAE podem não representar verdadeiras descontinuidades dos habitats adjacentes a elas, por isso a evidência da distância sobre as TSDs deve ter sido fraca. Além disso, os predadores podem não reconhecer essas descontinuidades quando os habitats adjacentes são semelhantes (LAHTI, 2001). No entanto, elas podem servir de passagem para predadores que podem localizar mais facilmente os ninhos mais próximos (PESCADOR & SALVADOR, 2007). Possíveis predadores como *C. plancus*, *C. cristatellus*, além de cachorros e gatos foram avistados diversas vezes nas estradas.

Ajudantes

Os ajudantes não mostraram influência sobre as TSDs em nenhuma das análises. De acordo com COCKBURN (1998), em espécies onde o comportamento de ajuda é facultativo, o sucesso reprodutivo pode ser equivalente entre casais com e sem ajudantes de ninho. Isso acontece porque os ajudantes podem estar presentes somente onde a ajuda é necessária. Em um estudo realizado com uma espécie da família Pardalotidae, na Austrália, os autores não encontraram diferenças entre casais e grupos, sugerindo que o comportamento de ajuda pode ser uma consequência não-adaptativa do fluxo genético entre populações (MAGRATH & YEZERINAC, 1997). O sucesso reprodutivo também pode ser influenciado de forma diferente dependendo do sexo do ajudante (LEGGE, 2000). Acredita-se que a ajuda tende a ser benéfica onde as fêmeas são predominantes, ou onde ambos os sexos ajudam e neutra onde há um predomínio de machos (COCKBURN, 1998).

Muitos estudos evidenciaram um aumento direto no sucesso reprodutivo dos pais devido à presença dos ajudantes (revisão em BROWN, 1987). No entanto, em alguns casos esta relação positiva com os efeitos dos ajudantes pode ter sido confundida com os efeitos do território e da qualidade dos pais (COCKBURN, 1998). Um efeito positivo dos ajudantes no sucesso reprodutivo

de *Climacteris picummus* (Climacteridae) foi encontrado, na Austrália, isolando-se os efeitos da qualidade do território e dos pais através de uma modelagem hierárquica linear (DOERR & DOERR, 2007). Por outro lado, outro estudo, também na Austrália, encontrou um efeito negativo dos ajudantes no sucesso reprodutivo de *Dacelo novaeguineae* (Alcedinidae) (LEGGE, 2000).

Conclusão

Encontramos neste estudo que a principal causa de perda de ninhos foi a predação e que sucesso reprodutivo de *C. hirundinacea* é semelhante ao encontrado para outras espécies de aves na região do Cerrado e em outras áreas tropicais. Foi constatado que as diferentes fases do ninho (incubação e ninhegos) podem ser influenciadas diferentemente pelas variáveis temporais e ambientais.

Os resultados mostraram suporte à hipótese de uma diminuição no sucesso reprodutivo ao longo da estação reprodutiva, indicando que a predação deve ser a principal causa deste declínio. O estudo também ofereceu suporte à hipótese de que a variação entre os anos causa uma variação no sucesso reprodutivo. Entretanto, essa evidência foi fraca indicando que o ano não foi uma variável adequada para prever os dados. Foi observada uma diminuição das TSDs em relação à idade. Esses resultados estão de acordo com o proposto por SKUTCH (1949), evidenciando que o aumento da atividade dos adultos, à medida que a idade do ninho avança, pode ser o principal motivo de atração dos predadores. Os nossos resultados ofereceram pouco suporte para a hipótese de que a probabilidade de sobrevivência é menor em ninhos mais baixos e para hipótese de que ninhos mais distantes das estradas são mais seguros contra predadores. Essas variáveis apresentaram uma evidência fraca, o que pode indicar que não são ideais para explicar o sucesso reprodutivo de *C. hirundinacea* ou ainda, que elas podem ser mais adequadas se forem

consideradas em interação com outras variáveis. O estudo não ofereceu suporte à hipótese de que os ajudantes podem aumentar o sucesso reprodutivo do casal dominante.

