



Universidade de Brasília - UnB

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Luciana Vieira de Paiva

**FATORES QUE DETERMINAM O PERÍODO REPRODUTIVO DE
Elaenia chiriquensis (AVES: TYRANNIDAE) NO CERRADO DO
BRASIL CENTRAL**



**Brasília
2008**

Luciana Vieira de Paiva

**Fatores que determinam o período reprodutivo de *Elaenia chiriquensis* (Aves:
Tyrannidae) no Cerrado do Brasil Central**

Tese de doutorado apresentada como requisito parcial para obtenção do grau de Doutor em Ecologia pela Universidade de Brasília.

Orientador: Miguel Ângelo Marini, Ph.D.

Instituto de Ciências Biológicas - UnB

Brasília – Distrito Federal

2008

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

Tese de Doutorado

Luciana Vieira de Paiva

Título

Fatores que determinam o período reprodutivo de *Elaenia chiriquensis* (Aves: Tyrannidae) no Cerrado do Brasil Central

Orientação

Prof. Dr. Miguel Ângelo Marini

Comissão Examinadora

Dra. Regina Helena Ferraz Macedo

Presidente – UnB

Dr. Rômulo Ribon

Membro Titular – UFV

Dr. Ricardo Bonfim Machado

Membro Titular – CI, Brasil

Dr. Renato Torres Pinheiro

Membro Titular – UFT

Dr. John Du Vall Hay

Membro Titular – UnB

Dra. Helena Castanheira de Morais

Membro Suplente - UnB

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus por iluminar meu caminho e possibilitar que eu vencesse meus obstáculos com calma, paciência e muito equilíbrio emocional. Por fazer presente, em minha vida, pessoas tão especiais que me ajudaram a cumprir esse objetivo.

Agradeço aos meus pais, Moacir e Cleusa, por acreditarem no meu sonho e por me ajudarem a torná-lo realidade... Pelo apoio, amor e pela base estrutural de toda a vida e, acima de tudo, por compreender a minha ausência. Também agradeço às minhas irmãs, Simone e Juliana, meu cunhado, Luiz Sérgio e ao Márcio que é meu irmão por consideração, pelo apoio e por darem total assistência aos meus pais, permitindo que eu me ausentasse de casa sem maiores preocupações... Vocês não são somente minha base familiar, são meu apoio, a quem recorro nos momentos de dificuldades e de alegrias... Esta conquista é de todos nós, vocês venceram mais essa etapa da minha vida comigo... Amo vocês!

Agradeço ao Leonardo França, meu companheiro nessa vida, quem esteve ao meu lado me dando força e estímulo para o meu equilíbrio emocional e quem muito me ajudou nesse crescimento intelectual. Quem suportou meus altos e baixos e muito contribuiu durante a análise dos dados e dissertação da tese. Obrigada por compartilhar comigo todas as dificuldades e expectativas de mais uma etapa de nossas vidas. Sem você provavelmente eu não teria conseguido seguir em frente...

Agradeço em especial, ao Professor Miguel Ângelo Marini, que não foi apenas um orientador que me guiou no caminho profissional e que me ensinou os preceitos da ornitologia, mas principalmente por ser um amigo e um “pai” nos momentos complicados pelos quais eu passei... Por acreditar em mim e compreender que na vida as coisas nem sempre acontecem como planejamos. Miguel, você não é só um

profissional exemplar, você é um ser humano ímpar que tive e tenho o prazer de conhecer e conviver... Obrigada por tudo!

Agradeço aos amigos do laboratório de ornitologia pelo companheirismo e pelos ninhos de *Elaenia chiriquensis* encontrados durante todos esses anos. Em especial, agradeço ao Léo, Alan, Sheila e Priscila, que foram mais que companheiros, se tornaram amigos para toda a vida.

Aos professores e pesquisadores Dr. John Du Vall Hay (UnB), Dra. Helena Castanheira de Moraes (UnB), Dr. Renato Torres Pinheiro (UFT), Dr. Ricardo Bonfim Machado (CI Brasil) e Dr. Rômulo Ribon (UFV) agradeço por aceitarem fazer parte da banca e por tamanha contribuição na melhora da mesma. E agradeço, principalmente, à Dra. Regina Helena Ferraz Macedo (UnB) não só por aceitar fazer parte da banca, mas também por aceitar a responsabilidade de presidi-la, além do carinho e da confiança que teve para comigo.

Agradeço à administração da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE) por permitir o desenvolvimento deste estudo na Reserva. Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia da Universidade de Brasília (UnB) por possibilitar a obtenção deste título. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) por me proporcionar uma bolsa de pesquisa, que me possibilitou desenvolver meus estudos durante quatro anos de doutorado e, ainda, agradeço ao Dr. Fernando Antônio Macena da Silva, responsável pela área de Agroclimatologia do Centro de Pesquisa Agropecuária dos Cerrados (CPAC) da EMBRAPA Cerrados, pelos dados climatológicos a mim fornecidos.

Aos meus tios, Hélio e Cleonice, agradeço por me acolherem durante o primeiro ano de doutorado e por me dar a oportunidade de continuá-lo no período em que eu estava sem bolsa de pesquisa. À minha tia e madrinha Cleide pelo apoio emocional de sempre. E aos meus colegas de república (Rosilene, Fabíola, Ana

Karina, Cristina, Lílian, Sabrina, Plauto e Carmen) que foram minha família por consideração durante esses quatro anos... Obrigada por tornar mais prazerosa a minha estada em Brasília.

A todos vocês agradeço a oportunidade de desenvolver este estudo e obter esse título.

*“Conhecer é viver uma realidade que a
ignorância impede desfrutar”.*

(autor desconhecido)

*“Dedico este trabalho às pessoas que mais amo
nessa vida... Meus pais, minhas irmãs e ao
meu companheiro...”*

SUMÁRIO

RESUMO	XV
ABSTRACT	XVII
INTRODUÇÃO GERAL	01
OBJETO DE ESTUDO	05
ÁREA DE ESTUDO	06
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	10
CAPÍTULO 1. Influência do período migratório no período reprodutivo de <i>Elaenia chiriquensis</i> no Cerrado do Brasil Central.....	18
Introdução	19
Métodos	22
Resultados	26
Discussão	31
Referências Bibliográficas	34
CAPÍTULO 2. Fatores climáticos que determinam o período reprodutivo de <i>Elaenia chiriquensis</i> (Aves: Tyrannidae) no Cerrado do Brasil Central	41
Introdução	42
Métodos	45
Resultados	47
Discussão	56
Referências Bibliográficas	62

CAPÍTULO 3. Predação dependente da densidade de ninhos inviabiliza o controle do período reprodutivo por <i>Elaenia chiriquensis</i>	69
Introdução	70
Métodos	73
Resultados	76
Discussão	83
Referências Bibliográficas	88
CONCLUSÕES FINAIS	97

ÍNDICES DE FIGURAS

OBJETO E ÁREA DE ESTUDO

- Figura 1. Indivíduo adulto de *Elaenia chiriquensis* da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Brasília, DF. Foto pequena: Detalhe das penas brancas da cabeça. Fotos: Miguel Â. Marini 06
- Figura 2. Região do Cerrado e localização da área de estudo na Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE) no Distrito Federal (Fonte: IBGE)..... 08
- Figura 3. Mapa da área de estudo (grade) localizada na ESECAE–DF, de extensão 1km x 1km com os respectivos tipos fisionômicos 09

CAPÍTULO 1. Influência do período migratório no período reprodutivo de *Elaenia chiriquensis* no Cerrado do Brasil Central

- Figura 1. Taxas mensais de captura de *E. chiriquensis* (indivíduos/hora-rede) amostradas entre 2003 e 2007 na ESECAE, determinando dois períodos de abundância da espécie (baixa de janeiro a julho e alta de agosto a dezembro)..... 27
- Figura 2. Abundância de *E. chiriquensis* entre os meses de maior abundância da espécie no Cerrado do Brasil Central de 2005 e 2007 expressa por (○) taxa de captura obtida pelo método de anilhamento e (●) número médio de registros por ponto, obtido pelo censo..... 28
- Figura 3. Número médio de registros de *E. chiriquensis* amostrados semanalmente por ponto em 2005 (barra preta), 2006 (barra branca) e 2007 (barra cinza) no Cerrado do Brasil Central 29

CAPÍTULO 2. Fatores climáticos que determinam o período reprodutivo de *Elaenia chiriquensis* (Aves: Tyrannidae) no Cerrado do Brasil Central

<u>Figura 1.</u> Data média (\pm DP) do início do período reprodutivo de <i>Elaenia chiriquensis</i> na ESECAE entre 2003 e 2007.....	50
<u>Figura 2.</u> Data média (\pm DP) do fim do período reprodutivo de <i>Elaenia chiriquensis</i> na ESECAE entre 2003 e 2007.....	50
<u>Figura 3.</u> Percentual de ninhos de <i>E. chiriquensis</i> iniciados a cada semana dos períodos reprodutivos de 2003 a 2007 na ESECAE. Os meses estão representados pelas letras S: setembro, O: outubro, N: novembro e D: dezembro. N = número de ninhos com data de postura estimada em cada ano.....	51
<u>Figura 4.</u> O efeito da amplitude da temperatura (A) e da umidade relativa mínima do ar (B) na data média de postura dos primeiros 10% de ninhos de <i>Elaenia chiriquensis</i> amostrados a cada ano na ESECAE. Cada ponto representa a data média de cada ano (2003-2007).....	55
<u>Figura 5.</u> Precipitação acumulada (mm) (●) e percentual de ninhos ativos (○) de <i>E. chiriquensis</i> iniciados no intervalo de dez dias entre os anos de 2003 a 2007 na ESECAE.....	59

CAPÍTULO 3. Predação dependente da densidade de ninhos inviabiliza o controle do período reprodutivo por *Elaenia chiriquensis*

<u>Figura 1.</u> Proporção diária de predação em função da abundância diária de ninhos de <i>E. chiriquensis</i> representada nos três anos (2003 a 2005) em que a resposta funcional do predador foi significativa.....	81
<u>Figura 2.</u> Número absoluto de ninhos de <i>E. chiriquensis</i> (linha contínua) e estimativa de predação diária (linha tracejada) na ESECAE ao longo das	

estações reprodutivas de 2003 a 2006. Dados mostram a variação na estimativa de predação quando esta foi dependente da densidade de ninhos e *E. chiriquensis* (2003 a 2005) e quando foi independente (2006)..... 82

ÍNDICE DE TABELAS

CAPÍTULO 1. Influência do período migratório no período reprodutivo de *Elaenia chiriquensis* no Cerrado do Brasil Central

<u>Tabela 1.</u> Abundância de <i>E. chiriquensis</i> durante os meses em que é abundante na ESECAE (agosto e dezembro). Dados obtidos com base no método de captura com redes de neblina.....	27
<u>Tabela 2.</u> Dia médio de chegada e de saída e tempo de permanência de <i>E. chiriquensis</i> na área de Cerrado da ESECAE	30

CAPÍTULO 2. Fatores climáticos que determinam o período reprodutivo de *Elaenia chiriquensis* (Aves: Tyrannidae) no Cerrado do Brasil Central

<u>Tabela 1.</u> Data do início, fim e amplitude do período reprodutivo de <i>Elaenia chiriquensis</i> durante cinco estações reprodutivas amostradas na ESECAE. As datas descritas na tabela representam os dias da estação reprodutiva. A data mensal em que foi encontrado o primeiro ninho da espécie entre todos os anos (12/09) foi considerada como sendo o primeiro dia da estação reprodutiva e assim sucessivamente.....	49
<u>Tabela 2.</u> Regressões e suas significâncias entre as variáveis climáticas e os primeiros e últimos 10% de ninhos de <i>Elaenia chiriquensis</i> amostrados entre as estações reprodutivas de 2003 a 2007 na ESECAE.....	52
<u>Tabela 3.</u> Resultado da seleção dos quatro modelos candidatos utilizados para avaliar associação entre os dois fatores (amplitude de temperatura – Tamp e umidade relativa mínima do ar – URmin) que melhor explicaram a variação na data de início da reprodução de <i>E. chiriquensis</i> na ESECAE a cada ano (2003 a 2007). Êi é o valor dos resíduos estimados para cada modelo, K é o número de	

parâmetros no modelo, AIC_c é o critério de informação de Akaike e ΔAIC_c é a diferença entre o AIC_c do modelo melhor ajustado e o AIC_c do modelo em questão..... 54

CAPÍTULO 3. Predação dependente da densidade de ninhos inviabiliza o controle do período reprodutivo por *Elaenia chiriquensis*

Tabela 1. Sucesso reprodutivo de *E. chiriquensis* durante os quatro anos de estudo na ESECAE. O percentual de sucesso foi calculado pelo método de exposição logística (Shaffer 2004).....76

Tabela 2. Resultado da seleção de modelos apresentando os cinco modelos candidatos utilizados para estimar a sobrevivência diária dos ninhos de *E. chiriquensis* na ESECAE a cada ano (2003 a 2006). $\log_e(L)$ é o valor máximo da função log probabilidade, AIC_c é o critério de informação de Akaike, ΔAIC_c é a diferença entre o AIC_c do modelo melhor ajustado e o AIC_c do modelo em questão e $w-AIC_c$ reflete o apoio de um modelo em relação aos outros.....79

RESUMO

A escolha do momento mais adequado para se reproduzir é de fundamental importância para o sucesso e sobrevivência das aves, uma vez que a reprodução demanda grande investimento energético. Espécies residentes têm mais tempo para perceber variações ambientais ao longo do ano, e assim apresentar maior flexibilidade na escolha do momento mais adequado para se reproduzir. Por outro lado, espécies migratórias têm um curto intervalo de tempo para perceber as variações ambientais das áreas reprodutivas, visto que se encontram nestas áreas somente parte do ano. Estudar padrões que determinam o período reprodutivo em aves possibilita compreender como as espécies são capazes de enfrentar as variações anuais nas condições ambientais adequadas à reprodução. Portanto, o presente estudo teve como objetivo geral avaliar quais fatores determinam o período reprodutivo de *Elaenia chiriquensis*, uma espécie migratória no Cerrado do Brasil Central. Para isso foi avaliado como o período migratório interfere no período de ocorrência e de reprodução de *E. chiriquensis* na área reprodutiva, como os fatores climáticos podem ser usados para ajustar o período reprodutivo e se o período reprodutivo da espécie pode variar em função do risco de predação de ninhos. Espera-se que o período migratório de *E. chiriquensis* seja flexível, tornando o período de ocorrência da espécie na área reprodutiva mais variável entre anos, dependendo das condições ambientais locais. Sendo assim, espera-se ainda que o período reprodutivo de *E. chiriquensis* também seja estimulado por sinais de curto prazo, como precipitação ou alta predação de ninhos. O estudo foi realizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Distrito Federal, em uma área de 100 ha (1 km x 1 km). Os dados foram obtidos através de anilhamento (janeiro 2003 a dezembro de 2007), censo por ponto (entre agosto e dezembro de 2005 a

2007) e procura e monitoramento de ninhos (agosto a dezembro de 2003 a 2007). Dados climáticos foram obtidos em uma estação climatológica (EMBRAPA Cerrados) localizada a 11 km da área de estudo. Os resultados deste estudo demonstraram que a janela reprodutiva de *E. chiriquensis* foi fixa e delimitada pelo período migratório da espécie (que é fixo) e não por fatores ambientais diretamente relacionados ao hábitat reprodutivo. Apesar da inflexibilidade na janela reprodutiva, a data de início e, em menor proporção, a data de fim da reprodução (período de postura de ovos) de *E. chiriquensis* foram um pouco flexíveis entre os cinco anos de estudo. Portanto, *E. chiriquensis* teve a capacidade de ajustar parcialmente seu período reprodutivo em função das variações ambientais da área reprodutiva. O início do período reprodutivo de *E. chiriquensis* esteve fortemente correlacionado com a menor variação entre as temperaturas máximas e mínimas ao longo do dia e com o aumento da umidade relativa do ar. O fim da postura dos ovos foi mais fixo, e nenhum fator climático mostrou potencial de ajustá-lo. Possivelmente, o fim da reprodução está ligado a fatores endógenos ou, ainda, a sinais de longa duração. A predação de ninhos, por sua vez, apesar de ter sido a principal causa de insucesso dos ninhos de *E. chiriquensis*, não exerceu pressão seletiva que ajuste o período reprodutivo da espécie. Ao contrário, o predador é que apresentou uma resposta funcional à densidade de ninhos de *E. chiriquensis*. Além disso, como o predador apresentou uma variação na estratégia de predação entre anos, era inviável que *E. chiriquensis* tivesse uma resposta seletiva ao risco de predação.

