



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

**PARÂMETROS REPRODUTIVOS E EFEITO DA VARIAÇÃO CLIMÁTICA NO
TAMANHO DA NINHADA DO GÊNERO *TYRANNUS* (PASSERIFORMES,
TYRANNIDAE)**



Tyrannus savana. Acervo pessoal.

Marcelo Antônio de Assis Silva

BRASÍLIA

20 de julho de 2017

MARCELO ANTÔNIO DE ASSIS SILVA

PARÂMETROS REPRODUTIVOS E EFEITO DA VARIAÇÃO CLIMÁTICA NO
TAMANHO DA NINHADA DO GÊNERO *TYRANNUS* (PASSERIFORMES,
TYRANNIDAE)

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

Orientador: Prof. Dr. Miguel Ângelo Marini

BRASÍLIA

20 de julho de 2017

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

Dissertação de mestrado

PARÂMETROS REPRODUTIVOS E EFEITO DA VARIAÇÃO CLIMÁTICA NO
TAMANHO DA NINHADA DO GÊNERO *TYRANNUS* (PASSERIFORMES,
TYRANNIDAE)

Marcelo Antônio de Assis Silva

Banca examinadora:

Prof. Dr. Miguel Ângelo Marini
Orientador – UnB

Profa. Dra. Regina H. F. Macedo
Membro interno – UnB

Profa. Dra. Carla S. Fontana
Membro externo - PUCRS

Prof. Dr. Ricardo Bonfim Machado
Suplente – UnB

Esse trabalho é dedicado à Maria Carmem e Antônio
Carlos, pela fé e apoio incondicional.

“Aquele que conhece o inimigo e a si mesmo lutará com
batalhas sem perder; para aquele que não conhece o
inimigo, mas conhece a si mesmo, as chances para a
vitória ou derrota serão iguais; aquele que não conhece
nem o inimigo e nem a si próprio será derrotado em
todas as batalhas. ”

SUN TZU

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais pela família, pela fé, confiança, apoio, educação e construção de caráter.

Às minhas irmãs, pelas lutas diárias e pelos mais preciosos presentes, meus sobrinhos.

Aos velhos amigos, pela força, torcida e momentos de paz. Aos novos amigos de Brasília, pelo companheirismo.

Ao meu orientador Miguel Ângelo Marini pelas portas abertas e pela paciência em me reintegrar no meio acadêmico. Pelos ensinamentos e experiência compartilhada.

Aos professores Ludmilla Aguiar e Ricardo Machado pela amizade e confiança.

Aos colegas do Laboratório de Ecologia e Conservação de Aves. Em especial ao Neander Marcel Heming, pelo auxílio nas análises estatísticas.

Aos museus que receberam a equipe do Laboratório de Ecologia e Conservação de Aves. Em especial ao National Museum of Natural History – Smithsonian, pela recepção e apoio durante minha visita técnica.

Ao projeto PPBio/CNPq (processo 457431/2012-1) pelo apoio financeiro com diárias de campo.

Às instituições de fomento Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal e Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado concedida e à Fundação de Apoio à Pesquisa do Distrito Federal (FAPDF) pelo apoio financeiro fornecido para realizar visitas técnicas.

À coordenação e secretaria da Pós-Graduação em Ecologia pelos serviços prestados e a todos servidores da Universidade de Brasília.

SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO	1
RESUMO	3
ABSTRACT	4
1. INTRODUÇÃO.....	5
2. MÉTODOS.....	10
2.1 Gênero <i>Tyrannus</i>	10
2.2 Base de dados	10
2.3 Extração de dados climáticos	12
2.4 Análises estatísticas	15
3. RESULTADOS	17
3.1 Extração de dados climáticos	17
3.2 Seleção de modelos	19
3.3 Variação espacial no tamanho da ninhada.....	25
3.4 Mudanças climáticas.....	26
4. DISCUSSÃO	29
4.1 Sazonalidade de recursos.....	29
4.2 Relação região x clima	31
4.3 Variação espacial no tamanho de ninhada.....	32
4.4 Mudanças climáticas.....	33
4.5 Conclusão	34
REFERÊNCIAS	36
ANEXOS	48

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1 - Quantidade de ninhadas das espécies de <i>Tyrannus</i> contendo data, local georeferenciado e tamanho de ninhada.	17
Figura 2 - Variação (A) e efeito marginal (B) no tamanho de ninhada das espécies de <i>Tyrannus</i> pela anomalia da temperatura mínima para toda para toda a área de distribuição do grupo.	21
Figura 3 - Variação no tamanho de ninhada das espécies de <i>Tyrannus</i> pela anomalia da sazonalidade da precipitação para toda a área de distribuição do grupo.	21
Figura 4 - Variação no tamanho de ninhada das espécies de <i>Tyrannus</i> pela anomalia da isothermalidade para toda a área de distribuição do grupo.	22
Figura 5 - Tamanho de ninhadas de <i>Tyrannus</i> em função da latitude. As ninhadas estão divididas entre os hemisférios norte (N) e sul (S).	25
Figura 6 – Variação temporal na anomalia da temperatura mínima entre 1901 e 2016 para a região Neártica (A) e Neotropical (B).	26
Figura 7 - Variação temporal na anomalia da precipitação mínima entre 1901 e 2016 para a região Neártica (A) e Neotropical (B).	26
Figura 8 - Variação temporal na anomalia da sazonalidade da precipitação entre 1901 e 2016 para a região Neártica (A) e Neotropical (B).	27
Figura 9 - Variação temporal na anomalia da isothermalidade entre 1901 e 2016 para a região Neártica (A) e Neotropical (B).	28

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1 - Variáveis climáticas extraídas e calculadas a partir dos bancos de dados <i>WordClim Bioclimatic Database</i> , para médias históricas de temperatura; <i>Global Precipitation Climatology</i> , para índices mensais de precipitação; e <i>Berkeley Earth</i> , para índices mensais de temperatura.	14
Tabela 2 – Relação e intervalo de dados climáticos de temperatura disponíveis extraídos para oito espécies de <i>Tyrannus</i> . Estão especificados a espécie, as regiões climáticas segundo Köppen-Geiger (Kottek et al. 2006), a quantidade de registros obtidos para a espécie em relação ao ID Climático (N registros), a quantidade de anos com registros (N anos), e o intervalo entre o ano do registro mais antigo (min.yr) e o mais recente (max.yr).	18
Tabela 3 – Modelos candidatos construídos para avaliar os efeitos das variáveis climáticas na variação temporal no tamanho de ninhada das espécies de <i>Tyrannus</i> para toda sua distribuição geográfica. Os modelos combinaram as variáveis climáticas anomalia de temperatura mínima (Anom.Tmin), anomalia da isothermalidade (Anom.Tiso), anomalia da precipitação mínima (Anom.Pmin) e anomalia da sazonalidade da precipitação (Anom.Pseas). Número de parâmetros estimados (K), valores do critério de correção de segunda ordem Akaike (AICc), valores da diferença AICc ($\Delta AICc$), peso dos AICc (W_i) e a probabilidade logarítmica (LL) são apresentados para cada modelo.	20
Tabela 4 - Modelos candidatos construídos para avaliar os efeitos das variáveis climáticas na variação temporal no tamanho de ninhada das espécies de <i>Tyrannus</i> para toda sua distribuição geográfica. Os modelos combinaram as variáveis climáticas anomalia de temperatura mínima (Anom.Tmin), anomalia da isothermalidade (Anom.Tiso), anomalia da precipitação mínima (Anom.Pmin) e anomalia da sazonalidade da precipitação (Anom.Pseas) e região biogeográfica (biogeo.reg). Número de parâmetros estimados (K), valores do critério de correção de segunda ordem Akaike (AICc), valores da diferença AICc ($\Delta AICc$), peso dos AICc (W_i) e a probabilidade logarítmica (LL) são apresentados para os três melhores modelos entre os 30 construídos.	23
Tabela 5 - Modelos candidatos construídos para testar os efeitos das variáveis climáticas na variação temporal no tamanho de ninhada das espécies de <i>Tyrannus</i> para a região biogeográfica Neártica. Os modelos combinaram as variáveis climáticas anomalia de temperatura mínima (Anom.Tmin), anomalia da isothermalidade (Anom.Tiso), anomalia da precipitação mínima (Anom.Pmin) e anomalia da sazonalidade da precipitação	

(Anom.Pseas). Número de parâmetros estimados (K), valores do critério de correção de segunda ordem Akaike (AICc), valores da diferença AICc ($\Delta AICc$), peso dos AICc (W_i) e a probabilidade logarítmica (LL) são apresentados para os três melhores modelos entre os 16 construídos..... 23

Tabela 6 – Modelos candidatos construídos para testar os efeitos das variáveis climáticas na variação temporal no tamanho de ninhada das espécies de *Tyrannus* para a região biogeográfica Neotropical. Os modelos combinaram as variáveis climáticas anomalia de temperatura mínima (Anom.Tmin), anomalia da isotermalidade (Anom.Tiso), anomalia da precipitação mínima (Anom.Pmin) e anomalia da sazonalidade da precipitação (Anom.Pseas). Número de parâmetros estimados (K), valores do critério de correção de segunda ordem Akaike (AICc), valores da diferença AICc ($\Delta AICc$), peso dos AICc (W_i) e a probabilidade logarítmica (LL) são apresentados para os três melhores modelos entre os 16 construídos..... 24

Tabela 7 - Modelos candidatos construídos para testar os efeitos das variáveis climáticas na variação temporal no tamanho de ninhada das espécies de *Tyrannus*. Os modelos combinaram as variáveis climáticas anomalia de temperatura mínima (Anom.Tmin), anomalia da isotermalidade (Anom.Tiso), anomalia da precipitação mínima (Anom.Pmin) e anomalia da sazonalidade da precipitação (Anom.Pseas) e região bioclimática (KGclimate). Número de parâmetros estimados (K), valores do critério de correção de segunda ordem Akaike (AICc), valores da diferença AICc ($\Delta AICc$), peso dos AICc (W_i) e a probabilidade logarítmica (LL) são apresentados para os três melhores modelos entre os 30 construídos. 25

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1 – Registros reprodutivos das espécies de <i>Tyrannus</i> obtidos em coleções de museus. Para as ninhadas obtidas, é informado os dados refinados (tamanho de ninhada, local, data precisa) utilizados neste trabalho e os dados brutos obtidos entre parênteses.	48
Anexo 2 – Dados reprodutivos obtidos para as espécies de <i>Tyrannus</i> por meio de revisão de literatura.....	50
Anexo 3 – Ovos de espécies de <i>Tyrannus</i> mostrados do maior ao de menor tamanho: A) <i>T. cubensis</i> ; B) <i>T. caudifasciatus</i> ; C) <i>T. crassirostris</i> ; D) <i>T. couchii</i> ; E) <i>T. dominicensis</i> ; F) <i>T. albogularis</i> ; G) <i>T. tyrannus</i> ; H) <i>T. melancholicus</i> ; I) <i>T. vociferans</i> ; J) <i>T. niveigularis</i> ; K) <i>T. verticalis</i> ; L) <i>T. forficatus</i> ; e M) <i>T. savana</i>	51
Anexo 4 – Tamanho médio da ninhada, dimensões médias dos ovos (comprimento e largura) e comprimento médio da temporada reprodutiva das espécies de <i>Tyrannus</i> . Desvio padrão foi calculado para cada conjunto e quantidade de dados utilizados constam entre parênteses. Informações baseadas nos dados obtidos em coleções de museus e bancos de dados ornitológicos.	52
Anexo 5 – Distribuição das espécies de <i>Tyrannus</i> e seus registros reprodutivos obtidos por meio de literatura e coleções de museus. Região em azul representa sua área de invernada e a região em verde sua área reprodutiva. Pontos vermelhos representam dados válidos e cruces vermelhas representam dados não considerados. O polígono policromático sobreposto indica a validação de dados fora da distribuição estabelecida por uma análise de densidade Kernel de registros de ocorrência a 60%. A) <i>T. albogularis</i> ; B) <i>T. caudifasciatus</i> ; C) <i>T. couchii</i> ; D) <i>T. crassirostris</i> ; E) <i>T. cubensis</i> ; F) <i>T. forficatus</i> ; G) <i>T. melancholicus</i> ; H) <i>T. niveigularis</i> ; I) <i>T. savana</i> ; J) <i>T. tyrannus</i> ; K) <i>T. vociferans</i> ; L) <i>T. dominicensis</i> ; e M) <i>T. verticalis</i>	53
Anexo 6 – Regiões de origem e climas específicos, segundo Köppen-Geiger (Kottek et al. 2006), para os registros reprodutivos das espécies de <i>Tyrannus</i> utilizados neste trabalho.	57
Anexo 7 – Mapa Köppen-Geiger de classificação climática do Novo Mundo. Adaptado de Rubel & Kottek (2010).	59

APRESENTAÇÃO

O estudo de história de vida engloba os parâmetros ao longo da vida de um indivíduo, desde o seu nascimento até a sua morte, descrevendo os padrões de idade ou estágio específico da maturação, reprodução e tempo de sobrevivência (Braendle et al. 2011). A seleção natural impõe forte pressão no processo reprodutivo, de modo que o resultado da reprodução de um organismo resultará diretamente a sua contribuição para as gerações futuras (Stearns 1976). A história de vida de indivíduos determina que em certa idade estes podem ter um “valor reprodutivo”. Esse parâmetro é definido como o valor médio do sucesso reprodutivo futuro esperado para indivíduos de uma determinada idade e sexo em uma população (Fisher 1930).

Organismos respondem ano-a-ano às variações no seu ambiente abiótico em seus parâmetros de história de vida (Forchhammer et al. 1998). As condições ambientais e a sazonalidade de recursos podem influenciar a extensão e a forma do *trade-off* reprodutivo, e permitir que indivíduos exibam algum grau de plasticidade e aloquem recursos da reprodução para manutenção somática (Edward & Chapman 2011). Em um ritmo elevado, as mudanças ambientais antropogênicas causam, atualmente, dificuldades para os animais se adaptarem, sobreviverem e reproduzirem em um ambiente alterado (Møller 2012). A pesquisa em história de vida permite entender como a seleção natural pode otimizar o conjunto de atributos de história de vida para maximizar o sucesso reprodutivo (Braendle et al. 2011).

A maior família de aves presente no Novo Mundo, Tyrannidae (*Tyrant-flycatchers*; papa-moscas), se caracteriza por ser um dos grupos de aves mais diversos. Os 104 gêneros e 429 espécies descritas atualmente ocupam ampla diversidade de nichos e são registradas em uma grande diversidade de ambientes em toda extensão do Novo Mundo (Traylor, 1977; Sick 1997; Fitzpatrick 2004). Este grupo distribui-se assimetricamente pela sua área de ocupação. Na região temperada da América do Norte, há a presença de cinco gêneros dessa família, contrapondo-se aos 79 gêneros somente no Brasil (Stutchbury & Morton 2001). A diversidade de espécies e subespécies dessa família é refletida em diferentes respostas ambientais.

Atualmente, o conhecimento básico da história de vida das aves do Novo Mundo é baseado na grande quantidade de estudos envolvendo espécies da região Neártica (Heming et al. 2013). No entanto, sabe-se que há uma grande diferença na biologia e nos parâmetros

de história de vida das aves da região Neotropical, e a quantidade de estudos que existem não são suficientes para esclarecer as lacunas do conhecimento existentes sobre as aves dessa região (Martin 1996).

Nesse sentido, bases de dados de museus têm sido extremamente úteis para avaliar a dinâmica em longo prazo das comunidades e, sobretudo, da avifauna Neotropical (Krishtalka & Humphrey 2000; Ponder et al. 2001; Graham et al. 2004; Suarez & Tsutsui 2004; Piacentini et al. 2006). Baseado nas informações oferecidas pelas coleções de história natural, e em outras ferramentas de pesquisa, o objetivo deste trabalho é revisar os parâmetros reprodutivos das espécies do gênero *Tyrannus* (Passeriformes, Tyrannidae) e analisar a plasticidade do tamanho da ninhada desse grupo em função de variações ambientais, em escalas temporais e espaciais.

RESUMO

Durante sua vida, os organismos respondem fenotipicamente às variações no ambiente. Essas respostas dependem da plasticidade que as espécies mostram diante das condições ambientais e da sazonalidade de recursos. A variação na sazonalidade de recursos é a causa mais importante dos padrões geográficos no tamanho da ninhada em aves. Além disso, o tamanho da ninhada pode ser influenciado temporalmente por mudanças ambientais. A temperatura global está apresentando uma acelerada elevação nas últimas décadas e estudos recentes têm avaliado a influência dessas mudanças nos parâmetros reprodutivos das aves modernas. Testamos se o tamanho de ninhada de espécies do gênero *Tyrannus* (Passeriformes, Tyrannidae) varia temporalmente no Novo Mundo e se a variação está relacionada com mudanças na temperatura e precipitação, por meio da diferença entre variáveis climáticas históricas e anuais (anomalia). Compilamos dados reprodutivos de museus, literatura e observações em campo e dados climáticos históricos de temperatura e precipitação entre 1901 e 2016. Testamos se a variação está relacionada com anomalia da temperatura mínima (Anom.Tmin), anomalia da precipitação mínima (Anom.Pmin), anomalia na sazonalidade da precipitação (Anom.Pseas) e anomalia da isothermalidade (Anom.Tiso), utilizando modelos de efeitos mistos (*Mixed effects models*). Controlamos a variação geográfica (usando variáveis ambientais) e agrupamos as observações por espécie e região climática (de acordo com Köppen-Geiger). Selecionamos os melhores modelos e as variáveis mais importantes por meio de seleção de modelos pelo critério AIC. O melhor modelo continha Anom.Tmin ($\Delta AIC = 0,00$; $W_i = 0,44$) com tendência positiva, seguido pela Anom.Pseas ($\Delta AIC = 0,75$; $W_i = 0,30$) e pela Anom.Tiso ($\Delta AIC = 1,42$; $W_i = 0,21$) e a variável mais importante foi Anom.Tmin. O tamanho da ninhada variou conforme as condições temporais, mas não pode ser explicado pela hipótese da sazonalidade de recursos de Ashmole. Todavia, a plasticidade que as espécies do grupo demonstram com as temperaturas e precipitações anuais as tornam suscetíveis diante das mudanças climáticas já ocorridas e os climas projetados para o futuro. Um forte padrão biogeográfico no tamanho da ninhada mostrou-se relevante para entender a atual distribuição filogenética do grupo, explicando a radiação das espécies do gênero *Tyrannus* pelas condições climáticas geológicas mais recentes.

Palavras-chave: História de vida; plasticidade fenotípica; sazonalidade de recursos; história natural; Novo Mundo; Neártico; Neotrópico; mudanças climáticas.

ABSTRACT

During their life, organisms' phenotypes respond to variations in the environment. These responses depend on the species' plasticity. Resource seasonality is the most important cause of geographical variation in clutch size in birds. In addition, clutch size may be temporarily influenced by environmental changes. Global warming is accelerating in the last decades and recent studies have evaluated the influence of global temperature elevation on birds' reproductive parameters. We tested whether clutch size of New World *Tyrannus* species (Passeriformes, Tyrannidae) change temporarily, and whether the variation is related to changes in temperature and precipitation, through the difference between historical and annual climatic variables (anomaly). We compiled reproductive data from museums, literature and field observations, and historical climatic data of temperature and precipitation between 1901 and 2016. We tested whether the variation is related to anomalies of minimum temperature (Anom.Tmin), minimum precipitation (Anom.Pmin), seasonality of precipitation (Anom.Pseas), and isothermal anomaly (Anom.Tiso), using mixed effects models. We controlled for geographic variation (using environmental variables) and grouped the observations by species and climatic region. After model selection and AIC criterion, the best model contained Anom.Tmin (the most important variable; $\Delta AIC = 0.00$, $W_i = 0.44$) with a positive trend, followed by Anom.Pseas ($\Delta AIC = 0.75$, $W_i = 0.30$) and Anom.Tiso ($\Delta AIC = 1.42$, $W_i = 0.21$). Clutch size changed according to weather conditions, but this was not explained by Ashmole's hypothesis of resources seasonality. However, the plasticity that species of the group demonstrate makes them susceptible to climatic changes that have already occurred and those expected for the future. A strong biogeographic pattern in clutch size contributed toward understanding of current phylogenetic distribution of the group, explaining the radiation of the *Tyrannus* species by the most recent geological climatic conditions.

Keywords: Life history; phenotypic plasticity; Seasonality of resources; Natural history; New World; Neotropical; Neotropic; climate change.

1. INTRODUÇÃO

Para explicar alguns parâmetros de história de vida em aves, ornitólogos têm dado relevância ao tamanho da ninhada desde a década de 1940, sem determinar totalmente os fatores responsáveis pela variação entre espécies e regiões (Ricklefs & Bloom 1977). O tamanho da ninhada em aves é definido pela quantidade total de ovos que uma ave coloca quando a postura está completa (Both & Visser 2005). Como importante parâmetro para avaliar a produtividade anual de aves, o tamanho da ninhada está relacionado à aptidão individual, sendo avaliado entre épocas e regiões (Ricklefs & Bloom 1977).

A atual abordagem em história de vida em aves foi estabelecida à partir da hipótese da variação latitudinal do tamanho da ninhada (Ricklefs 2000a), que evidencia que aves colocam mais ovos por ninhada em altas latitudes que nos trópicos (Moreau 1944). O tamanho da ninhada tende a aumentar e o tempo do ciclo de um ninho diminuir com o aumento da latitude. Por outro lado, o comprimento da temporada reprodutiva é maior em direção ao Equador e permite que casais tenham mais ninhadas por temporada (Ricklefs & Wilkelski 2002). A limitação no tamanho de ninhada ocorre até mesmo em regiões tropicais com longas temporadas reprodutivas, com uma produção média de quatro filhotes por casal sendo considerada o limite máximo para grande parte das espécies Passeriformes (Ricklefs & Bloom 1977). Em latitudes mais altas, as aves geralmente reproduzem em um curto período, quando há recurso suficiente para alimentar os ninhegos e as condições climáticas não são tão severas (Crick et al. 1993).

Ainda na década de 1940, Lack (1947, 1949) determinou o que seria a mais relevante hipótese em história de vida de aves até os dias atuais. Nos seus trabalhos, ele defende que a seleção natural favorece pais que criam a maior ninhada possível e que o tamanho médio da ninhada em uma população é ajustado por meio da seleção natural de modo a maximizar o sucesso reprodutivo individual. Essa premissa determinante para o tamanho de ninhada sobrepujou, inclusive, a hipótese do tamanho da ninhada como resposta direta à taxa de mortalidade adulta dentro de uma população (Skutch 1949).

A hipótese da sazonalidade de recursos (Ashmole 1963), foi proposta para elucidar melhor os fatores que determinam a variação no tamanho de ninhada (Ricklefs 1980). Segundo Ashmole (1963), o fator determinante para o tamanho de ninhada está relacionado às condições ambientais em dois períodos distintos. No inverno, fora da época reprodutiva, as aves experimentam uma baixa oferta de recursos, o que influencia diretamente na taxa de

sobrevivência adulta e diminui a densidade populacional. Durante a temporada reprodutiva, a sazonalidade de recursos associada à baixa densidade populacional garantirá aos organismos maior volume de recursos *per capita* garantindo a geração de ninhadas maiores e aumentando a aptidão individual. Portanto, é esperado que aves em ambientes com maior sazonalidade, como as regiões temperadas, tenham ninhadas maiores em relação a grupos correspondentes de regiões tropicais (Stutchbury & Morton 2001).

Atualmente, o estudo de história de vida é um ramo de pesquisa ativo e diversificado, que aborda comportamento, ecologia, ecologia de populações e evolução em um conjunto de respostas de organismos e populações às condições ambientais e suas alterações (Ricklefs 2000a). Em décadas recentes houve um reconhecimento generalizado de que o tamanho da ninhada é um aspecto de um conjunto de atributos de história de vida que mostra um forte padrão de covariação ambiental (Kuleska 1990). Como os organismos dispõem de recursos limitados em épocas distintas, que podem ser alocados para funções diferentes, recursos investidos em uma função não devem ser investidos em outra, levando a um *trade-off* (Braendle et al. 2011). O aumento no tamanho ótimo da ninhada, portanto, estará sempre relacionado a uma melhor taxa de ganho de condição fisiológica, que será proporcionado pelas condições ambientais encontradas por cada indivíduo em sua área de vida, na época de maior demanda (Bêty et al. 2003).

Mudanças ambientais, sejam temporais ou espaciais, criam desafios para os indivíduos se ajustarem porque elas podem desestabilizar a homeostase e o desenvolvimento dos organismos (Whitman & Agrawal 2009). Como forma de aclimatar-se à instabilidade das condições ambientais, os organismos podem mostrar-se aptos em exibir diferentes respostas fenotípicas. A plasticidade fenotípica é determinada, portanto, pela propriedade de um genótipo de produzir diferentes respostas às condições ambientais distintas, por meio de seus fenótipos (Pigliucci 2001). A habilidade de ajustar seus fenótipos provavelmente determinará a resposta das populações a modificações do ambiente a longo prazo, justificado pelo tempo e energia limitados que os organismos têm para investir. A seleção natural, portanto, poderá maximizar a alocação desse tempo e energia (Cody 1966). O estudo da história de vida evoluiu para tentar explicar as principais características fenotípicas do ciclo de vida de um organismo e as estratégias adaptativas que estes utilizam, diante das mudanças ambientais, para otimizar sua sobrevivência e sucesso reprodutivo (Flatt & Heyland 2011). A partir dessa estrutura atual no estudo de história de vida, é amplamente

aceito que mudanças ambientais possam ter um grande impacto no sucesso reprodutivo e, conseqüentemente, no crescimento populacional (Newton 1998; Møller 2012).

A variação dos parâmetros temporais de uma determinada região, implica na sazonalidade da temperatura, umidade e precipitação. Esses fatores, por sua vez, criam variações temporais em vários recursos ambientais que os organismos necessitam (Boyce 1979; Schultz & Halpert 1993). A sazonalidade de recursos está diretamente relacionada com o clima. As mudanças climáticas têm, portanto, afetado a relativa sincronia temporal entre a necessidade e a disponibilidade de recursos para vários organismos, alterando seus padrões de sobrevivência e reprodução (Durant et al. 2007).

A temperatura da Terra teve um aumento médio de aproximadamente 0,85 °C nos últimos 130 anos (Hartmann et al. 2013). Apesar do clima no planeta ser historicamente dinâmico, e mudanças climáticas diagnosticadas como sendo constantes (Sowers & Bender 1995), em nenhuma outra época na Terra, durante o último milênio, houve uma taxa de aquecimento tão marcante quanto nos últimos 40 anos (Walther et al. 2002). Previsões de cenários climáticos projetam mudanças significativas nas temperaturas médias da Terra, inclusive para o continente sul-americano (Walther et al. 2002; IPCC 2007; Diffenbaugh & Field 2013). O exponencial aumento na temperatura global há muito tempo está associado ao aumento de emissões de gases compostos por carbono resultantes da combustão de matéria orgânica (Hansen & Lacis 1990; Chou & Lan 2012). Além do aquecimento, causado pela intensificação do efeito estufa, as mudanças climáticas atualmente provocam alterações na dinâmica dos oceanos, levando ao aumento da frequência de eventos extremos, como secas, tempestades e incêndios, e na sazonalidade da precipitação (Dore 2005; Bellard et al. 2012; Chou & Lan 2012).

O regime de chuvas está diretamente relacionado com a temperatura. Já em função das mudanças climáticas, durante o século XX houve um aumento na precipitação média entre 7-12% entre as latitudes 30°N e 85°N, e um aumento aproximado de 2% entre as latitudes 0° e 55° ao sul (Dore 2005). Esse aumento, porém, não é ininterrupto, e anos com grande volume de precipitação podem estar intercalados com anos mais pronunciados de seca (Vicente-Serrano et al. 2010). O aumento na precipitação na região temperada contrasta com o padrão observado nas menores latitudes, com registros de precipitação abaixo das médias históricas observadas na região equatorial desde 1995 e nas regiões subtropicais desde a década de 1980 (Dore 2005).

É esperado que as mudanças climáticas tenham efeitos em todos os níveis ecológicos de biodiversidade, de organismos a ecossistemas, incluindo mudanças na fisiologia de organismos, fenologia, dinâmica populacional, distribuição das espécies, produtividade da comunidade e nos serviços ecossistêmicos (Bellard et al. 2012). A influência do clima em comunidades de aves tem sido observada desde a metade do último século (Crick 2004), e estudos recentes têm avaliado a interferência das mudanças dos padrões climáticos na reprodução das aves modernas (Møller et al. 2010). A variação climática, além de afetar os padrões metabólicos das aves, pode afetar também seus padrões comportamentais, como corte e forrageamento e outras interações ecológicas diretas e indiretas (Walther et al. 2002; Crick 2004; Hoover & Tylianakis 2012). Esses efeitos incluem ainda mudanças em parâmetros reprodutivos (tamanho do ovo, sucesso reprodutivo) e conseqüentemente no tamanho populacional (Newton 1998; Brown et al. 1999; Stevenson & Bryant 2000; Crick 2004).

O conjunto de atividades sazonais de organismos e populações, conhecido como fenologia, é, atualmente, o modo mais adequado de se acompanhar as mudanças ecológicas de organismos frente às mudanças climáticas (Walther et al. 2002). A plasticidade fenotípica permite que as aves se ajustem às mudanças climáticas, por meio de mudanças na dieta, seleção de habitat e comportamento migratório, e adaptando sua período de reprodução (Dunn & Winkler 2008). Em hipóteses de estratégia de história de vida, entende-se que os indivíduos podem tomar “decisões” reprodutivas que se adaptem às condições ambientais, como disponibilidades de alimento, risco de predação ou condição climática (Bêty et al. 2003). Como em muitos casos a data de postura é fortemente relacionada às temperaturas na primavera, esse evento vem ocorrendo mais cedo, em anos com médias mais altas de temperatura (Both & Visser 2001). Esse fato tem sido constantemente relacionado à sazonalidade de recursos (McCleary & Perrins 1998). Esse panorama sugere que os organismos têm alterado suas fenologias para se adequarem às mudanças temporais da fenologia dos seus principais recursos (Durant et al. 2007). Alterações na fenologia dos organismos, que facilitem seu acesso aos recursos, indicam que as mudanças climáticas têm atuado enfraquecendo a sincronia entre a necessidade e a disponibilidade de recursos (Visser et al. 2004).

O objetivo deste trabalho foi avaliar a influência geográfica e das variações anuais de temperatura e precipitação no tamanho da ninhada das espécies do gênero *Tyrannus*. Para esse fim, dados reprodutivos foram compilados de coleções de museus, levantamento

bibliográfico e dados obtidos por observações em campo e analisados de acordo com variáveis baseadas nas temperaturas e índices de precipitação históricos. Com base na hipótese da sazonalidade de recursos de Ashmole (1963), é esperado que o aumento da sazonalidade ambiental, expressado por invernos mais frios e com menores índices de precipitação, maior variação térmica e precipitação mais sazonal durante o ano, influenciem negativamente a densidade populacional das espécies do gênero *Tyrannus*. Conseqüentemente, por meio desses índices, é esperado que as espécies do gênero *Tyrannus* tenham ninhadas maiores em anos de maior sazonalidade climática. A partir da resposta desse grupo às variações dos parâmetros temporais anuais, analisei a possibilidade das espécies responderem às mudanças climáticas passadas, durante o período estudado, e por meio das projeções climáticas futuras. Espera-se que as mudanças ambientais já evidenciadas, como aumento nas temperaturas médias e alterações nos regimes de chuvas, tenham efeito direto e indireto nos parâmetros reprodutivos das aves.

2. MÉTODOS

2.1 Gênero *Tyrannus*

O grupo objeto deste trabalho, espécies do gênero *Tyrannus* (Tyrannidae), é composto por 13 espécies com ampla distribuição latitudinal. Está restrito ao Novo Mundo e ocorre desde o sul da América do Sul, com registros reprodutivos na região centro-leste da Argentina, até Yukon (Canadá), na costa noroeste da América do Norte (Phillips 1994; Clements et al. 2016). Das espécies que compõem o gênero, 11 possuem comportamento migratório, enquanto *T. caudifasciatus* e *T. cubensis* estão restritas ao Caribe. Entre as espécies migratórias, *T. niveigularis* e *T. albogularis* são consideradas migrantes de curta distância, e suas áreas de ocorrência estão exclusivamente restritas à América do Sul (Phillips 1994; Clements et al. 2016). As espécies que compõem esse gênero são insetívoros de tamanho corporal médio, variando entre 31,9 g (*T. savana*) e 93,6 g (*T. cubensis*) (Dunning 2007). O fato do gênero *Tyrannus* englobar espécies relativamente abundantes e cosmopolitas, justifica a escolha deste grupo. Para o objetivo da atual análise é necessário um grande volume de dados, em um intervalo de tempo extenso e com uma ampla distribuição geográfica.

2.2 Base de dados

Os dados reprodutivos das espécies de *Tyrannus* foram obtidos a partir de coleções ornitológicas na América do Sul, EUA, Europa e Austrália, revisão da literatura e complementada com dados de campo das últimas duas décadas, obtidas por projetos do Laboratório de Ecologia e Conservação de Aves do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília.

No total, tive acesso a ninhadas de 40 museus, dos quais 14 foram visitados (Anexo 1). As ninhadas obtidas a partir das visitas aos museus foram fotografadas com uma metodologia previamente padronizada para verificação de dados *off-site*. Os demais museus tiveram seus dados extraídos online, por meio dos bancos de dados GBIF, VertNet, ARCTOS, MCZBase e California Academy of Sciences. A revisão da literatura ocorreu por meio de busca por publicações (artigos, notas, livros) sobre a biologia reprodutiva das espécies de *Tyrannus*. Essa busca foi realizada nos portais: Google Acadêmico, SORA,

SciELO e Periódicos Capes. Foram utilizados os seguintes termos: *Tyrannus*, clutch, nest, egg, nesting, nidification, nido, huevo, polluelo, pichón, nidifica, ninho, ovo, filhote, eiern, nestlinge e kupplung.

As ninhadas provenientes de museus passaram pela verificação taxonômica, seguindo a classificação de Phillips (1994) e Clements et al. (2016). Para validar a identificação das espécies com ninhadas obtidas nos museus, uma avaliação fotográfica individual e dimensional dos ovos foi realizada com o auxílio do software *ImageJ*, seguindo a metodologia utilizada por Troscianko (2014). Neste processo foi possível realizar a validação taxonômica das espécies por meio da comparação entre as dimensões dos ovos (comprimento/largura).

O tamanho da ninhada difere entre as espécies de *Tyrannus*. Portanto, para cada espécie, foi realizada uma verificação na literatura e as ninhadas que não possuíam o tamanho condizente com cada espécie segundo a literatura (Bent 1942; Fitzpatrick 2004; del Hoyo et al. 2017; Rodewald 2017; Schulenberg 2017) foram eliminadas das análises. Essas ninhadas poderiam ter sofrido a interferência humana durante a coleta ou manipulação, predação ou parasitismo de ninho. Seguindo esse princípio, só foram utilizadas ninhadas que continham ovos, mesmo que a quantidade de ninhegos fosse condizente com a amplitude do tamanho da ninhada da espécie.

A localidade de coleta de todas as ninhadas obtidas passou por uma validação geográfica. Esse processo determinou que os dados reprodutivos deveriam estar conformes com a distribuição da região de reprodução para cada uma das 13 espécies. Para isso, os dados reprodutivos foram georeferenciados (longitude e latitude) e sobrepostos em *shapefiles* da distribuição das espécies obtidas da BirdLife International (2017). Foi estabelecida uma precisão geográfica mínima, para cada registro, determinada da seguinte forma: ilhas e países pequenos (e.g. Cuba e República Dominicana), estados para países médios (e.g. Venezuela e Colômbia) e condados ou cidades para países grandes (e.g. Brasil, EUA e Argentina).

Para uma possível dinâmica da distribuição geográfica das espécies, detectada após a validação geográfica das ninhadas obtidas, foi aplicado um *buffer* de 200 km à distribuição reprodutiva de cada uma das espécies. Adicionalmente, foi estabelecido um polígono a partir de um estimador de densidade Kernel a 60% para distribuição geográfica, associando todos os dados de ocorrência obtidos para cada espécie (dados reprodutivos, coleções de peles e observações) presente nos bancos de dados GBIF, Ecoengine e ebird (Worton 1989, 1995;

Seaman & Powell 1996; Fieberg 2007). A associação dessas ferramentas permitiu validar alguns dados que inicialmente estavam fora da região reprodutiva.

2.3 Extração de dados climáticos

O comportamento migratório permite que algumas espécies não experimentem a total sazonalidade da região na qual elas nidificam (Newton 2008). Portanto, para este trabalho, os dados climáticos extraídos para as espécies migratórias e não-migratórias tiveram componentes distintos. Em relação às espécies não-migratórias, as variáveis climáticas foram extraídas para todo o ano do seu local de nidificação. Para espécies migratórias, quando a localidade de registro da ninhada era de uma região de reprodução (i.e. uma região que a espécie não é residente anual), os dados climáticos extraídos foram referentes para os meses da temporada reprodutiva: entre abril e julho para o Hemisfério Norte e entre outubro e janeiro para o Hemisfério Sul (i.e. de acordo com o hemisfério onde foi realizado o registro) (Stutchbury & Morton 2001). Para os meses de invernada, entre outubro e janeiro para espécies do Hemisfério Norte e entre abril e julho para as espécies do Hemisfério Sul, foi extraída uma média climática da região de invernada estabelecida para cada espécie em questão, visto que é impossível, pelos dados levantados, identificar o exato local que as aves permanecem durante o período de invernada. Os *shapefiles* que determinam a área de distribuição reprodutiva, invernada ou residência anual foram obtidos do banco de dados da BirdLife International (2017).

Os parâmetros meteorológicos utilizados (*weather*), definidos neste trabalho como variáveis climáticas, foram as médias históricas e mensais, e anomalias de temperatura e de precipitação. Essas variáveis foram extraídas de coleções do *WorldClim Bioclimatic Database* (média histórica de temperatura; LTM – *Long Term Mean*), *Berkeley Earth* (índices mensais de temperatura) e *Global Precipitation Climatology* (índices de precipitação mensais, GPC). As médias históricas referem-se ao período de estudo (1901-2016). As anomalias são obtidas a partir da diferença entre as variáveis históricas e as variáveis mensais, tanto para temperatura quanto para precipitação. As anomalias anuais, portanto, podem ser negativas ou positivas. Por exemplo, uma anomalia de temperatura positiva informa temperaturas anuais acima da média histórica, enquanto anomalias negativas mostram valores abaixo da média histórica.

Foram utilizados dois grupos de variáveis, as extraídas e as calculadas. As variáveis extraídas diretamente dos bancos de dados, mensais e históricas, foram as temperaturas máximas e mínimas (Tmax, Tmin) e as precipitações máximas e mínimas (Pmax, Pmin). A partir dessas variáveis, houve a possibilidade de serem calculadas as amplitudes anuais de temperatura e precipitação (Tyr.Range, Pyr.Range), isotermalidade (Tiso; estimada por meio da estabilidade mensal da temperatura, calculando-se a proporção da variação mensal em relação à variação anual) e sazonalidade de temperatura e precipitação (Tseas, Pseas; variação sazonal ao longo do ano). A partir dessas variáveis ainda foram calculadas as anomalias de temperatura máxima e mínima (Anom.Tmax, Anom.Tmin), da isotermalidade (Anom.Tiso), e da sazonalidade de temperatura (Anom.Tseas). As variáveis calculadas de anomalia foram utilizadas como variáveis fixas para explicar possíveis respostas temporais no tamanho de ninhada das espécies (Tabela 1).

Para testar a influência da sazonalidade de recursos, baseada na hipótese de Ashmole (1963), foram utilizadas entre as variáveis obtidas, aquelas que poderiam prever a sazonalidade climática e da produtividade primária e, conseqüentemente, interferir na densidade populacional na época reprodutiva. Essas variáveis são: Anom.Tmin, que se refere à temperatura mais baixa do inverno; Anom.Tiso, que aponta o grau de variação da temperatura anual; Anom.Pseas, que aponta a variação na sazonalidade da precipitação; e Anom.Pmin, que aponta a precipitação mínima do ano. Por sazonalidade da precipitação, entende-se como equitabilidade da distribuição de chuvas durante o ano. Assim, quanto maior a sazonalidade da precipitação em um determinado período ou região, menor a equitabilidade na distribuição de chuvas (Markham 1970).

As variáveis climáticas obtidas foram agrupadas por espécie e por região climática com base nos modelos climáticos rasterizados de Köppen-Geiger (Kottek et al. 2006). Cada região climática foi identificada com um “ID climático” (IdKG). Como critério de seleção de locais, era necessário que houvesse, no mínimo, dados de nidificação de nove anos distintos de uma espécie, sem intervalo específico, para um IdKG para considerar a análise viável. Essa quantidade mínima de registros por conjunto foi definida para evitar o enviesamento dos resultados.

As variáveis climáticas foram extraídas e calculadas pelo programa R (R Development Core Team 2011) com auxílio dos pacotes “rgeos” (Bivand & Rundel 2017) e “raster” (Hijmans 2016).

Tabela 1 - Variáveis climáticas extraídas e calculadas a partir dos bancos de dados *WordClim Bioclimatic Database*, para médias históricas de temperatura; *Global Precipitation Climatology*, para índices mensais de precipitação; e *Berkeley Earth*, para índices mensais de temperatura.

Fonte	ID	Descrição
WordClim Bioclimatic Database	LTM.Tmax	Média histórica da temperatura máxima
WordClim Bioclimatic Database	LTM.Tmin	Média histórica da temperatura mínima
Global Precipitation Climatology	Pmax	Precipitação máxima do ano
Global Precipitation Climatology	Pmin	Precipitação mínima do ano
Berkeley Earth	Tmax	Temperatura máxima do ano
Berkeley Earth	Tmin	Temperatura mínima do ano
Variável calculada	LTM.Pmax	Média histórica da precipitação máxima
Variável calculada	LTM.Pmin	Média histórica da precipitação mínima
Variável calculada	LTM.Pseas	Média história da sazonalidade da precipitação
Variável calculada	LTM.PyrRange	Média histórica da amplitude da precipitação anual
Variável calculada	LTM.Tiso	Média histórica da isotermalidade
Variável calculada	LTM.Tseas	Média história da sazonalidade da temperatura
Variável calculada	LTM.TyrRange	Média histórica da amplitude da temperatura anual
Variável calculada	Pseas	Sazonalidade da precipitação anual
Variável calculada	PyrRange	Amplitude da precipitação anual
Variável calculada	Tiso	Isotermalidade anual
Variável calculada	Tseas	Sazonalidade da temperatura anual
Variável calculada	TyrRange	Amplitude da temperatura anual
Variável calculada	Anom.Pmax	Anomalia da precipitação máxima do ano
Variável calculada	Anom.Pmin	Anomalia da precipitação mínima do ano
Variável calculada	Anom.Pseas	Anomalia da sazonalidade da precipitação
Variável calculada	Anom.PyrRange	Anomalia da amplitude da precipitação anual
Variável calculada	Anom.Tiso	Anomalia da isotermalidade anual
Variável calculada	Anom.Tmax	Anomalia da temperatura máxima do ano
Variável calculada	Anom.Tmin	Anomalia da temperatura mínima do ano
Variável calculada	Anom.Tseas	Anomalia da sazonalidade da precipitação
Variável calculada	Anom.TyrRange	Anomalia da amplitude da sazonalidade anual

2.4 Análises estatísticas

A relação entre as variáveis temporais e o tamanho da ninhada foi analisada pelo método de modelo de efeitos mistos (*Mixed effects models*). Este modelo permite o processamento de modelos temporais, e o uso de efeitos fixos e aleatórios (Zuur et al. 2007). As variáveis aleatórias, usadas para controlar o efeito da variação espacial do tamanho da ninhada, incluem as médias históricas de temperatura e precipitação (*LTM*), o IdKG, espécie e o ano para controle da tendência temporal. Cada modelo foi construído a partir da combinação das variáveis fixas, aqui determinadas pelas anomalias. As anomalias escolhidas estão relacionadas com as condições climáticas experimentadas pelas aves durante o inverno (Anom.Tmin, Anom.Pmin), e pela variação da temperatura (Anom.Tiso) e distribuição de chuvas no ano do registro reprodutivo, iniciando no seu período de invernada. Todos os modelos tinham o tamanho de ninhada como a variável resposta. Esse método de análise foi executado no programa R (R Development Core Team 2011) associado ao pacote “lme4” (Bates et al. 2015) e ao pacote “sjPlot” (Lüdecke 2017) para plotagem de gráficos de regressão.

Um dos principais objetivos da modelagem é classificar os melhores modelos que expliquem a variação dos dados coletados, neste caso, o tamanho da ninhada. O método AIC (*Akaike Information Criteria*), pôde ser calculado para cada combinação de variáveis explanatórias, e o modelo com menor índice AIC e maior peso explicativo (W_i) seria o melhor (Zuur et al. 2007). Neste método foram calculados o enviesamento de segunda ordem (AICc), o ranqueamento da diferença de segunda ordem ($\Delta AICc$) e a soma dos pesos explicativos de cada modelo (W_i) (Burnham & Anderson 2003; Anderson 2007).

Foram construídos 16 modelos baseados nas combinações de anomalias preditivas, mais o modelo nulo, que poderiam explicar a variação temporal no tamanho de ninhada. A fim de avaliar a importância do efeito regional, a variável binária “região biogeográfica” (biogeo.reg), que geolocaliza as ninhadas entre a região Neotropical ou Neártica (Udvardy 1975), como uma classificação filogenética, foi adicionada a um segundo conjunto de modelos, e a variável “região climática” (KGclimate), que organiza os registros por região climática segundo a classificação Köppen-Geiger, em um terceiro conjunto. A importância dessas variáveis regionais irá determinar a necessidade de se avaliar separadamente os efeitos temporais climáticos em regiões diferentes.

Para cada modelo foi calculada a média dos seus coeficientes, a medida da incerteza associada às variáveis e a variância das estimativas das variáveis, determinando ao final a variável mais importante da modelagem (Anderson 2007). Todas essas análises e pacotes citados foram manipulados no programa R (R Development Core Team 2011).

3. RESULTADOS

Foram obtidos dados de 4.573 ninhadas das 13 espécies de *Tyrannus*, em toda a área de distribuição do gênero. Desse total, 3.232 ninhadas apresentaram data, local georeferenciado e tamanho de ninhada que habilitasse a análise. Este processo de validação eliminou a espécie *T. cubensis*, pela carência de dados. As espécies com maior volume de dados foram *T. tyrannus* (N = 957 ninhadas), *T. verticalis* (N = 708 ninhadas) e *T. forficatus* (N = 460 ninhadas), todas com reprodução restrita na região Neártica (Figura 1).

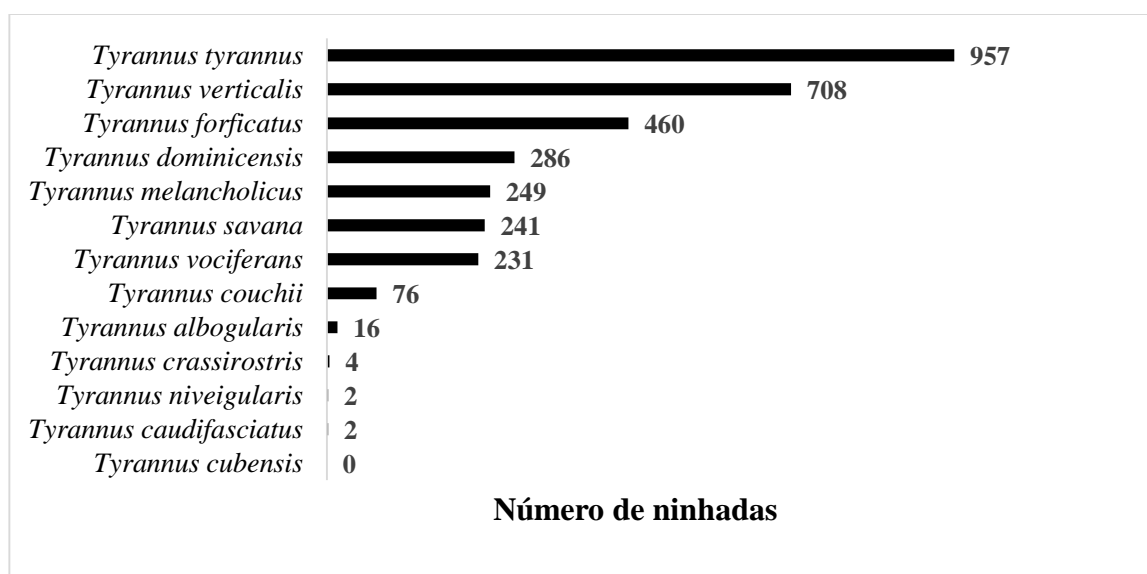


Figura 1 - Quantidade de ninhadas das espécies de *Tyrannus* contendo data, local georeferenciado e tamanho de ninhada.

3.1 Extração de dados climáticos

Os dados extraídos foram agrupados em 89 regiões climáticas diferentes. Desse total, foram obtidas 32 combinações espécie/região climática com nove ou mais anos distintos, para oito espécies de *Tyrannus* (Tabela 2). Após esse processo, por carência de informação, foram eliminadas as espécies *T. caudifasciatus*, *T. niveigularis*, *T. crassirostris* e *T. albogularis*. Foi possível extrair dados de temperatura de um intervalo de 197 anos, entre 1819 e 2016, englobando um total de 2.974 ninhadas das espécies de *Tyrannus*. Em relação à precipitação, só foi possível extrair dados de precipitação a partir do ano de 1901, totalizando 1.117 ninhadas em 116 anos. As regiões climáticas e seus respectivos climas estão caracterizados nos anexos 18 e 19. No geral, houve uma grande discrepância no volume

de dados entre as regiões biogeográficas Neotropical e Neártica, com 82,5% das ninhadas utilizadas originárias da região Neártica.

Tabela 2 – Relação e intervalo de dados climáticos de temperatura disponíveis extraídos para oito espécies de *Tyrannus*. Estão especificados a espécie, as regiões climáticas segundo Köppen-Geiger (Kottek et al. 2006), a quantidade de registros obtidos para a espécie em relação ao ID Climático (N registros), a quantidade de anos com registros (N anos), e o intervalo entre o ano do registro mais antigo (min.yr) e o mais recente (max.yr).

Espécie	ID Climático	N registros	N anos	Intervalo (anos)	min.yr	max.yr
<i>Tyrannus couchii</i>	Cfa 1230	21	14	73	1896	1969
<i>Tyrannus dominicensis</i>	Cfa 1230	215	43	92	1872	1964
<i>Tyrannus forficatus</i>	Cfa 1230	480	77	133	1876	2009
<i>Tyrannus melancholicus</i>	Aw 1459	32	13	124	1858	1982
	Aw 1897	66	13	116	1900	2016
	Cfa 2026	19	12	119	1880	1999
	Cwa 1860	13	10	52	1901	1953
<i>Tyrannus savana</i>	Cfa 2026	76	36	125	1879	2004
	Aw 1897	99	17	102	1914	2016
	Cwa 1860	15	12	47	1901	1948
<i>Tyrannus tyrannus</i>	Dfb 719	465	92	170	1827	1997
	Cfa 1230	373	76	132	1872	2004
	Dfa 788	114	39	86	1859	1945
	Cfa 689	50	24	44	1882	1926
	BSk 1215	29	20	147	1860	2007
	Dfa 634	33	13	57	1869	1926
	Cfb 688	15	10	26	1883	1909
Dfa 661	13	9	38	1866	1904	
<i>Tyrannus verticalis</i>	Csb 1010	185	65	89	1871	1960
	BSk 1215	84	38	113	1872	1985
	Csa 864	113	35	132	1819	1951
	BSk 950	106	35	122	1858	1980
	Csa 1051	52	24	60	1878	1938
	BSk 1126	29	21	56	1894	1950
	Dfb 719	26	20	68	1873	1941
	Cfa 1230	29	17	118	1886	2004
	Dfb 787	11	9	67	1870	1937
Dfa 788	12	9	50	1874	1924	
<i>Tyrannus vociferans</i>	BSk 1215	82	35	108	1872	1980
	Csb 1010	61	35	66	1881	1947
	Csa 1051	38	17	59	1883	1942
	BSk 1126	18	14	75	1874	1949

3.3 Seleção de modelos

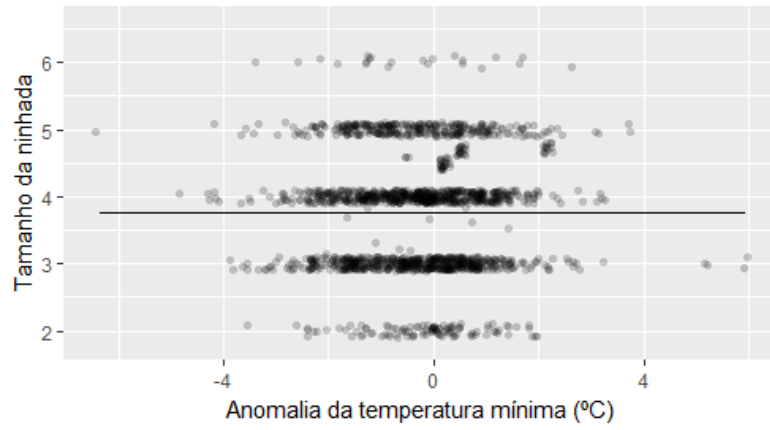
Para as espécies de *Tyrannus*, em toda a sua distribuição geográfica, o modelo que melhor explicou a variação temporal no tamanho da ninhada foi o que continha somente a variável “anomalia da temperatura mínima”, com peso de 43,9% (Anom.Tmin; AICc = 3484,032; Δ AIC = 0,00; $W_i = 0,439$; Tabela 3; Figura 2), apresentando uma tendência positiva no tamanho da ninhada com o aumento das temperaturas mínimas do ano. Em seguida, o segundo melhor modelo, representado pela variável “anomalia da sazonalidade da precipitação” apresentou um peso de 30% (Anom.Pseas; AICc = 3484,783; Δ AIC = 0,75; $W_i = 0,30$) e tendência negativa no tamanho da ninhada em relação ao aumento da sazonalidade da precipitação, ou seja, com épocas durante o ano com maior concentração de chuvas (Figura 3). Já o terceiro modelo representado pela variável “anomalia da isothermalidade” teve efeito positivo no tamanho da ninhada, assim como o primeiro modelo, e apresentou um peso de 21% (Anom.Tiso; AICc = 3485,459; Δ AIC = 1,42; $W_i = 0,21$; Figura 4).

Entre os 16 modelos, o menos explicativo foi o modelo global, o qual combinou as quatro variáveis (Anom.Pmin + Anom.Pseas + Anom.Tiso + Anom.Tmin; AICc = 3516,594; $W_i < 0,000$). A variável “Anom.Tmin” foi a mais importante entre os modelos.

Tabela 3 – Modelos candidatos construídos para avaliar os efeitos das variáveis climáticas na variação temporal no tamanho de ninhada das espécies de *Tyrannus* para toda sua distribuição geográfica. Os modelos combinaram as variáveis climáticas anomalia de temperatura mínima (Anom.Tmin), anomalia da isothermalidade (Anom.Tiso), anomalia da precipitação mínima (Anom.Pmin) e anomalia da sazonalidade da precipitação (Anom.Pseas). Número de parâmetros estimados (K), valores do critério de correção de segunda ordem Akaike (AICc), valores da diferença AICc ($\Delta AICc$), peso dos AICc (W_i) e a probabilidade logarítmica (LL) são apresentados para cada modelo.

Modelo	K	LL	AICc	$\Delta AICc$	W_i
Anom.Tmin	11	-1730,94	3484,032	0	0,438668
Anom.Pseas	11	-1731,31	3484,783	0,751647	0,301244
Anom.Tiso	11	-1731,65	3485,459	1,426866	0,21493
Anom.Pmin	11	-1733,5	3489,158	5,126174	0,033807
Anom.Tiso + Anom.Tmin	12	-1734,57	3493,313	9,281585	0,004233
Anom.Pseas + Anom.Tmin	12	-1734,57	3493,325	9,293626	0,004208
Anom.Pseas + Anom.Tiso	12	-1735,45	3495,086	11,05412	0,001745
Anom.Pmin + Anom.Tmin	12	-1736,78	3497,751	13,71929	0,00046
Anom.Pmin + Anom.Pseas	12	-1736,95	3498,074	14,04238	0,000392
Anom.Pmin + Anom.Tiso	12	-1737,56	3499,295	15,26343	0,000213
Modelo Nulo	9	-1741,89	3501,885	17,85345	5,83E-05
Anom.Pseas + Anom.Tiso +Anom.Tmin	13	-1738,45	3503,111	19,07906	3,16E-05
Anom.Pmin + Anom.Pseas + Anom.Tmin	13	-1740,21	3506,625	22,59352	5,45E-06
Anom.Pmin + Anom.Tiso + Anom.Tmin	13	-1740,49	3507,187	23,15474	4,11E-06
Anom.Pmin + Anom.Pseas + Anom.Tiso	13	-1741,16	3508,542	24,51068	2,09E-06
Anom.Pmin + Anom.Pseas + Anom.Tiso + Anom.Tmin	14	-1744,17	3516,594	32,56234	3,73E-08

A



B

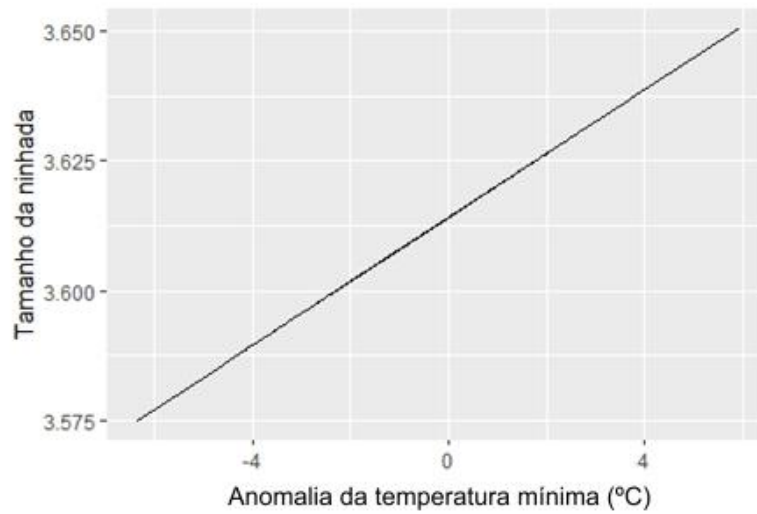


Figura 2 - Variação (A) e efeito marginal (B) no tamanho de ninhada das espécies de *Tyrannus* pela anomalia da temperatura mínima para toda para toda a área de distribuição do grupo.

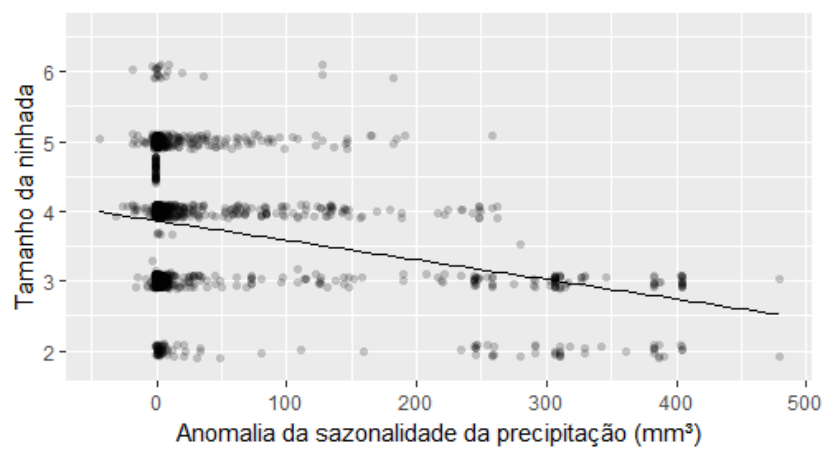


Figura 3 - Variação no tamanho de ninhada das espécies de *Tyrannus* pela anomalia da sazonalidade da precipitação para toda a área de distribuição do grupo.

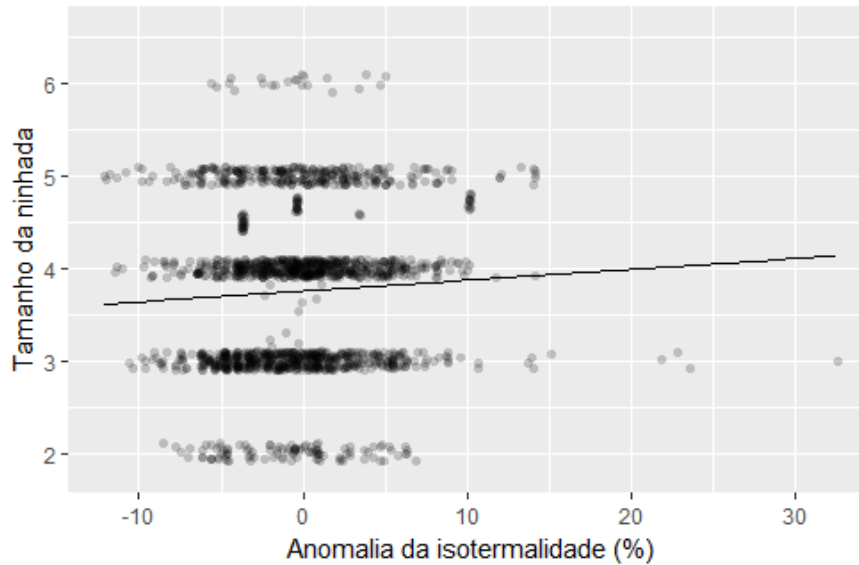


Figura 4 - Variação no tamanho de ninhada das espécies de *Tyrannus* pela anomalia da isothermalidade para toda a área de distribuição do grupo.

Para a modelagem com a variável binária “região biogeográfica” (Região Neotropical/região Neártica), os três melhores modelos continham a variável “biogeo.reg”. A modelagem resultou em 30 modelos, dos quais o que apresentou maior suporte ($AICc = 3480,5$; $\Delta AICc = 0,0$), foi o modelo composto pelas variáveis “Anom.Tmin” e “biogeo.reg”, apresentando um peso de 39%. Já o segundo modelo “Anom.Pseas + biogeo.reg” ($W_i = 0.21$), e o terceiro modelo “Anom.Tiso + biogeo.reg”, tiveram um peso de 21% ($AICc = 3481,764$; $\Delta AICc = 1,264048$) e 19% ($AICc = 3481,764$; $\Delta AICc = 1,444439$), respectivamente (Tabela 4). Entre esses modelos, a variável mais importante foi “biogeo.reg”. Além disso, essa análise indicou que há uma significativa diferença entre as duas regiões, com tendência a ninhadas menores das espécies de *Tyrannus* na região Neotropical.

Tabela 4 - Modelos candidatos construídos para avaliar os efeitos das variáveis climáticas na variação temporal no tamanho de ninhada das espécies de *Tyrannus* para toda sua distribuição geográfica. Os modelos combinaram as variáveis climáticas anomalia de temperatura mínima (Anom.Tmin), anomalia da isotermalidade (Anom.Tiso), anomalia da precipitação mínima (Anom.Pmin) e anomalia da sazonalidade da precipitação (Anom.Pseas) e região biogeográfica (biogeo.reg). Número de parâmetros estimados (K), valores do critério de correção de segunda ordem Akaike (AICc), valores da diferença AICc (Δ AICc), peso dos AICc (W_i) e a probabilidade logarítmica (LL) são apresentados para os três melhores modelos entre os 30 construídos.

Modelo	K	LL	AICc	Δ AICc	W_i
Anom.Tmin + biogeo.reg	12	-1728,158	3480,5	0	0,39
Anom.Pseas + biogeo.reg	12	-1728,791	3481,764	1,264048	0,21
Anom.Tiso + biogeo.reg	12	-1728,881	3481,945	1,444439	0,19

A terceira análise, foi construída a partir de modelagens distintas, uma para a região Neotropical e outra para a região Neártica, afim de interpretar a significância de cada região no tamanho da ninhada das espécies de *Tyrannus*. Para a região Neártica, os melhores modelos foram “Anom.Tmin” (AICc = 2937,344; Δ AICc = 0,00), com peso de 56,4% e “Anom.Tiso” (AICc = 2938,814, Δ AICc = 1,469204) com peso de 27,1%, respectivamente (Tabela 5). O melhor modelo indicou uma tendência a aumentar o tamanho de ninhada com o aumento das temperaturas mínimas de inverno.

Tabela 5 - Modelos candidatos construídos para testar os efeitos das variáveis climáticas na variação temporal no tamanho de ninhada das espécies de *Tyrannus* para a região biogeográfica Neártica. Os modelos combinaram as variáveis climáticas anomalia de temperatura mínima (Anom.Tmin), anomalia da isotermalidade (Anom.Tiso), anomalia da precipitação mínima (Anom.Pmin) e anomalia da sazonalidade da precipitação (Anom.Pseas). Número de parâmetros estimados (K), valores do critério de correção de segunda ordem Akaike (AICc), valores da diferença AICc (Δ AICc), peso dos AICc (W_i) e a probabilidade logarítmica (LL) são apresentados para os três melhores modelos entre os 16 construídos.

Modelo	K	LL	AICc	ΔAICc	W_i
Anom.Tmin	11	-1457,578	2937,344	0	0,56
Anom.Tiso	11	-1458,313	2938,814	1,469204	0,27
Anom.Pseas	11	-1459,238	2940,664	3,319588	0,10

Assim como para a região Neártica, o melhor modelo para a região Neotropical, foi composto pela variável “Anom.Tmin” (AICc = 563,0571, Δ AICc = 0,00) apresentando um peso de 58,6% entre os modelos (Tabela 6). Os outros modelos não apresentaram suporte

suficiente para justificar a variação temporal no tamanho da ninhada ($\Delta AICc > 2,0$), sendo que o segundo melhor modelo foi o modelo nulo. Isso significa que a temperatura mínima de inverno também afeta o tamanho das ninhadas da região Neotropical, aumentando o tamanho de ninhada conforme aumenta a temperatura. Entre esses modelos, a variável mais importante foi “Anom.Tmin”.

Tabela 6 – Modelos candidatos construídos para testar os efeitos das variáveis climáticas na variação temporal no tamanho de ninhada das espécies de *Tyrannus* para a região biogeográfica Neotropical. Os modelos combinaram as variáveis climáticas anomalia de temperatura mínima (Anom.Tmin), anomalia da isotermalidade (Anom.Tiso), anomalia da precipitação mínima (Anom.Pmin) e anomalia da sazonalidade da precipitação (Anom.Pseas). Número de parâmetros estimados (K), valores do critério de correção de segunda ordem Akaike (AICc), valores da diferença AICc ($\Delta AICc$), peso dos AICc (W_i) e a probabilidade logarítmica (LL) são apresentados para os três melhores modelos entre os 16 construídos.

Modelo	K	LL	AICc	$\Delta AICc$	W_i
Anom.Tmin	11	-270,702	563,0571	0	0,58
Nulo	9	-273,2843	565,1893	2,132161	0,20
Anom.Tiso	11	-271,4919	565,9005	2,84339	0,14

Para a modelagem associada às regiões bioclimáticas, nenhum dos principais modelos continha a variável KGclimate, sendo também “Anom.Tmin” a variável mais importante para explicar a variação do tamanho das ninhadas. Os melhores modelos foram “Anom.Tmin” (AICc = 3482,006, $\Delta AICc = 0,00$) seguindo por Anom.Pseas (AICc = 3482,758, $\Delta AICc = 0,751647$), e por Anom.Tiso (AICc = 3483,433, $\Delta AICc = 1,426866$), com pesos de 44%, 30% e 21%, respectivamente (Tabela 7).

Tabela 7 - Modelos candidatos construídos para testar os efeitos das variáveis climáticas na variação temporal no tamanho de ninhada das espécies de *Tyrannus*. Os modelos combinaram as variáveis climáticas anomalia de temperatura mínima (Anom.Tmin), anomalia da isotermalidade (Anom.Tiso), anomalia da precipitação mínima (Anom.Pmin) e anomalia da sazonalidade da precipitação (Anom.Pseas) e região bioclimática (KGclimate). Número de parâmetros estimados (K), valores do critério de correção de segunda ordem Akaike (AICc), valores da diferença AICc ($\Delta AICc$), peso dos AICc (W_i) e a probabilidade logarítmica (LL) são apresentados para os três melhores modelos entre os 30 construídos.

Modelo	K	LL	AICc	$\Delta AICc$	W_i
Anom.Tmin	10	-1730,938	3482,006	0	0,44
Anom.Pseas	10	-1731,314	3482,758	0,751647	0,30
Anom.Tiso	10	-1731,652	3483,433	1,426866	0,21

3.2 Variação espacial no tamanho da ninhada

No geral, as ninhadas tiveram um aumento em direção às altas latitudes. Esse efeito foi mais pronunciado no Hemisfério Sul devido a uma distribuição mais uniforme dos dados pelo hemisfério (Figura 5).

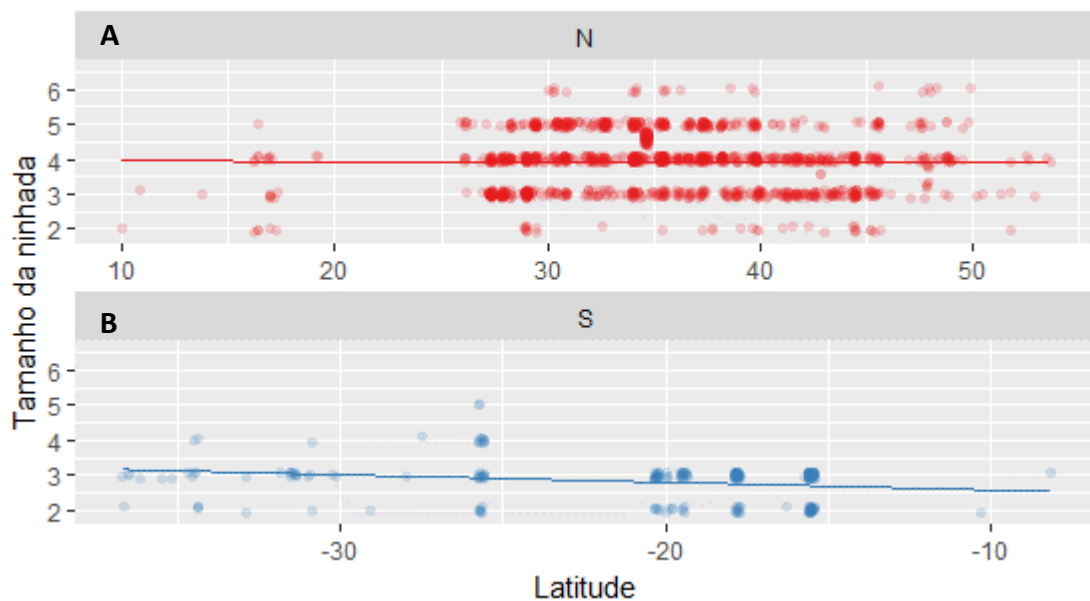


Figura 5 - Tamanho de ninhadas de *Tyrannus* em função da latitude. As ninhadas estão divididas entre os hemisférios norte (N) e sul (S).

3.4 Mudanças climáticas

Houve uma tendência temporal de alteração dos valores nas variáveis climáticas para o período de estudo. Durante os 116 anos de dados climáticos extraídos, as anomalias mínimas de temperatura (Figura 6) e precipitação (Figura 7) tiveram uma variação positiva para ambas as regiões Neártica (A) e Neotropical (B).

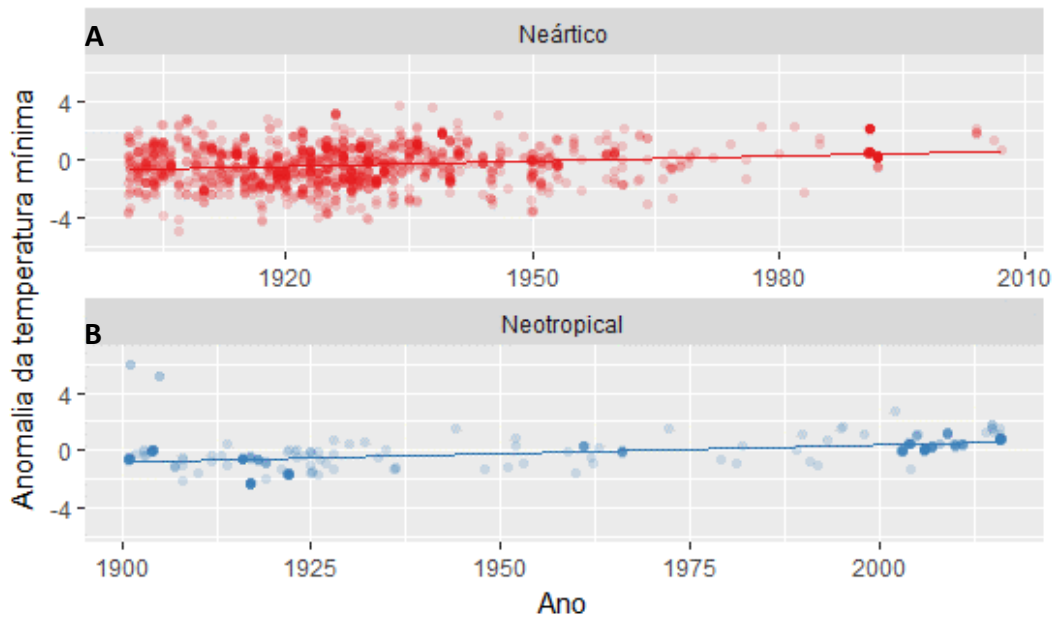


Figura 6 – Variação temporal na anomalia da temperatura mínima entre 1901 e 2016 para a região Neártica (A) e Neotropical (B).

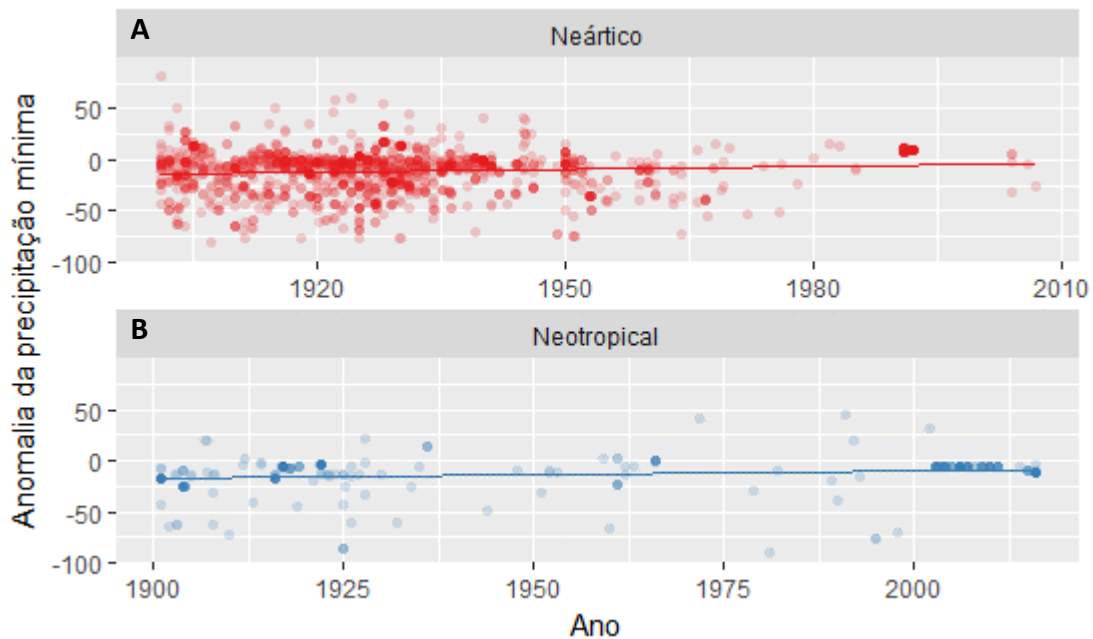


Figura 7 - Variação temporal na anomalia da precipitação mínima entre 1901 e 2016 para a região Neártica (A) e Neotropical (B).

A anomalia da sazonalidade da precipitação mostrou uma tendência temporal contrária nas regiões Neártica e Neotropical. Durante o período de 116 anos a anomalia da sazonalidade da precipitação teve uma significativa elevação na região Neotropical (Figura 8B) e uma queda pouco acentuada na região Neártica (Figura 8A), causando maior e menor sazonalidade da precipitação, respectivamente.

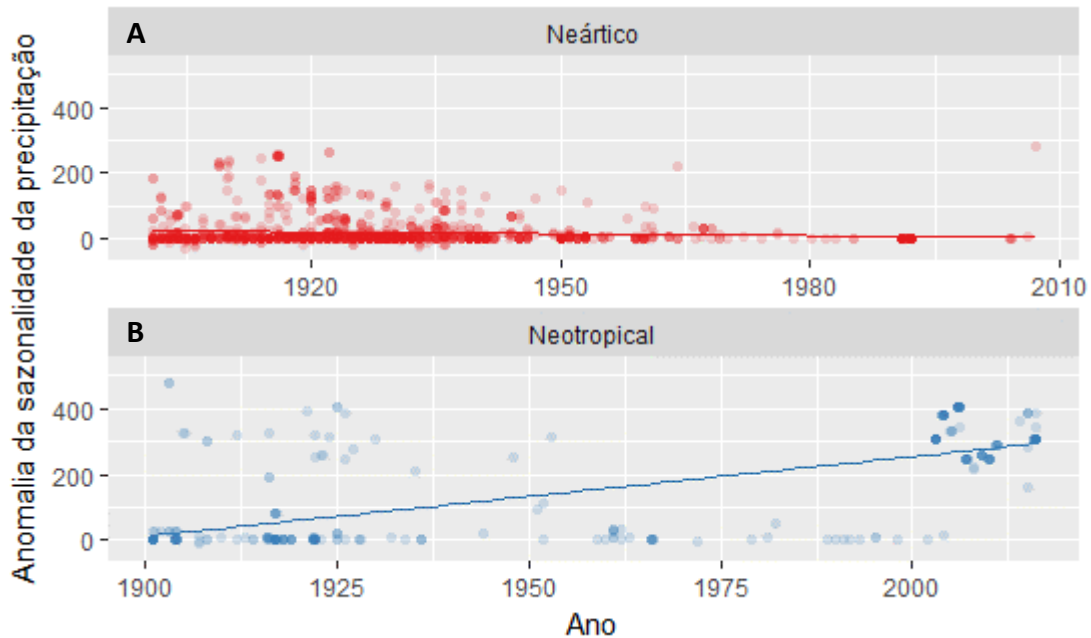


Figura 8 - Variação temporal na anomalia da sazonalidade da precipitação entre 1901 e 2016 para a região Neártica (A) e Neotropical (B).

A anomalia da isothermalidade teve um tendência temporal negativa em ambas regiões Neártica e Neotropical, durante o período de 116 anos analisados (Figura 9).

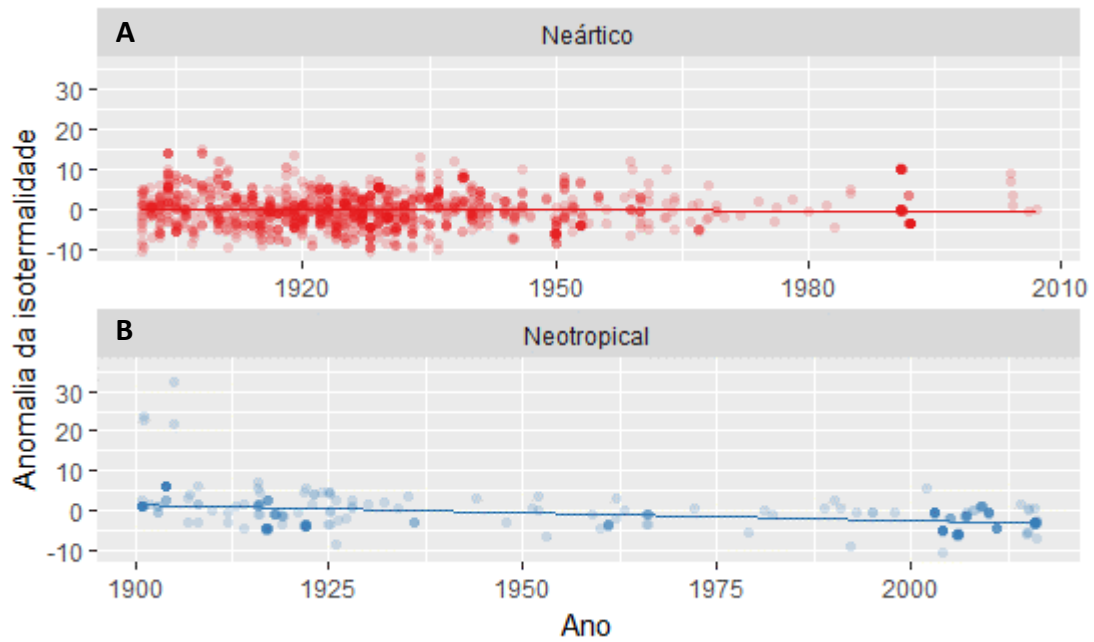


Figura 9 - Variação temporal na anomalia da isothermalidade entre 1901 e 2016 para a região Neártica (A) e Neotropical (B).

4. DISCUSSÃO

4.1 Sazonalidade de recursos

Os resultados da modelagem indicaram uma influência positiva da anomalia da temperatura mínima e da isothermalidade no tamanho da ninhada das espécies de *Tyrannus*, e uma influência negativa da sazonalidade da precipitação. Em todas as modelagens, a variável anomalia da temperatura mínima foi a variável climática mais importante, com um efeito positivo no tamanho da ninhada. O aumento das temperaturas, no geral, está relacionado com o aumento da produção ecossistêmica (Cody 1966; Butler et al. 2012). A anomalia da temperatura mínima está relacionada às temperaturas de inverno e o acréscimo na temperatura diz respeito a invernos mais amenos e com temperaturas mais estáveis.

Para toda área de distribuição das espécies de *Tyrannus*, a variável anomalia da sazonalidade da precipitação compôs o segundo melhor modelo. Apesar da importância dessa variável na modelagem global, ela não se comportou com essa importância quando as regiões Neártica e Neotropical foram analisadas separadamente e não apresentou peso explicativo. A menor sazonalidade de precipitação pode resultar em uma distribuição mais equitativa de precipitações ao longo do ano (Markham 1970). A reprodução dos Passeriformes insetívoros, como as espécies do gênero *Tyrannus*, acontece de forma que as fêmeas ajustam a época de eclosão dos ovos ocorra em sincronia com o surgimento insetos (Visser et al. 2004; Durant et al. 2007). A precipitação, no entanto, é o fator primordial para o surgimento e abundância de insetos (Wolda 1978) e portanto, está diretamente relacionada com demanda nutricional dessas aves e com o tamanho da ninhada na estação.

A anomalia da isothermalidade compôs o terceiro melhor modelo para toda área de distribuição de *Tyrannus*, e o terceiro melhor modelo para os registros na região Neártica. A isothermalidade indica uma maior estabilidade de temperaturas anuais, ou seja, menor variação das temperaturas durante o ano, que pode resultar em temperaturas mínimas de inverno e máximas de verões menos extremas. Em ambientes mais sazonais, como as regiões temperadas, um intervalo ótimo de recursos e condições define a melhor época para as atividades reprodutivas (Charmantier & Gienapp 2014). A abundância de recursos pode ser um dos fatores mais importantes no fino ajuste do momento para reproduzir, quando fêmeas definem a época da postura, para que a eclosão ocorra quando as demandas energéticas da prole são presumivelmente maiores e há mais recursos disponíveis (Dunn & Winkler 2008).

O tamanho da ninhada das espécies de *Tyrannus* mostrou uma relação positiva com a estabilidade ambiental, com o tamanho médio da ninhada maior em anos com menores variações climáticas e com maiores temperaturas mínimas no inverno. A possibilidade de uma maior distribuição da precipitação ao longo do ano, adicionalmente, favoreceu o aumento do tamanho de ninhada para as espécies de *Tyrannus*. A isothermalidade foi uma variável importante na modelagem global, mas regionalmente só influenciou os tamanhos de ninhada na região Neártica.

Esses resultados apresentaram um paradoxo em relação às nossas hipóteses. Era esperado que houvesse uma relação direta e positiva do tamanho das ninhadas com o aumento da sazonalidade ambiental, considerado o padrão geográfico mais importante (Ricklefs 1980). A relação inversa do tamanho da ninhada com a sazonalidade ambiental não condiz com a hipótese da sazonalidade de recursos proposta por Ashmole (1963). Em um estudo semelhante, Young (1994) também não corroborou com a hipótese de Ashmole, avaliando a variação no tamanho de ninhada de *Troglodytes aedon* (Passeriformes, Troglodytidae). Neste caso, a hipótese não foi refutada, e o autor avaliou a possibilidade da interferência local nos parâmetros reprodutivos (e.g. suplementação de recursos por interferência urbana fora da temporada reprodutiva), e da possível avaliação errônea da produtividade por meio dos índices de evapotranspiração. Em outro trabalho, sobre reprodução de *Tachycineta bicolor* (Passeriformes, Hirundinidae) com caixas-ninho na América do Norte, Winkler et al. (2002), esperavam que o tamanho da ninhada aumentasse com as temperaturas mais quentes dos anos mais recentes, o que não ocorreu. Neste caso, houve diferenças no tamanho da ninhada entre e dentro de temporadas reprodutivas, porém não houve tendência de mudança temporal mostrando uma baixa plasticidade da espécie. Eles relacionaram seus resultados com a possibilidade de mudanças na época reprodutiva, sem favorecer o tamanho das ninhadas. Analisando grupos diferentes de Passeriformes, componentes locais do ambiente, como diversidade de predadores ou locais de nidificação, foram mais relevantes para determinar o tamanho da ninhada no Arizona (EUA) e Costa Rica, enquanto que o recurso alimentar parece ser o componente mais importante no Equador (Ricklefs & Bloom 1977). Para as espécies de *Tyrannus*, no presente trabalho, a sazonalidade da produtividade líquida pode não estar diretamente relacionada ao tamanho de ninhada, ou também pode não ser expressada pelos índices climáticos.

Outro fator que não foi levantado neste trabalho é o comportamento migratório de algumas espécies. Durante o processo de migração as aves estão sujeitas à alta taxa de

seleção, por meio de estresse fisiológico e predação, o que pode limitar a densidade populacional a níveis que permitam uma grande oferta de recurso *per capita* no local de reprodução (Alerstam & Lindström 1990; Newton 2008). Além disso, as reservas energéticas que a aves possuem na sua chegada no local de reprodução, além de refletir sobre o tamanho da ninhada e dos ovos, pode ser relacionado às taxas de sobrevivência mediante variação climática (Newton 2008).

4.2 Relação região x clima

A aves, entre os vertebrados, tem um alto grau de diferenciação evolutiva, em que grupos podem variar em seu tamanho de ninhada filogeneticamente e em curtas escalas regionais (Jetz et al. 2008). O efeito da filogenia pode ter uma forte expressão na história de vida das aves, visto que espécies filogeneticamente próximas tendem a ter tamanhos de ninhadas similares (Böhning-Gaese et al. 2000). A análise particular das espécies de *Tyrannus*, mostra um relevante agrupamento quase sempre monofilético das espécies Neárticas, e mais derivado entre as espécies de *Tyrannus* (BirdTree 2017). Assim, ao longo do tempo, diferentes condições ecológicas experimentadas por este grupo, podem ter ocasionado respostas evolutivas regionais para o tamanho da ninhada (Lack 1947; Ricklefs 2000b). Uma análise que leve em conta variáveis filogenéticas pode ser útil para explicar esse padrão espacial na variação nos atributos de história de vida da aves (Jetz et al. 2012), em especial nas espécies de *Tyrannus*. Para o total entendimento da variação do tamanho da ninhada, considerando somente comparações interespecíficas, ainda há uma grande lacuna para explicar a natureza adaptativa das aves (Kuleska 1990).

A segunda modelagem indicou "região biogeográfica" com uma variável importante, ao contrário da variável "região climática", usada no terceiro conjunto de modelos. Dentre esses resultados, a região Neotropical mostrou um efeito negativo no tamanho da ninhada em relação aos dados obtidos para a região Neártica. Por outro lado, não houve uma relação significativa entre as respostas dos tamanhos das ninhadas, em relação a qualquer clima. Isso significa que não há similaridade nas respostas biológicas das aves em climas similares de regiões diferentes. O clima Cfa, por exemplo, está presente na região sudeste dos EUA e ocorre também entre o sul do Brasil, Uruguai e o nordeste da Argentina. A variável "região climática", não esteve entre os melhores modelos e a melhor variável foi a anomalia da temperatura mínima do ano (Anom.Tmin), como nos modelos anteriores.

O agrupamento filogenético, baseado da diversificação dos Passeriformes no Novo Mundo (Hawkins et al. 2006), mostrou-se um parâmetro mais relevante que o próprio clima para determinar tamanho de ninhada das espécies de *Tyrannus*, quando comparamos as modelagens com as variáveis geográfica e climática. A variação climática experimentada por grupos basais dos Passeriformes suboscines desde o Pleistoceno, como ciclos de glaciações e aquecimentos (Hawkins et al. 2006), pode ter moldado o atual grau de especiação dos grupos estudados.

4.3 Variação espacial no tamanho de ninhada

Como esperado, seguindo a hipótese de Moreau (1944), o tamanho da ninhada das espécies de *Tyrannus* aumentou em direção às maiores latitudes da sua distribuição, e a instabilidade climática deve ser o fator primordial para esse fenômeno. As ninhadas do Hemisfério Sul variaram entre dois e cinco ovos, e tiveram uma média de 2,8 ovos por ninhada. Para o Hemisfério Norte, a regressão para o tamanho das ninhadas não mostrou uma variação expressiva (dois e seis ovos, média de 3,9 ovos), o que pode ser justificado pela concentração de registros em um curto intervalo latitudinal (entre 25° e 45° ao norte) e pelo fato da distribuição reprodutiva das espécies analisadas atingirem latitudes maiores ao norte em comparação ao Hemisfério Sul. A ninhada mais ao sul foi registrada na latitude -36,6° S e, ao norte, a ninhada mais setentrional foi registrada na latitude 53,6° N.

A mudança no tamanho da ninhada com a latitude pode refletir um *trade-off* na história de vida favorecida pela variação ambiental (Boyce et al. 2015) determinada pelas mudanças ambientais. Esse mecanismo, em história de vida, pode ser observado nos comportamentos reprodutivos diante das limitações ambientais impostas pela latitude. Nas zonas temperadas existe um maior gasto de energia para aumentar a taxa reprodutiva r , enquanto que nos trópicos, a capacidade de suporte é mais importante, resultando em um menor tamanho de ninhada (Cody 1966).

A variação no tamanho da ninhada das espécies de *Tyrannus* nos hemisférios norte e sul não foram proporcionais. Muitas características ambientais da região temperada sul são explicadas pela forma estreita e afunilada da América do Sul, especialmente abaixo dos trópicos (Yom-tov et al. 1994). A região temperada sul-americana, comumente chamada de “Cone Sul”, tem estreita proximidade de áreas interiores do continente com oceanos no entorno, sendo influenciada por correntes marítimas (e.g. corrente de Humboldt), e resulta

em variáveis climáticas consideravelmente mais estáveis, em comparação com latitudes similares na América do Norte (Cody 1966). Se equiparadas, as condições ambientais dessas duas regiões apresentam aos organismos condições ambientais contrárias para latitudes correspondentes.

4.4 Mudanças climáticas

As espécies de *Tyrannus* alteram seu tamanho de ninhada com as anomalias de temperatura e precipitação, mostrando uma forte correlação com a variação climática ao longo das décadas. Associado a isso, a análise temporal das variáveis climáticas mostra uma tendência de mudança nas anomalias analisadas, ao longo do período de estudo (1901-2016). A variação positiva da temperatura durante o período de estudo, segue os padrões analisados de mudanças climáticas do último século, e implica em um aumento no tamanho de ninhada pelas espécies de *Tyrannus*. Análises de variações temporais nas temperaturas mínimas e máximas, desde o ano 2000 já haviam mostrado uma tendência positiva, em proporção com as temperaturas médias, e alterando a amplitude térmica diária nos EUA, regiões tropicais e subtropicais do Novo Mundo (Meehl et al. 2009). Modelos ainda indicam um aumento positivo proporcional entre as temperaturas mínimas e máximas para o século XXI em várias regiões do planeta (Meehl et al. 2009; Chou & Lan 2012). Assim como a variação positiva da temperatura, a variação positiva na anomalia da precipitação mínima pode ter gerado ninhadas maiores no decorrer do último século. Para o século XXI, algumas regiões já são propícias às anomalias positivas de precipitação enquanto outras regiões estarão mais favoráveis às anomalias negativas, criando projeções de secas mais frequentes e intensas (Chou & Lan 2012).

Outros parâmetros não avaliados neste estudo, como a temporada reprodutiva, podem ajudar a explicar a influência das mudanças climáticas na reprodução das espécies de *Tyrannus*. Em alguns trabalhos, fêmeas tem respondido às variações anuais na temperatura antecipando sua postura (Both & Visser 2001; Both et al. 2004; Buskirk 2012). Essa relação entre as datas de postura e tamanho de ninhada podem ser altamente relevantes, visto que ninhadas precoces em anos mais quentes estão associadas à disponibilidade de recursos mais cedo na temporada reprodutiva (Both & Visser 2005). Seguindo essa linha de análise, Halupka et al. (2008) observaram grande alteração no período reprodutivo de *Acrocephalus*

scirpaceus (Passeriformes, Acrocephalidae) em 27 anos de estudo, mas sem alteração no tamanho da ninhada.

Em previsões climáticas mais recentes, mesmo o modelo de mudanças climáticas mais otimista mostra elevações nas temperaturas médias da Terra ainda bem significativas (Collins et al. 2013; Diffenbaugh & Field 2013). Essa tendência pode ter uma influência ainda maior na seleção dos parâmetros reprodutivos das espécies de *Tyrannus*. Qualquer aumento futuro na emissão de gases irá projetar aumentos nas temperaturas mínimas e máximas no planeta (Meehl et al. 2009). Conseqüentemente, como consequência das mudanças nas temperaturas, é previsto aumento das médias de precipitação, tanto em intensidade quanto em frequência, regido por padrões termodinâmicos (Chou & Lan 2012).

4.5 Conclusão

Os resultados deste trabalho mostram que o tamanho da ninhada das espécies de *Tyrannus* pode variar em resposta a vários fatores ambientais. O fator regional é o parâmetro mais forte para determinar o tamanho de ninhada e pode ter sido definido por um processo evolutivo adaptativo ao longo da radiação desse grupo, criando um limite bem definido entre a região Neártica e Neotropical. Mesmo não adicionando ou reduzindo significativamente ovos por ninhada, uma plasticidade do tamanho médio das ninhadas é resultante da resposta das espécies de *Tyrannus* às variações dos parâmetros temporais anuais. A resposta das espécies, contudo, não correspondeu à hipótese da sazonalidade de recursos.

Descrevendo o aumento nas temperaturas e precipitações mínimas e médias, e baseado na plasticidade das espécies de *Tyrannus* em resposta à variação climática, conclui-se que este grupo esteve sujeito à alteração do seu tamanho de ninhada em relação às mudanças climáticas no último século. Projeções futuras, que preveem cenários climáticos ainda mais quentes (Collins et al. 2013; Diffenbaugh & Field 2013), irão impor um desafio biológico para a adaptação desses organismos às novas condições ambientais. Estudos de respostas de atributos de aves a longo prazo devem ser estimulados pela possibilidade de serem usados para abordar questões evolutivas e avaliar a possibilidade de adaptação dos organismos.

De modo geral, os dados contribuíram para o conhecimento da plasticidade fenotípica das espécies de *Tyrannus* em função das variáveis ambientais, climáticas e

espaciais. Porém pouco se sabe sobre as espécies Neotropicais em relação às espécies Neárticas e há ainda muito o que se investigar sobre a história natural desse grupo e região.

REFERÊNCIAS

- ALERSTAM, T. & Å. LINDSTRÖM. 1990. Optimal bird migration: the relative importance of time, energy, and safety. In *Bird migration* (E. Gwinner, org.), p. 331–351. Springer-Verlag, Berlin.
- ALLEN, J.A. 1905. Supplementary notes on birds collected in the Santa Marta District, Colombia, by Herbert H. Smith, with description of nests and eggs. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 21: 275–295.
- ANDERSON, D.R. 2007. *Model based inference in the life sciences: a primer on evidence*. Springer Science & Business Media, New York.
- ARNDT, J.E. & B.C. NELSON. 2002. Interspecific nest reuse by Tyrant Flycatchers in South-Eastern British Columbia. *British Columbia Birds* 12: 5–7.
- ASHMOLE, N.P. 1963. The regulation of numbers of oceanic tropical birds. *Ibis* 103: 458–473.
- BABARSKAS, M., E. HAENE & J. PEREIRA. 2003. Aves de la Reserva Natural Otamendi. *Temas de Naturaleza y Conservacion - Monografia de Aves Argentinas* 3: 115–140.
- BATES, D., M. MÄCHLER, B. BOLKER & S. WALKER. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67: 1–48.
- BAUMAN, C.S. 1931. Food regurgitation by young kingbirds. *The Wilson Bulletin* 43: 146–147.
- BEALS, M. V. 1931. An additional observation of food regurgitation by young kingbirds. *The Wilson Bulletin* 43: 146–147.
- BELCHER, C. & G.D. SMOOKER. 1937. Birds of the colony of Trinidad and Tobago, part 5. *Ibis* 79: 225–249.
- BELLARD, C., C. BERTELSMEIER, P. LEADLEY, W. THULLER & F. COURCHAMP. 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters* 15: 365–377.
- BELTON, W. 1985. Birds of Rio Grande do Sul, Brazil part 2. Formicariidae through Corvidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 180: 241.
- BENDIRE, C. 1895. *Life histories of North American birds: from parrots to the grackles, with special reference to their breeding habits and eggs*. Smithsonian Institution, Washington.
- BENT, A.C. 1942. *Life histories of North American flycatchers, larks, swallows, and their*

- allies. *United States National Museum Bulletin* 179: 1–555.
- BÊTY, J., G. GAUTHIER & J.F. GIROUX. 2003. Body condition, migration, and timing of reproduction in snow geese: a test of condition-dependent model of optimal clutch size. *The American Naturalist* 162: 110–121.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL . 2017. BirdLife data zone. <<http://www.birdlife.org/datazone/home>> (10 abril 2017).
- BIRDTREE . 2017. A global phylogeny of birds. <<http://birdtree.org/>> (27 abril 2017).
- BIVAND, R. & C. RUNDEL. 2017. rgeos: interface to geometry engine - open source (GEOS). R package version 0.3-23.
- BLANCHER, P.J. & R.J. ROBERTSON. 1984. Resource use by sympatric kingbirds. *Condor* 86: 305–313.
- BÖHNING-GAESE, K., B. HALBE, N. LEMOINE & R. OBERRATH. 2000. Factors influencing the clutch size, number of broods and annual fecundity of North American and European land birds. *Evolutionary Ecology Research* 2: 823–839.
- BOTH, C., A. V. ARTEMYEV, B. BLAAUW, R.J. COWIE, A.J. DEKHUIJZEN, T. EEVA, ET AL. 2004. Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271: 1657–1662.
- BOTH, C. & M.E. VISSER. 2001. Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature* 411: 296–298.
- . 2005. The effect of climate change on the correlation between avian life-history traits. *Global Change Biology* 11: 1606–1613.
- BOYCE, A.J., B.G. FREEMAN, A.E. MITCHELL & T.E. MARTIN. 2015. Clutch size declines with elevation in tropical birds. *The Auk* 132: 424–432.
- BOYCE, M.S. 1979. Seasonality and patterns of natural selection for life histories. *American Naturalist* 114: 569–583.
- BRAENDLE, C., A. HEYLAND & T. FLATT. 2011. Integrating mechanistic and evolutionary analysis of life history variation. In *Mechanisms of Life History Evolution. The Genetics and Physiology of Life History Traits and Trade-Offs* (T. Flatt & A. Heyland, eds.), p. 3–10, 1ª edição. Oxford University Press, New York.
- BROWN, J.L., S.H. LI & N. BHAGABATI. 1999. Long-term trend toward earlier breeding in an American bird: a response to global warming? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96: 5565–5569.

- BURNHAM, K.P. & D.R. ANDERSON. 2003. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer Science & Business Media, New York.
- BUSKIRK, J. VAN. 2012. Behavioural plasticity and environmental change. In Behavioural responses to a changing world (U. Candolin & B.B.M. Wong, orgs.), p. 145–158, 1ª edição. Oxford University Press, Oxford.
- BUTLER, S.M., J.M. MELILLO, J.E. JOHNSON, J. MOHAN, P.A. STEUDLER, H. LUX, ET AL. 2012. Soil warming alters nitrogen cycling in a New England forest: implications for ecosystem function and structure. *Oecologia* 168: 819–828.
- CHARMANTIER, A. & P. GIENAPP. 2014. Climate change and timing of avian breeding and migration: Evolutionary versus plastic changes. *Evolutionary Applications* 7: 15–28.
- CHOU, C. & C.W. LAN. 2012. Changes in the annual range of precipitation under global warming. *Journal of Climate* 25: 222–235.
- CLARK, K.L. & R.J. ROBERTSON. 1979. Spatial and temporal multi-species nesting aggregations in birds as anti-parasite and anti-predator defenses. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 5: 359–371.
- CLEMENTS, J.F., T.S. SCHULENBERG, M.J. ILIFF, D. ROBERSON, T.A. FREDERICKS, B.L. SULLIVAN & C.L. WOOD . 2016. The eBird/Clements checklist of birds of the world: v2016. Comstock Pub. Associates/Cornell University Press. *Comstock Pub. Associates/Cornell University Press*.
<<http://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/>> (10 março 2017).
- CODY, M.L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 20: 174–184.
- COLLINS, M., R. KNUTTI, J. ARBLASTER, J.-L. DUFRESNE, T. FICHEFET, P. FRIEDLINGSTEIN, ET AL. 2013. Long-term climate change: projections, commitments and irreversibility. In *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (T.F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, et al., orgs.), p. 1029–1136, 1ª edição. Cambridge University Press, Cambridge.
- COOPER, N.W., M.T. MURPHY, L.J. REDMOND & A.C. DOLAN. 2011. Reproductive correlates of spring arrival date in the Eastern Kingbird *Tyrannus tyrannus*. *Journal of Ornithology* 152: 143–152.
- CRICK, H.Q.P. 2004. The impact of climate change on birds. *Ibis* 146: 48–56.
- CRICK, H.Q.P., D.W. GIBBONS & R.D. MAGRATH. 1993. Seasonal changes in clutch size in

- British birds. *Journal of Animal Ecology* 62: 263–273.
- DAVIS, D.E. 1955. Observations on the breeding biology of Kingbirds. *The Condor* 57: 208–212.
- DIFFENBAUGH, N.S. & C.B. FIELD. 2013. Changes in ecologically critical terrestrial climate conditions. *Science* 341: 486–92.
- DORE, M.H.I. 2005. Climate change and changes in global precipitation patterns: What do we know? *Environment International* 31: 1167–1181.
- DUNN, P.O. & D.W. WINKLER. 2008. Effects of climate change on timing of breeding and reproductive success in birds. *Effects of climate change on birds*: 113–128.
- DUNNING, J.B.J. 2007. *CRC Handbook of Avian Body Masses*, 2ª edição. CRC Press, Boca Raton.
- DURANT, J.M., D. HJERMANN, G. OTTERSEN & N.C. STENSETH. 2007. Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research* 33: 271–283.
- EDWARD, D.A. & T. CHAPMAN. 2011. Mechanisms underlying reproductive trade-offs: Costs of reproduction. In *Mechanisms of Life History Evolution. The Genetics and Physiology of Life History Traits and Trade-Offs* (T. Flatt & A. Heyland, orgs.), p. 137–152, 1ª edição. Oxford University Press, New York.
- ELLIS, E. & R. KANNAN. 2004. The Western Kingbird (*Tyrannus verticalis*): A recently established breeding bird in Arkansas. *Journal of the Arkansas Academy of Science* 58: 52–59.
- FFRENCH, R.P. 1991. *A guide of the birds of Trinidad e Tobago*, 2ª edição. Cornell University Press, New York.
- FIEBERG, J. 2007. Kernel density estimators of home range: smoothing and the autocorrelation red herring. *Ecology* 88: 1059–1066.
- FISHER, R.A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, Oxford.
- FITCH, JR., F.W. 1949. Life history and ecology of the Scissor-tailed Flycatcher, *Muscivora forficata*. *The Auk* 67: 145–168.
- FITZPATRICK, J.W. 2004. Family Tyrannidae. In *Handbook of the birds of the world, vol.9: Cotingas to pipits and wagtails* (J. del Hoyo, D.A. Christie & A. Elliott, orgs.), p. 863. Lynx Edicions, Barcelona.

- FLATT, T. & A. HEYLAND. 2011. Mechanisms of life history evolution: The genetics and physiology of life history traits and trade-offs, 1ª edição. Oxford University Press, New York.
- FLEMING, W.J. & D.R. PETIT. 1986. Modified milk carton nest box for studies of Prothonotary Warblers. *Journal of Field Ornithology* 57: 313–315.
- FORCHHAMMER, M.C., E. POST & N.C. STENSETH. 1998. Breeding phenology and climate. *Nature* 391: 29–30.
- FRANÇA, L.C. & M.Â. MARINI. 2009. Teste do efeito de borda na predação de ninhos naturais e artificiais no Cerrado. *Zoologia* 26: 241–250.
- GLOOSCHENKO, V., P. BLANCHER, J. HERSKOWITZ, R. FULTHORPE & S. RANG. 1986. Association of wetland acidity with reproductive parameters and insect prey of the eastern kingbird (*Tyrannus tyrannus*) near Sudbury, Ontario. In *Acidic Precipitation* p. 553–567. Springer.
- GOODELL, F.C. 1940. Observations on the life history of the Eastern Kingbird, *Tyrannus tyrannus*. Report. University of Michigan, Michigan.
- GRAHAM, C.H., S. FERRIER, F. HUETTMAN, C. MORITZ & A.T. PETERSON. 2004. New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 497–503.
- GRINNELL, J. 1908. The biota of the San Bernardino mountains. The University Press, Berkeley.
- GROBE, K.M. 2007. Nest site selection by Western Kingbirds (*Tyrannus verticalis*) in an urban environment. *Dissertação de mestrado*. Texas State University, San Marcos.
- HALUPKA, L., A. DYRCZ & M. BOROWIEC. 2008. Climate change affects breeding of reed warblers *Acrocephalus scirpaceus*. *Journal of Avian Biology* 39: 95–100.
- HANSEN, J.E. & A.A. LACIS. 1990. Sun and dust versus greenhouse gases: an assessment of their relative roles in global climate change. *Nature* 346: 713–719.
- HANSKI, I.K., T.J. FENSKE & G.J. NIEMI. 1996. Lack of edge effect in nesting success of breeding birds in managed forest landscapes. *The Auk* 113: 578–585.
- HARTMANN, D.J., A.M.G. KLEIN TANK, M. RUSTICUCCI, L. V ALEXANDER, S. BRÖNNIMANN, Y.A.-R. CHARABI, ET AL. 2013. Observations: Atmosphere and surface. *Climate change 2013: The physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*: 159–254.

- HAVERSCHMIDT, F. 1968. Birds of Surinam. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- HAWKINS, B.A., J.A.F. DINIZ-FILHO, C.A. JARAMILLO & S.A. SOELLER. 2006. Post-Eocene climate change, niche conservatism, and the latitudinal diversity gradient of New World birds. *Journal of Biogeography* 33: 770–780.
- HEMING, N.M., H.F. GREENEY & M.Â. MARINI. 2013. Breeding biology research and data availability for New World flycatchers. *Natureza & Conservação* 11: 54–58.
- HIJMANS, R.J. 2016. raster: Geographic data analysis and modeling. R package version 2.5-8.
- HONIG, R.A. 1992. Western Kingbird (*Tyrannus verticalis*) Utilization of electric power substations in Houston (Harris County), Texas, and vicinity. *Bulletin of the Texas Ornithological Society* 25: 13–19.
- HOOVER, S.E.R. & J.M. TYLIANAKIS. 2012. Species interactions. In *Behavioural responses to a changing world* (U. Candolin & B.B.M. Wong, eds.), p. 129–142, 1ª edição. Oxford University Press, Oxford.
- HOWELL, T.R. 1957. Birds of a second-growth rain forest area of Nicaragua. *The Condor* 59: 73–111.
- DEL HOYO, J., A. ELLIOTT, J. SARGATAL, D.A. CHRISTIE & E. DE JUANA . 2017. Handbook of the birds of the world alive. Lynx Edicions, Barcelona. <<http://www.hbw.com/>> (25 maio 2017).
- IPCC - INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE. 2007. Climate change 2007-the physical science basis: Working group I contribution to the fourth assessment report of the IPCC. Cambridge University Press, Cambridge.
- JETZ, W., C.H. SEKERCIOGLU & K. BÖHNING-GAESE. 2008. The worldwide variation in avian clutch size across species and space. *Plos One* 6: 2650–2657.
- JETZ, W., G.H. THOMAS, J.B. JOY, K. HARTMANN & A.O. MOOERS. 2012. The global diversity of birds in space and time. *Nature* 491: 444–448.
- KONRAD, P.M. & D.S. GILMER. 1982. Nesting associations between passerines and birds of prey in central North Dakota. *Condor* 84: 343.
- KOTTEK, M., J. GRIESER, C. BECK, B. RUDOLF & F. RUBEL. 2006. World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift* 15: 259–263.
- KOZMA, J.M. & N.E. MATHEWS. 1997. Breeding bird communities and nest plant selection in chihuahua desert habitat in south-central New Mexico. *The Wilson Bulletin* 109:

424–436.

- KRISHTALKA, L. & P.S. HUMPHREY. 2000. Can natural history museums capture the future? *BioScience* 50: 611.
- KULESKA, G. 1990. An analysis of clutch size in New World passerine birds. *Ibis* 132: 407–422.
- DE LA PEÑA, M.R. 2005. Reproducción de las aves argentinas (con descripción de pichones). L.O.L.A, Buenos Aires.
- LACK, D. 1947. The significance of clutch-size. *Ibis* 89: 302–352.
- . 1949. Comments on Mr. Skutch's paper on clutch-size. *Ibis* 91: 455–458.
- LOPES, L.E., N.M. HEMING, A.E. JAHN, D. DE F. FERREIRA, O.B. PUTARÉ & M.Â. MARINI. 2017. Breeding biology of the White-throated Kingbird (Aves, Tyrannidae) in Brazil and Bolivia. *Journal of Natural History* (No prelo).
- LÜDECKE, D. 2017. sjPlot: Data visualization for statistics in social science. R package version 2.3.1.
- MACKENZIE, D.I. & S.G. SEALY. 1981. Nest site selection in Eastern and Western Kingbirds: a multivariate approach. *The Condor* 83: 310–321.
- MARCHANT, S. 1959. The breeding season in S.W. Ecuador. *The Ibis* 101: 137–152.
- MARKHAM, C.G. 1970. Seasonality of precipitation in the United States. *Annals of the Association of American Geographers* 60: 593–597.
- MARTIN, T.E. 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? *Journal of Avian Biology* 27: 263–272.
- MASON, P. 1985. The nesting biology of some passerines of Buenos Aires, Argentina. *Ornithological Monographs* 36: 954–972.
- MAYFIELD, H. 1952. Nesting-height preference of the Eastern Kingbird. *The Wilson Bulletin* 64: 160.
- MCCLEARY, R.H. & C.M. PERRINS. 1998. ...Temperature and egg-laying trends. *Nature* 391: 30–31.
- MEEHL, G.A., C. TEBALDI, G. WALTON, D. EASTERLING & L. MCDANIEL. 2009. Relative increase of record high maximum temperatures compared to record low minimum temperatures in the U.S. *Geophysical Research Letters* 36: 1–5.
- MEZQUIDA, E.T. 2002. Nidificación de ocho especies de Tyrannidae en la Reserva de Ñacuñán, Mendoza, Argentina. *El Hornero* 17: 31–40.

- MITCHELL, M.H. 1957. Observations on birds of southeastern Brazil. University of Toronto Press, Toronto.
- MØLLER, A.P. 2012. Reproductive behavior. In Behavioural responses to a changing world (U. Candolin & B.B.M. Wong, orgs.), p. 106–118, 1ª edição. Oxford University Press, Oxford.
- MØLLER, A.P., W. FIEDLER & P. BERTHOLD. 2010. Effects of climate change on birds, 1ª edição. Oxford University Press, New York.
- MOREAU, R.E. 1944. Clutch size: a comparative study, with special reference to African birds. *Ibis* 86: 286–347.
- MURPHY, M.T. 1981. Growth and aging of nestling Eastern Kingbirds and Eastern Phoebes. *Journal of Field Ornithology* 52: 309–316.
- . 1983. Ecological aspects of the reproductive biology of Eastern Kingbirds: geographic comparisons. *Ecology* 64: 914–928.
- NEWTON, I. 1998. Population limitation in birds, 1ª edição. Elsevier Academic Press, San Diego.
- . 2008. The migration ecology of birds, 1ª edição. Elsevier Academic Press, Cambridgeshire.
- PEREIRA, Z.P., M.P. PEREIRA, C. A. ARANTES & C. MELO. 2009. Monitoramento de ninhos de aves em um parque urbano. *Revista Brasileira de Zoociências* 11: 39–45.
- PHILLIPS, A.R. 1994. A tentative key to the species of kingbirds, with distributional notes. *Journal of Field Ornithology* 65: 295–306.
- PIACENTINI, V.Q., I.R. GHIZONI-JR, M.A.G. AZEVEDO & G.M. KIRWAN. 2006. Sobre a distribuição de aves em Santa Catarina, Brasil, parte I: registros relevantes para o estado ou inéditos para a Ilha de Santa Catarina. *Cotinga* 26: 25–31.
- PIGLIUCCI, M. 2001. Phenotypic plasticity: Beyond nature and nurture. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- PONDER, W.F., G.A. CARTER, P. FLEMONS & R.R. CHAPMAN. 2001. Evaluation of museum collection data for use in biodiversity assessment. *Conservation Biology* 15: 648–657.
- POWELL, L.E. 1969. The breeding biology of the Eastern Kingbird in northcentral Oklahoma. *Dissertação de mestrado*. Oklahoma State University, Stillwater.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. *R Foundation for Statistical*

Computing.

- RAMO, C. & B. BUSTO. 1984. Nidificacion de los Passeriformes en los Llanos de Apure (Venezuela). *Biotropica* 16: 59–68.
- REDMOND, L.J., M.T. MURPHY & A.C. DOLAN. 2007. Nest reuse by Eastern Kingbirds: adaptive behavior or ecological constraint? *The Condor* 109: 463–468.
- REGOSIN, J. V. 2016. Scissor-Tailed Flycatchers eject Brown-Headed Cowbird eggs. *Journal of Field Ornithology* 65: 508–511.
- REGOSIN, J. V & S. PRUETT-JONES. 1995. Aspects of breeding biology and social organization in the Scissor-Tailed Flycatcher. *The Condor* 97: 154–164.
- RICKLEFS, R.E. 1977. Reactions of some Panamanian birds to human intrusion at the nest. *Condor* 79: 376–379.
- . 1980. Geographical variation in clutch size among passerine birds: Ashmole's hypothesis. *The Auk* 97: 38–49.
- . 2000a. Lack, Skutch, and Moreau: The early development of life-history thinking. *The Condor* 102: 3–8.
- . 2000b. Density dependence, evolutionary optimization, and the diversification of avian life histories. *The Condor* 102: 9–22.
- RICKLEFS, R.E. & G. BLOOM. 1977. Components of avian breeding productivity. *The Auk* 94: 86–96.
- RICKLEFS, R.E. & M. WILKELSKI. 2002. The physiology/life history nexus. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 462–469.
- RODEWALD, P.G. . 2017. The birds of North America. Ithaca. *Cornell Lab of Ornithology*. <<https://birdsna.org/>> (25 maio 2017).
- RUBEL, F. & M. KOTTEK. 2010. Observed and projected climate shifts 1901-2100 depicted by world maps of the Köppen-Geiger climate classification. *Meteorologische Zeitschrift* 19: 135–141.
- RUBENSTAHL, T.G., A.M. HALE & K.B. KARSTEN. 2012. Nesting Success of Scissor-Tailed Flycatchers (*Tyrannus forficatus*) at a Wind Farm in Northern Texas. *The Southwestern Naturalist* 57: 189–194.
- SANAIIOTTI, T.M. & R. CINTRA. 2001. Breeding and migrating birds in an Amazonian savanna. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 36: 23–32.
- SCHULENBERG, T.S. . 2017. Neotropical birds. Ithaca. *Cornell Lab of Ornithology*.

- <<https://neotropical.birds.cornell.edu/>> (25 maio 2017).
- SCHULTZ, P.A. & M.S. HALPERT. 1993. Global correlation of temperature, NDVI and precipitation. *Advances in Space Research* 13: 277–280.
- SEAMAN, D.E. & R.A. POWELL. 1996. An evaluation of the accuracy of Kernel density estimators for home range analysis. *Ecology* 77: 2075–2085.
- SELANDER, R.K. & D.R. GILLER. 1959. The avifauna of the Barranca de Oblatos, Jalisco, Mexico. *The Condor* 61: 210–222.
- SHOCHAT, E., M.A. PATTEN, D.W. MORRIS, D.L. REINKING, D.H. WOLFE & S.K. SHERROD. 2005. Ecological traps in isodars: effects of tallgrass prairie management on bird nest success. *Oikos* 111: 159–169.
- SICK, H. 1997. *Ornitologia brasileira*. Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro.
- SKUTCH, A.F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91: 430–455.
- SOLANO-UGALDE, A., A. ARCOS-TORRES & H.F. GREENEY. 2007. Additional breeding records for selected avian species in northwest Ecuador. *Revista científica de la Sociedad Antioqueña de Ornitología* 17: 17–25.
- SOWERS, T. & M. BENDER. 1995. Climate records covering the last deglaciation. *Science* 269: 209–214.
- STEARNS, S.C. 1976. Life-history tactics: A review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology* 51: 3–47.
- STEVENSON, I.R. & D.M. BRYANT. 2000. Climate change and constraints on breeding. *Nature* 406: 366–367.
- STILES, F.G. & A.F. SKUTCH. 1989. *Guide to the birds of Costa Rica*. Comstock, Ithaca.
- STUTCHBURY, B.J.M. & E.S. MORTON. 2001. *Behavioral ecology of tropical birds*, 1ª edição. Academic Press, San Diego, CA.
- SUAREZ, A. V & N.D. TSUTSUI. 2004. The value of museum collections for research and society. *BioScience* 54: 66.
- TRAYLOR, JR., M.A. 1951. Gray Kingbird, *Tyrannus dominicensis*, nesting in Alabama. *The Auk* 68: 510.
- . 1977. A classification of the tyrant flycatchers (Tyrannidae). In *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* p. 129–184. Harvard University, Cambridge.
- TROSCIANKO, J. 2014. A simple tool for calculating egg shape, volume and surface area from

- digital images. *Ibis* 156: 874–878.
- UDVARDY, M.D.F. 1975. A classification of the biogeographical provinces of the world. IUCN Occasional Paper, International Union for Conservation of Nature and Natural Resources 18: 48.
- VICENTE-SERRANO, S.M., S. BEGUERÍA & J.I. LÓPEZ-MORENO. 2010. A multiscalar drought index sensitive to global warming: The standardized precipitation evapotranspiration index. *Journal of Climate* 23: 1696–1718.
- VISSER, M.E., C. BOTH & M.M. LAMBRECHTS. 2004. Global climate change leads to mistimed avian reproduction. *Advances in Ecological Research* 35: 89–110.
- WALTHER, G.R., E. POST, P. CONVEY, A. MENZEL, C. PARMESAN, T.J.C. BEEBEE, ET AL. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389–395.
- WETMORE, A. 1972. The birds of the Republic of Panamá. Part 3, Passeriformes: Dendrocolaptidae (Woodcreepers) to Oxyruncidae (Sharpbills). Smithsonian Institution Press, Washington.
- WHITMAN, D.W. & A.A. AGRAWAL. 2009. What is phenotypic plasticity and why is it important? In *Phenotypic plasticity of insects* p. 1–63. Science Publishers, Normal.
- WILEY, J.W., O.H. GARRIDO & A. KIRKCONNELL. 2010. Natural history notes on the Loggerhead Kingbird (*Tyrannus caudifasciatus*). *Journal of Caribbean Ornithology* 23: 19–30.
- WINKLER, D.W., P.O. DUNN & C.E. MCCULLOCH. 2002. Predicting the effects of climate change on avian life-history traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99: 13595–13599.
- WOLDA, H. 1978. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *The Journal of Animal Ecology* 47: 369–381.
- WOODARD, J.D. & M.T. MURPHY. 1999. Sex roles, parental experience and reproductive success of eastern kingbirds, *Tyrannus tyrannus*. *Animal Behaviour* 57: 105–115.
- WORTON, B.J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70: 164–168.
- . 1995. Using Monte Carlo simulation to evaluate Kernel-based home range estimators. *The Journal of Wildlife Management* 59: 794–800.
- YOM-TOV, Y., M.I. CHRISTIE & G.J. IGLESIAS. 1994. Clutch size in passerines of southern South America. *The Condor* 96: 170–177.

- YOUNG, B.E. 1994. Geographic and seasonal patterns of clutch-size variation in house wrens. *The Auk* 111: 545–555.
- ZIMMERMAN, D.A. 1960. Thick-billed Kingbird nesting in New Mexico. *The Auk* 77: 92–94.
- ZUUR, A.F., E.N. IENO & G.M. SMITH. 2007. Analysing ecological data. In *Statistics for biology and health* (M. Gail, K. Krickeberg, J.M. Samet, A. Tsiatis & W. Wong, eds.), p. 672.

ANEXOS

Anexo 1 – Registros reprodutivos das espécies de *Tyrannus* obtidos em coleções de museus. Para as ninhadas obtidas, é informado os dados refinados (tamanho de ninhada, local, data precisa) utilizados neste trabalho e os dados brutos obtidos entre parênteses.

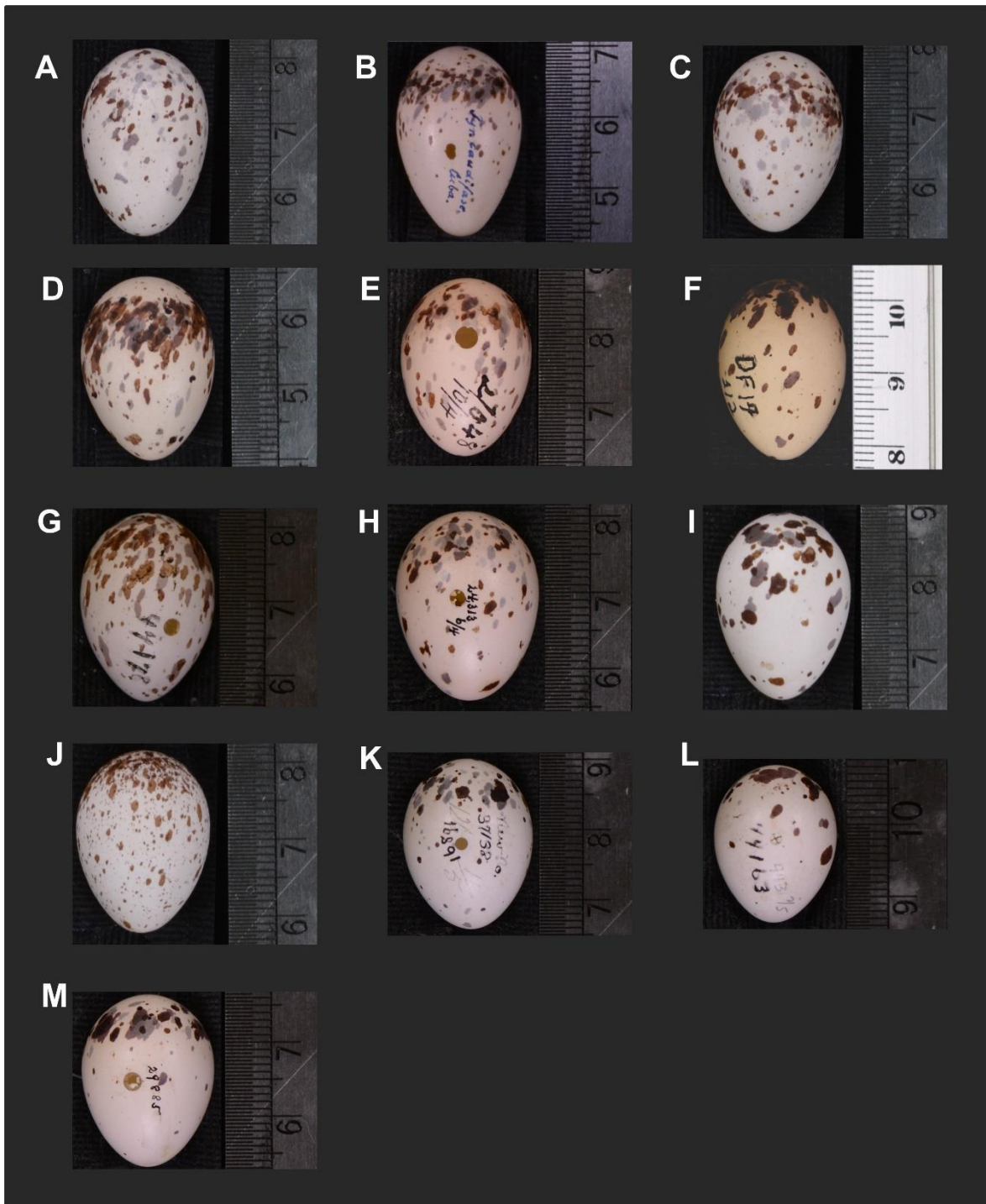
Acrônimo do museu	Fonte	País	Recurso	Ninhadas obtidas
ANWC	Australian National Wildlife Collection	Austrália	VertNet	1
CAS	California Academy of Sciences	EUA	CAS	2
CHAS	Chicago Academy of Sciences	EUA	VertNet, ARCTOS	34(36)
CM	Carnegie Museum of Natural History	EUA	VertNet	152(153)
COMB	Universidade de Brasília, Coleção Ornitológica Marcelo Bagno	Brasil	Visita	29
CRCM	Charles R. Conner Museum	EUA	VertNet	4
CUMV	Cornell University Museum of Vertebrates	EUA	VertNet, ARCTOS	37
DMNS	Denver Museum of Nature & Science	EUA	VertNet, GBIF	52(53)
FMNH	Field Museum of Natural History	EUA	VertNet	195(202)
HSU	Humboldt State University	EUA	VertNet	24
IAvH	Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt	Colômbia	Visita	16
KU	University of Kansas Biodiversity Institute	EUA	VertNet	34(35)
MACN	Museo Argentino de Ciencias Naturales	Argentina	Visita	20
MCZ	Museum of Comparative Zoology	EUA	MCZBase	61(62)
MMNH	Bell Museum of Natural History	EUA	VertNet	1
MN	Museu Nacional (Rio de Janeiro)	Brasil	Visita	29
MNHN	Muséum National d'Histoire Naturelle	França	Visita	6(7)
MPEG	Museu Paraense Emílio Goeldi	Brasil	Visita	1
MSB	Museum of Southwestern Biology	EUA	ARCTOS	2
MVZ	Museum of Vertebrate Zoology	EUA	VertNet	96(98)
MZUSP	Museu de Zoologia da USP	Brasil	Visita	29(31)
NBCN	Naturalis Biodiversity Center	Holanda	Visita	14(15)
NCSM	North Carolina Museum of Natural Sciences	EUA	VertNet	14
NHM	Natural History Museum	Inglaterra	Visita	169(172)
NMS	National Museum of Scotland	Escócia	Visita	9(14)
NMW	Naturhistorisches Museum	Áustria	Visita	9(11)
OMNH	Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History	EUA	VertNet	34(37)
OSUM	Ohio State University	EUA	VertNet	13(14)
ROM	Royal Ontario Museum. Ornithology Collection Passeriformes	Canadá	VertNet	152(154)
SBMNH	Santa Barbara Museum of Natural History	EUA	VertNet	2
SUI	University of Iowa Museum of Natural History	EUA	VertNet	12
UAFMC	University of Arkansas Collections Facility	EUA	VertNet	7

Continuação...

Acrônimo do museu	Fonte	País	Recurso	Ninhadas obtidas
UCM	University of Colorado Museum of Natural History	EUA	VertNet	19(22)
UF	Florida Museum of Natural History	EUA	VertNet	176(180)
UMMZ	Museum of Zoology, University of Michigan	EUA	GBIF	29
USNM	Smithsonian Institution National Museum of Natural History	EUA	Visita	335(337)
UWBM	University of Washington Burke Museum	EUA	VertNet	2
WFVZ	Western Foundation of Vertebrate Zoology	EUA	Visita	1713(1736)
YPM	Yale Peabody Museum of Natural History	EUA	VertNet	12
ZMB	Zoologisches Museum Berlin	Alemanha	Visita	41(43)

Anexo 2 – Dados reprodutivos obtidos para as espécies de *Tyrannus* por meio de revisão de literatura.

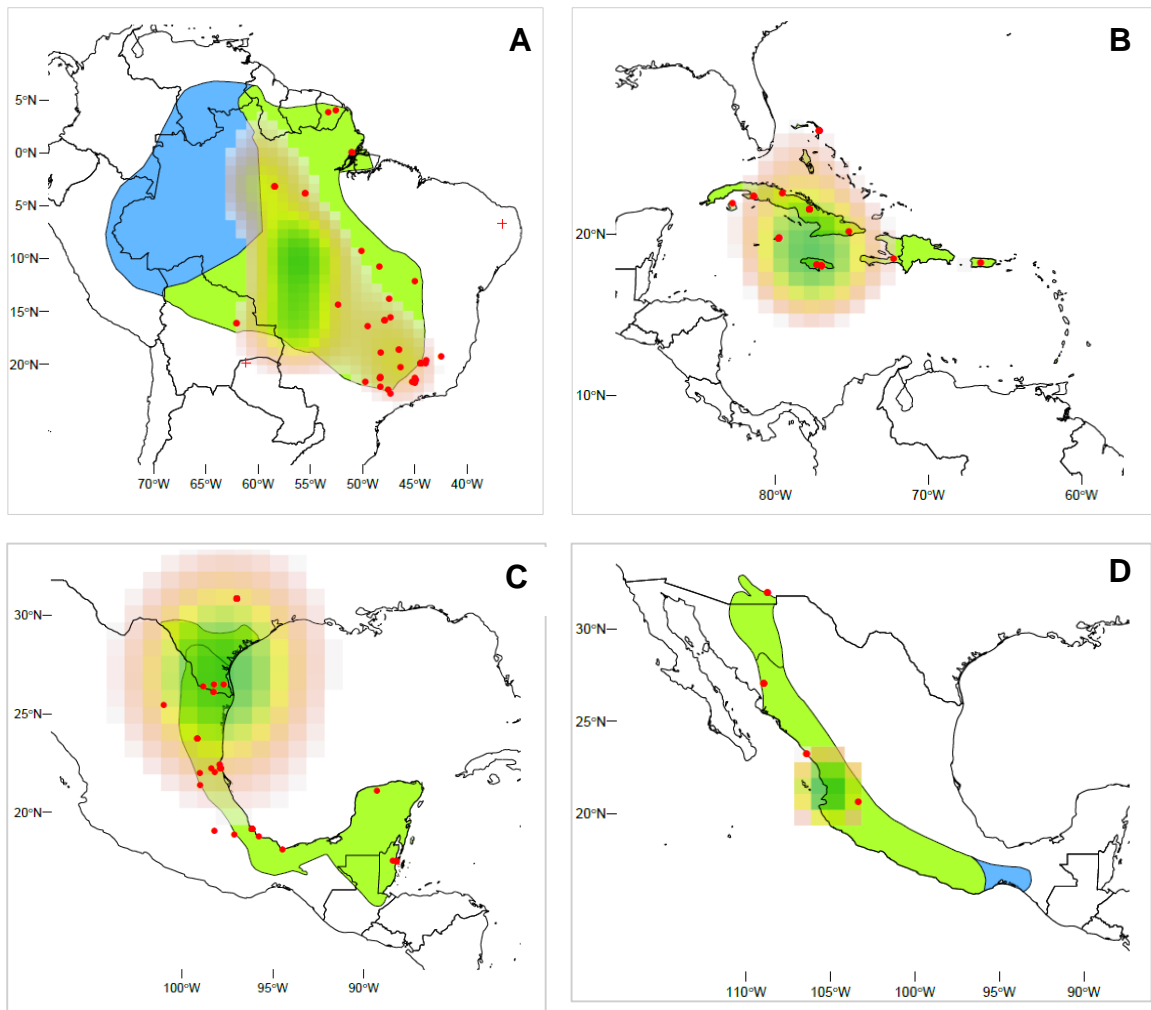
Espécie	Fonte
<i>Tyrannus albogularis</i>	Lopes et al. 2017; Sanaiotti & Cintra 2001
<i>Tyrannus caudifasciatus</i>	Wiley et al. 2010
<i>Tyrannus couchii</i>	Bent 1942
<i>Tyrannus crassirostris</i>	Selander & Giller 1959; Zimmerman 1960
<i>Tyrannus dominicensis</i>	Bendire 1895; Bent 1942; Ffrench 1991; Ramo & Busto 1984; Traylor, 1951
<i>Tyrannus forficatus</i>	Bendire 1895; Bent 1942; Fitch, 1949; Regosin & Pruett-Jones 1995; Regosin 2016; Rubenstahl et al. 2012; Shochat et al. 2005
<i>Tyrannus melancholicus</i>	Allen 1905; Babarskas et al. 2003; Belcher & Smooker 1937; Belton 1985; Bent 1942; de la Peña 2005; Ffrench 1991; Haverschmidt 1968; Howell 1957; Mason 1985; Mitchell 1957; Pereira et al. 2009; Ramo & Busto 1984; Ricklefs 1977; Sanaiotti & Cintra 2001; Selander & Giller 1959; Solano-Ugalde et al. 2007; Stiles & Skutch 1989; Wetmore 1972
<i>Tyrannus niveigularis</i>	Marchant 1959
<i>Tyrannus savana</i>	Babarskas et al. 2003; Belton 1985; Bendire 1895; Bent 1942; de la Peña 2005; França & Marini 2009; Mason 1985; Mezquida 2002; Pereira et al. 2009; Ramo & Busto 1984; Ricklefs 1977; Stiles & Skutch 1989; Wetmore 1972
<i>Tyrannus tyrannus</i>	Arndt & Nelson 2002; Bauman 1931; Beals 1931; Bendire 1895; Blancher & Robertson 1984; Clark & Robertson 1979; Cooper et al. 2011; Davis 1955; Fleming & Petit 1986; Glooschenko et al. 1986; Goodell 1940; Hanski et al. 1996; Konrad & Gilmer 1982; MacKenzie & Sealy 1981; Mayfield 1952; Murphy 1981, 1983; Powell 1969; Redmond et al. 2007; Woodard & Murphy 1999
<i>Tyrannus verticalis</i>	Bendire 1895; Bent 1942; Blancher & Robertson 1984; Ellis & Kannan 2004; Grinnell 1908; Grobe 2007; Honig 1992; Kozma & Mathews 1997; MacKenzie & Sealy 1981
<i>Tyrannus vociferans</i>	Bendire 1895; Bent 1942; Blancher & Robertson 1984



Anexo 3 – Ovos de espécies de *Tyrannus* mostrados do maior ao de menor tamanho: A) *T. cubensis*; B) *T. caudifasciatus*; C) *T. crassirostris*; D) *T. couchii*; E) *T. dominicensis*; F) *T. albogularis*; G) *T. tyrannus*; H) *T. melancholicus*; I) *T. vociferans*; J) *T. niveigularis*; K) *T. verticalis*; L) *T. forficatus*; e M) *T. savana*.

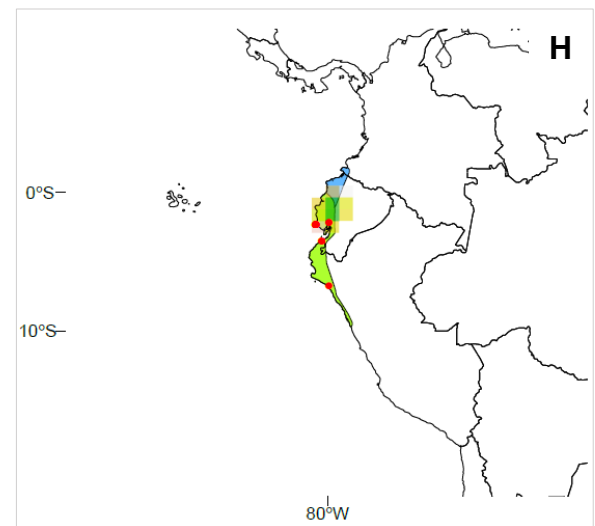
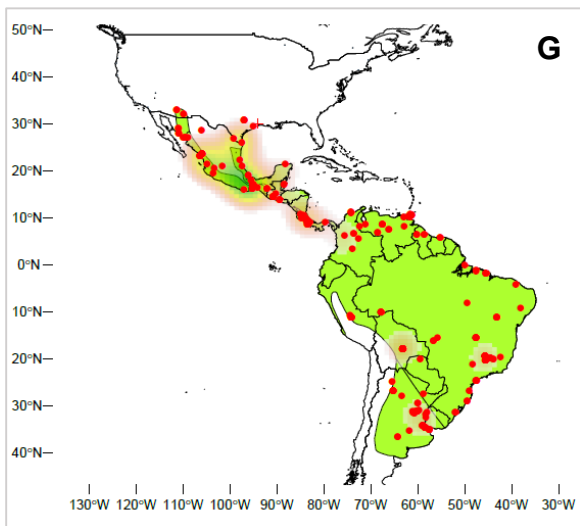
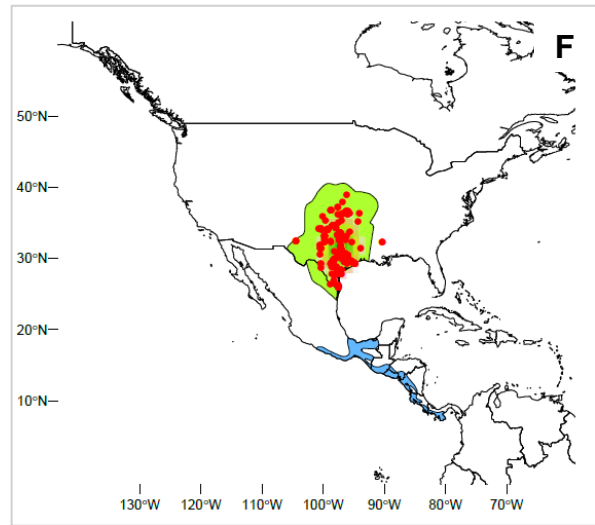
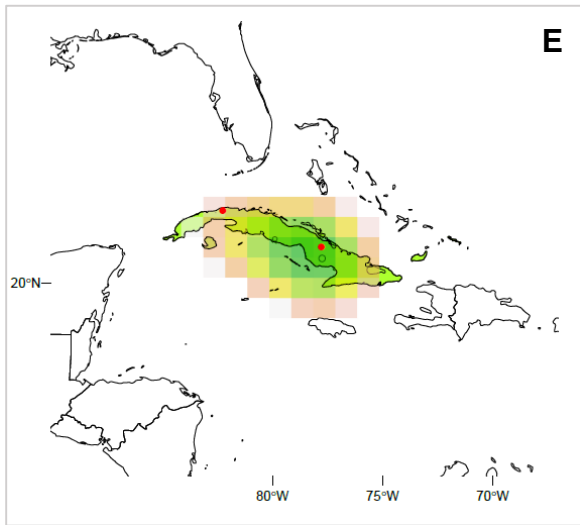
Anexo 4 – Tamanho médio da ninhada, dimensões médias dos ovos (comprimento e largura) e comprimento médio da temporada reprodutiva das espécies de *Tyrannus*. Desvio padrão foi calculado para cada conjunto e quantidade de dados utilizados constam entre parênteses. Informações baseadas nos dados obtidos em coleções de museus e bancos de dados ornitológicos.

Espécie	Tamanho médio da ninhada (ovos)	Comprimento médio do ovo (mm)	Largura média do ovo (mm)
<i>Tyrannus albogularis</i>	2,4 ± 0,5 (17)	24,78 ± 1,2 (4)	17,76 ± 0,2 (4)
<i>Tyrannus caudifasciatus</i>	3,1 ± 1,1 (25)	25,64 ± 1,6 (16)	18,22 ± 0,8 (16)
<i>Tyrannus couchii</i>	3,7 ± 0,7 (78)	25,19 ± 1,0 (20)	18,11 ± 0,3 (20)
<i>Tyrannus crassirostris</i>	3,3 ± 1,4 (8)	25,68 ± 1,3 (20)	18,91 ± 0,5 (20)
<i>Tyrannus cubensis</i>	-	28,91 ± 0,1 (2)	19,38 ± 0,0 (2)
<i>Tyrannus dominicensis</i>	3,3 ± 0,5 (325)	25,11 ± 1,1 (20)	17,61 ± 0,7 (20)
<i>Tyrannus forficatus</i>	4,6 ± 0,6 (522)	22,91 ± 1,0 (20)	17,23 ± 0,6 (20)
<i>Tyrannus melancholicus</i>	2,8 ± 0,6 (300)	24,44 ± 0,8 (20)	17,54 ± 0,5 (20)
<i>Tyrannus niveigularis</i>	2,7 ± 0,8 (7)	23,76 ± 1,0 (14)	17,64 ± 0,3 (14)
<i>Tyrannus savana</i>	2,8 ± 0,6 (279)	21,66 ± 1,1 (20)	15,95 ± 0,5 (20)
<i>Tyrannus tyrannus</i>	3,5 ± 0,7 (1212)	24,61 ± 0,8 (20)	17,88 ± 0,5 (20)
<i>Tyrannus verticalis</i>	4,2 ± 0,8 (730)	23,67 ± 1,1 (20)	17,80 ± 0,5 (20)
<i>Tyrannus vociferans</i>	4,1 ± 0,7 (245)	23,84 ± 0,9 (20)	17,78 ± 0,6 (20)

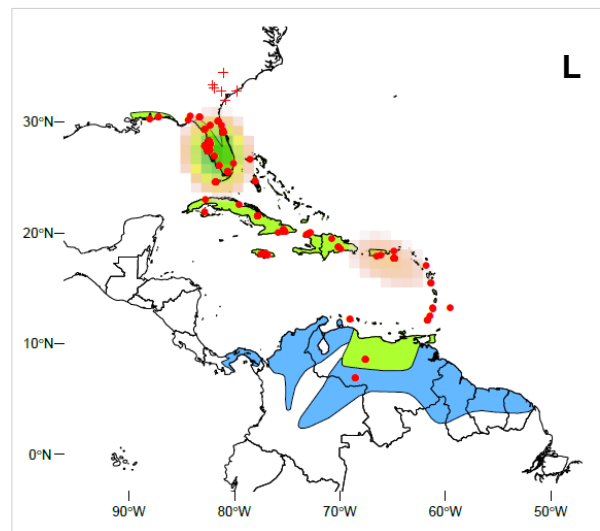
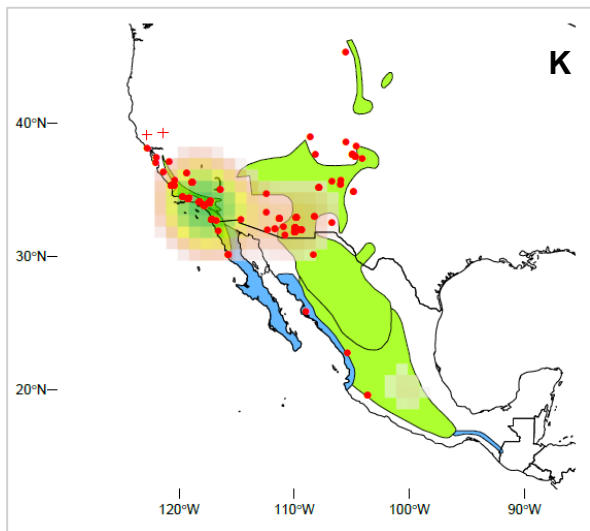
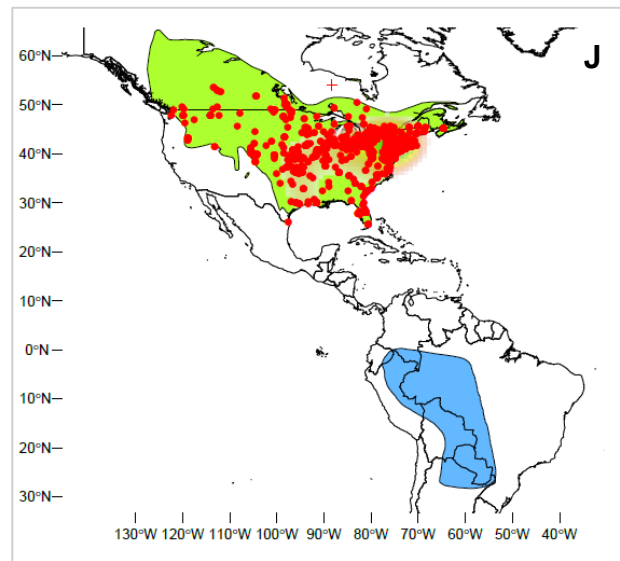
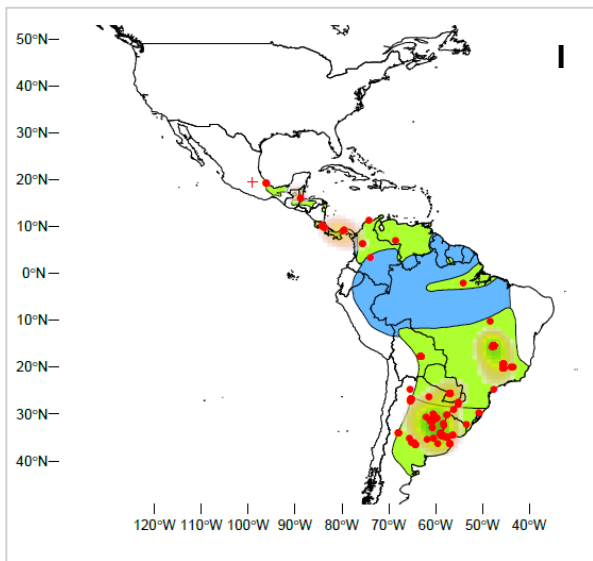


Anexo 5 – Distribuição das espécies de *Tyrannus* e seus registros reprodutivos obtidos por meio de literatura e coleções de museus. Região em azul representa sua área de invernada e a região em verde sua área reprodutiva. Pontos vermelhos representam dados válidos e cruzes vermelhas representam dados não considerados. O polígono policromático sobreposto indica a validação de dados fora da distribuição estabelecida por uma análise de densidade Kernel de registros de ocorrência a 60%. A) *T. albogularis*; B) *T. caudifasciatus*; C) *T. couchii*; D) *T. crassirostris*; E) *T. cubensis*; F) *T. forficatus*; G) *T. melancholicus*; H) *T. niveigularis*; I) *T. savana*; J) *T. tyrannus*; K) *T. vociferans*; L) *T. dominicensis*; e M) *T. verticalis*.

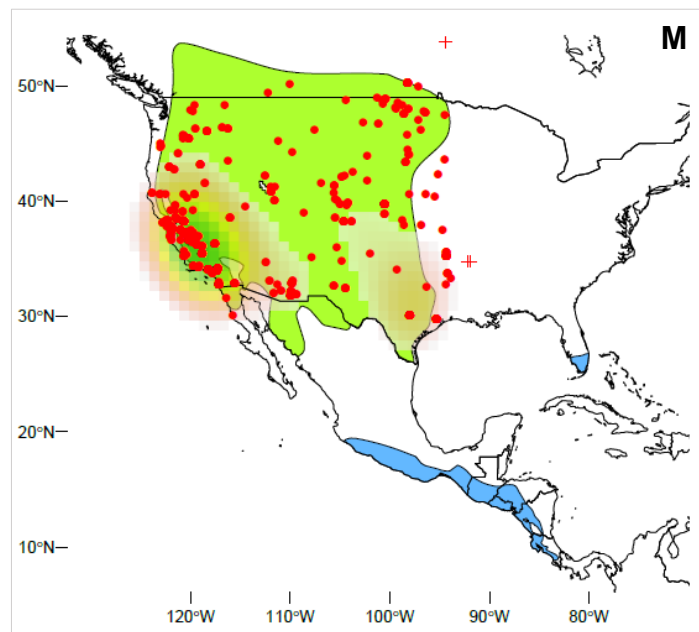
Continuação...



Continuação...



Continuação...

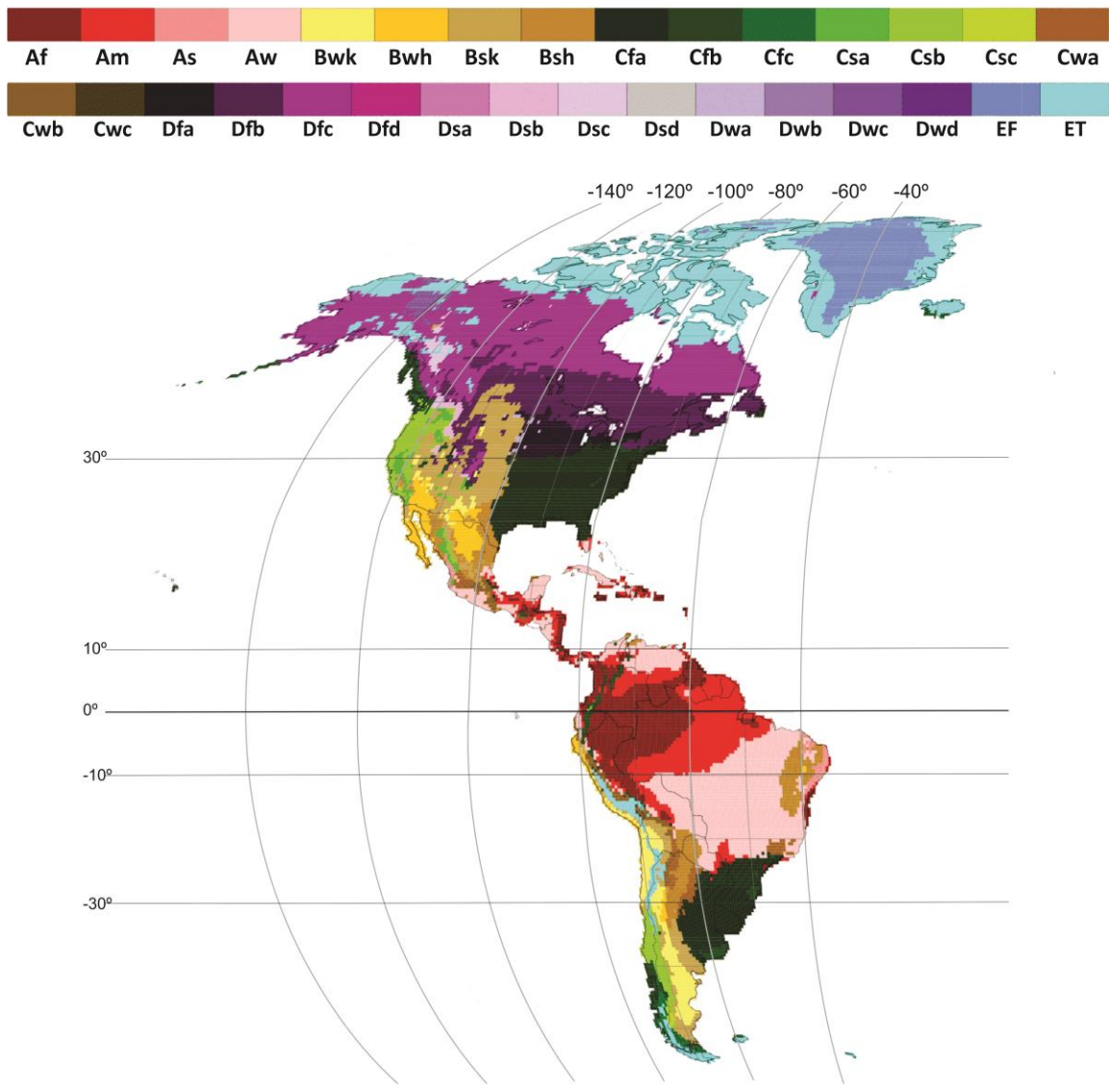


Anexo 6 – Regiões de origem e climas específicos, segundo Köppen-Geiger (Kottek et al. 2006), para os registros reprodutivos das espécies de *Tyrannus* utilizados neste trabalho.

Clima	Características	ID região	Região
Aw	Savanas tropicais com invernos secos, precipitação menor que 60mm, e temperaturas mínimas iguais ou superiores a 18°C.	1459	Costa do pacífico entre norte da Costa Rica e Sul do México.
		1897	Região central do Brasil, entre o Norte de Mato Grosso do Sul e São Paulo ao norte do Piauí. Estende-se no oeste entre o Norte do Paraguai e sul do Acre.
Bsk	Estepes semiáridos, de médias latitudes e grandes altitudes, com temperaturas anuais médias menores que 18°C.	950	Região central da Califórnia, EUA.
		1126	Noroeste do México ao sudeste da Califórnia, EUA.
		1215	Região central do México, estendendo-se pela região centro-oeste dos EUA até o sudeste de Alberta no Canadá.
Cfa	Regiões subtropicais húmidas, com influência dos oceanos, sem temporada seca e verões quentes com médias próximas ou superiores à 22°C. A temperatura mínima anual dessas regiões variam entre -3 e 18°C.	1230	Todo sudeste dos EUA, exceto sul do estado da Flórida.
		2026	Sul do Brasil ao nordeste da Argentina e Uruguai
		689	Nordeste-sul dos Estados Unidos
Cfb	Regiões subtropicais húmidas, com influência dos oceanos e verões temperados com médias de temperaturas de verão menores que 22°C. A temperatura mínima anual dessas regiões variam entre -3 e 18°C.	688	Nordeste-sul dos Estados Unidos
Csa	Regiões subtropicais úmidas e quentes, com verões secos e quentes, de temperaturas médias iguais ou superiores à 22°C. Temperaturas de inverno entre -3 e 18°C e precipitação mínima de 40 mm.	864	Região central do norte da Califórnia, EUA
		1051	Região central do sul da Califórnia, EUA
Csb	Regiões subtropicais úmidas e quentes com verões secos e temperados, de temperaturas médias menores que 22°C. Temperaturas de inverno entre -3 e 18°C.	1010	Região costeira do centro ao norte da Califórnia, EUA
Cwa	Subtropical úmido com invernos secos e verões quentes. Temperaturas médias de verão iguais ou maiores que 22°C e de inverno entre -2 e 18°C. Precipitação média do mês mais seco geralmente menor que 40mm.	1860	Sudoeste do estado de Minas Gerais, Brasil.

Continuação...

Clima	Características	ID região	Região
Dfa	Regiões continentais temperadas com verões quentes. Temperaturas médias de verão iguais ou maiores que 22°C e de inverno entre -38 e -3°C. Precipitação média do mês mais seco geralmente maior que 40mm.	634	Nordeste do estado de Massachusetts, EUA.
		661	Norte do Estado de Connecticut, EUA.
		788	Centro norte dos EUA, entre leste do estado de Nebraska ao oeste do estado de Ohio.
Dfb	Regiões continentais temperadas com verões temperados. Temperaturas médias de verão menores que 22°C e de inverno entre -38 e -3°C. Precipitação média do mês mais seco geralmente maior que 40mm.	719	Sul do Canadá, do leste do estado de Alberta até a costa leste, e centro norte dos EUA, entre os estados de Dakota do Norte e Maine.
		787	Entre o sudeste do estado de Idaho e o norte do estado de Utah, nos EUA.



Anexo 7 – Mapa Köppen-Geiger de classificação climática do Novo Mundo. Adaptado de Rubel & Kottek (2010).