Referências Bibliográficas

- AGUILAR, T. M.; MALDONADO-COELHO, M. & M. Â. MARINI. 2000. Nesting biology of the Gray-hooded Flycatcher (*Mionectes rufiventris*). *Ornitologia Neotropical* 11: 223-230.
- ALVES, M. A. S. & R. B. CAVALCANTI. 1990. Ninhos, ovos e crescimento de filhotes de *Neothraupis fasciata*. Ararajuba, *Revista Brasileira de Ornitologia* 1: 91-94.
- BEST, L. B. 1978. Field sparrow reproductive success and nesting ecology. *Auk* 95: 9-22.
- BORGES, F. 2008. Efeitos da fragmentação sobre o sucesso reprodutivo de aves em uma região de Cerrado no Distrito Federal. Dissertação de Mestrado. Brasília, Universidade de Brasília.
- BROWN, J. L. 1987. *Helping and communal breeding in birds*. Princeton, Princeton University Press.
- BURNHAM, K. P. & D. R. ANDERSON. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. 2ª ed. New York, Springer-Verlag.
- COCKBURN, A. 1998. Evolution of helping behavior in cooperatively breeding birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 141-177.
- CONWAY, C. J. & T. E. MARTIN. 2000. Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution* 54: 670-685.
- DINSMORE, S. J. & J. J. DINSMORE. 2007. Modeling avian nest survival in program MARK. *Studies in Avian Biology* 34: 73-83.
- DINSMORE, S. J.; G. C. WHITE & F. L. KNOPF. 2002. Advanced techniques for modeling avian nest survival. *Ecology* 83: 3476-3488.
- DOERR, E. D. & V. A. J. DOERR. 2007. Positive effects of helpers on reproductive success in Brown Treecreeper and the general importance of future benefits. *Journal of Animal Ecology* 76: 966-976.

- DUCA, C. G. 2007. *Biologia e conservação de Neothraupis fasciata (Aves: Emberizidae) no Cerrado do Brasil Central*. Tese de Doutorado. Brasília, Universidade de Brasília.
- DUCA, C. & M. Â. MARINI. 2005. Temporal variation in the reproductive success of *Cacicus haemorrhous* (Linnaeus) (Aves, Icterinae) in an Atlantic Forest reserve in Southeast Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 22: 484-489.
- FIELDS, T. L.; WHITE, G. C.; GILBERT, W. C. & R. D. RODGERS. 2006. Nest and brood survival of Lesser Prairie-chickens in West Central Kansas. *Journal of Wildlife Management* 70: 931-938.
- FRANÇA, L. C. 2005. Teste do efeito de borda na predação de ninhos naturais e artificiais no cerrado do Planalto Central. Dissertação de Mestrado. Brasília, Universidade de Brasília.
- FRANCISCO, M. R. 2006. Breeding biology of the Double-collared Seedeater (*Sporophila caerulescens*). *Wilson Journal of Ornithology* 118: 85-90.
- GATES, J. E. & L. W. GYSEL. 1978. Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotones. *Ecology* 59: 871-883.
- GRANT, T. A.; SHAFFER, T. L.; MADDEN, E. M. & P. J. PIETZ. 2005. Time-specific variation in passerine nest survival: new insights into old questions. *Auk* 122: 661-672.
- GRESSLER, D. T. 2008. Biologia e sucesso reprodutivo de *Sicalis citrina* Pelzeln, 1870 (Aves: Emberizidae) no Distrito Federal. Dissertação de Mestrado. Brasília, Universidade de Brasília.
- HENSLER, G. L. & J. D. NICHOLS. 1981. The Mayfield methods of estimating nesting success: a model, estimators and simulation result. *Wilson Bulletin* 93: 42-53.
- HOCHACHKA, W. 1990. Seasonal decline in reproductive performance of Song Sparrows. *Ecology* 71: 1279-1288.

- INMET. 2008. Ministério da Agricultura e Pecuária, Instituto Nacional de Meteorologia – Parâmetros Meteorológicos do Distrito Federal. Disponível em: <http://www.inmet.gov.br>. Acessado em 18 de fevereiro de 2008.
- JOHNSON, J. B. & K. S. OMLAND. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 101-108.
- LAHTI, D. C. 2001. The edge effect on nest predation hypothesis after twenty years. *Biological Conservation* 99: 365-374.
- LEGGE, S. 2000. The effect of helpers on reproductive success of Laughing Kookaburra. *Journal of Animal Ecology* 69: 714-724.
- LOPES, L. E. & M. Â. MARINI. 2005. Low reproductive success of Campo Suiriri (*Suiriri affinis*) and Chapada Flycatcher (*S. islerorum*) in the central Brazilian Cerrado. *Bird Conservation International* 15: 337-346.
- MAGRATH, R. D. & S. M. YEZERINAC. 1997. Facultative helping does not influence reproductive success or survival in cooperatively breeding White-browed Scrubwrens. *Journal of Animal Ecology* 66: 658-670.
- MARINI, M. Â.; S. K. ROBINSON & E. J. HESKE. 1995. Edge effects on nest predation in the Shawnee National Forest, Southern Illinois. *Biological Conservation* 74: 203-213.
- MARTIN, T. E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 435-487.
- MARTIN, T. E. 1993a. Nest predation and nest sites: new perspectives on old patterns. *BioScience* 43: 523-532.
- MARTIN, T. E. 1993b. Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas. *American Naturalist* 141: 897-913.

- MARTIN, T. E. 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: What do we really know? *Journal of Avian Biology* 27: 263-272.
- MARTIN, T. E. & J. J. ROPER. 1988. Nest predation and nest-site selection of a western population of the Hermit Thrush. *Condor* 90:51-57.
- MASON, P. 1985. The nesting biology of some passerines of Buenos Aires, Argentina, p. 954-972. In: P.A. BUCKLEY; M.S. FOSTER; E.S. MORTON; R.S. RIDGELY & F.G. BUCKLEY (Eds.). *Neotropical Ornithology, Ornithological Monographs*. 36. Washington D.C., American Ornithologist's Union.
- MAYFIELD, H. 1961. Nesting success calculated from exposure. *Wilson Bulletin* 73: 255-261.
- MAYFIELD, H. 1975. Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bulletin* 87: 456-466.
- MEDEIROS, R. C. S. 2004. Biologia e sucesso reprodutivo de *Elaenia chiriquensis albivertex* Pelzeni, 1868 (Aves: Tyrannidae) em Cerrado do Brasil Central. Dissertação de Mestrado. Brasília, Universidade de Brasília.
- MEDEIROS, R. C. S. & M. Â. MARINI. 2007. Biologia reprodutiva de *Elaenia chiriquensis* (Lawrence) (Aves: Tyrannidae) em Cerrado do Brasil Central. *Revista Brasileira de Zoologia* 24: 12-20.
- MERMOZ, M. E. & J. C. REBOREDA. 1998. Nesting success in Brown-and-yellow Marshbirds: effects of timing, nest site, and brood parasitism. *Auk* 115: 871-878.
- MEZQUIDA, T. & L. MARONE. 2001. Factors affecting nesting success of a bird assembly in the central Monte Desert, Argentina. *Journal of Avian Biology* 32: 287-296.
- MOYNAHAN, B. J.; LINDBERG, M. S.; ROTELLA, J. J. & J. W. THOMAS. 2007. Factors affecting nest survival of Greater Sage-Grouse in Northcentral Montana. *Journal of Wildlife Management* 71: 1773-1783.

- NILSSON, J. A. 1994. Energetic bottle-necks during breeding and reproductive cost of being too early. *Journal of Animal Ecology* 63: 200-208.
- ONIKI, Y. 1979. Is nesting success of birds low in the tropics? *Biotropica* 11: 60-69.
- PERRINS, C. M. 1970. The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* 242: 255.
- PESCADOR, M. & P. SALVADOR. 2007. Influence of roads on bird nest predation: An experimental study in the Iberian Peninsula. *Landscape and Urban Planning* 82: 66–71.
- PINHO, J. B.; LOPES, L. E.; MORAIS, D. H. & A. M. FERNANDES. 2006. Life history of the Mato Grosso Antbird *Cercomacra melanaria* in the Brazilian Pantanal. *Ibis* 148: 321-329.
- POWELL, B. F. & R. J. STEIDL. 2000. Nesting habitat and reproductive success of southwestern riparian birds. *Condor* 102: 823-831.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2006. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, R Foundation for Statistical Computing. Disponível on-line em: <http://www.R-project.org>.
- ROBINSON, W. D.; T. R. ROBINSON; S. K. ROBINSON & J. D. BRAUN. 2000. Nesting success of understory forest birds in central Panama. *Journal of Avian Biology* 31: 151-164.
- ROTELLA, J. 2007. Nest Survival Models, p. 18.1-18.22. In: E. COOCH & G. C. WHITE (Eds.). *Program MARK: a gentle introduction*. 6^a ed. Disponível on-line em: <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/> [20/12/ 2007].
- ROTELLA, J. J.; S. J. DINSMORE & T. L. SHAFER. 2004. Modeling nest-survival data: a comparison of recently developed methods that can be implemented in MARK and SAS. *Animal Biodiversity and Conservation* 27: 187-205.
- SKUTCH, A. F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91: 430-455.

- SOUSA, N. O. M. 2008. Teste de fatores que afetam o tamanho da ninhada de *Elaenia chiriquensis* (Tyrannidae) no Cerrado do Brasil Central. Dissertação de Mestrado. Brasília, Universidade de Brasília.
- STUTCHBURY, B. J. M. & E. S. MORTON. 2001. *Behavioral Ecology of Tropical Birds*. San Diego, Academic Press.
- VERHULST, S.; VAN BALEN, J. H. & T. M. TINBERGEN. 1995. Seasonal decline in reproductive success of the Great Tit: variation in time or quality? *Ecology* 76: 2392-2403.
- WHITE, G. C. & K. P. BURNHAM. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46: S120-S139.
- WILSON, R. R. & R. J. COOPER. 1998. Acadian Flycatcher nest placement: does placement influence reproductive success? *Condor* 100: 673-379.
- ZAR, J. L. 1999. *Biostatistical analysis*. 4^a ed. Englewood Cliffs: Prentice Hall.