Palavras-chave: clima, janela reprodutiva, período migratório, período reprodutivo flexível.

ABSTRACT

The choice of the appropriate time to reproduce is important for breeding and survival in birds, since reproduction demands a great amount of energetic investment. Resident species have a better capacity for perceiving environmental changes through the year and, thus, show greater flexibility in the choice of the appropriate time to breed. On the other hand, migratory species probably have a short time interval to perceive environmental changes in the breeding areas, since they stay in these areas only part of the year. The study of mechanisms that determine the breeding period of birds allows a better understanding of how species are able to cope with annual variations in environmental conditions for proper breeding. The present study had as its main objective the evaluation of which factors determine the breeding period of *Elaenia chiriquensis*, a migratory passerine of the Cerrado (savanna) of Central Brazil. I evaluated: a) how migration dates interfere in the period of *E. chiriquensis* occurrence and breeding in the breeding area, b) how climatic factors may be used to adjust the breeding period, and c) if the breeding period may be adjusted relative to increased risk of nest predation. I conducted the study at “Estação Ecológica de Águas Emendadas” (ESECAE), Distrito Federal, Brazil, in a 100 ha (1 km x 1 km) plot. I collected data by banding birds (January 2003 - December 2007), through point counts (from August to December 2005 to 2007) and through nest searches and monitoring (from August to December 2003 to 2007). Climatic data were obtained from a climatologic station (EMBRAPA Cerrados) located 11 km in a straight line from the grid. The reproductive window of *E. chiriquensis* was fixed and was constrained by its migratory period (which is fixed) and not by environmental factors directly related to the breeding habitat. Despite the small

flexibility in the reproductive window, the breeding starting date, and to a lesser extent, finishing date varied somewhat in the five years of study. Thus, *E. chiriquensis* had the ability to partially adjust its breeding period in response to environmental changes in the breeding site. The beginning of the breeding period of *E. chiriquensis* was strongly correlated with a lower daily temperature range and with an increase in relative air humidity. The end of egg-laying was more fixed than the initiation of egg-laying, and no climatic factor analyzed explained this. Possibly, the end of breeding is related to endogenous factors, or to long-term signals. Despite being the most important cause of nest failure in *E. chiriquensis* nest predation apparently does not exert selective pressure in the adjustment of the species breeding period. On the contrary, predators showed a functional response to *E. chiriquensis* nest density. Also, since predators changed their predation strategies among years, it is unlikely that *E. chiriquensis* has a selective response to risk of nest predation.

Key words: climate, breeding window, migratory period, flexible breeding period.

INTRODUÇÃO GERAL

Dentro do ciclo de vida das aves, a reprodução requer grande investimento energético por parte dos indivíduos (Hall et al. 1992, Allander 1997, Doughty & Shine 1997), sendo assim, o período reprodutivo pode interferir diretamente no seu sucesso e sobrevivência (Norris et al. 1994, Nilsson & Svensson 1996, Stutchbury & Morton 2001, Rodríguez & Bustamante 2003). Para maximizar a aptidão individual, indivíduos devem decidir o melhor momento para iniciar e finalizar sua reprodução (Smith & Marquiss 1995, Verhulst et al. 1997, Christman 2002, Hau et al. 2008). As decisões sobre as atividades reprodutivas em aves podem ser influenciadas por fatores endógenos, controlados por ritmos anuais internos (Berthold 1993, Gwinner 1996, Dawson et al. 2001, Gwinner 2003, Styrsky et al. 2004), ou por fatores ambientais, que podem ser percebidos pelos indivíduos na forma de sinais de longo prazo (*long-term cues*) e/ou de curto prazo (*short-term cues*) (Hau et al. 1998, Visser et al. 1998, Wikelski et al. 2000, Hau 2001, Coppack et al. 2003, Leitner et al. 2003, Laaksonen et al. 2006, Moore et al. 2006, Preston & Rotenberry 2006, Hau et al. 2008).

Os sinais de longo prazo são variações ambientais que não afetam a sobrevivência e sucesso reprodutivo das aves (e.g. fotoperíodo), mas servem como indicadores da aproximação de condições ambientais favoráveis à reprodução (Engels 1961, Gwinner 1996, Coppack et al. 2003, Gwinner 2003). Em geral, estes sinais estimulam o preparo para iniciar a postura de ovos (e.g. crescimento de gônadas). Por outro lado, os sinais de curto prazo são alterações em condições ambientais, como precipitação, temperatura, risco de predação ou disponibilidade de alimento (Perrins 1970, Morton 1971, Dyrce 1983, Young 1994, Lloyd 1999, Wikelski et al. 2000, Hussell 2003, Both & Visser 2005) que estimulam respostas imediatas dos indivíduos e servem para a realização de um ajuste fino na data de início e de fim da reprodução (Navarro

& Bucher 1992, Wikelski et al. 2000, Stutchbury & Morton 2001, Moore et al. 2006). Esse ajuste fino possibilita às espécies apresentarem maior flexibilidade na escolha do momento certo para se reproduzir (Navarro & Bucher 1992, Wikelski et al. 2000, Stutchbury & Morton 2001, Moore et al. 2006).

Algumas hipóteses vêm sendo usadas para explicar a relação entre a variação no período reprodutivo das aves e o uso de sinais ambientais de curto prazo. Segundo estas hipóteses, as aves podem escolher o melhor momento para se reproduzir em função de variáveis climáticas (Skutch 1950, Tye 1991, Hussell 2003, Leitner et al. 2003, Both & Visser 2005), do risco de predação de ninhos (Morton 1971, Dyrce 1983) e da disponibilidade de alimento (Lack 1954, Perrins 1970, Ewald & Rohwer 1982, Martin 1987). A hipótese do clima prediz que as aves devem evitar reproduzir durante períodos mais severos de clima (frios intensos, fortes chuvas, seca extrema, entre outros). Isto porque estes períodos podem aumentar os custos fisiológicos da reprodução, através da redução do tempo de forrageamento (Foster 1974) e do aumento da necessidade de incubação (Tye 1991), podendo também reduzir o sucesso reprodutivo das aves (Norris et al. 1994, Nilsson & Svensson 1996, Stutchbury & Morton 2001). Nos trópicos, o principal sinal climático percebido pelas aves é a precipitação (Wunderle 1982, Boag & Grant 1984, Wikelski et al. 2000). No entanto, poucos estudos avaliaram os sinais climáticos percebidos pelas aves nestas regiões (e.g. Young 1994, Hau 2001, Hau et al. 2004, Hau et al. 2008). A hipótese da predação, por sua vez, prediz que a estação reprodutiva de uma espécie de ave deve evitar períodos de picos de predação de ninhos. Como a predação é o principal causador de insucesso reprodutivo das aves tropicais (Martin 1993, Robinson et al. 2000, Lopes & Marini 2005, Duca 2007, França 2008, Santos 2008) e como nos trópicos, a predação de ninhos é mais alta entre o fim da estação seca e início da chuvosa (Sieving 1992, Stutchbury & Morton

2001), espera-se que aves tropicais reproduzam antes ou após esse período (Morton 1971, Dyrzcz 1983, Young 1994, Stutchbury & Morton 2001). No entanto, não existem estudos confirmando que o início da reprodução (cedo ou tarde) seja um fator de fuga à predação. Por fim, a hipótese do alimento sugere que o período de maior demanda energética deve coincidir com o período de maior disponibilidade de alimento. A maior demanda energética pode ocorrer durante a produção de ovos (Ewald & Rohwer 1982), cuidado parental (Lack 1954) ou dispersão dos filhotes (Morton 1971). Todas estas hipóteses foram testadas principalmente para aves de regiões temperadas (e.g. Morton 1971, Dyrzcz 1983, Young 1994, Hussell 2003, Fontaine & Martin 2006, Preston & Rotenberry 2006, Hau et al. 2008), e o que se observou foi que cada hipótese se aplica a diferentes espécies e/ ou a diferentes ambientes. Por exemplo, *Tachycineta bicolor* na América do Norte (Hussell 2003) e *Sturnus vulgaris* do norte da Escandinávia (Lundberg 1987), respondem à variação da temperatura, enquanto *Ficedula hypoleuca* na Europa Ocidental responde ao aumento na disponibilidade de alimento (Both & Visser 2005).

Os sinais utilizados pelas aves durante a escolha do momento mais adequado para se reproduzir têm sido foco de muitos estudos, principalmente em regiões temperadas, nas quais ocorrem fortes variações sazonais (Hau 2001, Stutchbury & Morton 2001, Hau et al. 2008). Espécies que reproduzem nestas regiões aparentemente são estimuladas pela variação no fotoperíodo (Engels 1961, Navarro & Bucher 1992, Gwinner 1996, Coppack et al. 2003, Gwinner 2003), fator climático utilizado pelas aves como sinal de que melhores condições do ambiente estão por vir, tais como: temperaturas mais amenas e maior disponibilidade de alimento para reprodução (Coppack et al. 2003, Gwinner 2003). Em contraste a isso, os sinais utilizados por espécies tropicais são pouco estudados e os poucos estudos que avaliaram os sinais percebidos e respondidos por aves desta região ocorreram

basicamente em florestas úmidas, onde as flutuações sazonais entre anos e ao longo do ano são pequenas (e.g. Wingfield et al. 1992, Young 1994, Hau 2001, Hau et al. 2008). As condições ambientais dessas florestas não condizem com as encontradas em biomas como o Cerrado que ocorrem em maiores latitudes tropicais e/ou maiores altitudes. Possivelmente, diferentes sinais de longo ou de curto prazo devem ser usados por aves que habitam estas regiões.

Assim como há diferenças entre sinais utilizados como estímulos por aves dos trópicos e das regiões temperadas, também deve haver diferença nos tipos de estímulos percebidos por espécies residentes e migratórias. Provavelmente, espécies residentes têm maior capacidade de perceber variações ambientais ao longo do ano, e assim apresentar maior flexibilidade na escolha do momento mais adequado para se reproduzir (Crick & Sparks 1999). Por outro lado, espécies migratórias devem ter um curto intervalo de tempo para perceber as variações ambientais das áreas reprodutivas, visto que se encontram nessas áreas somente parte do ano (Gwinner 1986, Berthold 1993, Both & Visser 2001). Sendo assim, os migrantes devem ter o período reprodutivo limitado pelo período migratório (Both & Visser 2001, Visser et al. 2004) e menos flexível entre anos. A maioria dos estudos afirma que a migração é um processo controlado por ritmos endógenos e, portanto, é temporalmente inflexível (Moreau 1972, Gwinner 1986, Berthold 1993). Essa inflexibilidade no período de ocorrência de aves migratórias nas áreas reprodutivas dificulta o uso de sinais ambientais de longo prazo destas áreas, mas não impede que os indivíduos respondam a sinais ambientais locais de curto prazo (Gwinner 1986, Berthold 1993, Styrsky et al. 2004).

Elaenia chiriquensis (Lawrence, 1865) é um passeriforme migratório (Fry 1970, Negret et al. 1984, Marini & Cavalcanti 1990) pertencente à família Tyrannidae, que utiliza o Cerrado do Brasil Central como área reprodutiva (Marini &

Cavalcanti 1990, Medeiros & Marini 2007) e a região amazônica como área de invernada (Marini & Cavalcanti 1990). É considerada a espécie mais abundante em número de indivíduos e número de ninhos entre os meses de agosto e dezembro em áreas do Brasil Central, período e local em que a espécie se reproduz (Medeiros & Marini 2007). Sendo assim, *E. chiriquensis* é um bom modelo para testar hipóteses relacionadas aos fatores ambientais e ao período reprodutivo. Portanto, o presente estudo teve como objetivo geral avaliar quais fatores determinam o período reprodutivo de *E. chiriquensis*. Em virtude disto, foi avaliado como o período migratório interfere no período de ocorrência e de reprodução de *E. chiriquensis* (Capítulo 1), como os fatores climáticos podem ser usados para ajustar o período reprodutivo (Capítulo 2) e se o período reprodutivo pode variar em função do risco de predação de ninhos (Capítulo 3). Espera-se que o período migratório de *E. chiriquensis* seja inflexível e varie em função dos sinais ambientais de curto prazo, tornando o período de ocorrência da espécie na área reprodutiva mais flexível e variável entre anos, dependendo das condições ambientais locais. Sendo assim, espera-se ainda que o período reprodutivo de *E. chiriquensis* também seja estimulado por sinais de curto prazo, como precipitação ou alta predação de ninhos.

INFORMAÇÕES COMPLEMENTARES SOBRE O OBJETO DE ESTUDO

Elaenia chiriquensis, popularmente conhecida por chibum, possui pequeno porte (massa corporal = 15,5 g), padrão discreto de coloração e ausência de dimorfismo sexual (Ridgely & Tudor 1994). Os indivíduos adultos (Figura 1) apresentam crista pequena com variável quantidade de branco não aparente, garganta parda tingindo-se em cor verde-olivácea no peito e amarelo embranquecido no ventre, com bordas das asas amarelo claro e regiões dorsais cor verde-olivácea.

Possui duas barras opacas na porção terminal das asas e tarso-metatarso escuro (Ridgely & Tudor 1994).

Além de ser uma espécie migratória na região do Brasil Central (Negret et al. 1984, Marini & Cavalcanti 1990, Sick 1997) possui distribuição em quase todo o Brasil (do norte até São Paulo, Mato Grosso - exceto partes florestadas, e Paraná), além de ocorrer no Paraguai, Argentina, Colômbia, Venezuela, Guianas, Bolívia, Peru, Equador, e as Ilhas de Trinidad e Tobago (Pinto 1944, Schauense 1982, Sick 1997).



Figura 1. Indivíduo adulto de *Elaenia chiriquensis* da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Brasília, DF. Foto pequena: Detalhe das penas brancas da cabeça. Fotos de Miguel Â. Marini

ÁREA DE ESTUDO

O Cerrado é considerado o segundo maior bioma do Brasil (Ribeiro e Walter 1998) cobrindo uma extensão aproximada de 1,8 milhões km² (Ab'Saber 1977, Ab'Saber 1983, Silva 1998) e é considerada a maior e mais ameaçada savana tropical do mundo (Silva & Bates 2002, Machado et al. 2004, Klink & Machado 2005). O Cerrado apresenta variação climática marcadamente sazonal, constituída

por duas estações bem definidas: a estação seca e fria (maio a setembro) e a quente e chuvosa (outubro a abril) (Eiten 1993). O clima é classificado como tropical chuvoso (Aw de Köppen) (Eiten 1984). A precipitação média na região do Distrito Federal varia entre 1500 e 1750 mm e a temperatura de 20 a 26°C (Nimer 1979). As altitudes variam entre 850 e 1340 m (Eiten 1993).

O estudo foi realizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE) que é uma das mais importantes Unidades de Conservação do Cerrado no Brasil Central, tanto sob o ponto de vista da preservação de seus habitats e paisagens, como por apresentar alta biodiversidade (Silva & Felfili 1996, Marinho-Filho et al. 1998). A ESECAE localiza-se ao norte de Brasília (15°42' a 15°38'S e 47°33' a 47°37'W) (Figura 2) e contempla um fragmento de 10.500 ha de Cerrado composto por várias fitofisionomias (Silva & Felfili 1996), particularmente cerrado típico, cerrado ralo, campos sujo e limpo, matas de galeria alagáveis e veredas. Maiores detalhes sobre a vegetação podem ser encontrados em Silva & Felfili (1996) e sobre a fauna em Marinho-Filho et al. (1998).

Na porção noroeste da ESECAE, foi delimitada uma área de 100 ha (1 km x 1 km), (denominada grade). A grade está disposta em um mosaico vegetacional contendo porções de cerrado típico, cerrado ralo, campo sujo, campo limpo e parque cerrado (Figura 3). Na grade foram marcados 400 quadrados de 50 x 50 m formando um conjunto de trilhas (linhas e colunas) que se interceptam (Figura 3).

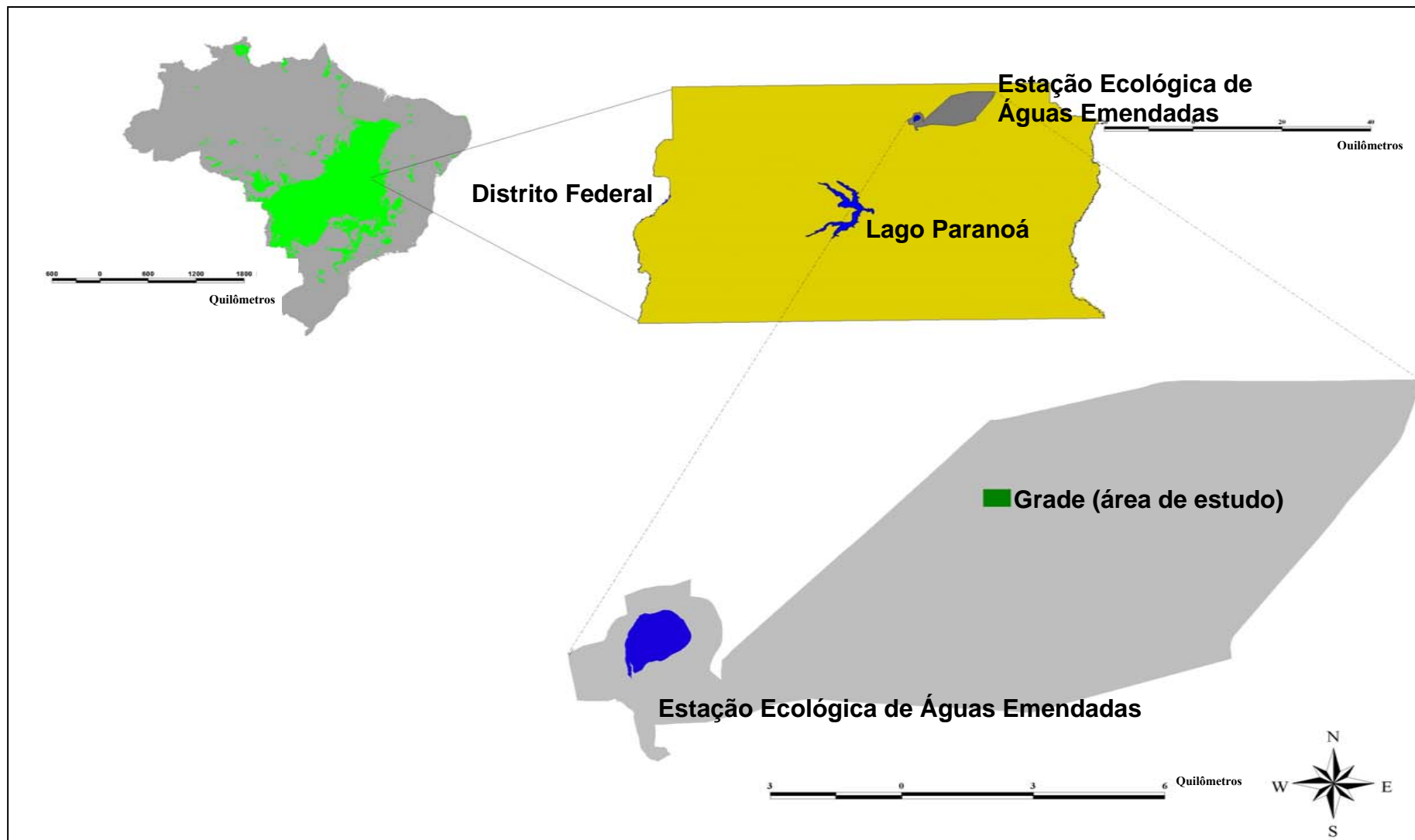


Figura 2. Região do Cerrado e localização da área de estudo na Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE) no Distrito Federal (Fonte: IBGE).

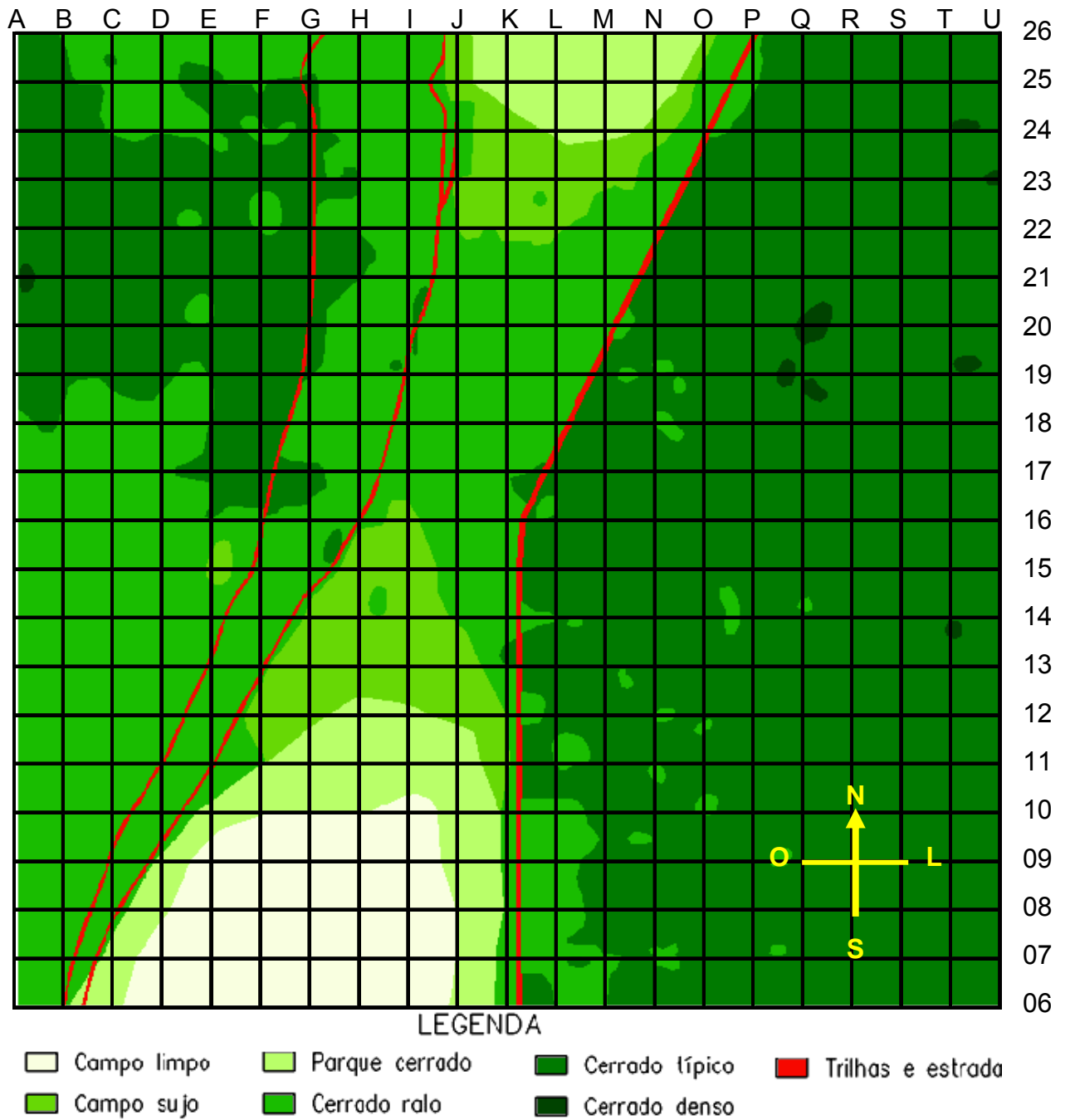


Figura 3. Mapa da área de estudo (grade) localizada na ESECAE-DF, com 1km x 1km de extensão com os respectivos tipos fisionômicos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab'Saber A. N. 1977. Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. Primeira aproximação. *Geomorfologia* 52: 1-21.
- Ab'Saber A. N. 1983. O domínio dos cerrados: Introdução ao conhecimento. *Revista do Servidor Público* 11: 41-55.
- Aguilar T. M., Maldonado-Coelho M. & Marini M. Â. 2000. Nesting biology of the gray-hooded flycatcher (*Mionectes rufiventris*). *Ornitologia Neotropical* 11: 223-230.
- Allander K. 1997. Reproductive investment and parasit susceptibility in the Great Tit. *Functional Ecology* 11: 358-364.
- Berthold P. 1993. *Bird migration: a general survey*. Oxford University Press. New York.
- Boag P. & Grant P. R. 1984. Darwin's Finches (*Geospiza*) on Isla Daphne Major, Galapagos: breeding and feeding ecology in a climatically variable environment. *Ecological Monographs* 54: 463-489.
- Both C. & Visser M. E. 2001. Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature* 411: 296-298.
- Both C. & Visser M. E. 2005. The effect of climate change on the correlation between avian life-history traits. *Global Change Biology* 11: 1606-1613.
- Christman B. J. 2002. Extreme between-year variation in productivity of a Bridled Titmouse (*Baeolophus wollweberi*) population. *Auk* 119: 1149-1154.
- Coppack T., Pulido F., Czisch M., Auer D. P. & Berthold P. 2003. Photoperiodic response may facilitate adaptation to climatic change in long-distance migratory birds. *Proceedings the Royal Society of London, Series B* 270: 43-46.
- Crick H. O. P. & Sparks T. H. 1999. Climate change related to egg-laying trends. *Nature* 399: 423-424.

- Dawson A., King V. M., Bentley G. E. & Ball G. F. 2001. Photoperiodic control of seasonality in bird. *Journal of Biological Rhythms* 16: 365-380.
- Doughty P. & Shine R. 1997. Detecting life history trade-offs: measuring energy stores in “capital” breeders reveals costs of reproduction. *Oecologia* 110: 508-513.
- Duca C. G. 2007. Biologia e conservação de *Neothraupis fasciata* (Aves: Thraupidae) no Cerrado do Brasil Central. *Tese de doutorado*, Universidade de Brasília, Brasília.
- Dyrce A. 1983. Breeding ecology of the Clay-coloured Robin *Turdus grayi* in lowland Panama. *Ibis* 125: 287-304.
- Eiten G. 1984. Vegetation of Brasília. *Phytocoenologia* 12: 271-292.
- Eiten G. 1993. Vegetação do Cerrado. In: Pinto M. N. (Ed.). Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas. Editora Universidade de Brasília, Brasília. Pp. 17-73.
- Engels W. L. 1961. Photoperiodism and the annual testicular cycle of the Bobolink (*Dolichonyx oryzivorus*), a trans-equatorial migrant, as compared with two temperate-zone migrants. *Biological Bulletin* 120: 140-147.
- Ewald P. W. & Rohwer S. 1982. Effects of supplemental feeding on timing of breeding, clutch-size and polygyny in Red-winged Blackbirds *Agelaius phoeniceus*. *Journal of Animal Ecology* 51: 429-450.
- Fontaine J. J. & Martin T. E. 2006. Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecology Letters* 9: 428-434.
- Foster M. 1974. Rain, feeding behavior and clutch size in tropical birds. *Auk* 91: 722-726.
- França L. F. 2008. Demografia e conservação de *Suiriri islerorum*, um passeriforme endêmico do Cerrado. *Tese de doutorado*, Universidade de Brasília, Brasília.
- Fry C. H. 1970. Ecological distribution of birds in northeastern Mato Grosso state, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 42: 275-318.

- Gwinner E. 1986. Circannual rhythms in the control of avian migrations. *Advances in the Study of Behavior* 16: 191-228.
- Gwinner E. 1996. Circadian and circannual programmes in avian migration. *Journal of Experimental Biology* 199: 39-48.
- Gwinner E. 2003. Circannual rhythms in birds. *Current Opinion in Neurobiology* 13: 770-778.
- Hall C. A. S., Stanford J. A. & Hauer R. 1992. The distribution and abundance of organisms as a consequence of energy balances along multiple environmental gradients. *Oikos* 65: 377-390.
- Hau M. 2001. Timing of breeding in variable environments: tropical birds as model systems. *Hormones and Behavior* 40: 281-290.
- Hau M., Perfito N. & Moore I. T. 2008. Timing of breeding in tropical birds: mechanisms and evolutionary implications. *Ornitologia Neotropical* 19: 39-59.
- Hau M., Wikelski M., Gwinner H. & Gwinner E. 2004. Timing of reproduction in a Darwin's Finch: temporal opportunism under spatial constraints. *Oikos* 106: 489-500.
- Hau M., Wikelski M. & Wingfield J. C. 1998. A neotropical forest bird can measure the slight changes in tropical photoperiod. *Proceedings of the Royal Society of London. Biological sciences B* 265: 89-95.
- Hussell D. J. T. 2003. Climate change, spring temperatures, and timing of breeding of Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*) in southern Ontario. *Auk* 120: 607-618.
- Klink C. A. & Machado R. B. 2005. Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology* 19: 707-713.
- Laaksonen T., Ahola M., Eeva T., Väisänen R. A. & Lehikoinen E. 2006. Climate change, migratory connectivity and changes in laying date and clutch size of the Pied Flycatcher. *Oikos* 114: 277-290.

- Lack D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Clarendon Press. Oxford.
- Leitner S., Hof T. J. V. & Gahr M. 2003. Flexible reproduction in Wild Canaries is independent of photoperiod. *General and Comparative Endocrinology* 130: 102-108.
- Lloyd P. 1999. Rainfall as a breeding stimulus and clutch size determinant in South African arid-zone. *Ibis* 141: 637-643.
- Lopes L. E. & Marini M. Â. 2005. Biologia reprodutiva de *Suiriri affinis* e *S. islerorum* (Aves: Tyrannidae) no Cerrado do Brasil Central. *Papéis Avulsos de Zoologia* 45: 127-141.
- Lundberg P. 1987. Breeding seasons of north Scandinavian Starlings (*Sturnus vulgaris*): constrained by food or time? *Journal of Animal Ecology* 56: 847-855.
- Machado R. B., Ramos Neto M. B., Pereira P., Caldas E., Gonçalves D., Santos N., Tabor K. & Steininger M. 2004. Estimativas de perda da área do Cerrado brasileiro. *Relatório técnico não publicado*. Conservation International do Brasil, Brasília.
- Marinho-Filho J., Rodrigues F. & Guimarães M. 1998. *Vertebrados da Estação Ecológica de Águas Emendadas. História natural e ecologia em um fragmento de cerrado do Brasil Central*. SEMATEC, IEMA, IBAMA, Brasília.
- Marini M. Â. & Cavalcanti R. B. 1990. Migrações de *Elaenia albiceps chilensis* e *Elaenia chiriquensis arbivertex* (Aves: Tyrannidae). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoologia* 6: 59-66.
- Martin T. E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 453-487.
- Martin T. E. 1993. Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas. *American Naturalist* 141: 897-913.

- Medeiros R. C. S. & Marini M. Â. 2007. Biologia reprodutiva de *Elaenia chiriquensis* (Lawrence) (Aves, Tyrannidae) em Cerrado do Brasil Central. *Revista Brasileira de Zoologia* 24: 12-20.
- Moore I. T., Bentley G. E., Wotus C. & Wingfield J. C. 2006. Photoperiod-independent changes in immunoreactive brain gonadotropin-releasing hormone (GnRH) in a free-living, tropical bird. *Brain, Behavior and Evolution* 68: 37-44.
- Moreau R. E. 1972. *The Palearctic-African bird migration systems*. Academic Press. New York.
- Morton E. S. 1971. Food and migration habits of the Eastern Kingbird in Panama. *Auk* 88: 925-926.
- Navarro J. L. & Bucher E. H. 1992. Annual variation in the timing of breeding of the Monk Parakeet in relation to climatic factors. *Wilson Bulletin* 104: 545-548
- Negret A., Taylor J., Soares R. C., Cavalcanti R. B. & Johnson C. 1984. *Aves da região geopolítica do Distrito Federal*. Lista (check-list) 429 espécies. SEMA. Brasília.
- Nilsson J-A. & Svensson E. 1996. The cost of reproduction: a new link between current reproductive effort and future reproductive success. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 263: 711-714.
- Nimer E. 1979. *Climatologia do Brasil: recursos naturais e meio ambiente*. IBGE. Brasília.
- Norris K., Anwar M. & Read A. F. 1994. Reproductive effort influences the prevalence of haematozoan parasites in Great Tits. *Journal of Animal Ecology* 63: 601-610.
- Perrins C. M. 1970. The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* 112: 242-255.
- Pinto O. 1944. Catálogo das aves do Brasil e lista dos exemplares existentes na coleção do Departamento de Zoologia. *Publicações Avulsas do Departamento de Zoologia*. Departamento de Zoologia da Secretaria da Agricultura de São Paulo, São Paulo. 700p.

- Preston K. L. & Rotenberry J. T. 2006. The role of food, nest predation, and climate in timing of Wrentit reproductive activities. *Condor* 108: 832-841.
- Ribeiro J. F. & Walter B. M. T. 1998: Fitofisionomias do bioma Cerrado. *In*: Sano S.M. & Almeida S.P. (eds.). Cerrado: ambiente e flora. Embrapa. Planaltina. Pp. 89-166.
- Ridgely R. S. & Tudor G. 1994. *The birds of South America: the Suboscines Passerines*. University of Texas Press, Austin.
- Robinson W. D., Robinson T. R., Robinson S. K. & Brawn J. D. 2000. Nesting success of understory forest birds in central Panama. *Journal of Avian Biology* 31: 151-164.
- Rodríguez C. & Bustamante J. 2003. The effect of weather on Lesser Kestrel breeding success: can climate change explain historical population declines? *Journal of Animal Ecology* 72: 793-810.
- Santos L. R. 2008. Biologia reprodutiva e comportamento cooperativo em ninhos de *Cypsnagra hirundinacea*. *Dissertação de Mestrado*. Universidade de Brasília, Brasília.
- Schauense R. M. D. 1982. *A guide to the birds of South America*. Intercollegiate Press Inc, Philadelphia.
- Sick H. 1997. *Ornitologia brasileira*. Edição Nova Fronteira. Rio de Janeiro. 912p.
- Sieving K. E. 1992. Nest predation and differential insular extinction among selected forest birds of central Panama. *Ecology* 73: 2310-2328.
- Silva J. M. C. 1998. Integrating biogeography and conservation: an example with birds and plants of the Cerrado region, parte II. *Academia Brasileira de Ciências* 70: 881-888.
- Silva J. M. C. & Bates J. M. 2002. Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: A tropical savanna hotspot. *BioScience* 52: 225-233.
- Silva Jr. M. C. & Felfili J. M. 1996. *A vegetação da Estação Ecológica de Águas Emendadas*. SEMATEC, IEMA, IBAMA, Brasília.

- Skutch A. F. 1950. The nesting seasons of Central American birds in relation to climate and food supply. *Ibis* 92: 185-222.
- Smith R. D. & Marquiss M. 1995. Production and costs of nesting attempts in snow buntings *Plectrophenax nivalis*: Why do they attempt second broods? *Ibis* 137: 469-476.
- Stutchbury B. J. M. & Morton E. S. 2001. *Behavioral ecology of tropical birds*. Academic Press. San Diego.
- Styrsky J. D., Berthold P. & Robinson W. D. 2004. Endogenous control of migration and calendar effects in an intratropical migrant, the Yellow-green Vireo. *Animal Behaviour* 67: 1141-1149.
- Tye H. 1991. Reversal of breeding season by lowland birds at higher altitudes in western Cameroon. *Ibis* 134: 154-163.
- Verhulst S. Tinbergen J. M. & Daan S. 1997. Multiple breeding in the Great Tit. A trade-off between successive reproductive attempts? *Functional Ecology* 11: 714-722.
- Visser M. E., Both C. & Lambrechts M. M. 2004. Global climate change leads to mistimed avian reproduction. *Advances in Ecological Research* 35: 89-110.
- Visser M. E., Noordwijk J. V., Tinbergen J. M. & Lessells C. M. 1998. Warmer springs lead to mistimed reproduction in Great Tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 265: 1867-1870.
- Wikelski M., Hau M. & Wingfield J. C. 2000. Seasonality of reproduction in a neotropical rainforest bird. *Ecology* 81: 2458-2472.
- Wingfield J. C., Hahn T. P., Levin R. & Honey P. 1992. Environmental predictability and control of gonadal cycles in birds. *Journal of Experimental Zoology* 261: 214-231.
- Wunderle Jr. J. M. 1982. The timing of the breeding season in the Bananaquit (*Coereba flaveola*) on the Island of Grenada, W. I. *Biotropica* 14: 124-131.

Young B. E. 1994. The effects of food, nest predation and weather on the timing of breeding in tropical House Wrens. *Condor* 96: 341-353.

CAPÍTULO 1

INFLUÊNCIA DO PERÍODO MIGRATÓRIO NO PERÍODO REPRODUTIVO DE *Elaenia chiriquensis* NO CERRADO DO BRASIL CENTRAL

INTRODUÇÃO

Algumas espécies de animais possuem deslocamentos cíclicos anuais que se repetem ao longo das estações do ano, comportamento este conhecido como migração. Em um processo migratório, os organismos são capazes de se deslocar até milhares de quilômetros em busca de condições ambientais mais favoráveis à sua sobrevivência e reprodução (Sick 1983, Antas 1987, Berthold 1993, Alerstam 1994). Em geral, estas condições ambientais estão relacionadas a fatores como melhores condições climáticas, maior proteção contra predadores durante a reprodução e maior disponibilidade de alimento (Lindström 1990, Martin 1992, Marra et al. 2005, Schmaljohann & Dierschke 2005, Brown & Sherry 2006).

A vantagem da migração em relação ao sedentarismo é a maior capacidade que esta confere aos indivíduos de evitar períodos anuais menos favoráveis à sobrevivência destes indivíduos em áreas reprodutivas e não reprodutivas (Berthold 1993, Pérez-Tris & Tellería 2002). A migração possibilita aos indivíduos explorar com eficiência os períodos de maior produtividade sazonal de cada hábitat (Alerstam & Högstedt 1982, Chesser 1998). No entanto, o processo migratório também pode ser desvantajoso, visto que envolve custos relacionados ao consumo de energia e pode afetar a sobrevivência e a capacidade reprodutiva dos indivíduos (Pérez-Tris & Tellería 2002). Sendo assim, a migração só é viável quando os benefícios do deslocamento são superiores aos custos (Berthold 1993, Alerstam 1994, Hedenström & Alerstam 1997, Alerstam & Hedenström 1998, Johnson & Sherry 2001, Pérez-Tris & Tellería 2002). Portanto, todas as decisões de um indivíduo com relação à migração são fundamentais para definir seu período de ocorrência na área reprodutiva, bem como para maximizar seu sucesso reprodutivo (Berthold 1993, Alerstam 1994, Alerstam & Hedenström 1998).

As decisões que envolvem a migração e definem o período reprodutivo em aves podem ser controladas por fatores ambientais ou por ritmos endógenos. Os principais fatores ambientais são: variação na temperatura, regime de seca e chuva, e disponibilidade de alimento (Lack 1960, Morton 1971, Morton 1977, Richardson 1978, Levey & Stiles 1992, Lefebvre & Poulin 1996, Stutchbury & Morton 2001, Coppack et al. 2003). Aves que usam estes tipos de sinais respondem de forma imediata às variações ambientais e possuem o período migratório flexível (Sokolov et al. 1998, Hüppop & Hüppop 2003). Isto possibilita que o período de ocorrência da espécie na área reprodutiva varie em função de condições ambientais adequadas para a reprodução (Sokolov et al. 1998, Hüppop & Hüppop 2003). Os fatores endógenos, por sua vez, são controlados por processos intrínsecos do animal e estão diretamente envolvidos no controle do comportamento migratório ou reprodutivo das espécies (Berthold et al. 1990, Berthold & Terrill 1991, Berthold & Helbig 1992, Berthold 1993, Gwinner 1996, Dawson et al. 2001). Os fatores endógenos podem ser controlados unicamente por ritmos anuais internos (Berthold et al. 1990, Berthold & Terrill 1991, Berthold & Helbig 1992, Berthold 1993) ou expressos por influência de fatores ambientais com alta previsibilidade anual, como o fotoperíodo (Gwinner 1996, Styrsky et al. 2004). Aves com controle endógeno da migração apresentam período migratório inflexível (Moreau 1972, Gwinner 1986, Holberton & Able 1992, Berthold 1993, Holberton 1993, Berthold 1996) e ajuste no período reprodutivo limitado ao período de ocorrência na área reprodutiva (Marra et al. 2005).

As evidências atuais indicam que a migração é mais freqüentemente controlada por ritmos endógenos anuais, os quais tornam o processo inflexível (Moreau 1972, Gwinner 1986, Holberton & Able 1992, Berthold 1993, Holberton 1993, Berthold 1996, Hau 2001). Porém, esta teoria foi estabelecida principalmente com base em migrantes de altas latitudes, os quais vivem em ambientes com alta previsibilidade sazonal,

condições severas de inverno (Ball 1993, Stutchbury & Morton 2001, Rubolini et al. 2007) e curto período para reprodução (Moreau 1972, Berthold 1993). Nestes locais, a precisão na data de migração pode garantir maior eficiência reprodutiva e maior chance de sobrevivência para os adultos (Perrins 1970, Price et al. 1988, Visser et al. 2004). Por outro lado, nas regiões tropicais ocorre uma maior diversidade de habitats, podendo ser encontrados ambientes tanto com baixa quanto com alta sazonalidade climática (Stutchbury & Morton 2001, Styrsky et al. 2004). Alguns estudos sugerem que a menor variação anual nas condições ambientais das regiões tropicais possibilita que aves migratórias permaneçam mais tempo nas áreas reprodutivas e, com isso, estendam o período reprodutivo (Ricklefs 1966, Wyndham 1986, Stutchbury & Morton 2001). No entanto, para a maioria das aves migratórias intratropicais há pouca informação sobre o tamanho do período em que a reprodução é viável (janela reprodutiva) e sobre quais fatores são usados pelas espécies como sinais confiáveis para iniciar a migração. Conseqüentemente, não há um padrão definido para ocorrência de flexibilidade migratória e para a influência da migração no período reprodutivo das espécies (Berthold 1996, Gwinner & Scheuerlein 1999).

Elaenia chiriquensis é uma espécie migratória intratropical (Fry 1970, Negret et al. 1984, Marini & Cavalcanti 1990) que utiliza o Cerrado do Brasil Central como área reprodutiva (Marini & Cavalcanti 1990, Medeiros & Marini 2007) e a região amazônica como área de invernada (Marini & Cavalcanti 1990). O Cerrado é um ambiente sazonal com duas estações bem definidas (uma seca e outra úmida) (Eiten 1993). Neste ambiente, *E. chiriquensis* ocorre em altas densidades e, em alguns meses do ano, é considerada a espécie localmente mais abundante em número de indivíduos e número de ninhos (Medeiros & Marini 2007). Em virtude destas características, *E. chiriquensis* é um bom modelo para se compreender a influência do processo migratório no período de ocorrência e de reprodução de um migrante em áreas tropicais sazonais. Portanto, o

presente estudo teve como objetivos determinar o período de ocorrência de *E. chiriquensis* em uma área reprodutiva, a flexibilidade desse período e, ainda, determinar como o período migratório interfere no período reprodutivo da espécie. Por ser uma espécie tropical, espera-se que *E. chiriquensis* apresente maior flexibilidade no período migratório do que espécies de regiões temperadas e, conseqüentemente, maior flexibilidade no período de ocorrência e de reprodução.

MÉTODOS

ANILHAMENTO

Dados de anilhamento foram usados para determinar os meses de ocorrência de *E. chiriquensis* na área de estudo e a abundância relativa de indivíduos entre os meses. O anilhamento foi realizado entre fevereiro de 2003 e dezembro de 2007 com redes de neblina de 12 m de comprimento, 2,5 m de altura e malha de 36 mm. O procedimento de captura ocorreu em todos os meses do estudo, normalmente entre 06:00 e 11:00. Durante os meses do período reprodutivo de *E. chiriquensis*, o anilhamento ocorreu em geral uma vez por semana, enquanto nos outros meses do ano o anilhamento foi realizado em geral uma vez por mês. Todas as aves capturadas foram marcadas com anilhas metálicas (fornecidas pelo CEMAVE / IBAMA) e liberadas em seguida.

CENSO POR PONTO

O método de censo por ponto foi utilizado para determinar a abundância relativa de indivíduos por semana durante o período de permanência na área de reprodução e

para determinar a flexibilidade na data de chegada e saída de *E. chiriquensis* da área de estudo. O método consiste na utilização de pontos amostrais fixos distribuídos aleatoriamente no ambiente, nos quais são registrados todos os indivíduos avistados e escutados ao longo de um intervalo de tempo pré-determinado (Bibby 2000). Neste estudo, foram amostrados 10 pontos dentro da grade de 100 ha. Os pontos distavam entre si no mínimo 150 m. Em cada ponto foi amostrada a abundância relativa (número de cantos e avistamentos observados) de *E. chiriquensis* durante 10 minutos em um raio de até 50 m a partir do observador. Todos os indivíduos avistados ou escutados foram considerados uma única vez em cada ponto. No entanto, alguns indivíduos podem ter sido considerados mais de uma vez em um dado ponto, devido à alta densidade e frequência de deslocamento de *E. chiriquensis* (obs. pessoal). Apesar disto, a duplicação de dados deve ter a mesma chance de ocorrer em todos os pontos ao longo da amostragem e não deve atrapalhar a determinação da abundância relativa dessa espécie ao longo do estudo.

Os censos foram realizados entre agosto e dezembro de 2005, 2006 e 2007. Nos meses de agosto e dezembro, os censos foram realizados duas ou três vezes por semana para precisar a data de chegada e saída da espécie no local. Nos demais meses, foram realizados uma única vez por semana para acompanhar a distribuição e abundância dos indivíduos no ambiente. Em todos os anos, os censos foram feitos nas mesmas datas. As observações foram realizadas entre 06:30 e 10:00, horário de maior atividade das aves. A seqüência de pontos amostrados foi alterada a cada censo, uma vez que o número de indivíduos registrados foi muito maior nas primeiras horas do dia. Utilizamos informações de capturas em redes nos anos anteriores para determinar o período de amostragem por censo. Assim, os censos foram iniciados na primeira semana de agosto quando as capturas de *E. chiriquensis* ainda eram baixas, e

terminaram na última semana de dezembro quando as capturas tornavam-se baixas novamente.

ANÁLISE DE DADOS

O período de ocorrência de *E. chiriquensis* na área de estudo foi expresso em dias, utilizando uma contagem numérica e progressiva. A data numérica foi definida com base na data de detecção dos primeiros indivíduos através dos censos por pontos no período total do estudo. Desta forma, o dia 12 de agosto foi considerado como o primeiro dia do período de ocorrência da espécie no Cerrado do Distrito Federal.

Os meses de ocorrência de *E. chiriquensis* foram definidos com base na taxa mensal de captura de indivíduos nos anilhamentos. A taxa de captura foi definida como sendo o número de indivíduos capturados por hora-rede e foi utilizada para calcular a taxa de captura mensal de *E. chiriquensis* ao longo de todo o ano. A taxa de cada mês foi calculada utilizando-se dados de anilhamento de 2003 a 2007. Para avaliar se a taxa mensal de *E. chiriquensis* diferiu entre o período de maior abundância da espécie no Cerrado (agosto a dezembro) e o período de menor abundância (janeiro a julho) foi utilizado o teste-t para duas amostras independentes, com grau de significância bilateral.

A abundância relativa de indivíduos durante o período de permanência na área de reprodução foi obtida com base no número médio de indivíduos por ponto (censo por ponto). O número médio de indivíduos foi definido como sendo a média de indivíduos registrados por ponto a cada semana. Para as semanas em que houve duas amostragens, a média foi calculada com base em 20 pontos, enquanto, para as semanas em que houve uma única amostragem, a média foi calculada com base em 10 pontos.

Para determinar a flexibilidade no período de permanência de *E. chiriquensis* na área de reprodução foi utilizada a data média de três anos de chegada e de dois anos de saída da espécie na área de estudo. Para se obter a data média de chegada a cada ano foram consideradas as amostras de censo por ponto obtidas ao longo de 15 dias após a detecção dos primeiros indivíduos nos censos. Da mesma forma, para obter a data média de saída a cada ano foram consideradas as amostras de censo por ponto obtidas durante os 15 dias que antecederam à detecção dos últimos indivíduos no censo. Para determinar se houve diferença significativa na data de chegada entre os anos de estudo (2005, 2006 e 2007) foi utilizada a Análise de Variância (ANOVA) de um fator. Para avaliar se houve diferença significativa na data de saída entre os anos (2006 e 2007) foi utilizado o test-t para duas amostras independentes, com grau de significância bilateral. O teste de aderência do qui-quadrado foi usado para definir se a proporção de indivíduos variou entre anos ao longo dos 15 dias que sucederam a chegada e, também, ao longo dos 15 dias que antecederam a saída.

Para testar se houve diferença entre os métodos (censo por ponto e anilhamento) utilizados na avaliação de abundância relativa de indivíduos ao longo do período reprodutivo, foi utilizada a correlação de Pearson. Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa Systat 9 (Wilkinson 1991) e foi considerado o nível de significância de 5%.

RESULTADOS

PERÍODO DE OCORRÊNCIA DE *E. CHIRIQUENSIS* NO CERRADO

Foram realizadas 1.885 capturas de *E. chiriquensis* (N = 1.811 indivíduos) na ESECAE entre fevereiro de 2003 e dezembro de 2007. O esforço amostral total deste período foi de 15.211 horas-rede, gerando uma taxa de captura total anual de 0,12 indivíduos/hora-rede. As capturas de *E. chiriquensis* foram significativamente maiores no período de agosto-dezembro do que no de janeiro-julho ($t = 3,8$; g.l. = 4,04; $p = 0,02$). *Elaenia chiriquensis* foi abundante entre agosto-dezembro (taxa média de captura mensal = $0,24 \pm 0,13$ indivíduos/hora-rede, N = 1.798 capturas) e, praticamente ausente entre os meses de janeiro-julho ($0,01 \pm 0,01$ indivíduos/hora-rede, N = 87 capturas), definindo assim, um período de sete meses em que a espécie é rara e outro de cinco meses em que é abundante no Cerrado do Brasil Central (Figura 1). Dentro do período em que *E. chiriquensis* foi abundante na área de estudo, os meses de agosto e dezembro se caracterizaram por apresentar abundância pelo menos duas vezes menor que nos demais meses (Figura 1). A taxa de captura da espécie durante o período em que foi abundante na área foi semelhante entre os anos de estudo (Tabela 1), sendo a maior diferença entre anos igual a 0,07 indivíduos/hora-rede.

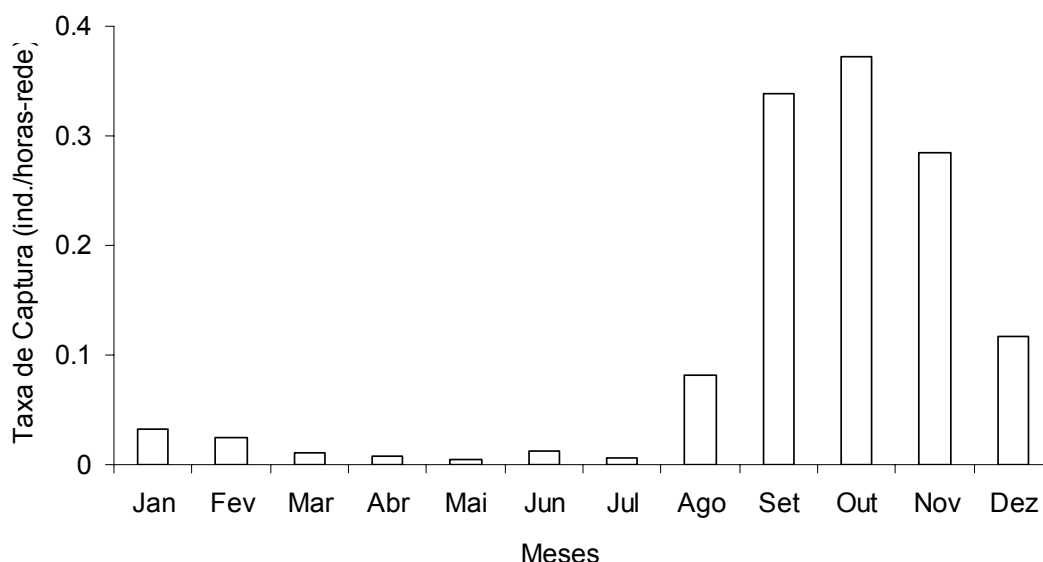


Figura 1. Taxas mensais de captura de *E. chiriquensis* (indivíduos/hora-rede) amostradas entre 2003 e 2007 na ESECAE, determinando dois períodos de abundância da espécie (baixa de janeiro a julho e alta de agosto a dezembro).

Tabela 1. Abundância de *E. chiriquensis* durante os meses em que é abundante na ESECAE (agosto e dezembro). Dados obtidos com base no método de captura com redes de neblina.

Ano	Nº de capturas	Esforço amostral (horas-rede)	Taxa de captura (ind./hora-rede)
2004	296	1.522,0	0,20
2005	422	1.560,8	0,27
2006	439	1.650,1	0,27
2007	430	2.171,2	0,20

O método de censo por ponto e o método de anilhamento realizados foram igualmente capazes de detectar a variação na abundância mensal de indivíduos durante o período de ocorrência da espécie na área (Figura 2). A abundância mensal de indivíduos foi fortemente correlacionada entre estes dois métodos ($r^2 = 0,98$; $p < 0,001$). Tanto as capturas quanto os registros de vocalizações de *E. chiriquensis* iniciaram em agosto, tiveram maior pico em outubro e finalizaram em dezembro (Figura

2). Portanto, qualquer um dos métodos foi igualmente capaz de determinar o grau de flexibilidade no período de ocorrência de *E. chiriquensis* no Cerrado.

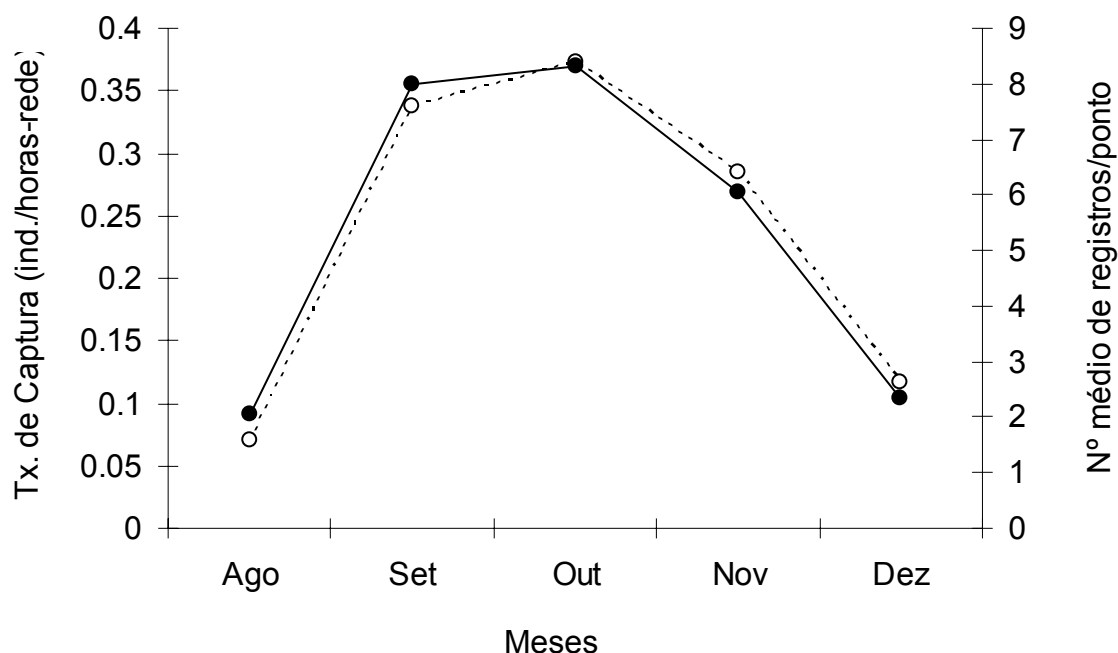


Figura 2. Abundância de *E. chiriquensis* entre os meses de maior abundância da espécie no Cerrado do Brasil Central de 2005 a 2007 expressa por (○) taxa de captura obtida pelo método de anilhamento e (●) número médio de registros por ponto, obtido pelo censo.

Os registros obtidos durante o censo de *E. chiriquensis* (2005 a 2007) aumentaram gradativamente ao longo da segunda metade do mês de agosto (Figura 3), caracterizando assim o período de chegada da espécie na área reprodutiva. Os registros (2006 a 2007) diminuíram levemente ao longo do mês de novembro, porém decresceram de forma mais acentuada até cessar ao longo da segunda metade do mês de dezembro (Figura 3). Este último período caracteriza o fim da permanência da espécie em abundância na área reprodutiva.

Em média o tempo necessário para a chegada e saída da maioria dos indivíduos da área reprodutiva foi de aproximadamente 15 dias. Entre o primeiro e último registro

de indivíduos no censo, transcorreram 132 dias, ou seja, 4,4 meses. Portanto, a espécie foi mais abundante na área, principalmente, ao longo de 3,4 meses, o que abrange principalmente os meses de setembro a novembro.

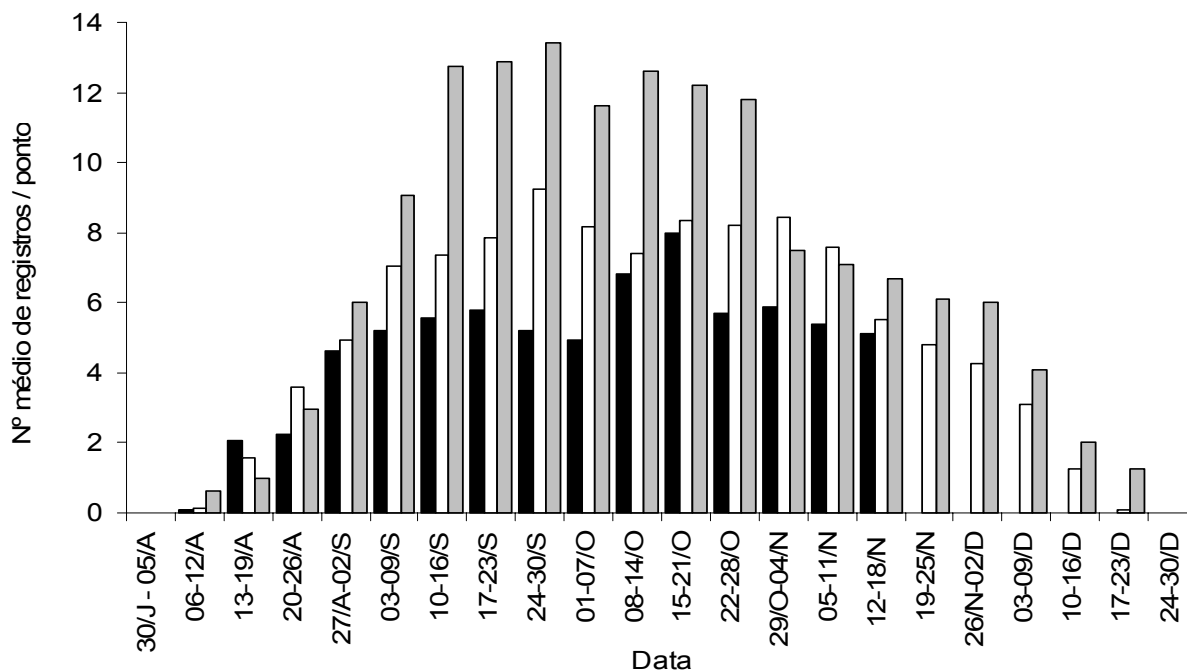


Figura 3. Número médio de registros de *E. chiriquensis* amostrados semanalmente por ponto em 2005 (barra preta), 2006 (barra branca) e 2007 (barra cinza) no Cerrado do Brasil Central. A = agosto, S = setembro, O = outubro, N = novembro e D = dezembro. Em 2005 a amostragem foi interrompida na semana de 18 de novembro.

FLEXIBILIDADE NO PERÍODO DE OCORRÊNCIA NO CERRADO

A data média da chegada de *E. chiriquensis* na área não foi significativamente diferente ($F_{2,314} = 1,03$, $p = 0,35$) entre os três anos de estudo (2005, 2006 e 2007). Da mesma forma, a proporção de indivíduos ao longo de 15 dias após a detecção dos primeiros indivíduos (12/08) não foi significativamente diferente entre os anos ($\chi^2 = 11,05$, g.l. 8, $p = 0,19$). Durante o estudo, a maioria dos indivíduos chegaram, em média, entre o dia 12 e 13 do período de ocorrência da espécie na área (Tabela 2). A

data média de chegada (24/08) ocorreu na terceira semana após o início do registro de indivíduos nos censos por ponto (Figura 3). Portanto, não houve flexibilidade na data de chegada de *E. chiriquensis* na área estudada.

A data média em que *E. chiriquensis* saiu da área de estudo diferiu significativamente entre os anos de 2006 e 2007 ($t = 4,41$, $p < 0,001$), mas foi de apenas três dias (Tabela 2). Já a proporção de indivíduos ao longo de 15 dias antes da detecção dos últimos indivíduos (22/12), não diferiu significativamente entre os anos ($\chi^2 = 8,21$, g.l. = 4, $p = 0,09$), apesar de existir uma tendência. Os indivíduos abandonaram a área em média 113 ou 116 dias após sua chegada, por volta do dia 04 de dezembro. Esta data corresponde a três semanas antes dos últimos registros de indivíduos no censo por ponto (Figura 3). Estes resultados sugerem que não há flexibilidade na data de saída de *E. chiriquensis* para a área de invernada.

Tabela 2. Dia médio de chegada e de saída e tempo de permanência de *E. chiriquensis* na área de Cerrado da ESECAE.

Ano	Dia médio de chegada ^a	Dia médio de saída ^a	Tempo máximo de permanência (dias) ^b
2005	13,4	-	-
2006	12,3	113,3	132
2007	12,8	116,5	132

^a Dias médios calculados com base nos 15 primeiros e 15 últimos dias em que foram registrados indivíduos na área.

^b Tempo de permanência calculado com base no primeiro e último dia em que foram registrados indivíduos no censo.

DISCUSSÃO

PERÍODO DE OCORRÊNCIA DE *E. CHIRIQUENSIS* NO CERRADO

As capturas sistemáticas de *E. chiriquensis* possibilitaram determinar com maior exatidão o período de ocorrência da espécie no Cerrado do Brasil Central, região utilizada pela espécie para reprodução. Alguns estudos sugerem que *E. chiriquensis* ocupa esta área entre agosto e dezembro (e.g. Marini & Cavalcanti 1990, Medeiros & Marini 2007). O estudo aqui apresentado comprovou este período de ocorrência e, além disso, permitiu demonstrar como a abundância relativa da espécie varia ao longo deste período. Durante o estudo, foi observado que a abundância relativa de *E. chiriquensis* foi baixa em agosto e dezembro, meses que a espécie chega e sai da área de estudo, respectivamente. Portanto, *E. chiriquensis* de fato é abundante apenas durante aproximadamente três meses do ano (setembro a novembro).

Apesar da espécie ser migratória (Negret et al. 1984, Cavalcanti & Medeiros 1986, Marini & Cavalcanti 1990, Levey & Stiles 1992, Sick 1997), uma proporção pequena da população permanece na área reprodutiva ao longo de todo ano. Outros estudos sugerem que *E. chiriquensis* pode ser encontrada nas bordas de matas ciliares e matas de galeria entre abril e maio (Cavalcanti 1990, Marini & Cavalcanti 1990). No estudo aqui apresentado ficou comprovado que a espécie pode ocupar também as áreas de cerrado sentido restrito entre janeiro e julho. Duas hipóteses podem explicar a captura de *E. chiriquensis* fora do período de maior abundância da espécie. A primeira é que indivíduos sem condições físicas não consigam retornar às áreas de invernada e permaneçam na área de reprodução. A segunda é que filhotes que nasceram no fim da estação reprodutiva e não atingiram seu desenvolvimento completo ou não conseguiram adquirir energia suficiente para migrar permaneçam na área reprodutiva

até o próximo ciclo migratório. Anilhamento na área de estudo entre 2003 e 2008 mostraram que cerca de 72% dos indivíduos capturados em janeiro e 67% dos indivíduos capturados em fevereiro eram jovens (Marini, dados não publicados), portanto a segunda hipótese parece mais plausível que a primeira.

A hipótese de que aves que vivem em menores latitudes têm o período reprodutivo maior do que aves que habitam altas latitudes (Ricklefs 1966, Wyndham 1986, Stutchbury & Morton 2001) não foi suportada com dados de *E. chiriquensis*. Como a espécie é migratória, o período disponível para sua reprodução (janela reprodutiva) está limitado ao tempo de sua permanência no Cerrado. Portanto, a janela reprodutiva desta ave não é limitada diretamente por fatores do hábitat reprodutivo, mas sim pelo ciclo anual de vida da espécie, estando assim, restrito a, no máximo 4,4 meses. Este intervalo de tempo para reprodução foi menor do que o observado para a maioria das espécies tropicais estudadas, as quais devem se reproduzir durante pelo menos seis meses por ano (revisão em Stutchbury & Morton 2001). Por outro lado, foi similar ao encontrado para passeriformes de áreas temperadas, as quais têm o período reprodutivo variando entre três e quatro meses (revisão em Stutchbury & Morton 2001).

O período reprodutivo de *E. chiriquensis* pode ser ainda mais semelhante ao observado em aves de regiões temperadas se considerado o curto tempo em que de fato a espécie tem para se reproduzir (Capítulo 2). Provavelmente, os primeiros e últimos dias de ocorrência da espécie na área são usados pelos indivíduos para se prepararem para reprodução e para migração de volta para a área de invernada (e.g. obtenção de reserva energética), respectivamente. Isto restringe a janela reprodutiva da espécie a um período inferior a 3,5 meses, o que de fato é mais similar ao encontrado para espécies que habitam áreas temperadas. Para *Hylophylax naevioides*, um passeriforme que habita florestas neotropicais úmidas, foi comprovado que a demanda energética influencia as decisões reprodutivas (Wikelski et al. 2000). Para *E.*

chiriquensis é possível que o custo energético envolvido na migração também influencie nas decisões reprodutivas. Isto porque espécies migratórias normalmente investem parte do seu tempo acumulando biomassa (energia) para efetuar atividades do seu ciclo anual, tais como migração, reprodução e muda (Weathers & Sullivan 1993, Wiggins et al. 1998, Wikelski et al. 2000).

FLEXIBILIDADE NO PERÍODO DE OCORRÊNCIA NO CERRADO

O período de chegada de *E. chiriquensis* na área reprodutiva foi fixo entre os anos de estudo e o mesmo parece ser válido para a data de saída. Sendo assim, o processo migratório da espécie não deve ser controlado por fatores ambientais que variam anualmente (temporalmente flexível), mas sim por fatores endógenos e fatores climáticos anualmente constantes (temporalmente fixo) (Hagan et al. 1991, Berthold 1993, Gwinner 1996, Styrsky et al. 2004). Para um dos poucos estudos com um migrante intratropical (*Vireo flavoviridis*) que apresentou inflexibilidade migratória, foi sugerido que os padrões anuais de migração são dirigidos por programas endógenos independente de qualquer variável ambiental (Styrsky et al. 2004). Esse mesmo padrão foi encontrado para várias espécies das regiões temperadas, sejam migrantes de curta (Gwinner 1986, Holberton & Able 1992, Holberton 1993, Berthold 1996) ou de longa distância (Gwinner 1986, Berthold 1996). A maior parte das evidências acumuladas até o presente demonstra que a expressão da migração em aves é controlada por ritmos endógenos anuais (revisão em Gwinner 1996, Berthold 1996, Berthold 1993). *Elaenia chiriquensis* demonstrou inflexibilidade migratória, assim como as aves citadas e, portanto, é um exemplo de ave tropical com processos migratórios dirigidos por fatores endógenos.

Como o período migratório determina a duração e o período de permanência de *E. chiriquensis* na área reprodutiva, então a janela reprodutiva da espécie é inflexível e definida pelos fatores que afetam a migração, sejam eles exclusivamente endógenos ou influenciados pelo fotoperíodo. O período migratório deve restringir o início da reprodução em algumas espécies migratórias, principalmente os migrantes de longa distância (Visser et al. 2004). Para *E. chiriquensis* foi demonstrado que o período migratório fixo associado a um período reprodutivo curto também pode ocorrer em regiões tropicais. Este padrão é normalmente encontrado em aves de regiões temperadas (Gwinner 1986, Stutchbury & Morton 2001, Helm et al. 2005) e aparentemente ainda não tinha sido constatado para outras aves migrantes neotropicais.

Os resultados deste estudo demonstraram que *E. chiriquensis* não apresentou padrões migratórios esperados para uma espécie tropical e, portanto, rejeita-se a hipótese de que a espécie tenha um período migratório flexível e que responda a fatores de curto prazo. O processo migratório de *E. chiriquensis* parece ser controlado por fatores endógenos diretos, que servem como relógio biológico para iniciar a migração (Berthold 1993, Gwinner 1996) ou por fatores endógenos cuja expressão é influenciada pelo fotoperíodo na área de invernada (Gwinner 1996, Styrsky et al. 2004). Sendo assim, a espécie apresentou período de ocorrência fixo e limitado pela migração, assim como, o período reprodutivo limitado à curta janela reprodutiva.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alerstam T. 1994. *Bird migration*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Alerstam T. & Hedenström A. 1998. The development of bird migration theory. *Journal of Avian Biology* 29: 343-369.

- Alerstam T. & Högstedt G. 1982. Bird migration and reproduction in relation to habitats for survival and breeding. *Ornis Scandinavica* 13: 25-37.
- Antas P. T. Z. 1987. Migração de aves no Brasil. *In: Anais do II Encontro Nacional de Anilhadores de Aves, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.* p. 153-187.
- Ball G. F. 1993. The neural integration of environmental information by seasonally breeding birds. *American Zoologist* 33: 185-199.
- Berthold P. 1993. *Bird migration: a general survey*. Oxford University Press. New York.
- Berthold P. 1996. *Control of bird migration*. Chapman & Hall. London.
- Berthold P. & Helbig A. J. 1992. The genetics of bird migration: stimulus, timing, and direction. *Ibis* 134: 35-40.
- Berthold P. & Terrill S. B. 1991. Recent advances in studies of bird migration. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 357-378.
- Berthold P., Wiltschko W., Miltenberger H. & Querner U. 1990. Genetic transmission of migratory behavior into a nonmigratory bird population. *Cellular and Molecular Life Sciences* 46: 107-108.
- Bibby C. J., Hill D. A., Burgess N. D. & Mustoe S. 2000. *Bird census techniques*. 2 ed. Academic Press, London.
- Brown D. R. & Sherry T. W. 2006. Food supply controls the body condition of a migrant bird wintering in the tropics. *Oecologia* 149: 22-32.
- Cavalcanti R. B. 1990. Migrações de aves no Cerrado. *In: Anais do IV Encontro Nacional de Anilhadores de Aves, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.* p. 110-116.
- Cavalcanti R. B. & Medeiros R. C. S. 1986. Ecologia de espécies simpátricas do gênero *Elaenia* no Planalto Central. *In: Anais do XIII Congresso Brasileiro de Zoologia.* Cuiabá-MT.

- Chesser R. T. 1998. Further perspectives on the breeding distribution of migratory birds: South American austral migrant flycatchers. *Journal of Animal Ecology* 67: 69-77.
- Coppack T., Pulido F., Czisch M., Auer D. P. & Berthold P. 2003. Photoperiodic response may facilitate adaptation to climatic change in long-distance migratory birds. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 270: 43-46.
- Dawson A., King V. M., Bentley G. E. & Ball G. F. 2001. Photoperiodic control of seasonality in bird. *Journal of Biological Rhythms* 16: 365-380.
- Dingle H. & Drake A. 2007. What is migration? *BioScience* 57: 113-121.
- Eiten G. 1993. Vegetação do Cerrado. In: Pinto M. N. (Ed.). Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas. Editora Universidade de Brasília, Brasília.
- Fry C. H. 1970. Ecological distribution of birds in North-Eastern Mato Grosso State, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 42: 275-317.
- Gwinner E. 1986. Circannual rhythms in the control of avian migrations. *Advances in the Study of Behavior* 16: 191-228.
- Gwinner E. 1996. Circadian and circannual programmes in avian migration. *Journal of Experimental Biology* 199: 39-48.
- Gwinner E. & Scheuerlein A. 1999. Photoperiodic responsiveness of equatorial and temperate-zone Stonechats. *Condor* 101: 347-359.
- Hagan J. M., Lloyd T. L. E. & Atwood J. L. 1991. The relationship between latitude and the timing of spring migration of North American landbirds. *Ornis Scandinavica* 22: 129-136.
- Hau M. 2001. Timing of breeding in variable environments: tropical birds as model systems. *Hormones and Behavior* 40: 281-290.
- Hedenström A. & Ålerstam T. 1997. Optimum fuel loads in migratory birds: distinguishing between time and energy minimization. *Journal of Theoretical Biology* 189: 227-234.

- Helm B., Gwinner E. & Trost L. 2005. Flexible seasonal timing and migratory behavior: results from stonechat breeding programs. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1046: 216-227.
- Holberton R. L. 1993. An endogenous basis for differential migration in the Dark-eyed Junco. *Condor* 95: 580-587.
- Holberton R. L. & Able K. P. 1992. Persistence of circannual cycles in a migratory bird held in constant dim light. *Journal of Comparative Physiology* 171: 477-481.
- Hüppop O. & Hüppop K. 2003. North Atlantic oscillation and the timing of spring migration in birds. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological sciences B* 270: 233-240.
- Johnson M. D. & Sherry T. W. 2001. Effects of food availability on the distribution of migratory warblers among habitats in Jamaica. *Journal of Animal Ecology* 70: 546-560.
- Lack D. 1960. The influence of weather on passerine migration: a review. *Auk* 77: 171-209.
- Lefebvre G. & Poulin B. 1996. Seasonal abundance of migrant birds and food resources in Panamanian Mangrove forests. *Wilson Bulletin* 108: 748-759.
- Levey D. J. & Stiles F. G. 1992. Evolutionary precursors of long-distance migration: resource availability and movement patterns in neotropical landbirds. *American Naturalist* 140: 447-476.
- Lindström Å. 1990. The role of predation risk in stopover habitat selection in migration Bramblings *Fringilla montifringilla*. *Behavioral Ecology* 1: 102-106.
- Marini M. Â. & Cavalcanti R. B. 1990. Migrações de *Elaenia albiceps chilensis* e *Elaenia chiriquensis albivertex* (Aves: Tyrannidae). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoologia* 6: 59-67.

- Marra P. P., Francis C. M., Mulvihill R. S. & Moore F. R. 2005. The influence of climate on the timing and rate of spring bird migration. *Oecologia* 142: 307-315.
- Martin T. E. 1992. Breeding productivity considerations: what are the appropriate habitat features for management? *In*: Hagen J. M. & Johnston D. W. (Eds.). Ecology and conservation of neotropical migrant landbirds. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Medeiros R. C. S. & Marini M. Â. 2007. Biologia reprodutiva de *Elaenia chiriquensis* (Lawrence) (Aves, Tyrannidae) em Cerrado do Brasil Central. *Revista Brasileira de Zoologia* 24: 12-20.
- Moreau R. E. 1972. *The Palearctic-African bird migration systems*. Academic Press. New York.
- Morton E. S. 1971. Nest predation affecting the breeding season of the Clay-colored Robin, a tropical song bird. *Science* 181: 920-921.
- Morton E. S. 1977. On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some bird and mammal sounds. *American Naturalist* 111: 855-869.
- Negret A., Taylor J., Soares R. C., Cavalcanti R. B. & Johnson C. 1984. *Aves da região geopolítica do Distrito Federal*. Lista (check-list) 429 espécies. SEMA. Brasília.
- Pérez-Tris J. & Tellería J. L. 2002. Regional variation in seasonality affects migratory behaviour and life-history traits of two Mediterranean passerines. *Acta Oecologica* 23: 13-21.
- Perrins C. M. 1970. The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* 112: 242-255.
- Price T., Kirkpatrick M. & Arnold S. J. 1988. Directional selection and the evolution of breeding date in birds. *Science* 240: 798-799.
- Richardson W. J. 1978. Timing and amount of bird migration in relation to weather: a review. *Oikos* 30: 224-272.

- Ricklefs R. 1966. The temporal component of diversity among species of birds. *Evolution* 20: 235-242.
- Rubolini D., Ambrosini R., Caffi M., Brichetti P., Armiraglio S. & Saino N. 2007. Long-term trends in first arrival and first egg laying dates of some migrant and resident bird species in northern Italy. *International Journal of Biometeorology* 51: 553-563.
- Schmaljohann H. & Dierschke V. 2005. Optimal bird migration and predation risk: a field experiment with Northern Wheatears *Oenanthe oenanthe*. *Journal of Animal Ecology* 74: 131-138.
- Sick H. 1983. *Migrações de aves na América do Sul continental*. Publicação Técnica no. 2, CEMAVE - Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal, Brasília.
- Sick H. 1997. *Ornitologia brasileira*. Edição Nova Fronteira. Rio de Janeiro.
- Sokolov L. V., Markovets M. Y., Shapaval A. P. & Morozov Y. G. 1998. Long-term trends in the timing of spring migration of passerines on the Courish Spit of the Baltic Sea. *Avian Ecology and Behaviour* 1: 1-21.
- Stutchbury B. J. M. & Morton E. S. 2001. *Behavioral ecology of tropical birds*. Academic Press. San Diego.
- Styrsky J. D., Berthold P. & Robinson W. D. 2004. Endogenous control of migration and calendar effects in an intratropical migrant, the Yellow-green Vireo. *Animal Behaviour* 67: 1141-1149.
- Terrill S. B. 1990. Evolutionary aspects of orientation and migration in birds. *Cellular and Molecular Life Sciences* 46: 395-404.
- Visser M. E., Both C. & Lambrechts M. M. 2004. Global climate change leads to mistimed avian reproduction. *Advances in Ecological Research* 35: 89-110.
- Weathers W. W. & Sullivan K. A. 1993. Seasonal patterns of time and energy allocation by birds. *Physiological Zoology* 66: 511-536.

- Wiggins D. A., Pärt T. & Gustafsson L. 1998. Timing of breeding and reproductive costs in Collared Flycatchers. *Auk* 115: 1063-1067.
- Wikelski M., Hau M. & Wingfield J. C. 2000. Seasonality of reproduction in a neotropical rainforest bird. *Ecology* 81: 2458-2472.
- Wilkinson L. 1991. *Systat 9*. SPSS, Chicago.
- Wyndham E. 1986. Length of birds' breeding seasons. *American Naturalist* 128: 155-164.

CAPÍTULO 2

**FATORES CLIMÁTICOS QUE DETERMINAM O PERÍODO REPRODUTIVO DE
Elaenia chiriquensis (AVES: TYRANNIDAE) NO CERRADO DO BRASIL CENTRAL**

INTRODUÇÃO

A forma como os indivíduos respondem às variações do ambiente define o tipo de estratégia reprodutiva anual e, também, o grau de flexibilidade no período reprodutivo da espécie (Hau 2001, Stutchbury & Morton 2001, Hau et al. 2008). Três tipos de estratégias reprodutivas podem ser realizadas por aves neotropicais: sazonal, contínua e oportunista (Hau et al. 2008). Os reprodutores sazonais são caracterizados por apresentar um período reprodutivo fixo e restrito a uma dada época do ano (período reprodutivo). Nesse período há o crescimento das gônadas e a postura dos ovos. Após este período (período não reprodutivo) eles apresentam uma regressão total das gônadas e não há possibilidade de ocorrer postura ocasional de ovos (Hau et al. 1998, Wikelski et al. 2000, Hau et al. 2008). Os reprodutores contínuos, por sua vez, são aqueles que podem se reproduzir durante todo o ano (terão gônadas aumentadas e produção de esperma durante todo o ano), dependendo unicamente das condições do ambiente. O único fator que inibe a reprodução é a escassez de alimento (Wingfield et al. 1992, Hau et al. 2008). E por fim, os reprodutores oportunistas, que vivem em habitats com flutuações climáticas imprevisíveis e que têm a capacidade de se reproduzir assim que aparece uma oportunidade (Grant & Grant 1989, Hau et al. 2008). Eles, em geral, não estão preparados para iniciar a reprodução (aumento de gônadas), porém possuem capacidade fisiológica e comportamental imediata de responder oportunamente às condições adequadas do ambiente (Hau 2001, Hau et al. 2008, Perfito et al. 2008).

Os fatores que afetam o período reprodutivo são bem documentados para aves de regiões temperadas, onde mudanças sazonais são mais expressivas (Hau 2001, Stutchbury & Morton 2001, Hau et al. 2008). Em contrapartida, espécies que habitam os trópicos, onde supostamente ocorrem flutuações sazonais menos perceptíveis, são pobremente estudadas (Dittami & Gwinner 1985, Wingfield et al. 1992, Young 1994).

Para espécies de zonas temperadas, as condições ambientais favoráveis à reprodução estão restritas a um curto intervalo de tempo a cada ano (Ricklefs 1966, Wyndham 1986, Stutchbury & Morton 2001) e, em geral, o aumento do comprimento do dia na primavera é utilizado como sinal de longa duração para estimular o crescimento de gônadas dessas espécies (Navarro & Bucher 1992, Dawson et al. 2001, Dawson & Sharp 2007). Contudo, sinais de curto prazo como disponibilidade de alimento, temperatura ou precipitação servem como indicativo para iniciar a postura dos ovos (Deviche 1997, Hussell 2003, Dunn 2004, Both & Visser 2005, Laaksonen et al. 2006).

Estudos que avaliaram sinais ambientais capazes de afetar o período reprodutivo das aves neotropicais foram realizados principalmente em florestas tropicais úmidas próximas ao Equador (e.g. Wunderle 1982, Wingfield et al. 1992, Hau et al. 1998, Hau 2001). Nestes locais, onde a variação climática de fato é menor do que em altas latitudes tropicais, o principal sinal ambiental percebido pelas aves foi a precipitação (Boag & Grant 1984, Lloyd 1999, Wikelski et al. 2000, Hau et al. 2008). Porém, as condições ambientais dessas florestas não condizem com as encontradas em outros biomas tropicais. Ambientes tropicais localizados em latitudes maiores ou com forte sazonalidade climática (ex. Cerrado, Caatinga e Pantanal) podem exibir grandes variações reprodutivas sazonais (Pinho 2005). Biomas como o Cerrado, por exemplo, possuem período sazonal de precipitação bem definido (um período seco e outro úmido) (Eiten 1993). Portanto, as aves que habitam estes ambientes devem ser capazes de responder a essas mudanças (Moore et al. 2006).

Estudar os mecanismos que determinam o período reprodutivo das aves possibilita compreender como as espécies são capazes de enfrentar as variações anuais nas condições ambientais adequadas à reprodução (Visser et al. 2004). Espécies residentes devem ser capazes de perceber as variações ambientais e apresentar maior flexibilidade na escolha do melhor momento para se reproduzir ao longo do ano (Crick & Sparks

1999). No entanto, espécies migratórias devem ter seu período reprodutivo influenciado pela migração (Both & Visser 2001, Ahola et al. 2004, Visser et al. 2004, Laaksonen et al. 2006, Capítulo 1), uma vez que estarão na área reprodutiva somente em um determinado período do ano. Essa limitação de ocorrência na área reprodutiva torna a janela reprodutiva menos flexível (Capítulo 1) e impossibilita que as espécies percebam variações nas condições do ambiente a longo prazo (Both & Visser 2001, Visser et al. 2004).

Elaenia chiriquensis é uma espécie migrante que se reproduz abundantemente no Cerrado do Brasil Central (Fry 1970, Negret et al. 1984, Marini & Cavalcanti 1990). Não se têm estudos de sinais que estimulam a reprodução dessa espécie e nem sobre o quanto as variações climáticas da área reprodutiva são capazes de afetar seu período reprodutivo. Portanto, os objetivos deste capítulo foram determinar se as datas de início, e a de fim e a duração do período reprodutivo de *E. chiriquensis* são fixos ou flexíveis e avaliar se variáveis climáticas interferem na data de início ou de fim do período reprodutivo da espécie. Para isso, testaram-se as seguintes hipóteses: 1- *E. chiriquensis*, apesar de ter a janela reprodutiva limitada pela migração (Capítulo 1), possui o período reprodutivo flexível e, 2- o período reprodutivo de *E. chiriquensis* é determinado por fatores ambientais locais variáveis, como precipitação, ou seja, *E. chiriquensis* iniciará sua reprodução após as primeiras chuvas em cada ano.

MÉTODOS

PROCURA E MONITORAMENTO DE NINHOS

O período reprodutivo de *E. chiriquensis* foi definido com base na data de postura de ovos durante cinco estações reprodutivas (2003 a 2007). Para obter os dados de data de postura de ovos foram realizadas procuras de ninhos da espécie dentro da grade de 100 ha. A procura foi espacialmente e temporalmente homogênea dentro da grade e ao longo de cada estação reprodutiva. As buscas tiveram início após a chegada da ave na área de estudo e terminaram 20 dias após terem deixado de ser encontrados novos ninhos em campo.

Os ninhos encontrados foram marcados com fita plástica colorida localizada de cinco a 10 m de distância dos ninhos. Os ninhos foram monitorados em geral a intervalos de três ou quatro dias até que se tornassem inativos. A cada monitoramento era registrada a quantidade e o tipo de conteúdo do ninho (ovo ou filhote). As visitas dos pesquisadores foram realizadas de forma breve para minimizar impactos relacionados à presença humana.

Para ninhos encontrados em construção, a data de postura dos ovos foi considerada como sendo a data média entre o último dia que o ninho foi checado e estava vazio e o primeiro dia que o ninho foi checado e estava com ovos. Quando o ninho foi encontrado com ovos ou com ninhegos a data da postura dos ovos foi calculada de forma indireta e retroativa, com base na data de eclosão dos ovos ou de abandono do ninho pelos ninhegos. Para este cálculo foram utilizados o tempo médio de incubação de ninhos monitorados desde a construção do ninho até a eclosão e o tempo médio de permanência dos filhotes de ninhos monitorados desde a eclosão até a saída do ninho.

DADOS CLIMÁTICOS

Foram utilizados dados climáticos coletados pela Estação Climatológica da Embrapa Cerrados na ESECAE, localizada a 1.000 m de altitude e a 11 km de distância em linha reta da área de estudo (15°35'30"S e 47°42'30"O). As variáveis climáticas consideradas foram temperatura diária (°C) (máxima, mínima, média e amplitude), umidade relativa do ar diária (%) (máxima, mínima, média e amplitude) e precipitação acumulada de 15 dias (mm). Estas variáveis foram calculadas para o período que antecede a postura de ovos o qual foi fixado entre os dias 28/08 e 12/09. Este período foi definido como o período que compreende um intervalo anterior à primeira ocorrência de ninhos com ovos para qualquer estação reprodutiva durante o qual a espécie provavelmente está desenvolvendo suas gônadas. Segundo alguns estudos, durante o período de desenvolvimento das gônadas, as aves são capazes de utilizar os sinais do ambiente para acelerar ou retardar o processo de maturação dos órgãos sexuais (revisão Hau et al. 2008).

ANÁLISES ESTATÍSTICAS

O dia 12 de setembro foi estabelecido como o primeiro dia de reprodução, porém foi denominado como o dia 32 do período de ocorrência da espécie na ESECAE de acordo com análise do período de ocorrência (Capítulo 1). Para avaliar se houve diferença significativa na data de início e na data de fim da estação reprodutiva foi utilizada a Análise de Variância (ANOVA) de um fator. Quando foi constatada diferença significativa utilizou-se o teste *post hoc* de Tukey para definir os pares de anos nos quais a diferença ocorreu. O teste de aderência do Qui-quadrado foi usado para definir

se o tamanho da estação reprodutiva (número de dias) variou entre anos. As datas médias de início e fim da reprodução foram obtidas com base nos 10% dos ninhos iniciais e nos 10% dos ninhos finais de cada ano, respectivamente. A duração de cada estação reprodutiva foi obtida com base na data de postura do primeiro ao último ninho da estação. Em todos os testes foi considerado o nível de significância de 5%. Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa Systat 9 (Wilkinson 1991).

As correlações entre variáveis climáticas e data de início e data de fim das estações reprodutivas foram avaliadas utilizando-se correlações de Pearson. A *posteriori* foram criados modelos lineares simples e múltiplos com base nos fatores climáticos que tiveram forte correlação com a data de início do período reprodutivo. Como não houve correlação forte entre qualquer fator climático considerado e a data de fim da estação reprodutiva, não foram utilizados modelos lineares para explicar as variações na data de fim da estação. Os modelos gerados (modelos lineares) foram ordenados com base no Critério de Informação de Akaike (AIC) com correção para amostras pequenas (Burnham & Anderson 1998), objetivando definir qual modelo dentre os candidatos apresentou maior potencial de explicar a variação nos dados. O modelo considerado como melhor ajustado é aquele que apresenta o menor ΔAIC_c e modelos com $\Delta AIC_c \leq 2$ também são considerados como tendo suporte substancial para explicar a variação nos dados (Burnham & Anderson 1998).

RESULTADOS

FLEXIBILIDADE NO PERÍODO REPRODUTIVO

O início do período reprodutivo de *Elaenia chiriquensis* variou entre as cinco estações reprodutivas estudadas (2003 a 2007). A data média de início da reprodução

(10% dos ninhos iniciais) apresentou uma variação significativa ($F_{4,57} = 7,37$; $p < 0,001$) entre anos de até 17 dias (Tabela 1) (Figura 1). Conforme o teste *post hoc* não houve diferença entre os períodos reprodutivos de 2003, 2005 e 2007 (2003 e 2005, $p = 0,94$; 2003 e 2007, $p = 0,68$; 2005 e 2007, $p = 0,98$) e nem entre 2004 e 2006 ($p = 0,76$). Porém, houve diferença significativa entre estes dois grupos (2004 e 2003, $p = 0,005$; 2004 e 2005, $p = 0,01$; 2004 e 2007, $p = 0,04$; 2006 e 2003, $p = 0,002$; 2006 e 2005, $p = 0,008$; 2006 e 2007, $p = 0,04$). Nos anos ímpares a reprodução iniciou mais cedo do que nos anos pares (Tabela 1). Apesar do início da reprodução de 2004 e 2006 não ter apresentado diferença significativa, observou-se uma diferença de nove dias entre as datas médias de início destas estações reprodutivas (Tabela 1).

A data do fim do período reprodutivo de *E. chiriquensis* não variou em quatro dos cinco anos amostrados (2004 a 2007). Nestes quatro anos, a maior diferença entre a data média do fim da reprodução (10% dos ninhos finais) foi de apenas dois dias, enquanto em 2003 o fim da reprodução foi antecipado em média sete dias (Tabela 1). Devido a essa antecipação do fim da reprodução em 2003, foi constatada diferença significativa entre anos quanto à data média de fim da reprodução ($F_{4,57} = 4,77$; $p = 0,002$) (Figura 2). Conforme o teste *post hoc*, somente 2003 teve o fim da reprodução significativamente diferente dos demais anos (2003 e 2004, $p = 0,05$; 2003 e 2005, $p = 0,004$; 2003 e 2006, $p = 0,002$; 2003 e 2007, $p = 0,01$). Para os anos de 2004 a 2007 não houve diferença significativa entre as datas médias de fim da reprodução (2004 e 2005, $p = 1,0$; 2004 e 2006, $p = 1,0$; 2004 e 2007, $p = 0,99$; 2005 e 2006, $p = 1,0$; 2005 e 2007, $p = 0,99$; 2006 e 2007, $p = 0,98$).

Apesar de ter havido uma maior flexibilidade na data de início do período reprodutivo e uma baixa flexibilidade na data final, a amplitude da reprodução não foi significativamente diferente entre os anos de estudo ($\chi^2 = 1,30$; g.l. = 4; $p = 0,86$). Em média o período reprodutivo de *E. chiriquensis* durou $71,6 \pm 4,8$ dias. A maior diferença

entre os anos extremos foi de 35 dias (Tabela 1). De maneira geral, a duração do período reprodutivo variou entre 10 e 12 semanas para todos os anos (Figura 3). O primeiro pico de ninhos ativos ocorreu na quarta semana de reprodução, em todos os anos exceto 2004 (Figura 3). Nos anos em que a reprodução de *E. chiriquensis* iniciou mais cedo (2003, 2005 e 2007), houve um segundo pico de abundância de ninhos ativos, enquanto, para os anos que ocorreu atraso no início da reprodução (2004 e 2006) houve apenas um pico de ninhos ativos (Figura 3).

Tabela 1. Data do início, fim e amplitude do período reprodutivo de *Elaenia chiriquensis* durante cinco estações reprodutivas amostradas na ESECAE. As datas descritas na tabela representam os dias da estação reprodutiva. A data mensal em que foi encontrado o primeiro ninho da espécie entre todos os anos (12/09) foi considerada como sendo o primeiro dia da estação reprodutiva e assim sucessivamente.

Ano	Data média do início da reprodução ^a	Data média do fim da reprodução ^a	Amplitude do período reprodutivo ^b
2003	38	91	64
2004	55	99	42
2005	39	98	71
2006	46	98	44
2007	40	97	77

^a. Data calculada com base na média dos primeiros ninhos iniciados (10% iniciais) e dos últimos ninhos iniciados (10% finais) a cada ano.

^b. Número de dias do período reprodutivo compreendido entre a data de postura de ovos do primeiro ao último ninho de cada ano.

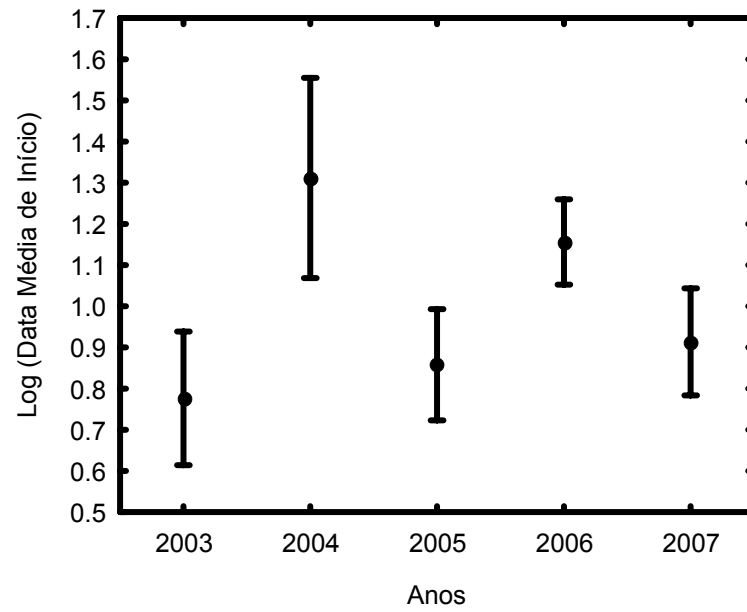


Figura 1. Data média (\pm DP) do início do período reprodutivo de *Elaenia chiriquensis* na ESECAE entre 2003 e 2007.

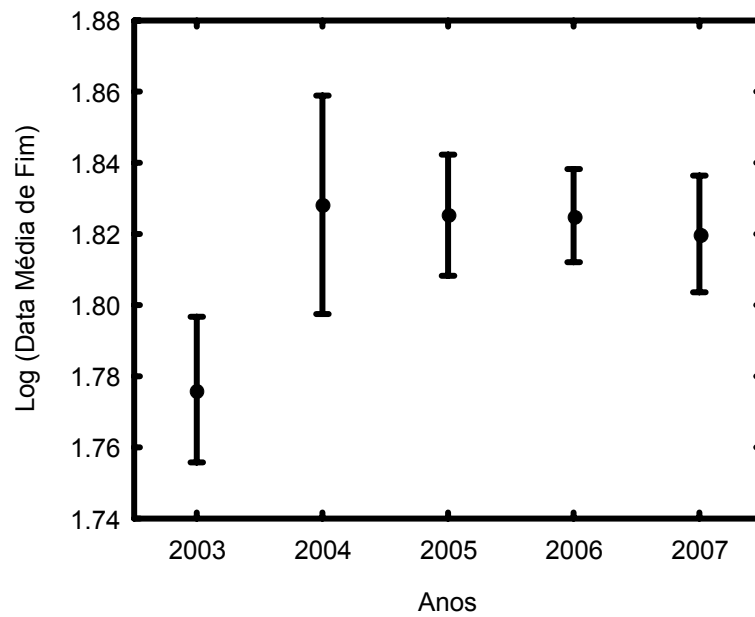


Figura 2. Data média (\pm DP) do fim do período reprodutivo de *Elaenia chiriquensis* na ESECAE entre 2003 e 2007.

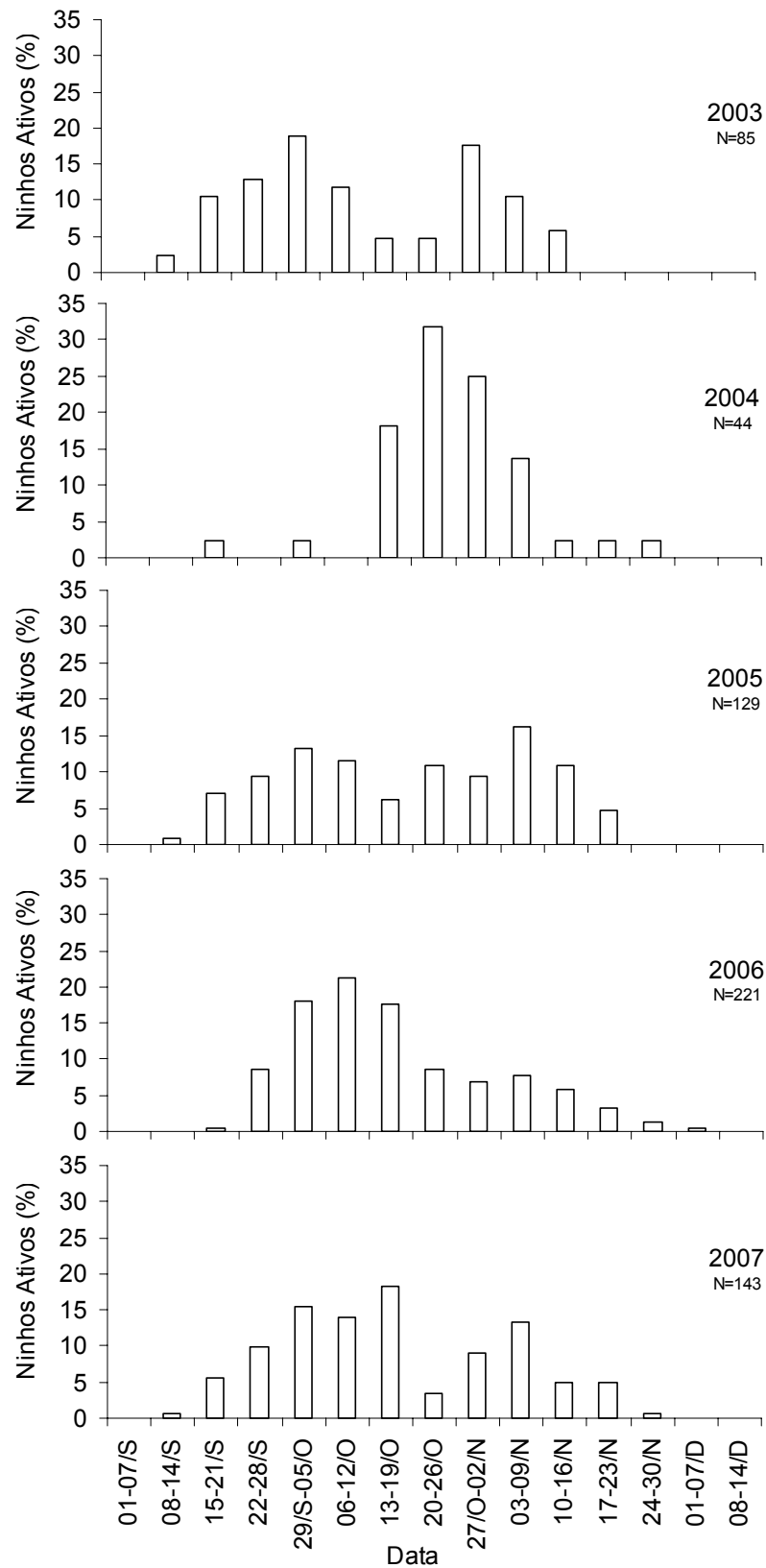


Figura 3. Percentual de ninhos de *E. chiriquensis* iniciados a cada semana dos períodos reprodutivos de 2003 a 2007 na ESECAE. Os meses estão representados pelas letras S: setembro, O: outubro, N: novembro e D: dezembro. N = número de ninhos com data de postura estimada em cada ano.

EFEITOS DOS FATORES CLIMÁTICOS NO PERÍODO REPRODUTIVO

Dentre os fatores climáticos avaliados, a variação da temperatura ao longo do dia (amplitude) ($r^2 = 0,89$, $p = 0,02$) e a umidade relativa mínima do ar ($r^2 = 0,77$, $p=0,05$) quando isoladas explicaram substancialmente a variação na data de início da reprodução de *E. chiriquensis*. O início da reprodução também apresentou forte relação com outras variáveis de temperatura e de umidade relativa do ar, porém estas relações não foram significativas (Tabela 2). Além disso, as variáveis de temperatura, assim como as de umidade relativa são geradas com base nos valores mínimos e máximos diários, portanto dois fatores derivados um do outro não podem ser utilizados em conjunto para explicar a variação dos dados. O fim da estação reprodutiva não foi determinado por variações anuais dos fatores climáticos, visto que nenhum destes fatores esteve relacionado com a pequena variação na data de fim da reprodução de *E. chiriquensis* (Tabela 2).

Tabela 2. Regressões e suas significâncias entre as variáveis climáticas e os primeiros e últimos 10% de ninhos de *Elaenia chiriquensis* amostrados entre as estações reprodutivas de 2003 a 2007 na ESECAE.

Variáveis Climáticas	Início da reprodução		Fim da reprodução	
	r^2	P	r^2	P
Temperatura máxima (°C)	0,30	0,34	0,12	0,57
Temperatura mínima (°C)	0,56	0,14	0,53	0,16
Temperatura média (°C)	0,00	0,99	0,18	0,47
Amplitude da temperatura (°C)	0,89	0,02	0,03	0,78
Umidade relativa máxima (%)	0,32	0,32	0,09	0,61
Umidade relativa mínima (%)	0,77	0,05	0,01	0,90
Umidade relativa média (%)	0,53	0,16	0,03	0,79
Amplitude da umidade relativa (%)	0,02	0,84	0,02	0,83
Precipitação acumulada em 15 dias (mm)	0,04	0,76	0,07	0,68

Foram utilizados quatro modelos para avaliar se houve associação entre os dois fatores que melhor explicaram a variação na data de início da reprodução. Segundo o critério de informação de Akaike (AIC_c), os modelos que consideraram apenas a amplitude da temperatura e apenas a umidade relativa mínima do ar foram capazes de explicar a variação nos dados, pois apresentaram ΔAIC_c menor que 2,0 (Tabela 3). Os efeitos aditivos e de interação entre estas variáveis não geraram modelos explicativos melhores. Quando o número amostral é muito pequeno, os modelos mais simples tendem a ser mais parcimoniosos do que os modelos múltiplos, pois a inclusão de parâmetros em modelos com baixo número amostral reduz muito o ajustamento desses modelos segundo o AIC_c . Sendo assim, tanto a amplitude de temperatura diária quanto a umidade relativa mínima do ar foram capazes de explicar a variação na data de início da reprodução de *E. chiriquensis*, porém não foi possível chegar a conclusões definitivas sobre como as duas variáveis estão relacionadas (efeito aditivo ou interação) para explicar a variação nos dados.

Considerando-se a amplitude de temperatura como o fator determinante do início da reprodução, *Elaenia chiriquensis* iniciou a reprodução mais cedo quando a temperatura variou menos ao longo do dia (Figura 4A). Por outro lado, considerando-se a umidade relativa mínima do ar como o fator determinante do início da reprodução, a espécie iniciou a reprodução mais cedo quando o ar estava menos seco (Figura 4B).

Tabela 3. Resultado da seleção dos quatro modelos candidatos utilizados para avaliar associação entre os dois fatores (amplitude de temperatura – Tamp e umidade relativa mínima do ar – URmin) que melhor explicaram a variação na data de início da reprodução de *E. chiriquensis* na ESECAE a cada ano (2003 a 2007). $\hat{\epsilon}_i$ é o valor dos resíduos estimados para cada modelo, K é o número de parâmetros no modelo, AIC_c é o critério de informação de Akaike e ΔAIC_c é a diferença entre o AIC_c do modelo melhor ajustado e o AIC_c do modelo em questão.

Modelos	$\hat{\epsilon}_i$	K	AIC_c	ΔAIC_c
Tamp	0,022	2	-1,76	0
URmin	0,046	2	-0,19	1,57
Tamp + URmin	0,015	3	17,34	19,10
Tamp + Urmin + Tamp*Urmin	0,001	4	29,90	31,66

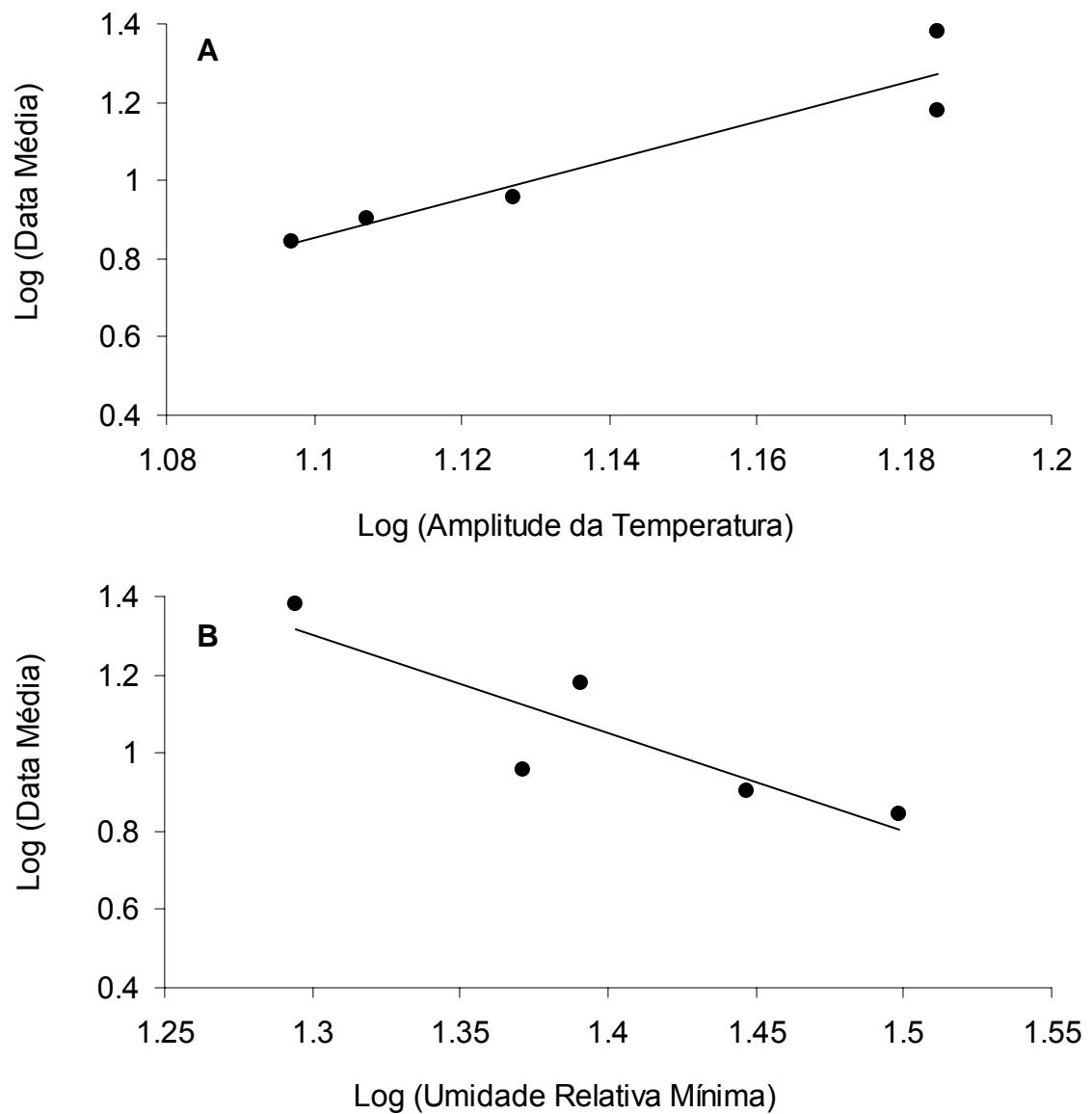


Figura 4. O efeito da amplitude da temperatura (A) e da umidade relativa mínima do ar (B) na data média de postura dos primeiros 10% de ninhos de *Elaenia chiriquensis* amostrados a cada ano na ESECAE. Cada ponto representa a data média de cada ano (2003-2007).

DISCUSSÃO

FLEXIBILIDADE NO PERÍODO REPRODUTIVO

Elaenia chiriquensis demonstrou ser uma espécie com reprodução sazonal visto que sempre nidificou em um mesmo período do ano, restringindo sua reprodução aos meses de setembro a dezembro. Esse tipo de regulação da reprodução é esperado para espécies migratórias que, assim como *E. chiriquensis*, reproduzem somente em um período do ano quando estão presentes nas áreas reprodutivas. Além disso, a reprodução sazonal é comum em aves que ocorrem em ambientes com sazonalidade previsível (Wikelski et al. 2000, Hau 2001, Hau et al. 2008), independente da localização latitudinal do ambiente (e.g. Hunt et al. 1995, Hau et al. 1998, Hau 2001, Leitner et al. 2003). O Cerrado, onde *E. chiriquensis* se reproduz, é um bioma com sazonalidade previsível, constituído por duas estações bem definidas (Eiten 1993), o que favorece a evolução de estratégias de reprodução sazonal. Além de *E. chiriquensis*, outras espécies migratórias e residentes também se reproduzem de forma sazonal neste bioma (França 2005, Lopes & Marini 2005, Duca 2007, França 2008, Santos 2008).

A data de início e, em menor proporção, a data de fim da reprodução de *E. chiriquensis* foram flexíveis entre os cinco anos de estudo, mesmo com uma janela reprodutiva fixa (Capítulo 1). Portanto, apesar da espécie reproduzir-se tipicamente de forma sazonal, com janela reprodutiva fixa, esta foi capaz de apresentar certo grau de oportunismo na escolha do período reprodutivo, ajustando assim sua reprodução às melhores condições ambientais ocorridas dentro da janela reprodutiva. A capacidade de espécies com reprodução sazonal de exercer certo controle sobre o período reprodutivo é conhecida como ajuste fino na reprodução (Wingfield et al. 1993, Navarro

& Bucher 1992, Hau et al. 2008). Esse ajuste fino possibilita às espécies sazonais apresentar maior flexibilidade na escolha do momento certo para se reproduzir. Em geral, em espécies migratórias esse ajuste na reprodução ocorre em função dos fatores ambientais locais (Navarro & Bucher 1992, Wikelski et al. 2000, Stutchbury & Morton 2001, Moore et al. 2006). Espécies sazonais normalmente não alteram sua janela reprodutiva, apenas ajustam o início da nidificação às melhores condições ambientais (Navarro & Bucher 1992, Leitner et al. 2003). O ajuste da reprodução em função de sinais que indicam melhores condições do ambiente é comum tanto para aves de regiões temperadas (Wunderle 1982, Navarro & Bucher 1992, Hussell 2003, Leitner et al. 2003, Rubolini et al. 2007, Hau et al. 2008) como de regiões tropicais (Wikelski et al. 2000, Stutchbury & Morton 2001, Johnson et al. 2006, Duca 2007, Hau et al. 2008). *Elaenia chiriquensis* não pôde usar sinais ambientais de longa duração da área de estudo para prever condições ideais para reprodução, uma vez que é migratória e chega à área reprodutiva apenas cerca de 30 dias antes do início da reprodução (Capítulo 1).

EFEITOS DOS FATORES CLIMÁTICOS NO PERÍODO REPRODUTIVO

Estudos comparativos têm demonstrado que os fatores climáticos que afetam o período reprodutivo de aves sazonais em ambientes tropicais são diferentes daqueles que afetam o período reprodutivo de aves sazonais das regiões temperadas (Wikelski et al. 2000, Hau 2001, Stutchbury & Morton 2001, Moore 2006, Hau et al. 2008). Estes estudos consideram que a maior estabilidade e constância anual de alguns fatores climáticos (e.g. fotoperíodo e temperatura) nos ambientes tropicais inviabilizam seu uso como sinais indicadores de condições ambientais adequadas para a reprodução. No entanto, os estudos em regiões tropicais avaliaram principalmente florestas úmidas, as

quais estão mais próximas do equador e onde fatores como a temperatura e umidade de fato sofrem pouca variação anual (e.g. Stutchbury & Morton 2001, Hau et al. 2008). Na maioria dos sistemas tropicais, poucas espécies foram estudadas e poucas informações sobre os fatores que afetam o período reprodutivo das aves estão disponíveis (revisão em Hau et al. 2008). Ambientes como o Cerrado, localizado também em latitudes mais altas das regiões tropicais, são pouco explorados e podem apresentar maiores variações anuais em alguns fatores climáticos do que o observado em florestas tropicais úmidas.

Diferente do esperado para ambientes neotropicais, o ajuste no período reprodutivo de *E. chiriquensis* não esteve relacionado com a precipitação (Figura 5). Todos os estudos aqui avaliados que demonstraram flexibilidade na reprodução de aves sazonais nos neotrópicos relacionaram o ajuste do início da reprodução às variações anuais de precipitação, ou ainda, à disponibilidade de alimento (Lack 1968, Morton 1971, Wyndham 1986, Martin 1987, