



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal

**TESTE DE FATORES QUE AFETAM O TAMANHO DA NINHADA DE
ELAENIA CHIRIQUENSIS (TYRANNIDAE) NO CERRADO
DO BRASIL CENTRAL**

NADINNI OLIVEIRA DE MATOS SOUSA



Brasília/DF

2008

Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal

**TESTE DE FATORES QUE AFETAM O TAMANHO DA NINHADA DE *ELAENIA*
CHIRIQUENSIS (TYRANNIDAE) NO CERRADO DO BRASIL CENTRAL**

Nadinni Oliveira de Matos Sousa

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Orientador: Miguel Ângelo Marini, Ph.D.

Brasília/DF

2008

Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal

Dissertação de Mestrado

NADINNI OLIVEIRA DE MATOS SOUSA

Título:

**TESTE DE FATORES QUE AFETAM O TAMANHO DA NINHADA DE *ELAENIA*
CHIRIQUENSIS (TYRANNIDAE) NO CERRADO DO BRASIL CENTRAL**

Comissão Examinadora:

Prof. Dr. Miguel Ângelo Marini

Orientador

UnB

Prof. Dr. Juan Carlos Reboreda

Membro Titular

Univ. Buenos Aires

Dr. James J. Roper

Membro Titular

Econciência

Profa. Dra. Regina H. F. Macedo

Membro Suplente

UnB

*Viva por enquanto as perguntas.
Talvez depois, aos poucos, sem que o perceba,
num dia longínquo, consiga viver a resposta.*

Rainer M. Rilke

AGRADECIMENTOS

Agradeço imensamente à minha família, em especial à minha mãe, Emaculada, e aos meus irmãos Nityan, Rammana e Elana, pelo suporte durante toda a realização desse projeto. Embora não tenham participado diretamente, vocês foram essenciais para que eu conseguisse atingir esse objetivo tão importante. Obrigada!

Ao orientador e grande incentivador prof. Miguel Â. Marini por ter feito despertar em mim o interesse pela pesquisa e me proporcionado tanto conhecimento em tão pouco tempo. Estou colhendo, mas ainda vou colher muitos frutos por ter iniciado minha carreira acadêmica com você.

Ao companheiro e também colega de laboratório Daniel T. Gressler, cuja paixão pelas aves me serviu de inspiração para a carreira ornitológica! Agradeço pela companhia e suporte durante grande parte da realização desse trabalho.

À todos os colegas de Laboratório de Ornitologia pela imensa e indispensável ajuda nas atividades de campo. Em especial agradeço às amigas e colegas Lilian T. Manica e Luane R. Santos e ao Daniel que foram o diferencial do meu trabalho. Sem o companheirismo, as trocas de experiência nas atividades de campo e as trocas de conhecimento durante as análises, redação e disciplinas esse trabalho com certeza não seria o mesmo!

Ao professor Guarino Colli e a Rafael Maia pelas valiosas sugestões e dicas estatísticas.

À Juan Carlos Reboreda (Univ. Buenos Aires), James J. Roper (Econciência) e Regina H. F. Macedo (UnB) por terem aceitado o convite para a participação na banca examinadora e pelas sugestões dadas.

À secretaria e coordenação do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal pelo apoio logístico e pela disponibilidade em ajudar e resolver problemas burocráticos.

À CAPES pela concessão da bolsa de estudos.

À Animal Behavior Society, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, CNPq e Funpe pelo apoio financeiro direto ou indireto ao projeto.

Ao Decanato de Pesquisa e Pós Graduação (DPP/UnB) pelo apoio a ida ao XIV Congresso Brasileiro de Ornitologia (Ouro Preto, MG) e ao XV Congresso Brasileiro de Ornitologia (Porto Alegre, RS).

Ao IBAMA pela licença concedida para as manipulações das ninhadas.

À administração da Estação Ecológica de Águas Emendadas (SEMARH/ DF) pela permissão para a realização de nossos estudos na reserva.

À todos, amigos, colegas ou familiares, que de alguma forma ou em algum momento me apoiaram nessa caminhada, o meu muito obrigada!

ÍNDICE

RESUMO	1
ABSTRACT	3
INTRODUÇÃO	5
METODOLOGIA	11
<i>Área de estudo</i>	11
<i>Espécie</i>	13
<i>Procura e monitoramento de ninhos</i>	14
<i>Protocolo experimental de manipulações de ninhada</i>	15
<i>Esforço de incubação</i>	15
<i>Taxa de entrega de alimentos</i>	16
<i>Crescimento dos ninhegos</i>	17
<i>Análises estatísticas</i>	18
<i>Análises estatísticas: probabilidade de predação dos ninhos, ninhegos e ovos</i>	19
RESULTADOS	22
<i>Esforço de incubação</i>	22
<i>Taxa de entrega de alimentos</i>	22
<i>Crescimento dos ninhegos</i>	25
<i>Tempo de permanência dos ninhegos</i>	27
<i>Produção de filhotes</i>	28
<i>Probabilidade de predação de ninhos, ninhegos e ovos</i>	28
DISCUSSÃO	35
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	43

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Foto de satélite da Estação Ecológica de Águas Emendadas, com o local de estudo em destaque, e da sua localização no Distrito Federal (Fonte: Google Earth)..... 11
- Figura 2.** Plot de estudo de 1000 x 1000 m com trilhas a cada 50 m, localizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas. A legenda indica as fitofisionomias do Cerrado presentes na área. 12
- Figura 3.** (a) *Elaenia chiriquensis*; (b) ninho experimental com três ovos..... 13
- Figura 4.** Porcentagem do tempo (média \pm EP) da fêmea de *E. chiriquensis* gasto com incubação de ninhadas reduzidas (1 ovo), ninhadas controle (2 ovos) e ninhadas aumentadas (3 ovos) (para cada tratamento, n = 9). 23
- Figura 5.** Taxa de entrega de alimento por filhote (TEA \pm EP) feita por adultos de *E. chiriquensis* em ninhadas de diferentes tamanhos (reduzida, 1 ovo; controle, 2 ovos; aumentada, 3 ovos) e para cada intervalo de idade. O tamanho amostral para cada intervalo de idade e tamanho de ninhada (menor para maior) foi: 1-2 dias, n = 5, 11 e 9; 6-7 dias, n = 7, 9 e 7; 11 dias, n = 7, 9 e 5. 23
- Figura 6.** Taxa de entrega de alimento (TEA \pm EP) por adultos de *E. chiriquensis* em ninhadas de diferentes tamanhos (reduzida, 1 ovo; controle, 2 ovos; aumentada, 3 ovos) e idades. O tamanho amostral para cada tamanho de ninhada e intervalo de idade (menor para maior) foi: reduzida, n = 6, 7 e 7; controle, n = 11, 9 e 8; aumentada, n = 9, 7 e 5..... 24
- Figura 7.** Massa dos ninhegos de *E. chiriquensis* (média \pm EP) medida com 1, 6 e 11 dias de idade em ninhadas reduzidas (1 ninhego), controle (2 ninhegos) e aumentadas (3 ninhegos). O tamanho amostral para cada tamanho de ninhada e idade (menor para maior) foi: reduzida, n = 10, 10 e 9; controle, n = 18, 12 e 13; aumentada, n = 8, 6 e 5. 25
- Figura 8.** Comprimento do tarso dos ninhegos (média \pm EP) medido com 1, 6 e 11 dias de idade em ninhadas reduzidas (1 ninhego), controle (2 ninhegos) e aumentadas (3 ninhegos). O tamanho amostral para cada tamanho de ninhada e idade (menor para maior) foi: reduzida, n = 10, 10 e 9; controle, n = 18, 11 e 13; aumentada, n = 9, 6 e 5..... 26
- Figura 9.** Comprimento da asa dos ninhegos (média \pm EP) medido com 1, 6 e 11 dias de idade em ninhadas reduzidas (1 ovo), controle (2 ovos) e aumentadas (3 ovos). O tamanho amostral para cada tamanho de ninhada e idade (menor para maior) foi: reduzida, n = 10, 10 e 9; controle, n = 18, 12 e 13; aumentada, n = 9, 6 e 5..... 27
- Figura 10.** Efeito do tamanho da ninhada na condição corporal de ninhegos de *Elaenia chiriquensis*. A condição corporal é expressa como resíduos da regressão linear entre massa (final – inicial) e tarso (final – inicial) desses ninhegos (reduzida, n = 5; controle, n = 4; aumentada, n = 5). 28
- Figura 11.** Efeito do tamanho da ninhada na taxa de sobrevivência diária (TSD \pm EP) de ninhos de *E. chiriquensis*. As estimativas foram baseadas na equação de regressão logística do

melhor modelo do segundo estágio de modelos em que a variável tamanho de ninhada estava presente (Tabela 1) (reduzida, n = 39; controle, n = 111; aumentada, n = 36). 29

Figura 12. Efeito do tamanho da ninhada na taxa de sobrevivência diária (TSD \pm EP) durante a fase de ninhego de *E. chiriquensis*. As estimativas foram baseadas na equação de regressão logística do segundo melhor modelo do segundo estágio de modelos (Tabela 3) (reduzida, n = 16; controle, n = 80; aumentada, n = 11). 33

Figura 13. Efeito do tamanho da ninhada na taxa de sobrevivência diária (TSD \pm EP) durante a fase de incubação de *E. chiriquensis*. As estimativas foram baseadas na equação de regressão logística do melhor modelo do segundo estágio de modelos em que a variável tamanho de ninhada estava presente (Tabela 4) (reduzida, n = 39; controle, n = 111; aumentada, n = 36)..... 35

ÍNDICE DE TABELAS

- Tabela 1.** Resultados da seleção de modelos para a sobrevivência de ninhos de *E. chiriquensis*, feita em dois estágios. O primeiro incluiu variáveis temporais e o segundo, os melhores modelos do primeiro ($\Delta AICc \leq 2$) com a combinação das variáveis de interesse. .. 30
- Tabela 2.** Importância relativa, estimativas de β e seus intervalos de confiança das variáveis idade, ano, data e ninhada, presentes nos melhores modelos de sobrevivência de ninhos, e das fases de ninhego e incubação de *E. chiriquensis*..... 31
- Tabela 3.** Resultados da seleção de modelos para a sobrevivência de ninhegos de *E. chiriquensis*, feita em dois estágios. O primeiro incluiu variáveis temporais e o segundo, os melhores modelos do primeiro ($\Delta AICc \leq 2$) com a combinação das variáveis de interesse. ... 32
- Tabela 4.** Resultados da seleção de modelos para a sobrevivência de ovos de *E. chiriquensis*, feita em dois estágios. O primeiro incluiu variáveis temporais e o segundo, os melhores modelos do primeiro ($\Delta AICc \leq 2$) com a combinação da variável de interesse. 34

RESUMO

Compreender quais são as pressões seletivas que determinam o tamanho de ninhada é essencial para entender as estratégias de história de vida das espécies. Manipulações do tamanho de ninhadas são consideradas a ferramenta principal para se testar a influência de fatores tais como disponibilidade de alimento, risco de predação e aumento do esforço reprodutivo na limitação do tamanho da ninhada. Para avaliar a importância da limitação de alimento aos ninhegos, do risco da predação e do gasto energético com a incubação como pressões seletivas influenciando o tamanho da ninhada foram manipuladas ninhadas de *Elaenia chiriquensis* nos anos de 2006 e 2007 na Estação Ecológica de Águas Emendadas/DF. Essa espécie é tipicamente tropical apresentando tamanho de ninhada comum de dois ovos (controle). Foram criados dois tratamentos experimentais: (1) 40 ninhadas aumentadas (três ovos) e (2) 35 ninhadas reduzidas (um ovo). A disponibilidade de alimento para os ninhegos foi avaliada por meio da taxa de entrega de alimento feita pelos pais no ninho, pelo crescimento e tempo de permanência dos ninhegos e pelo número de filhotes produzidos por ninhada bem sucedida. A probabilidade de predação foi analisada pelo programa MARK, em que as variáveis tamanho de ninhada e idade do ninho/ninhego foram avaliadas quanto à predição da taxa de sobrevivência diária. A capacidade de incubação foi avaliada por meio do tempo que a fêmea passa no ninho incubando, pelo sucesso de eclosão e pelo período de incubação. A disponibilidade de alimento para os ninhegos foi menor em ninhadas aumentadas, pois o crescimento desses foi negativamente associado ao aumento da ninhada, independentemente do fato da taxa de entrega de alimento por filhote ter sido a mesma entre ninhadas aumentadas e controle. O menor crescimento dos ninhegos encontrado neste estudo aparentemente não esteve relacionado à limitação de alimento no meio. O número de filhotes produzidos por ninhada bem sucedida teve uma tendência a aumentar com o tamanho da

ninhada, indicando que possíveis mortes por inanição não predominaram em ninhadas aumentadas. A disposição dos pais em aumentar o esforço reprodutivo proporcionalmente às demandas dos ninhegos é indicada como sendo o fator influenciando a disponibilidade de alimento para os ninhegos desta espécie. O aumento da ninhada ou da idade dos ninhegos não afetou o risco de predação do ninho, tanto separadamente na fase de ninhego quanto na incubação, apesar do aumento da atividade dos pais no ninho com o tamanho da ninhada e com o crescimento dos ninhegos. Os custos energéticos com incubação não foram refletidos na fase de incubação, pois a porcentagem de tempo despendido pela fêmea no ninho durante a incubação, o sucesso de eclosão e o período de incubação não foram afetados com o aumento da ninhada. As manipulações indicaram que existe um custo maior de se incubar e criar uma ninhada maior, apesar de *E. chiriquensis* ser capaz de incubar um ovo extra. Além disso, os resultados encontrados neste estudo não corroboram a hipótese clássica de risco de predação proposta por Skutch (1949). Os resultados revelam que o tamanho ideal da prole desta espécie está em parte limitado pela disponibilidade dos pais em alimentar os filhotes, o que pode ocasionar em menor sobrevivência desses no período pós-ninho.

Palavras-chave: manipulação de ninhadas, disponibilidade de alimento, risco de predação, esforço de incubação, taxa de entrega de alimentos.

ABSTRACT

The study of the selective pressures that determine clutch size is essential to understand life-history strategies. Brood manipulation studies are the standard tools for testing the influence of food availability, nest predation risk and increasing parental effort on limitation of clutch size. In order to assess the relative importance of food limitation to the nestlings, nest predation risk and energetic demands of incubation as selective pressures influencing clutch size, we manipulated clutch sizes of *Elaenia chiriquensis* from 2006 to 2007 in “Estação Ecológica de Águas Emendadas”, DF. This species represents the typical tropical species with a small clutch size of two eggs (control). We created two experimental treatments: (1) 40 enlarged clutches (three eggs), and (2) 35 reduced clutches (one egg). We assessed food availability to the nestlings by monitoring food delivery rates to the nest, nestling growth, nestling period, and number of fledglings produced by successful nests. We calculated nest predation probabilities with the program MARK, in which predictive variables included clutch size and age of the nest/nestlings. We assessed the female’s ability to incubate an enlarged clutch through nest attendance, hatching success and incubation period. Food availability to nestlings was lower in enlarged than control clutches because nestling growth was related to increasing clutch size, despite the fact that food delivery rates per nestling were the same between enlarged and control clutches. However, reduced nestling growth appeared to be unrelated to food limitation. The number of fledglings produced in successful nests increased marginally with clutch size, which indicates that deaths due to starvation were not more frequent in enlarged broods than control ones. We suggest that parents were unwilling to increase parental effort proportionally to nestling energetic demands. Nest predation risk was not affected by clutch size or nestling age, although enlarged clutches and nests with older chicks experienced more parental activity to feed the nestlings. Energetic costs with

incubation were not evident during the incubation stage since clutch enlargement did not affect nest attendance, hatching success and incubation period. Our results do not support Skutch's nest predation hypothesis (1949) and indicate that *E. chiriquensis* is able to incubate an extra egg. However, it is not possible to determine the consequences of increased incubation effort upon parental fitness. Instead, our results indicate that clutch size is in part limited by parental availability to feed young, which can cause an increase in fledgling mortality rates.

Key-words: clutch manipulation, food availability, nest predation risk, incubation effort, food delivery rate, parental care.

INTRODUÇÃO

O tamanho de ninhada é um fator chave da história de vida de aves. Compreender quais são as pressões seletivas que determinam o tamanho de ninhada é essencial para compreender as estratégias de história de vida das espécies. Aves tropicais apresentam um tamanho de ninhada predominantemente de dois ovos (Skutch 1985), tamanho inferior ao encontrado em regiões temperadas (Moreau 1944; Cody 1966; Ricklefs 1980; Skutch 1985). As hipóteses mais discutidas para explicar os padrões apresentados são as de disponibilidade de alimento (Lack 1947; Martin 1987) e de variação no risco de predação do ninho (e.g. Skutch 1949; Slagsvold 1982; Martin 1992, 1995; Martin *et al.* 2000a, 2000b; Ferretti *et al.* 2005). Entretanto, hipóteses alternativas relacionando os custos energéticos de incubação e produção de ovos ao tamanho da ninhada têm recebido cada vez mais suporte (e.g. Heaney e Monaghan 1995, 1996; Monaghan *et al.* 1998; Conway e Martin 2000b; Reid *et al.* 2000a, 2000b; Visser e Lessells 2001; Engstrand e Bryant 2002; Dobbs *et al.* 2006; Chalfoun e Martin 2007).

David Lack (1947) propôs que o tamanho de ninhada seria determinado pelo número máximo de filhotes que os pais são capazes de alimentar durante o período em que as demandas alimentares dos ninhegos são maiores. Os fatores limitantes para o tamanho de ninhada seriam, portanto, a disponibilidade de alimento no ambiente e a capacidade de forrageamento dos pais, refletida na habilidade deles em fornecer alimento aos seus filhotes (Lack 1947; Martin 1987; Pettifor *et al.* 1988; Simons e Martin 1990; Sæther 1994). Além disso, evidências de que o tamanho de ninhada ótimo é negativamente afetado pela densidade populacional e que as aves o ajustam de acordo com esse fator sugerem que o tamanho da ninhada é ajustado tanto em função dos recursos alimentares disponíveis quanto pela competição (Both *et al.* 2000). Caso o tamanho da ninhada não seja ajustado pelos pais em

função desses fatores, situações de limitação de alimento podem acarretar em baixas taxas de crescimento e no aumento da mortalidade da prole (Cody 1966; Martin 1987; revisão em Martin 1992). Entretanto, a superabundância de alimento pode resultar em ninhadas maiores, postura com início antecipado na estação, filhotes com maior probabilidade de sobrevivência devido às melhores condições que podem estar ao saírem do ninho, e maior frequência de tentativas reprodutivas (Simons e Martin 1990; Hoi *et al.* 2004). Portanto, a limitação de alimento seria importante tanto para a reprodução presente quanto para a futura (Cody 1966; Martin 1987; Simons e Martin 1990).

Assim, de acordo com a hipótese de disponibilidade de alimento, devido à natureza adaptativa do tamanho da ninhada, os pais criariam o número máximo de filhotes, maximizando a contribuição às próximas gerações naquela estação reprodutiva, mas teriam como limitação o alimento (Lack 1947; Cody 1966). Exemplos da variação no tamanho da ninhada em função da disponibilidade de alimento demonstram o quanto o tamanho da ninhada é independente de rígido controle genético (veja em Cody 1966). No que se refere à evolução desse traço em função do alimento, espécies com tamanho de ninhada grande deveriam ser encontradas nos ambientes mais produtivos (Sæther 1994).

A alta taxa de predação de ninhos encontrada nos trópicos, em torno de 80 a 90% (revisão em Stutchbury e Morton 2001), pode ser um fator seletivo agindo em favor de menores ninhadas. A hipótese de predação de ninhos é uma alternativa à hipótese de disponibilidade de alimento e foi inicialmente proposta por Skutch (1949). De acordo com essa hipótese, os pais não criam tantos filhotes quanto os recursos alimentares permitem para evitarem que os predadores sejam atraídos ao ninho pela atividade deles no ninho (Skutch 1949; Skutch 1985; Ghalambor e Martin 2002; Martin *et al.* 2000a, 2000b), ou ainda, pelos chamados e odores dos ninhegos. Portanto, o risco de predação, tanto para os pais quanto para os filhotes, cria um custo que limita o número de visitas dos pais ao ninho para alimentar os

filhotes (Ghalambor e Martin 2001). Como consequência, esse custo limitaria o tamanho da ninhada, pois este seria determinado pelas taxas de entrega de alimento (Lima 1987; Martin *et al.* 2000a).

O comportamento de incubação também tem sido apontado como um fator importante na evolução da história de vida das espécies. A predação poderia influenciar a evolução do comportamento de incubação limitando a atividade dos pais no ninho durante a incubação (Conway e Martin 2000b; Ghalambor e Martin 2002). A porcentagem de tempo que a fêmea fica no ninho incubando (*nest attentiveness*), o número de visitas feita pelo macho para alimentar a fêmea, e a duração dos períodos dentro (*on-bout*) e fora do ninho (*off-bout*) têm sido correlacionados com a probabilidade de predação em diversos estudos para examinar essa influência em várias espécies (Martin e Ghalambor 1999; Conway e Martin 2000b; Ghalambor e Martin 2002).

Por outro lado, as taxas de predação podem não depender diretamente do tamanho da ninhada, mas influenciar na evolução desse traço. A capacidade de realizar várias tentativas reprodutivas ao longo da estação pode assegurar o sucesso reprodutivo por estação de aves de regiões tropicais (Roper 2005), onde a predação é a principal causa de perda de ninhos (Lopes e Marini 2005; Roper 2005; Duca 2007; Medeiros e Marini 2007). Portanto, estratégias que reduzem o tamanho da ninhada para possibilitar tentativas repetidas ao longo da estação são favorecidas (Skutch 1985; Slagsvold 1982, 1984; Martin 1995; Roper 2005). O grau de investimento reprodutivo dos pais na primeira ninhada pode reduzir a capacidade dos pais criarem outras ninhadas na mesma estação (revisão em Slagsvold 1982). Assim, ninhadas menores apresentam menor gasto de tempo e energia e permitem aos pais criarem outras ninhadas ao longo da mesma estação (revisão em Slagsvold 1982). Outra hipótese relativa à predação, afirma que os pais de ninhadas maiores gastam a maior parte de seu tempo

forrageando para alimentar a prole, restando menos tempo para a defesa do ninho (Martin 1992).

Ao contrário das hipóteses anteriores, hipóteses alternativas levam em conta também custos associados com a produção e incubação de ovos na limitação do tamanho da ninhada (Heaney e Monaghan 1996; Monaghan e Nager 1997; Monaghan *et al.* 1998; Cichón 2000; Reid *et al.* 2000a, 2000b; Visser e Lessells 2001; Ilmonen *et al.* 2002; Dobbs *et al.* 2006). Assim como a fase de cuidado com os filhotes no ninho, as demandas energéticas de postura e incubação de ovos também podem afetar a aptidão dos pais (Monaghan e Nager 1997). O aumento da produção de ovos possivelmente diminui as reservas energéticas necessárias para a manutenção das fases subseqüentes (revisado em Martin 1987; Monaghan *et al.* 1998) e pode diminuir a qualidade dos ovos (Monaghan *et al.* 1995), já que a produção de ovos é considerada energeticamente custosa (Monaghan e Nager 1997). Esses fatores podem acarretar em uma diminuição no sucesso reprodutivo dos pais, ao invés do aumento esperado com o aumento da ninhada (Heaney e Monaghan 1995; Monaghan e Nager 1997; Reid *et al.* 2000a).

O mesmo ocorre com o aumento nos custos energéticos com a incubação, que podem ser maiores ou tão maiores quanto os custos durante o período de ninhego, especialmente nas espécies em que apenas a fêmea incuba (revisão em Williams 1996; Monaghan e Nager 1997). Fêmeas dessas espécies enfrentam a escolha entre o forrageamento, para atender às suas demandas nutricionais, e o fornecimento de calor para o desenvolvimento dos embriões (Williams 1996; Monaghan e Nager 1997; Conway e Martin 2000a). Fêmeas incubando ninhadas maiores podem apresentar um maior desgaste energético diário (Monaghan e Nager 1997; Visser e Lessells 2001) e sofrer maior perda de massa (Moreno e Carlson 1989). Além disso, o sucesso na eclosão de ovos em ninhadas maiores pode ser menor (Reid *et al.* 2000a; Hoi *et al.* 2004), pois a temperatura da ninhada pode ser alterada

pela necessidade da fêmea em sair do ninho para consumir mais alimento (Coleman e Whittall 1988) ou por propriedades físicas intrínsecas de ninhadas maiores (Reid *et al.* 2000a). Ninhadas maiores ocupam mais espaço do que ninhadas pequenas o que pode dificultar a incubação dos ovos e a manutenção do microclima apropriado para o desenvolvimento dos embriões (Reid *et al.* 2000a). Os custos podem também ser refletidos no cuidado com a prole (Chicón 2000; Ilmonen *et al.* 2002), pois ninhadas maiores podem alterar a alocação de energia entre a incubação e o posterior cuidado com os ninhegos (Heaney e Monaghan 1996; Reid *et al.* 2000a; Dobbs *et al.* 2006). Portanto, os custos de incubação de ninhadas maiores podem ser refletidos no desgaste energético da fêmea, no menor sucesso na eclosão dos ovos e negativamente no cuidado com os filhotes. Dessa forma, as demandas da incubação podem limitar o sucesso reprodutivo, e recursos energéticos não gastos durante essa fase podem ser realocados para estágios posteriores da reprodução e para futuras tentativas reprodutivas (Monaghan e Nager 1997; Reid *et al.* 2000b).

Testes experimentais são importantes por avaliar as hipóteses apresentadas e são raros e necessários em regiões tropicais. Manipulações do tamanho de ninhadas são consideradas a ferramenta principal para se testar a influência da disponibilidade de alimento e do risco de predação na limitação do tamanho da ninhada (Stutchbury e Morton 2001). Além disso, as manipulações podem indicar a forma com que os pais alocam energia ao longo das fases reprodutivas: postura, incubação e cuidado com a prole (Heaney e Monaghan 1995, 1996; Monaghan e Nager 1997). Resultados de estudos indicam que tanto o aumento quanto a diminuição da ninhada podem reduzir a aptidão dos pais (Gustafsson e Sutherland 1988). O aumento da ninhada pode aumentar o sucesso reprodutivo, mas pode afetar negativamente a sobrevivência ou a fecundidade futura dos adultos (Lessells 1986; revisão em Martin 1987; Gustafsson e Sutherland 1988; Dijkstra *et al.* 1990; Young 1996; revisão em Monaghan e Nager 1997; Styrsky *et al.* 2005). Entretanto, segundo a hipótese de otimização individual,

qualquer aumento ou redução no tamanho da ninhada resultará em menor taxa de recrutamento juvenil, pois as aves produzem um tamanho de ninhada ótimo que maximiza a aptidão individual (Pettifor *et al.* 1988; Pettifor *et al.* 2001). Nesse caso, ninhadas maiores resultariam em maior mortalidade e/ou menores taxas de crescimento dos ninhegos com conseqüente diminuição na probabilidade de sobrevivência até a fase reprodutiva (Pettifor *et al.* 1988; Monaghan e Nager 1997) ou ainda na redução da fecundidade desses filhotes (Gustafsson e Sutherland 1988).

Independente da variação de qualquer um desses fatores em função do aumento da ninhada, o tamanho padrão de ninhada observado usualmente não coincide com o tamanho que seria o mais produtivo tanto em aves tropicais quanto em aves de regiões temperadas (Price e Liou 1989; VanderWerf 1992; Young 1996). O sucesso de uma tentativa reprodutiva vai depender da otimização individual na alocação do esforço entre as três fases da reprodução, produção de ovos, incubação e cuidado com os filhotes (Martin 1987; Heaney e Monaghan 1996). Portanto, é essencial a inclusão dos custos completos do aumento de ninhada nos estudos de manipulação de ninhadas, sem assumir apenas que os maiores custos operam depois do nascimento dos filhotes (Heaney e Monaghan 1995). Dessa forma, os reais efeitos do aumento da ninhada serão mais bem observados.

Neste estudo foram manipulados tamanhos de ninhadas de *Elaenia chiriquensis* (Tyrannidae) com o objetivo de avaliar a importância da limitação de alimento aos ninhegos, da predação dos ninhos e do gasto energético com a incubação como pressões seletivas influenciando o tamanho da ninhada. É esperado que ninhadas aumentadas apresentem em relação a ninhadas controle menor taxa de entrega de alimentos por filhote, menor taxa de crescimento dos ninhegos, maior tempo de permanência no ninho e menor número de filhotes saindo de ninhadas bem sucedidas, caso a habilidade dos pais em fornecer comida aos filhotes no ninho limite o tamanho de ninhada. Mas se o risco de predação de ninhos aumentar em

função da atividade dos pais no ninho, durante toda a atividade do ninho ou separadamente em cada fase, é esperado que ninhadas maiores realmente estejam associadas a maiores taxas de atividade dos pais e estas sofram maiores taxas de predação. Caso a capacidade/esforço dos pais em incubar mais ovos limite o tamanho da ninhada, então é esperado que ninhadas aumentadas requeiram maior tempo da fêmea com incubação, tenham menor sucesso de eclosão de ovos e período de incubação prolongado.

METODOLOGIA

Área de estudo

O estudo foi realizado nos anos de 2006 e 2007 na Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE, 15° 42' a 15° 38'S e 47° 33' a 47° 37'W) (Figura 1). A coleta de dados foi feita em uma grade demarcada de 100 ha com 400 quadrados de 50 x 50 m, que abrange um mosaico de fitofisionomias do Cerrado, tais como cerrado típico, cerrado ralo, campo sujo, campo limpo e parque cerrado (classificação segundo Ribeiro e Walter 1998) (Figura 2).

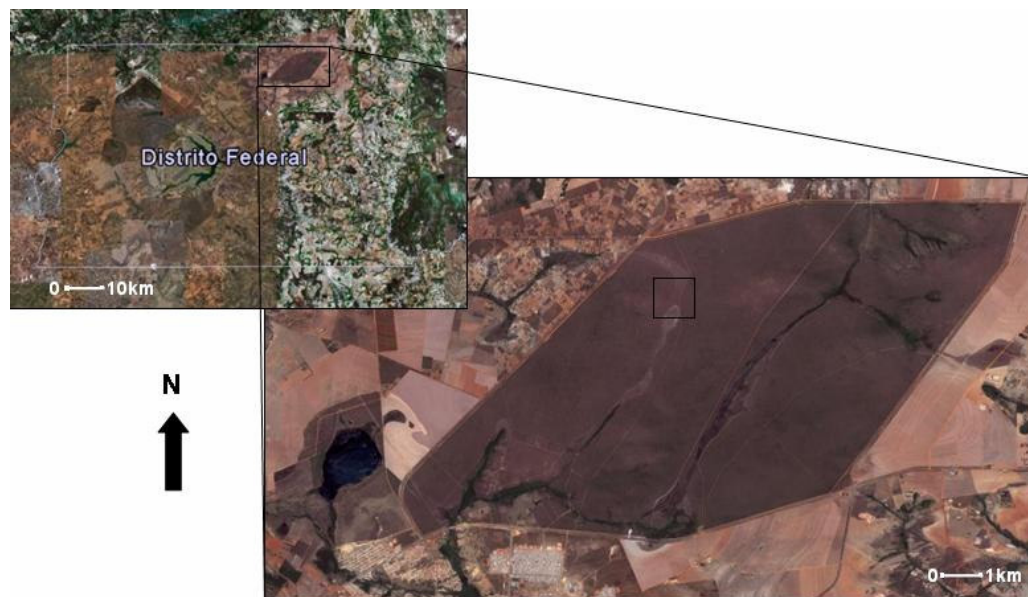
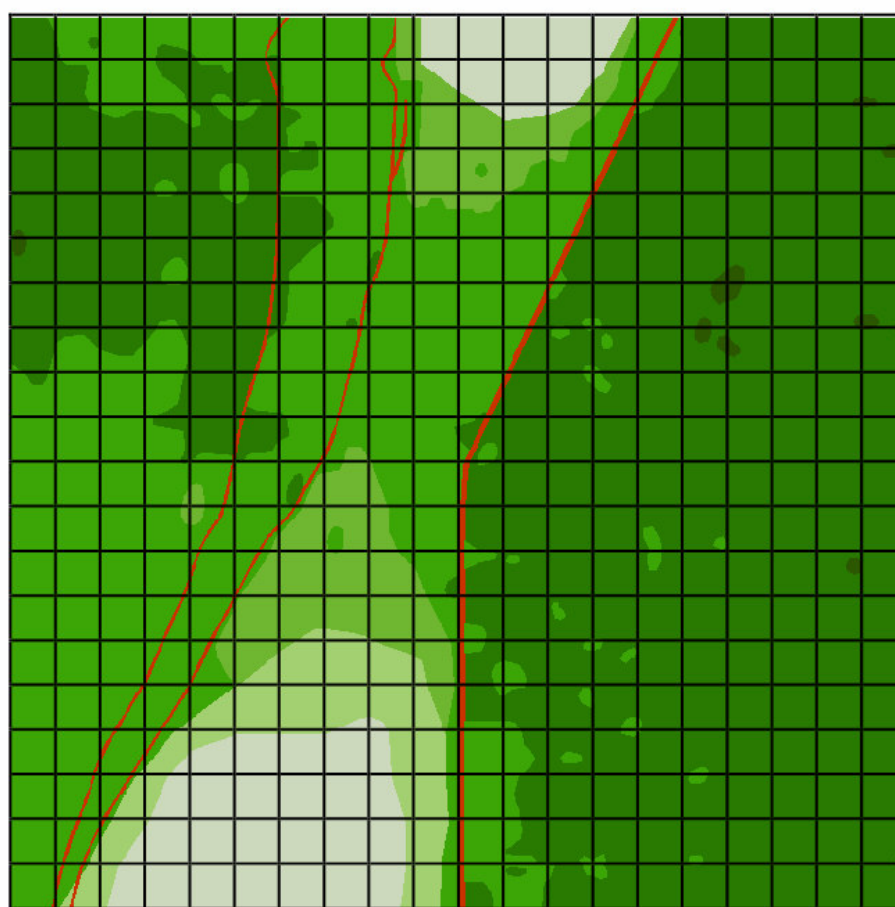


Figura 1. Foto de satélite da Estação Ecológica de Águas Emendadas, com o local de estudo em destaque, e da sua localização no Distrito Federal (Fonte: Google Earth).

A ESECAE é uma Unidade de Conservação de cerca de 10.000 ha situada no Brasil Central, sendo uma das mais importantes dessa região. Representa várias fitofisionomias regionais e é importante para a preservação tanto da paisagem, quanto dos habitats e comunidades bióticas do cerrado (*sensu stricto*) e veredas (Silva Jr. e Felfili 1996). É composta por grandes extensões contínuas de cerrado *sensu stricto*, além de matas de galeria alagáveis, veredas abertas e uma pequena área de campos (Silva Jr. e Felfili 1996).



LEGENDA

- | | |
|------------------|----------------------|
| □ Campo limpo | ■ Cerrado típico |
| ■ Campo sujo | ■ Cerrado denso |
| ■ Parque cerrado | ■ Trilhas e estradas |
| ■ Cerrado ralo | |

Figura 2. Plot de estudo de 1000 x 1000 m com trilhas a cada 50 m, localizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas. A legenda indica as fitofisionomias do Cerrado presentes na área.

Espécie

A espécie estudada foi *Elaenia chiriquensis*, tipicamente tropical por apresentar tamanho de ninhada característico de dois ovos e muito abundante na área de estudo durante sua estação reprodutiva, que compreende setembro a janeiro (Medeiros e Marini 2007). *Elaenia chiriquensis*, chibum, é uma espécie migratória (Marini e Cavalcanti 1990; Sick 1997) (Figura 3), de alimentação mista, mas predominantemente frugívora (Marini e Cavalcanti 1998). Seus ninhos são abertos, em formato de taça ou tigela (Figura 3). A postura ocorre a cada dois dias. O período de incubação de *E. chiriquensis* dura em média 14 dias e foi definido como sendo o período entre a postura do último ovo e a eclosão do primeiro (Medeiros 2004). Existem evidências que sugerem que a incubação pode ser tanto sincrônica quanto assincrônica (Medeiros 2004). Entretanto, neste estudo, assumiu-se que a incubação é sincrônica. Essa definição de período de incubação foi utilizada porque ninhadas de um ovo teriam o período de incubação subestimado caso o dia da eclosão do último filhote da ninhada fosse considerado o último dia de incubação. O tempo de permanência dos filhotes no ninho dura em média 15 dias e foi definido como sendo o período entre a eclosão do primeiro ovo e saída do último filhote do ninho (Medeiros 2004). Demais aspectos da biologia reprodutiva de *E. chiriquensis* estão descritos em Medeiros e Marini (2007).



Figura 3. (a) *Elaenia chiriquensis*; (b) ninho experimental com três ovos.

Procura e monitoramento de ninhos

A procura de ninhos foi feita de forma ativa, em árvores e arbustos, percorrendo-se toda a grade durante todo o período reprodutivo de *E. chiriquensis*, e por meio de observações de comportamentos de adultos que indicassem atividade reprodutiva. Uma vez encontrado, o ninho era marcado e numerado com uma fita plástica laranja posicionada a uma distância mínima de 5 m do ninho.

Os ninhos encontrados vazios ou com apenas um ovo foram monitorados a cada um ou dois dias para se determinar a data de postura do segundo ovo e o início de incubação. Após a postura do segundo ovo, as ninhadas foram monitoradas a cada três ou quatro dias, até que os filhotes saíssem do ninho ou a ninhada fosse predada. O sucesso na fase de incubação foi assumido quando pelos menos um ovo sobrevivesse até o 13º dia, que é o período mínimo de incubação (observação pessoal). Ninhos bem sucedidos tinham, pelo menos um filhote sobrevivente ao 13º dia, que é o tempo de permanência mínimo dos filhotes de *E. chiriquensis* no ninho (observação pessoal). Um ninho era considerado fracassado quando todos os ovos ou ninhegos tivessem sido predados ou subtraídos do ninho por uma outra razão. As checagens eram feitas à distância com binóculos, sempre que possível.

Em dias precedentes à eclosão dos ovos ou à saída dos filhotes do ninho, as ninhadas foram checadas diariamente, a fim de se detectar precisamente o período de incubação, o dia de nascimento dos filhotes e o tempo de permanência desses no ninho. Em casos em que foi necessário estimar a data de transição entre os estágios incubação e ninhego, o desenvolvimento dos filhotes e a idade aproximada do ovo foram utilizados para melhorar a estimativa. Ou ainda, para ninhadas que no dia da checagem apresentaram um ovo e um filhote assumiu-se como aquele dia a data de eclosão.

Protocolo experimental de manipulações de ninhada

Ninhadas de dois ovos e sincrônicas nas datas de postura foram utilizadas nas manipulações. Ninhadas foram consideradas sincrônicas quando a diferença na postura dos ovos fosse de até 24 horas. No primeiro caso, um ovo retirado aleatoriamente de um ninho era marcado e transferido para o outro. No segundo, o ovo da ninhada que se iniciou naquele intervalo era substituído por um ovo que não eclodiu, coletado de outras ninhadas, e transferido para a ninhada que apresentou postura do segundo ovo, formando uma ninhada aumentada. A substituição do ovo na ninhada foi realizada para evitar abandono do ninho, assim, quando a fêmea completava a ninhada, o ovo “artificial” era recolhido, formando uma ninhada reduzida.

Foram criados dois tratamentos experimentais: (1) ninhadas aumentadas, contendo três ovos e (2) ninhadas reduzidas, contendo apenas um ovo. Ninhadas de dois ovos não manipuladas cujas datas de postura ou de eclosão eram conhecidas foram utilizadas como ninhadas controle. O tratamento experimental aos quais os ninhos fariam parte foi definido por sorteio. Ninhadas de dois ovos que apresentaram redução natural no início da incubação foram incluídas no tratamento de ninhadas reduzidas.

A manipulação dos ovos dessa espécie foi feita com autorização prévia do IBAMA (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis) (licenças nº. 244/06 – SUPES/DF e nº. 13084-1 - SISBIO).

Esforço de incubação

Para avaliar o esforço de incubação da fêmea em cada tratamento e no controle, foram quantificados o tempo gasto por ela no ninho incubando os ovos relativo ao tempo total de observação, a duração da incubação (período de incubação em dias) e o sucesso de eclosão de ovos (número de ovos que eclodiram em relação ao total de ovos de cada ninhada). Os

ninhos foram observados uma vez na fase de incubação em idade entre 6 e 8 dias. As observações tinham início após o amanhecer e finalizavam até 10:00 horas da manhã, e tiveram duração de até quatro horas. Para minimizar os possíveis efeitos de perturbação causados pela presença do observador, as observações foram feitas a partir de uma tenda camuflada. A tenda era montada no dia anterior à observação a uma distância mínima de 15 m do ninho.

Para aumentar o número de observações, no ano de 2007, parte dos ninhos foi filmada com uma câmera filmadora digital (20x). A câmera era camuflada e posicionada a uma distância de até 10 m do ninho em um tripé e logo em seguida a filmagem era iniciada. As filmagens duravam em torno de 3 horas e tinham um intervalo para troca de fita e bateria. Não foram consideradas as filmagens ou observações que demonstravam comportamento não habitual dos adultos, como demora em retornar ao ninho ou permanecer vocalizando próximo a ele.

Taxa de entrega de alimentos

O esforço dos pais no ninho foi quantificado por meio da taxa de entrega de alimento (TEA) feita por eles no ninho. A TEA foi calculada como sendo o número de visitas total que os pais fizeram ao ninho trazendo alimento em relação ao período total de observação (número de entregas/hora) e a TEA por filhote foi o (número de entregas/hora) x (tamanho da ninhada)⁻¹.

Foi observado o maior número possível de ninhos dos dois tratamentos experimentais e do controle que atingiram a fase de ninhego. Cada ninho foi observado por até três vezes, sendo que as observações ocorreram em três idades dos ninhegos: 1-2 dias; 6-7 dias e/ou 11 dias. As observações foram feitas entre o amanhecer e 9:00 horas da manhã com duração de até duas horas. Assim como as observações do esforço de incubação da fêmea,

essas observações foram feitas a partir da tenda camuflada montada no dia anterior à observação e posicionada a uma distância mínima de 15 m do ninho

Para aumentar o número de observações, parte dos ninhos também foi filmada no ano de 2007. As filmagens duravam uma hora e trinta minutos, no entanto, eram descartados em média 5 minutos iniciais da filmagem, que era o período de normalização das atividades dos adultos. Da mesma forma que nas observações de esforço de incubação, não foram consideradas as filmagens ou observações que demonstravam comportamento não habitual dos adultos.

Crescimento dos ninhegos

O crescimento dos ninhegos de cada tratamento e do controle foi avaliado no maior número possível de ninhos. Os ninhegos foram pesados e medidos (asa e tarso) nas idades 1, 6 e 11 dias. Visitas e medidas após o 11º dia poderiam aumentar a possibilidade de saída prematura dos filhotes do ninho e não foram realizadas. As medidas de asa e tarso foram feitas com um paquímetro e a massa foi medida por um dinamômetro com $10 \pm 0,1$ g de precisão ou de $50 \pm 0,5$ g de precisão quando os filhotes atingiram massa maior que 10 g. Na primeira vez em que as medidas foram tomadas, os filhotes foram marcados no tarso com uma caneta de retro projetor para reconhecimento individual.

Análises estatísticas

Nas análises de esforço de incubação, os dados dos dois anos foram agrupados, pois os tamanhos amostrais eram muito pequenos para darem poder estatístico aos testes. A porcentagem de tempo de incubação foi comparada entre os tratamentos e o controle por meio de uma análise de variância de uma via. Os dados foram transformados para $\arcseno\sqrt{\quad}$ para se obter normalidade e homogeneidade entre as variâncias. Para a análise de sucesso de

eclosão e período de incubação, foram comparadas apenas ninhadas aumentadas e controle por meio de testes-t unilaterais.

As diferenças na TEA no ninho entre os tratamentos e o controle e entre as idades dos ninhegos foram testadas por meio de um modelo linear com efeito misto ajustado por REML (residual maximum likelihood) (Pinheiro *et al.* 2006; R Development Core Team 2006). Assim como em outros trabalhos recentemente publicados, esse procedimento foi utilizado porque a maioria das ninhadas foi observada mais de uma vez ao longo do desenvolvimento dos ninhegos, portanto, para controlar a não independência desses dados, a identidade dos ninhos foi considerada um efeito randômico nesse modelo (MacColl e Hatchwell 2003; Hatchwell *et al.* 2004; Styrsky 2005). As variáveis TEA no ninho, idade e ano foram considerados os efeitos fixos do modelo misto. As diferenças entre o controle e cada tratamento experimental foram testadas por meio de testes *post hoc* com comparações par a par usando testes-t unilaterais e correção pelo método de Bonferroni. Para a construção dos modelos mistos, os dados foram tratados, quando necessário, para se satisfazer as premissas de normalidade, linearidade e homocedasticidade dos resíduos. Os outliers dos resíduos e dos efeitos randômicos foram identificados e removidos das análises.

As diferenças na TEA por filhote entre os tamanhos de ninhada foram testadas por análise de variância para cada intervalo de idade. O teste *post hoc* para comparação múltipla utilizado foi o Teste de Tukey. Quando necessário, os dados foram transformados para se adequarem às premissas de normalidade e homogeneidade das variâncias.

As diferenças nas medidas dos ninhegos em cada idade e cada tamanho de ninhada também foram testadas utilizando modelos lineares com efeito misto ajustado por REML (residual maximum likelihood) (Pinheiro *et al.* 2006; R Development Core Team 2006), em que a identidade do ninho foi tratada como um efeito randômico. As diferenças entre o controle e cada tratamento experimental foram testadas por meio de testes *post hoc* com

comparações par a par usando testes-t unilaterais e correção pelo método de Bonferroni. Cada ninhada foi considerada uma amostra, representando a média de cada medida dos filhotes. A condição corporal entre ninhegos de diferentes tamanhos de ninhada foi comparada por meio da análise de resíduos de uma regressão linear da relação entre a massa e o tarso dos ninhegos. As medidas dos ninhegos utilizadas foram as diferenças entre a idade final (11 dias) e a inicial (1 dia). Os resíduos de cada tratamento e controle foram comparados por meio de análise de variância.

O tempo de permanência dos filhotes no ninho e a produção de filhotes por ninhada bem sucedida foram comparados entre ninhadas aumentadas e controle por meio de testes-t unilaterais. Os dados dos dois anos de estudo também foram agrupados, para ambas as análises, devido ao pequeno tamanho amostral. Todas as análises estatísticas acima citadas foram feitas no software estatístico R (R Development Core Team 2006). Os dados são apresentados como média \pm EP.

Análises estatísticas: probabilidade de predação dos ninhos, ninhegos e ovos

Para estimar a taxa de sobrevivência diária (TSD) dos ninhos, da fase de ninhego e de incubação em função do tamanho da ninhada e de variáveis temporais foi utilizado o programa MARK (White e Burnham 1999). O programa MARK permite a modelagem da taxa de sobrevivência diária em função de covariáveis individuais e temporais (Dinsmore *et al.* 2002). A seleção dos modelos é feita por meio do Critério de Informação de Akaike corrigido para pequenas amostras (AICc) (Burnham e Anderson 2002). Uma vez que os valores de AICc são calculados para cada modelo, todos os modelos construídos são ranqueados em relação ao modelo de menor valor de AICc; ou seja, o melhor modelo. As distâncias do melhor modelo dos demais modelos candidatos (Δ AICc) permitem inferir o suporte desses em relação ao melhor modelo (Burnham e Anderson 2002). O nível de suporte

de um modelo candidato é considerado substancial se $\Delta AICc \leq 2$ (Burnham e Anderson 2002), portanto, modelos com $\Delta AICc \leq 2$ são considerados adequados para explicar o ajuste dos dados. Caso o intervalo de confiança (95%) do β de uma covariável incluísse zero, a variável em questão era considerada fraca no modelo. Além disso, como uma outra forma de avaliar a importância relativa de uma variável, o peso de cada variável de interesse foi calculado por meio da soma dos pesos de Akaike dos modelos que incluem a variável em questão (Burnham e Anderson 2002).

Como procedimento inicial nas análises de sobrevivência diária de ninhos e da fase de incubação no programa MARK, foi necessário converter as datas do calendário (dia/mês) em dias corridos. Em 2006, o primeiro ninho ativo utilizado nos experimentos foi encontrado no dia 26 de setembro (dia 1 da estação) e o último esteve ativo até 27 de dezembro (dia 93), e no ano de 2007, o primeiro ninho teve início no dia 20 de setembro (dia 1) e o último esteve ativo até o dia 22 de dezembro (dia 94). Portanto, o número máximo de estimativas de sobrevivência que o programa realizou foi 93, já que os experimentos tiveram duração de até 94 dias, considerando os dois anos. Nas análises de sobrevivência diária da fase de ninhego, a primeira ninhada com nascimento conhecido em 2006 foi em 9 de outubro (dia 1) e a última esteve ativa até 27 de dezembro (dia 80), e em 2007 a primeira ninhada foi de 24 de setembro (dia 1) e a última esteve ativa até 20 de dezembro (dia 88). Dessa forma, considerando os dois anos, o número máximo de estimativas de sobrevivência dos ninhegos foi 88. Para a modelagem da TSD dos ninhos e da fase de incubação, o dia do encontro do ninho foi considerado como sendo o dia do início do experimento, ou seja, a data de início da incubação. E para a modelagem da TSD da fase de ninhego, o dia do encontro do ninho foi considerado como sendo o dia da eclosão dos ovos. Portanto, o conjunto de dados das ninhadas controle não foi o mesmo para as duas análises, pois na primeira foram incluídos ninhos acompanhados desde a postura e na segunda, ninhos cuja eclosão era conhecida.

A construção dos modelos foi feita em dois estágios. Foram construídos primeiramente modelos em que a TSD variava em função de padrões temporais ao longo da estação reprodutiva. Foram comparados modelos cuja TSD (1) era constante ao longo da estação reprodutiva $S(\cdot)$; (2) era constante ao longo da estação de cada ano $S(\text{ano})$; (3) apresentava um padrão linear ao longo da estação $S(\text{data})$; (4) apresentava um padrão linear ao longo da estação de cada ano $S(\text{data} + \text{ano})$; (5) apresentava um padrão quadrático ao longo da estação, caso os dados não fossem lineares $S(\text{data}^2)$ e (6) apresentava um padrão quadrático ao longo da estação de cada ano $S(\text{data}^2 + \text{ano})$. No segundo estágio, os melhores modelos ($\Delta\text{AICc} \leq 2$) encontrados no primeiro estágio foram combinados com as variáveis: 1) tamanho de ninhada e 2) idade do ninho, e a combinação entre elas. A idade do ninho foi incluída nas análises, pois espera-se que a sobrevivência do ninho diminua com o aumento da idade do ninho. Na análise de sobrevivência da fase de incubação, a variável idade foi incluída no primeiro estágio de modelos, por se tratar de uma variável que indica variação temporal e por não ser uma variável de interesse para a análise.

A relação entre a TSD e as variáveis de interesse desse estudo foi caracterizada por meio da função de ligação *logit* que converte as estimativas de TSD para o intervalo (0,1) (Lebreton *et al.* 1992), utilizada também em demais estudos (Dinsmore *et al.* 2002; Rotella *et al.* 2004; Wilson *et al.* 2007). A função seno foi utilizada apenas no modelo de TSD constante (Rotella 2007). Como não existem testes de aderência adequados para modelos de sobrevivência de ninhos (Dinsmore *et al.* 2002; Rotella 2007; Dinsmore e Dinsmore 2007), estes não foram utilizados neste estudo.

RESULTADOS

Foram manipuladas um total de 75 ninhadas de *E. chiriquensis*, das quais 35 formaram o tratamento de ninhadas reduzidas (1 ovo) (2006, n = 11; 2007, n = 24) e 40 o tratamento de ninhadas aumentadas (3 ovos) (2006, n = 10; 2007, n = 30). O controle totalizou 161 ninhadas (2 ovos) (2006, n = 109; 2007, n = 52). As ninhadas que sofreram redução natural no início da incubação foram incluídas no tratamento de ninhadas reduzidas (n = 6).

Esforço de incubação

O esforço de incubação dos pais não aumentou em resposta ao aumento do tamanho da ninhada. A porcentagem de tempo despendido pela fêmea no ninho durante a incubação foi a mesma entre os tratamentos e controle ($F_{1,22} = 1,40$, $p = 0,25$; Figura 4). O sucesso de eclosão médio das ninhadas (nº. ovos eclodidos/ nº. ovos iniciais na ninhada) foi o mesmo entre ninhadas aumentadas e controle (controle, $0,94 \pm 0,01$, n = 106; aumentada, $0,93 \pm 0,04$, n = 10; $W = 558$, $p = 0,32$). Entretanto, o período de incubação médio foi menor em ninhadas aumentadas comparado a ninhadas controle (controle, $13,2 \pm 0,2$, n = 27; aumentada, $12,6 \pm 0,2$, n = 12; $W = 232$, $p < 0,05$).

Taxa de entrega de alimentos

O aumento da ninhada não acarretou na diminuição da TEA por filhote, assim como era esperado. Nas idades 1-2 e 11 dias a TEA por filhote não foi significativamente diferente entre os tamanhos de ninhada ($F_{2,22} = 1,16$, $p = 0,33$; $F_{2,18} = 0,59$, $p = 0,56$; respectivamente) (Figura 5) e apesar da idade 6-7 dias ter apresentado diferença na TEA por filhote entre os

tamanhos da ninhada ($F_{2,20} = 3,62$, $p < 0,05$), a diferença encontrada foi apenas entre ninhadas aumentadas e reduzidas (Teste de Tukey, $p < 0,05$) (Figura 5).

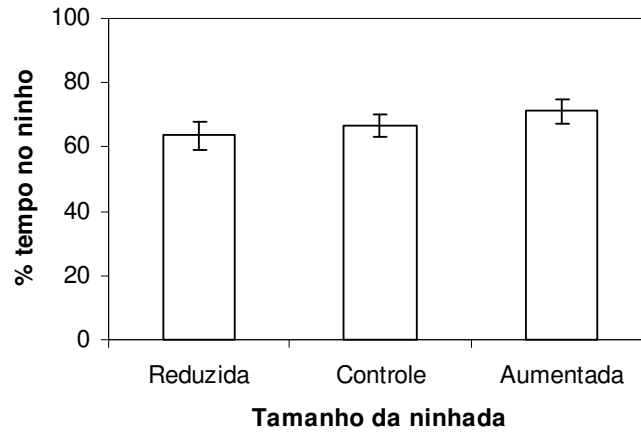


Figura 4. Porcentagem do tempo (média ± EP) da fêmea de *E. chiriquensis* gasto com incubação de ninhadas reduzidas (1 ovo), ninhadas controle (2 ovos) e ninhadas aumentadas (3 ovos). (para cada tratamento, $n = 9$).

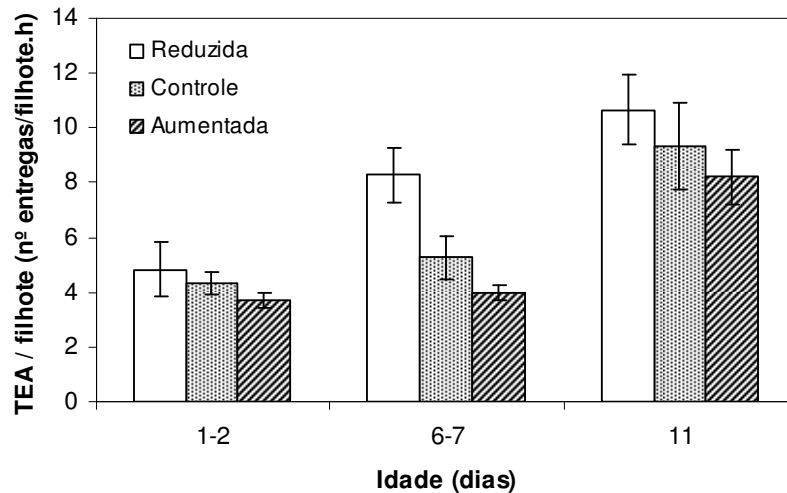


Figura 5. Taxa de entrega de alimento por filhote (TEA ± EP) feita por adultos de *E. chiriquensis* em ninhadas de diferentes tamanhos (reduzida, 1 ovo; controle, 2 ovos; aumentada, 3 ovos) e para cada intervalo de idade. O tamanho amostral para cada intervalo de idade e tamanho de ninhada (menor para maior) foi: 1-2 dias, $n = 5$, 11 e 9; 6-7 dias, $n = 7$, 9 e 7; 11 dias, $n = 7$, 9 e 5.

A atividade dos pais no ninho aumentou com o aumento da ninhada e com a idade dos ninhegos. Houve um aumento significativo na TEA entre os tamanhos de ninhada ($F_{2,35} = 10,04$, $p < 0,001$) e ao longo da idade dos ninhegos ($F_{2,29} = 13,87$, $p < 0,0001$) (Figura 6). A comparação entre ninhadas aumentadas e controle mostrou um aumento significativo na TEA feita por pais de ninhadas aumentadas na idade 11 dias ($p = 0,04$), no entanto, nas demais idades a TEA foi a mesma entre essas ninhadas (1-2 dias, $p = 0,10$; 6-7 dias, $p = 0,50$). A TEA de pais de ninhadas aumentadas foi maior do que a de ninhadas reduzidas nas idades 1-2 e 11 dias ($p < 0,01$ e $p < 0,01$, respectivamente). Não houve diferença na TEA entre ninhadas reduzidas e controle em todas as idades (1-2 dias, $p = 0,14$; 6-7 dias, $p = 0,36$; 11 dias, $p = 0,11$). Como a variável ano não apresentou efeito significativo nesse modelo ($F_{1,34} = 0,46$, $p = 0,50$), ela foi retirada das análises.

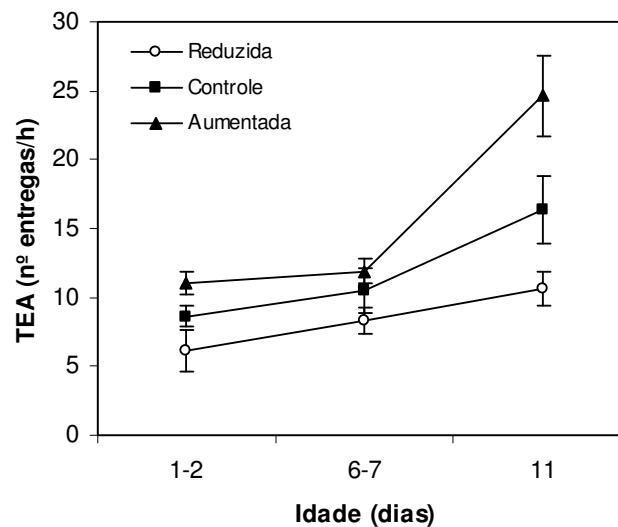


Figura 6. Taxa de entrega de alimento (TEA \pm EP) por adultos de *E. chiriquensis* em ninhadas de diferentes tamanhos (reduzida, 1 ovo; controle, 2 ovos; aumentada, 3 ovos) e idades. O tamanho amostral para cada tamanho de ninhada e intervalo de idade (menor para maior) foi: reduzida, $n = 6$, 7 e 7; controle, $n = 11$, 9 e 8; aumentada, $n = 9$, 7 e 5.

Crescimento dos ninhegos

O crescimento dos ninhegos foi negativamente associado ao aumento da ninhada, independentemente do fato da taxa de entrega de alimento por filhote ter mostrado que os pais alimentam os ninhegos igualmente entre os diferentes tamanhos de ninhada. Controlando a idade, a massa dos ninhegos diminuiu significativamente com o aumento do tamanho da ninhada ($F_{2,50} = 36,46$, $p < 0,0001$; Figura 7). Os ninhegos de ninhadas aumentadas apresentaram mesma massa em relação aos controles apenas na idade 1 ($p = 0,50$), enquanto que nas idades posteriores, esses ninhegos apresentaram menor massa (6 dias, $p < 0,05$; 11 dias, $p < 0,01$). Ninhegos de ninhadas reduzidas foram mais pesados do que os controle em todas as idades (1 dia, $p < 0,05$; 6 dias, $p < 0,01$; 11 dias, $p < 0,001$). A variável ano foi incluída inicialmente no modelo, mas retirada por não apresentar efeito significativo ($F_{1,49} = 2,26$, $p = 0,14$).

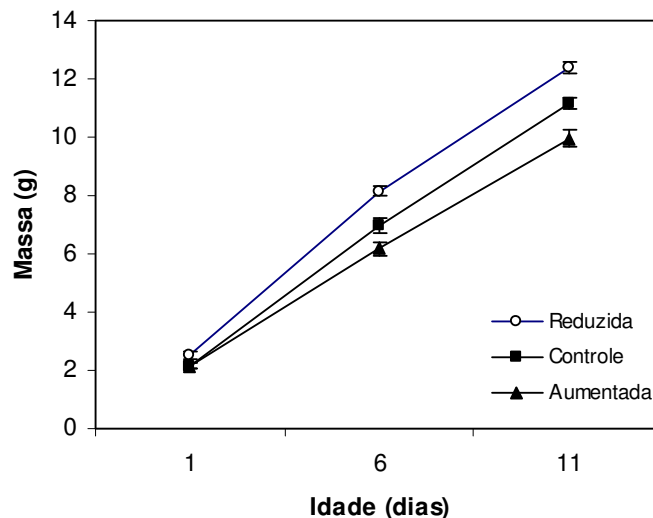


Figura 7. Massa dos ninhegos de *E. chiriquensis* (média \pm EP) medida com 1, 6 e 11 dias de idade em ninhadas reduzidas (1 ninhego), controle (2 ninhegos) e aumentadas (3 ninhegos). O tamanho amostral para cada tamanho de ninhada e idade (menor para maior) foi: reduzida, $n = 10, 10$ e 9 ; controle, $n = 18, 12$ e 13 ; aumentada, $n = 8, 6$ e 5 .

As medidas do tarso diferiram significativamente entre os tratamentos e controle ($F_{2,50} = 4,47$, $p < 0,05$; Figura 8), independentemente da idade e ano em que foram tomadas. Os ninhegos de ninhadas aumentadas apresentaram o mesmo tamanho do tarso em relação aos controles nas idades iniciais (1 dia, $p = 0,42$; 6 dias, $p = 0,35$), mas na idade 11 o comprimento do tarso de ninhegos de ninhadas aumentadas foi significativamente menor ($p < 0,01$). Na idade 1, as medidas do tarso de ninhadas reduzidas diferiram significativamente de ninhadas controle ($p < 0,05$), no entanto, nas demais essa diferença não se manteve (6 dias, $p = 0,22$; 11 dias, $p = 0,46$). As medidas da asa foram as mesmas entre ninhegos de diferentes tamanhos de ninhada ($F_{2,49} = 2,31$, $p = 0,11$), independente da idade e do ano em que foram medidos (Figura 9).

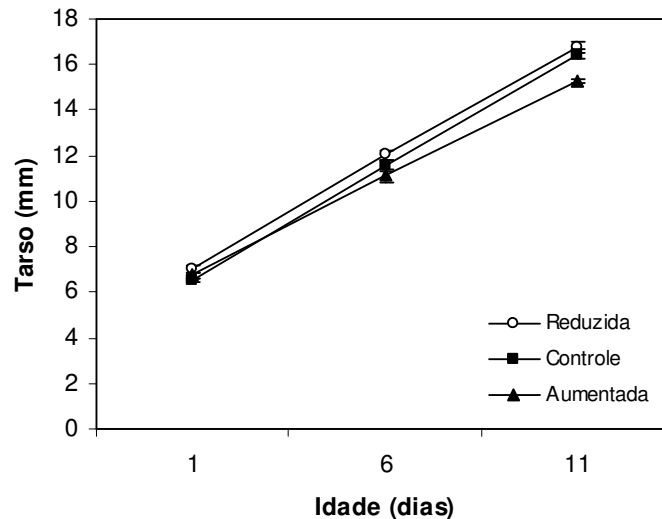


Figura 8. Comprimento do tarso dos ninhegos (média \pm EP) medido com 1, 6 e 11 dias de idade em ninhadas reduzidas (1 ninhego), controle (2 ninhegos) e aumentadas (3 ninhegos). O tamanho amostral para cada tamanho de ninhada e idade (menor para maior) foi: reduzida, $n = 10, 10$ e 9 ; controle, $n = 18, 11$ e 13 ; aumentada, $n = 9, 6$ e 5 .

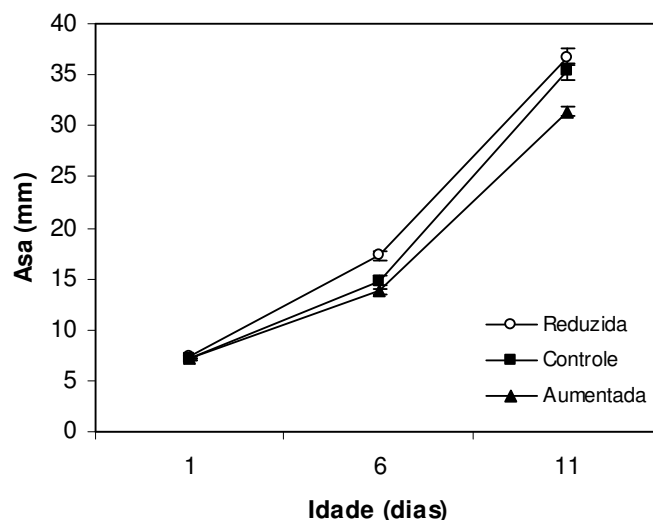


Figura 9. Comprimento da asa dos ninhegos (média \pm EP) medido com 1, 6 e 11 dias de idade em ninhadas reduzidas (1 ovo), controle (2 ovos) e aumentadas (3 ovos). O tamanho amostral para cada tamanho de ninhada e idade (menor para maior) foi: reduzida, n = 10, 10 e 9; controle, n = 18, 12 e 13; aumentada, n = 9, 6 e 5.

Não houve efeito do aumento da ninhada na condição corporal dos ninhegos. Apesar de existir uma diferença significativa na condição corporal dos ninhegos mostrada pela análise dos resíduos ($F_{2,11} = 8,47$, $p < 0,01$; Figura 10), a relação massa vs tarso entre ninhegos de ninhadas aumentadas e controle foi a mesma (Teste de Tukey, $p = 0,93$). Entretanto, ninhegos de ninhadas reduzidas apresentaram uma relação positiva entre massa e tarso, sendo essa significativamente diferente do controle (Teste de Tukey, $p < 0,05$), o que indica que esses ninhegos tiveram maior acúmulo de gordura em relação aos demais tratamentos.

Tempo de permanência dos ninhegos

O tempo de permanência dos ninhegos no ninho não variou com o tamanho da ninhada, mesmo com as diferenças encontradas no crescimento entre ninhegos de ninhadas aumentadas e controle. Não houve diferença estatística entre ninhadas aumentadas e controle

no tempo de permanência no ninho (controle, $15,2 \pm 0,4$, $n = 14$; aumentada, $16,0 \pm 0,7$, $n = 5$; $t = -0,98$, g.l. = $6,48$, $p = 0,09$).

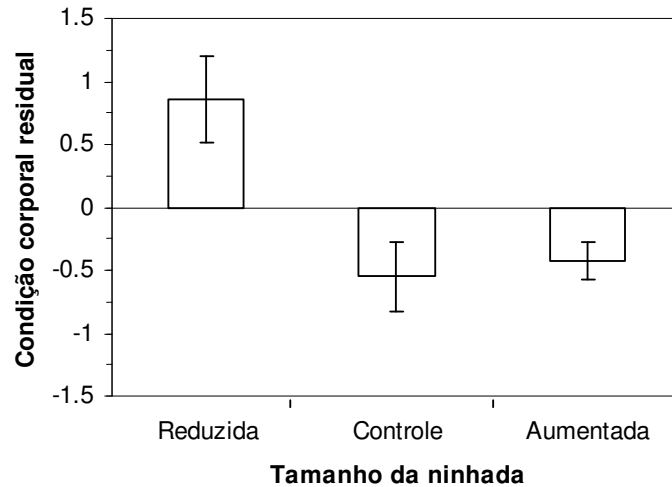


Figura 10. Efeito do tamanho da ninhada na condição corporal de ninhegos de *Elaenia chiriquensis*. A condição corporal é expressa como resíduos da regressão linear entre massa (final – inicial) e tarso (final – inicial) desses ninhegos (reduzida, $n = 5$; controle, $n = 4$; aumentada, $n = 5$).

Produção de filhotes

A produção de filhotes por ninhada bem sucedida foi influenciada pelo aumento do tamanho da ninhada. Foi observado um aumento significativo na produção de filhotes por ninhada aumentada bem sucedida quando comparado ao controle (controle, $1,74 \pm 0,09$, $n = 23$; aumentada, $2,43 \pm 0,30$, $n = 7$; $W = 124$, $p < 0,05$).

Probabilidade de predação dos ninhos, ninhegos e ovos

Na análise de TSD dos ninhos de *E. chiriquensis*, no primeiro estágio de modelos, estiveram presentes nos melhores modelos as variáveis data², ano e data, e também o modelo com TSD constante. Os melhores modelos foram combinados com as variáveis de interesse, ninhada e idade, no segundo estágio. Nesse estágio, as variáveis idade, data², ano e data

estiveram presentes nos melhores modelos (Tabela 1). Portanto, o tamanho da ninhada não afetou a sobrevivência de ninhos de *E. chiriquensis*, pois esta variável não esteve presente nos melhores modelos do segundo estágio, por não ser uma variável preditiva para a TSD de ninhos dessa espécie (Tabela 1; Figura 11).

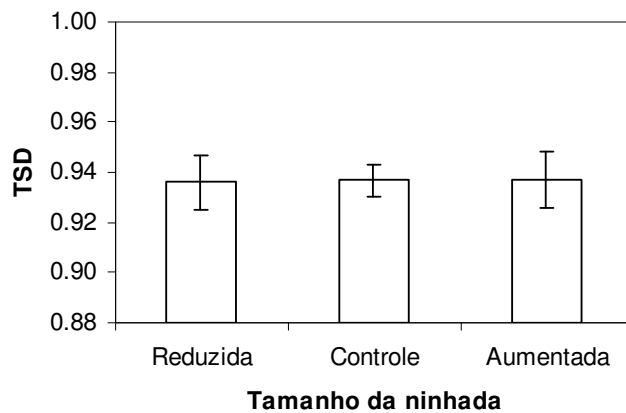


Figura 11. Efeito do tamanho da ninhada na taxa de sobrevivência diária (TSD \pm EP) de ninhos de *E. chiriquensis*. As estimativas foram baseadas na equação de regressão logística do melhor modelo do segundo estágio de modelos em que a variável tamanho de ninhada estava presente (Tabela 1) (reduzida, n = 39; controle, n = 111; aumentada, n = 36).

A idade do ninho influenciou a TSD dos ninhos dessa espécie, mas apresentou pouco suporte ao modelo (Tabela 2). A importância relativa da variável foi a mais alta em relação às demais, mas o valor da estimativa de β esteve muito próximo de zero e seu intervalo de confiança compreendendo o zero (Tabela 2), o que a torna uma variável não muito adequada para prever a sobrevivência dos ninhos. Da mesma forma, as variáveis data², ano e data não são boas preditoras da sobrevivência dos ninhos, por apresentarem estimativas de β com intervalos de confiança incluindo o zero (Tabela 2).

Tabela 1. Resultados da seleção de modelos para a sobrevivência de ninhos de *E. chiriquensis*, feita em dois estágios. O primeiro incluiu variáveis temporais e o segundo, os melhores modelos do primeiro ($\Delta AICc \leq 2$) com a combinação das variáveis de interesse.

Modelos	Nº. de Parâmetros	AICc	$\Delta AICc$	Pesos AICc
<i>Primeiro estágio de modelos</i>				
S(.)	1	810,71	0,00	0,37
S(data ²)	3	812,02	1,32	0,19
S(ano)	2	812,66	1,95	0,14
S(data)	2	812,71	2,00	0,14
S(data ² + ano)	4	813,41	2,71	0,10
S(data + ano)	3	814,00	3,30	0,07
<i>Segundo estágio de modelos</i>				
S(.)	1	810,71	0,00	0,28
S(data ²)	3	812,02	1,32	0,14
S(ano)	2	812,66	1,95	0,10
S(data)	2	812,71	2,00	0,10
S(idade)	2	812,71	2,00	0,10
S(data ² + idade)	4	814,00	3,29	0,05
S(ano + idade)	3	814,07	3,37	0,05
S(data + idade)	3	814,71	4,00	0,04
S(ninhada)	3	814,71	4,01	0,04
S(ano + ninhada)	4	815,81	5,10	0,02
S(data ² + ninhada)	5	816,03	5,32	0,02
S(data + ninhada)	4	816,72	6,01	0,01
S(ninhada + idade)	4	816,72	6,01	0,01
S(ano + ninhada + idade)	5	817,81	7,11	0,01
S(data ² + ninhada + idade)	6	818,01	7,30	0,01
S(data + ninhada + idade)	5	818,72	8,01	0,01

Nota: os modelos são ranqueados com base no Critério de Informação de Akaike corrigido para amostras pequenas (AICc). Os modelos incluem as variáveis temporais ano, data (padrão temporal linear ao longo da estação) e data² (padrão temporal quadrático), além das variáveis de interesse tamanho de ninhada (ninhada) e idade. S(.) é um modelo com taxa de sobrevivência diária constante.

Tabela 2. Importância relativa, estimativas de β e seus intervalos de confiança das variáveis idade, ano, data e ninhada, presentes nos melhores modelos de sobrevivência de ninhos, e das fases de ninhego e incubação de *E. chiriquensis*.

Variável	Importância Relativa	β^1	Intervalo de Confiança
<i>Modelos de sobrevivência de ninhos</i> (Tabela 1)			
Idade	0,28	~0	-0,02 < β < 0,02
Data ²	0,22	0,03	-0,01 < β < 0,06
Ano	0,19	-0,18	-1,64 < β < 1,28
Data	0,17	~0	-0,01 < β < 0,01
<i>Modelos de sobrevivência da fase de ninhego</i> (Tabela 3)			
Ninhada	0,37		
Reduzida - Controle		0,41	-0,35 < β < 1,16
Aumentada - Controle		0,71	-0,32 < β < 1,75
Idade	0,33	-0,03	-0,10 < β < 0,03
Data	0,26	~0	-0,01 < β < 0,01
<i>Modelos de sobrevivência da fase de incubação</i> (Tabela 4)			
Data	0,16	~0	-0,01 < β < 0,01
Idade	0,16	-0,01	-0,06 < β < 0,04
Data ²	0,15	0,02	-0,01 < β < 0,06
Ano	0,15	-0,03	-0,42 < β < 0,37

¹ As estimativas de β em escala logit e seus intervalos de confiança foram retirados do melhor modelo (baseado nas tabelas 1, 2 e 3) que incluía a variável de interesse. As estimativas de β para variáveis categóricas é a diferença entre categorias.

As análises feitas para se avaliar a TSD durante a fase de ninhego indicaram que no primeiro estágio de modelos, aqueles com TSD constante e variando linearmente ao longo da estação (data) foram os melhores e, portanto, foram combinados com as variáveis ninhada e idade. No segundo estágio, a seleção do melhor modelo apontou como melhores aqueles que apresentaram TSD constante e as variáveis ninhada, idade e data (Tabela 3).

A predação dos ninhegos teve uma tendência a variar em função do tamanho da ninhada, da idade dos ninhegos e da estação reprodutiva (Tabela 3), mas as evidências da influência dessas variáveis na sobrevivência são fracas. Comparadas às ninhadas controle, ninhadas experimentais tiveram uma tendência a apresentar maior sobrevivência dos ninhegos

(Figura 12; Tabela 2). Entretanto, o modelo apresenta fracas evidências para um efeito do tamanho da ninhada na TSD, pois as estimativas de β incluem o zero no intervalo de confiança (Tabela 2). Da mesma forma, o aumento da idade dos ninhegos sugere uma diminuição na TSD, mas essa variável também apresentou pouco suporte na predição da TSD (Tabela 2). A variação linear da TSD ao longo da estação foi muito baixa apresentando estimativa de β e de seu intervalo de confiança muito próximos de zero (Tabela 2).

Tabela 3. Resultados da seleção de modelos para a sobrevivência de ninhegos de *E. chiriquensis*, feita em dois estágios. O primeiro incluiu variáveis temporais e o segundo, os melhores modelos do primeiro ($\Delta AICc \leq 2$) com a combinação das variáveis de interesse.

Modelos	Nº. de Parâmetros	AICc	$\Delta AICc$	Pesos AICc
<i>Primeiro estágio de modelos</i>				
S(.)	1	407,16	0,00	0,47
S(data)	2	409,17	2,00	0,17
S(ano)	2	409,17	2,01	0,17
S(data ²)	3	410,52	3,35	0,09
S(data + ano)	3	411,18	4,02	0,06
S(data ² + ano)	4	412,53	5,37	0,03
<i>Segundo estágio de modelos</i>				
S(.)	1	407,16	0,00	0,29
S(ninhada)	3	408,11	0,94	0,18
S(idade)	2	408,16	0,99	0,18
S(data)	2	409,17	2,00	0,11
S(ninhada + idade)	4	409,70	2,54	0,09
S(data + ninhada)	4	410,10	2,93	0,07
S(data + idade)	3	410,78	3,62	0,05
S(data + ninhada + idade)	5	411,72	4,55	0,03

Nota: os modelos são ranqueados com base no Critério de Informação de Akaike corrigido para amostras pequenas (AICc). Os modelos incluem as variáveis temporais ano, data (padrão temporal linear ao longo da estação) e data² (padrão temporal quadrático), além das variáveis de interesse tamanho de ninhada (ninhada) e idade. S(.) é um modelo com taxa de sobrevivência diária constante.

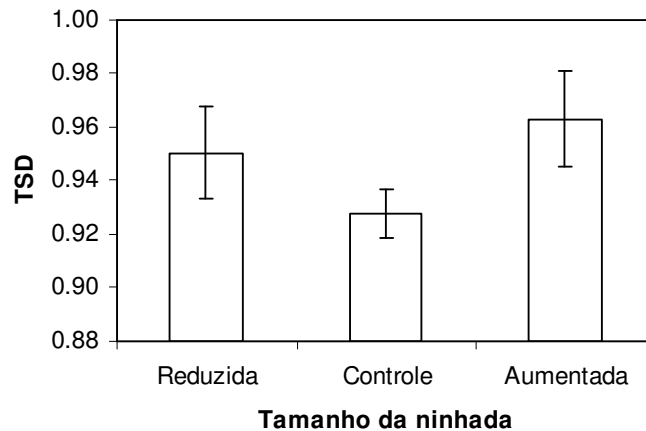


Figura 12. Efeito do tamanho da ninhada na taxa de sobrevivência diária (TSD \pm EP) durante a fase de ninhego de *E. chiriquensis*. As estimativas foram baseadas na equação de regressão logística do segundo melhor modelo do segundo estágio de modelos (Tabela 3) (reduzida, n = 16; controle, n = 80; aumentada, n = 11).

Na análise de sobrevivência durante a fase de incubação, os modelos com TSD constante ou com variação temporal linear e quadrática ao longo da estação (data e data², respectivamente), anual (ano) e ao longo da idade do ninho (idade), foram combinados à variável tamanho de ninhada no segundo estágio de seleção de modelos (Tabela 4). O tamanho da ninhada não influenciou a TSD da fase de incubação. Além dessa variável não estar presente nos melhores modelos do segundo estágio, a adição dela em qualquer modelo do segundo estágio piorou a predição da TSD (Tabela 4; Figura 13). Da mesma forma que nas análises anteriores, as variáveis presentes nos melhores modelos do segundo estágio de seleção de modelos da TSD durante a incubação não são consideradas boas preditoras da TSD, pois todas apresentam estimativas de β s com intervalos de confiança incluindo o zero (Tabela 2).

Tabela 4. Resultados da seleção de modelos para a sobrevivência de ovos de *E. chiriquensis*, feita em dois estágios. O primeiro incluiu variáveis temporais e o segundo, os melhores modelos do primeiro ($\Delta AICc \leq 2$) com a combinação da variável de interesse.

Modelos	Nº. de Parâmetros	AICc	$\Delta AICc$	Pesos AICc
<i>Primeiro estágio de modelos</i>				
S(.)	1	567,01	0,00	0,30
S(data)	2	568,85	1,84	0,12
S(idade)	2	568,89	1,88	0,12
S(data ²)	3	568,94	1,93	0,11
S(ano)	2	569,00	1,99	0,11
S(data + idade)	3	570,79	3,78	0,04
S(data + ano)	3	570,81	3,80	0,04
S(data ² + idade)	4	570,85	3,84	0,04
S(idade + ano)	3	570,88	3,87	0,04
S(data ² + ano)	4	570,94	3,93	0,04
S(data + idade + ano)	4	572,75	5,74	0,02
S(data ² + idade + ano)	5	572,86	5,85	0,02
<i>Segundo estágio de modelos</i>				
S(.)	1	567,01	0,00	0,35
S(data)	2	568,85	1,84	0,14
S(idade)	2	568,89	1,88	0,14
S(data ²)	3	568,94	1,93	0,13
S(ano)	2	568,00	1,99	0,13
S(ninhada)	3	570,96	3,94	0,05
S(data + ninhada)	4	572,78	5,77	0,02
S(idade + ninhada)	4	572,83	5,82	0,02
S(data ² + ninhada)	5	572,86	5,85	0,02
S(ano + ninhada)	4	572,96	5,95	0,02

Nota: os modelos são ranqueados com base no Critério de Informação de Akaike corrigido para amostras pequenas (AICc). Os modelos incluem as variáveis temporais ano, data (padrão temporal linear ao longo da estação), data² (padrão temporal quadrático) e idade do ninho (idade), além da variável de interesse tamanho de ninhada (ninhada). S(.) é um modelo com taxa de sobrevivência diária constante.

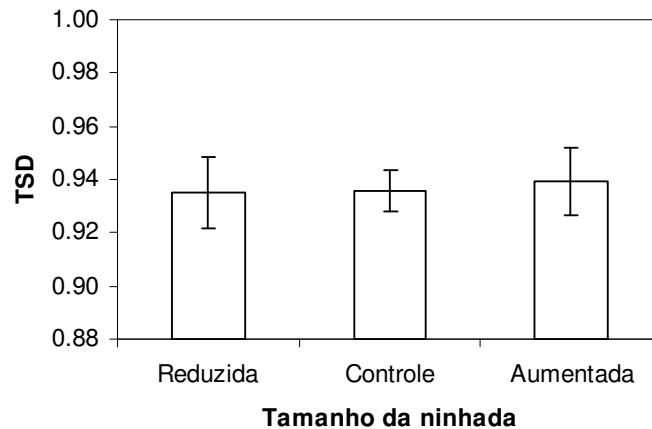


Figura 13. Efeito do tamanho da ninhada na taxa de sobrevivência diária (TSD \pm EP) durante a fase de incubação de *E. chiriquensis*. As estimativas foram baseadas na equação de regressão logística do melhor modelo do segundo estágio de modelos em que a variável tamanho de ninhada estava presente (Tabela 4) (reduzida, n = 39; controle, n = 111; aumentada, n = 36).

DISCUSSÃO

Este estudo foi um dos poucos a realizar testes de hipóteses relativos ao tamanho de ninhada de uma espécie tipicamente tropical em suas condições naturais. O tamanho de ninhada de *E. chiriquensis* não é limitado pelo risco de predação ou pela capacidade dos pais de incubar mais ovos, mas é limitado pela capacidade dos pais manterem o crescimento dos ninhegos. O tamanho da ninhada e a idade dos ninhegos não tiveram relação com o aumento do risco de predação, mesmo tendo a atividade dos pais no ninho aumentado com a ninhada e com a idade. A fêmea de *E. chiriquensis* foi capaz de incubar um ovo extra na ninhada, pois em ninhadas maiores o sucesso de eclosão foi mantido e o período de incubação não aumentou. No entanto, o crescimento de ninhegos de ninhadas aumentadas foi menor em relação a ninhadas controle, indicando que esses ninhegos foram limitados pela quantidade de alimento oferecida a eles. Esses ninhegos saíram do ninho com menor massa, pois apresentaram tempo de permanência igual ao controle, apesar da menor taxa de crescimento.

É possível que o tempo de permanência no ninho não tenha aumentado com o aumento tamanho da ninhada devido à condição corporal semelhante em que filhotes de ninhadas aumentadas e controle se encontraram. Mas mesmo tendo armazenado uma quantidade de energia para crescimento proporcional à sua estrutura corporal, ninhegos de ninhadas aumentadas possivelmente se apresentaram como piores competidores ao saírem do ninho, devido à sua menor estrutura corporal comparado a ninhadas reduzidas e controle.

O crescimento dos ninhegos foi negativamente afetado pelo aumento da ninhada em diversos outros estudos envolvendo espécies de grupos taxonômicos diferentes, demonstrando que a quantidade de alimento disponível aos ninhegos é um fator comumente apontado como limitante para o tamanho da ninhada de diversas espécies. A redução do crescimento dos ninhegos tem sido atribuída à disponibilidade de alimento no meio (Young 1996), à capacidade dos pais em cuidar de maiores ninhadas (Dijkstra *et al.* 1990) e à disposição deles em aumentar o esforço reprodutivo (Hörak 2003). O aumento de ninhadas de *Falco tinnunculus* acarretou em menor crescimento e maior mortalidade de ninhegos, mostrando a incapacidade dos pais em criar ninhadas maiores do que o previsto (Dijkstra *et al.* 1990). O mesmo foi observado em manipulações de ninhadas de *Parus major*, mas nesse caso os pais não estiveram dispostos em aumentar o esforço reprodutivo em resposta ao aumento da ninhada (Hörak 2003). Filhotes de ninhadas aumentadas de *Troglodytes aedon* também apresentaram menor crescimento em relação ao controle, mas esse fato foi observado em apenas um ano de estudo com menor disponibilidade de alimento (Young 1996). O crescimento de ninhegos de *Hylophylax naevioides* em ninhadas aumentadas apresentou apenas uma tendência negativa em relação a ninhadas controle (Styrsky *et al.* 2005). Manipulações de ninhadas de *Tachycineta bicolor* resultaram em ninhegos de ninhadas aumentadas com menor massa e menor acúmulo de gordura em relação à ninhegos de ninhadas reduzidas (Burness *et al.* 2000), assim como encontrado neste estudo.

O menor crescimento dos ninhegos encontrado neste estudo não deve estar relacionado à limitação de alimento no meio, mas sim à disposição dos pais em aumentar o esforço reprodutivo proporcionalmente às demandas dos ninhegos. O número de filhotes que saíram do ninho aumentou com o tamanho da ninhada, indicando que possíveis mortes por inanição não predominaram em ninhadas aumentadas e que as ninhadas aumentadas foram as mais produtivas, rejeitando a hipótese de Lack (1947). Outro indício é a contradição verificada onde taxas de entrega por filhote foram iguais entre ninhadas controle e aumentadas, mas resultaram em diferentes taxas de crescimento entre essas ninhadas. Esse fato indica que é possível que os pais de ninhadas aumentadas tenham diminuído o tempo de forrageamento por filhote em ninhadas aumentadas para não prejudicar o seu próprio forrageamento. A menor disponibilidade de tempo para forragear para a ninhada faz com que os pais diminuam a seletividade do alimento a fim de manterem a taxa de entrega de alimento (Grieco 2002). Entretanto, esse comportamento diminui a quantidade e qualidade de alimento entregue. Alguns estudos também observaram, mas não discutiram, o padrão aqui encontrado (Dijkstra *et al.* 1990; Styrsky *et al.* 2005).

O risco de predação não foi uma importante pressão seletiva influenciando o tamanho da ninhada de *E. chiriquensis*. Neste estudo, o risco de predação não teve relação com o aumento da atividade dos adultos no ninho, refutando a hipótese de Skutch (1949). Embora o número de visitas aos ninhos tenha aumentado com o tamanho da ninhada e com a idade dos ninhegos, esses fatores não tiveram nenhuma relação com a probabilidade de predação dos ninhos durante a fase de ninhego. Ao analisar a influência do tamanho da ninhada e da idade do ninho no risco de predação durante todo o período de atividade do ninho, também foi observada a ausência de efeito dessas variáveis na TSD. Estudos que correlacionaram o risco de predação com a atividade dos adultos no ninho por manipulação de ninhadas (Young 1996; Styrsky *et al.* 2005) ou por comparação entre as fases de incubação e

ninhego (Roper e Goldstein 1997) também refutaram essa hipótese. A probabilidade de predação sendo comparada entre ninhadas somente dentro da fase de ninhego (Young 1996; Styrsky *et al.* 2005; este estudo), descarta os possíveis efeitos do sítio de nidificação na probabilidade de predação, que são quase inexistentes nessa fase, pois sítios de nidificação pobres têm maior chance de serem predados durante a fase de incubação (Martin *et al.* 2000b; Muchai e du Plessis 2005). O cuidado parental no ninho não foi suficiente para explicar a variação no risco de predação, assim como observado em um estudo incluindo espécies de diferentes guildas em que a densidade de predadores e o sítio de nidificação (guilda de nidificação) foram apontados como fatores mais importantes influenciando o risco de predação (Fontaine *et al.* 2007).

Predadores diurnos, considerados os principais predadores na área de estudo (França 2005; França *et al.* em preparação), não parecem estar atraídos pela atividade dos pais, mesmo apresentado comportamento de forrageamento ativo. Essas observações contrariam alguns estudos que ao rejeitarem a hipótese de Skutch (1949) sugeriram que a razão principal seria a existência de predadores de ninho noturnos e com atividade de forrageamento não visual e que por isso não usariam a atividade dos pais como uma pista para encontrar ninhos (Young 1996; Roper e Goldstein 1997). Entretanto, como os principais predadores identificados na área de estudo são diurnos e apresentam comportamento de forrageamento ativo, este estudo contraria o esperado de que espécies com esse hábito fossem atraídas pela atividade dos pais no ninho, assim como predito por Skutch (1949). As aves foram apontadas como os principais predadores da área, sendo responsáveis por cerca de 90% das predações de ninhos artificiais com ovos de plasticina (França 2005). Mamíferos representaram apenas 8% das predações desses ninhos, sendo que as espécies identificadas (*Didelphis* sp, *Bolomys lasiurus* e *Oryzomys subflavus*) apresentam hábito noturno (Marinho-Filho *et al.* 1998). Dentre as espécies de predadores diurnos registradas durante seis anos de coleta de dados na área de

estudo, estão apenas aves, pertencentes às famílias Bucconidae (*Nystalus chacuru*), Thraupidae (*Neothraupis fasciata* e *Cypsnagra hirundinacea*) e Corvidae (*Cyanocorax cristatellus*) (França *et al.* em preparação). Dentre os registros de predação feitos, *C. cristatellus* foi o principal predador de ninhos na área. Nota-se que outras espécies de aves evitam fazer ninhos ou esses são muito predados em locais de ocorrência de ninhos dessa espécie (observação pessoal). Por exemplo, a densidade de ninhos de *E. chiriquensis* na estação reprodutiva de 2007 foi quase zero num raio de aproximadamente 100 m de um ninho de *C. cristatellus* (observação pessoal). Em geral, a família Corvidae é apontada como grande predadora de ninhos (Marini *et al.* 1995; Sick 1997; Francisco 2006). *Cyanocorax cristatellus*, assim como outras espécies da família, é onívora e oportunista (Sick 1997; Amaral e Macedo 2003) e apresenta forrageamento ativo. Os traupídeos observados predando ninhos também são generalistas e forrageiam ativamente durante varredura do território (Alves 1991; Sick 1997). Mesmo com a presença de predadores diurnos e com forrageamento ativo, este estudo rejeita a hipótese de que os predadores usam a atividade dos pais no ninho para encontrarem ninhos.

Apesar das evidências encontradas contra a hipótese de Skutch (1949), diversos estudos corroboraram a hipótese. Esses estudos testaram a hipótese pela comparação de espécies (Martin e Ghalambor 1999; Conway e Martin 2000b; Martin *et al.* 2000a; 2000b; Muchai e du Plessis 2005) ou populações (Ferretti *et al.* 2005), pela manipulação do risco de predação (Ghalambor e Martin 2002; Fontaine e Martin 2006) e pela comparação entre fases reprodutivas (Francisco 2006). Evidências mostram que o tamanho de ninhada pequeno existe em espécies ou populações submetidas a um maior risco de predação (Martin 1995; Martin *et al.* 2000a; Ferretti *et al.* 2005), nesse caso, ninhadas menores seriam selecionadas devido à limitação da atividade no ninho imposta pela predação (Martin *et al.* 2000a). Estudos observaram que a atividade dos pais no ninho, independentemente do sítio de nidificação, foi

um fator que influenciou o risco de predação (Martin *et al.* 2000b; Muchai e du Plessis 2005) e vice-versa, quando a variação do risco de predação foi a causa da variação no comportamento parental no ninho (Conway e Martin 2000b; Ghalambor e Martin 2002; Fontaine e Martin 2006). Dentre espécies presentes no Cerrado, pares de *Volatinia jacarina* com grande oferta de alimento experimentaram um aumento na predação durante a fase de ninhego, possivelmente pelo aumento do número de visitas da fêmea ao ninho (Dias e Macedo em preparação). Em *Sporophila caerulea*, o aumento da atividade dos pais na fase ninhego resultou em um aumento da predação quando comparado à fase de incubação (Francisco 2006). Entretanto, o padrão encontrado para ambas as espécies foi a partir de estudos realizados em áreas alteradas do Cerrado, que podem apresentar uma comunidade de predadores diferenciada de uma área preservada como a deste estudo.

A capacidade de incubar mais ovos não foi um fator limitante do tamanho da ninhada de *E. chiriquensis*. A fêmea não modificou seu comportamento de incubação (tempo presente no ninho incubando) em função do aumento da ninhada, demonstrando que manteve o mesmo tempo para outras atividades. O sucesso de eclosão, não foi afetado pelo tamanho da ninhada, mas o período de incubação de ninhadas maiores diminuiu em quase um dia. Não era esperado que *E. chiriquensis* fosse manter o microclima do ninho sem alterar o tempo dedicado à incubação, pois o tamanho de ninhada de até dois ovos é pouco variável (Medeiros e Marini 2007) assim como para outras espécies do gênero (Skutch 1985; Auer *et al.* 2007). Possivelmente, o período de incubação diminuiu devido à menor taxa de resfriamento dos ovos de ninhadas maiores na ausência da fêmea, e por isso podem reter maiores temperaturas dado o mesmo padrão de tempo gasto com incubação (Reid *et al.* 2000a). Em *Sturnus vulgaris*, a partir da modelagem do balanço energético de incubação, é esperado que dada a menor taxa de resfriamento encontrada em ninhadas maiores dessa espécie, as fêmeas aumentem o tempo de forrageamento suficientemente para compensar o aumento das

demandas energéticas de incubar uma ninhada maior (Reid *et al.* 2002). Entretanto, o tempo gasto pela fêmea de *E. chiriquensis* incubando não diminuiu em ninhadas aumentadas, e por isso não é possível afirmar que existe esse balanço energético e que os gastos energéticos com incubação não acarretem em custos para a fêmea. É provável que essas fêmeas tenham dedicado o mesmo tempo com incubação acelerando o período de incubação.

A eficiência de incubação; ou seja, período de incubação e sucesso de eclosão, não foi influenciada pelo aumento da ninhada em estudos que avaliaram os custos de incubação independentemente da postura ou do cuidado com o filhote. O aumento da ninhada de *Sterna hirundo* não afetou o tempo gasto pela fêmea incubando no ninho, o sucesso de eclosão e o período de incubação (Heaney e Monaghan 1996). *Ficedula albicollis* e *F. hypoleuca* também foram capazes de incubar ninhadas aumentadas, pois a eficiência de incubação, sucesso de eclosão e período de incubação não foram afetados pela manipulação (Cichón 2000; Ilmonen *et al.* 2002). No entanto, esses estudos apontaram que o esforço extra despendido pelas fêmeas durante a incubação teve conseqüências negativas para o crescimento dos ninhegos (Heaney e Monaghan 1996; Cichón 2000; Ilmonen *et al.* 2002).

Em outros estudos a eficiência da incubação foi afetada pelo tamanho da ninhada, indicando que pais de outras espécies não foram capazes de incubar ninhadas maiores. A manipulação de ninhadas de *Hirundo rustica* resultou em ninhadas maiores com maior período de incubação e menor sucesso na eclosão de ovos (Engstrand e Bryant 2002). O sucesso de eclosão de *Sturnus vulgaris* (Reid *et al.* 2000a) e o período de incubação de *Troglodytes aedon* (Dobbs *et al.* 2006) também diminuíram em resposta ao aumento da ninhada, sendo que essa redução pode ser atribuída às diferenças encontradas no microclima do ninho, causando maior desidratação dos ovos durante a incubação (Reid *et al.* 2000a).

Dentre os estudos analisados, todos apontaram evidências de que a incubação tem custos, indicando que esse estágio exige altas demandas energéticas para a reprodução. Os

resultados encontrados levam à conclusão de que os custos para *E. chiriquensis* incubar um ovo extra não são refletidos durante a incubação, entretanto, esses custos podem ser refletidos apenas nas fases subsequentes como acontece com outras espécies (Heaney e Monaghan 1996; Cichón 2000; Reid *et al.* 2000a; 2000b; Visser e Lessels 2001; Engstrand e Bryant 2002; Ilmonen *et al.* 2002; Dobbs *et al.* 2006), o que não foi avaliado neste estudo. A inclusão dos custos de incubação nas manipulações das ninhadas de *E. chiriquensis* foi importante para retratar com maior fidelidade os custos do aumento das ninhadas para a aptidão dos pais.

A mortalidade juvenil não foi testada neste estudo, entretanto, é um fator importante que pode estar influenciando a evolução do tamanho da ninhada de *E. chiriquensis*, visto que os ninhegos de ninhadas aumentadas saíram do ninho em condições inferiores ao controle. O aumento de ninhadas de *Hylophylax naevioides* corroborou essa hipótese, pois houve maior mortalidade de jovens provindos de ninhadas aumentadas no período pós-ninho, devido à dificuldade dos pais cuidarem de um filhote a mais durante esse período (Styrsky *et al.* 2005). A sobrevivência pós-ninho dos filhotes, em alguns estudos, não apresentou relação com a massa ou com o tamanho desses ao saírem do ninho (Murphy 2000; Styrsky *et al.* 2005). Entretanto, outros estudos que acompanharam os filhotes no período pós-ninho, correlacionam positivamente a massa do filhote ao sair do ninho com sua sobrevivência pós-ninho (Gustafsson e Sutherland 1988; revisão em Martin 1992; Young 1996; Both *et al.* 1999; Hõrak 2003) e negativamente o número de filhotes no grupo com a sobrevivência desses durante esse período (Young 1996). Portanto, é possível que o tamanho da ninhada de *E. chiriquensis* esteja negativamente relacionado à sobrevivência da prole no período pós-ninho, devido a menor massa ao saírem do ninho ou à incapacidade dos pais em alimentar e defender três filhotes fora do ninho.

As manipulações de ninhadas de *E. chiriquensis* indicaram que existe um custo maior de se incubar e criar uma ninhada maior. Entretanto, os resultados encontrados neste

estudo não corroboram a hipótese clássica de risco de predação proposta por Skutch (1949) e nos levam à conclusão de que *E. chiriquensis* é capaz de incubar um ovo extra, embora não seja possível saber as conseqüências desse gasto energético para a aptidão dos pais. As condições em que os filhotes de ninhadas aumentadas saem do ninho pode ser um fator influenciando a aptidão dos adultos. A quantidade de alimento fornecido à ninhada limita a qualidade e possivelmente o número de filhotes por ninhada da espécie no período pós-ninho. Entretanto, não se sabe com clareza de que forma o alimento é limitado para os ninhegos. A partir dos resultados encontrados supõe-se que os pais tenham tido menor disposição em aumentar o investimento energético para manter o crescimento dos ninhegos, o que limitaria o tamanho ideal da prole desta espécie, pois poderia ocasionar na menor sobrevivência desses no período pós-ninho.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alves, M.A.S. 1991. Dieta e táticas de forrageamento de *Neothraupis fasciata* em cerrado no Distrito Federal, Brasil (Passeriformes: Emberizidae). *Ararajuba, Revista Brasileira de Ornitologia* 2:25-29.
- Amaral, M. F. e R. H. F. Macedo. 2003. Breeding patterns and habitat use in the endemic Curl-crested Jay of central Brazil. *Journal of Field Ornithology* 74:331-340.
- Auer, S. K., R. D. Bassar, J. J. Fontaine e T. E. Martin. 2007. Breeding biology of passerines in a subtropical montane forest in Northwestern Argentina. *Condor* 109:321-333.
- Both, C., M. E. Visser e N. Verboven. 1999. Density-dependent recruitment rates in great tits: the importance of being heavier. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 266:465-469.

- Both, C., J. M. Tinbergen e M. E. Visser. 2000. Adaptive density dependence in clutch size. *Ecology* 81:3391-3403.
- Burness, G. P., G. B. McClelland, S. L. Wardrop e P. W. Hochachka. 2000. Effect of brood size manipulation on offspring physiology: an experiment with passerine birds. *The Journal of Experimental Biology* 203:3513-3520.
- Burnham, K. P. e D. R. Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. New York: Springer.
- Chalfoun, A. D. e T. E. Martin. 2007. Latitudinal variation in avian incubation attentiveness and a test of the food limitation hypothesis. *Animal Behaviour* 73:579-585.
- Cichón, M. 2000. Cost of incubation and immunocompetence in the collared flycatcher. *Oecologia* 125:453-457.
- Cody, M. L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 20:174-184.
- Coleman, R. M. e R. D. Whittall. 1988. Clutch size and the cost of incubation in the Bengalese Finch (*Lonchura striata* var. *domestica*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 23:367-372.
- Conway, C. J. e T. E. Martin. 2000a. Effects of ambient temperature on avian incubation behavior. *Behavioral Ecology* 11:178-188.
- Conway, C. J. e T. E. Martin. 2000b. Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution* 54:670-685.
- Dijkstra, C., A. Bult, S. Bijlsma, S. Daan, T. Meijer e M. Zijlstra. 1990. Brood size manipulations in the kestrel (*Falco tinnunculus*): effects on offspring and parent survival. *Journal of Animal Ecology* 59:269-285.
- Dinsmore, S. J., G. C. White e F. L. Knopf. 2002. Advanced techniques for modeling avian nest survival. *Ecology* 83:3476-3488.

- Dinsmore, S. J. e J. J. Dinsmore. 2007. Modeling avian nest survival in program MARK. *Studies in Avian Biology* 34:73-83.
- Dobbs, R. C., J. D. Styrsky e C. F. Thompson. 2006. Clutch size and the cost of incubation in the house wren. *Behavioral Ecology* 17:849-856.
- Duca, C. 2007. Biologia e conservação de *Neothraupis fasciata* (Aves: Emberizidae) no cerrado do Brasil Central. Tese de Doutorado. Brasília: Universidade de Brasília.
- Engstrand, S. M. e D. M. Bryant. 2002. A trade-off between clutch size and incubation efficiency in the Barn Swallow *Hirundo rustica*. *Functional Ecology* 16:782-791.
- Ferretti, V., P. E. Llambías e T. E. Martin. 2005. Life-history variation of a neotropical thrush challenges food limitation theory. *Proceedings of the Royal Society Series B* 272:769-773.
- Fontaine, J. J. e T. E. Martin. 2006. Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecology Letters* 9:428-434.
- Fontaine, J. J., M. Martel, H. M. Markland, A. M. Niklison, K. L. Decker e T. E. Martin. 2007. Testing ecological and behavioral correlates of nest predation. *Oikos* 116:1887-1894.
- 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.
- Ghalambor, C. K. e T. E. Martin. 2001. Fecundity-survival trade-offs and parental risk-taking in birds. *Science* 292:494-497.

- Ghalambor, C. K. e T. E. Martin. 2002. Comparative manipulation of predation risk in incubating birds reveals the variability in the plasticity of responses. *Behavioral Ecology* 13:101-108.
- Grieco, F. 2002. How different provisioning strategies result in equal rates of food delivery: an experimental study of blue tits *Parus caeruleus*. *Journal of Avian Biology* 33:331-341.
- Gustafsson, L. e W. J. Sutherland. 1988. The costs of reproduction in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Nature* 335:813-815.
- Hatchwell, B. J., A. F. Russell, A. D. C. MacColl, D. J. Ross, M. K. Fowlie e A. McGowan. 2004. Helpers increases long-term but not short-term productivity in cooperatively breeding long-tailed tits. *Behavioral Ecology* 15:1-10.
- Heaney, V. e P. Monaghan. 1995. A within-clutch trade-off between egg production and rearing in birds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 261:361-365.
- Heaney, V. e P. Monaghan. 1996. Optimal allocation of effort between reproductive phases: the trade-off between incubation costs and subsequent brood rearing capacity. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 263:1719-1724.
- Hoi, H., A. Kristin, F. Valera e C. Hoi. 2004. Clutch enlargement in Lesser Gray Shrikes (*Lanius minor*) in Slovakia when food is superabundant: a maladaptive response? *Auk* 121:557-564.
- Hörak, P. 2003. When to pay the cost of reproduction? A brood size manipulation experiment in great tits (*Parus major*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54:105-112.
- Ilmonen, P., T. Taarna e D. Hasselquist. 2002. Are incubation costs in female pied flycatchers expressed in humoral immune responsiveness or breeding success? *Oecologia* 130:199-204.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch size. *Ibis* 89:302-352.

- Lebreton, J. D., K. P. Burnham, J. Clobert e D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67-118.
- Lessells, C. M. 1986. Brood size manipulations in Canada geese: a manipulation experiment. *Journal of Animal Ecology* 55:669-689.
- Lima, S. L. 1987. Clutch size in birds: a predation perspective. *Ecology* 68:1062-1070.
- Lopes, L. E. 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.
- MacColl, A. D. C. e B. J. Hatchwell. 2003. Sharing of caring: nestling provisioning behaviour of long-tailed tit, *Aegithalos caudatus*, parents and helpers. *Animal Behaviour* 66:955-964.
- Marinho-Filho, J., F. H. G. Rodrigues, M. M. Guimarães e M. L. Reis. 1998. Os mamíferos da Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF. In *Vertebrados da Estação Ecológica de Águas Emendadas: História natural e ecologia em um fragmento de cerrado do Brasil Central* (ed. J. Marinho-Filho, F. Rodrigues, M. Guimarães), pp. 34-63. Brasília: SEMATEC, IEMA.
- Marini, M. Â. e R. B. Cavalcanti. 1990. Migrações de *Elaenia albiceps chilensis* e *Elaenia chiriquensis albivertex* (Aves, Tyrannidae). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi* 6:59-66.
- Marini, M. Â. e R. B. Cavalcanti. 1998. Frugivory by *Elaenia* Flycatchers. *Hornero* 15:47-50.
- Marini, M. Â., S. K. Robinson e 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* 18:453-487.

- Martin, T. E. 1992. Interaction of nest predation and food limitation in reproductive strategies. *Current Ornithology* 9:163-197.
- Martin, T. E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecological Monographs* 65:101-127.
- Martin, T. E. e C. K. Ghalambor. 1999. Males feeding females during incubation. I. Required by microclimate or constrained by nest predation. *American Naturalist* 153:131-139.
- Martin, T. E., P. R. Martin, C. R. Osion, B. J. Heidinger e J. J. Fontaine. 2000a. Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science* 287:1482-1485.
- Martin T. E., J. Scott e C. Menge. 2000b. Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 267:2287-2293.
- 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. e M. Â. Marini. 2007. Biologia reprodutiva de *Elaenia chiriquensis* (Lawrence) (Aves, Tyrannidae) em cerrado do Brasil Central. *Revista Brasileira de Zoologia* 24:12-20.
- Monaghan, P., M. Bolton e D. C. Houston. 1995. Egg production constrains and the evolution of avian clutch size. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 259:189-191.
- Monaghan, P. e R. G. Nager. 1997. Why don't birds lay more eggs? *Trends in Ecology and Evolution* 12:270-274.
- Monaghan, P., R. G. Nager e D. C. Houston. 1998. The price of eggs: increased investment in egg production reduces offspring rearing capacity of parents. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 265:1731-1735.

- Moreau, R. E. 1944. Clutch size: a comparative study, with reference to African birds. *Ibis* 86:286-347.
- Moreno, J. e A. Carlson. 1989. Clutch size and the costs of incubation in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scandinavica* 20:123-128.
- Muchai, M. e M. A. du Plessis. 2005. Nest predation of grassland bird species increases with parental activity at the nest. *Journal of Avian Biology* 36:110-116.
- Murphy, M. T. 2000. Evolution of clutch size in the Eastern Kingbird: tests of alternative hypotheses. *Ecological Monographs* 70:1-20.
- Pettifor, R. A., C. M. Perrins e R. H. McCleery. 1988. Individual optimization of clutch size in great tits. *Nature* 336:160-162.
- Pettifor, R. A., C. M. Perrins e R. H. McCleery. 2001. Individual optimization of fitness: variation in reproductive output, including clutch size, mean nestling mass and offspring recruitment, in manipulated broods of great tits *Parus major*. *Journal of Animal Ecology* 70:62-79.
- Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy e D. Sarkar. 2006. *nlme: Linear and nonlinear mixed effects models*. R package version 3.1-78.
- Price, T. e L. Liou. 1989. Selection on clutch size in birds. *American Naturalist* 134:950-959.
- R Development Core Team. 2006. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Disponível em: <<http://www.R-project.org>>.
- Reid, J. M., P. Monaghan e G. D Ruxton. 2000a. The consequences of clutch size for incubation conditions and hatching success in starlings. *Functional Ecology* 14:560-565.
- Reid, J. M., P. Monaghan e G. D Ruxton. 2000b. Resource allocation between reproductive phases: the importance of thermal conditions in determining the cost of incubation. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 267:37-41.

- Reid, J. M., G. D. Ruxton, P. Monaghan e G. M. Hilton. 2002. Energetic consequences of clutch temperature and clutch size for a uniparental intermittent incubator: the starling. *Auk* 119:54-61.
- Ribeiro, J. F. e B. M. T. Walter. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In *Cerrado: Ambiente e Flora* (ed. S. M. Sano e S. P. Almeida), pp. 89-166. Planaltina: Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA).
- Ricklefs, R. E. 1980. Geographical variation in clutch size among passerine birds: Ashmole's hypothesis. *Auk* 97:38-49.
- Roper, J. J. 2005. Try and try again: nest predation favors persistence in a neotropical bird. *Ornitologia Neotropical* 16:253-262.
- Roper J. J. e R. R. Goldstein. 1997. A test of the Skutch hypothesis: does activity at nests increase nest predation risk? *Journal of Avian Biology* 28:111-116.
- Rotella, J. J. 2007. Nest survival models. In *Program MARK: a gentle introduction* (ed. E. Cooch e G. C. White), pp. 18.1-18.22. Disponível em: <<http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>>.
- Rotella, J. J., S. J. Dinsmore e T. L. Shaffer. 2004. Modeling nest-survival: a comparison of recently developed methods that can be implemented in MARK and SAS. *Animal Biodiversity and Conservation* 27.1:187-205.
- Sæther, B. E. 1994. Food provisioning rates in relation to reproductive strategy in altricial birds: a comparison of two hypotheses. *Evolution* 48:1397-1406.
- Sick, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Rio de Janeiro: Nova Fronteira.
- Silva Jr., M. C. e J. M. Felfili. 1996. *A Vegetação da Estação Ecológica de Águas Emendadas*. Brasília: SEMATEC, IEMA.
- Simons, L. S. e T. E. Martin. 1990. Food limitation of avian reproduction: an experiment with the cactus wren. *Ecology* 71:869-876.

- Skutch, A. F. 1949. Do Tropical birds rear as many birds as they can nourish? *Ibis* 91:430-455.
- Skutch, A. F. 1985. Clutch size, nesting success, and predation on nests of neotropical birds, reviewed. *Ornithological Monographs* 36:575-593.
- Slagsvold, T. 1982. Clutch size variation in passerine birds: the nest predation hypothesis. *Oecologia* 54:159-169.
- Slagsvold, T. 1984. Clutch size variation of birds in relation to nest predation: on the cost of reproduction. *Journal of Animal Ecology* 53:945-953.
- Stutchbury, B. J. M. e E. S. Morton. 2001. *Behavioral Ecology of Tropical Birds*. San Diego: Academic Press.
- Styrsky, J. N., J. D. Brawn e S. K. Robinson. 2005. Juvenile mortality increases with clutch size in a neotropical bird. *Ecology* 86:3238-3244.
- VanderWerf, E. V. 1992. Lack's clutch size hypothesis: An examination of the evidence using meta-analysis. *Ecology* 73:1699-1705.
- Visser, M. E. e C. M. Lessells. 2001. The costs of egg production and incubation in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 268:1271-1277.
- White, G. C. e K. P. Burnham. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46:S120-S139.
- Williams, J. B. 1996. Energetics of avian incubation. In *Avian energetics and nutritional ecology* (ed. C. Carey), pp. 375-416. New York: Chapman and Hall.
- Wilson, S., K. Martin e S. J. Hannon. 2007. Nest survival patterns in willow ptarmigan: influence of time, nesting stage, and female characteristics. *Condor* 109:377-388.
- Young, B. E. 1996. An experimental analysis of small clutch size in tropical house wrens. *Ecology* 77:472-488.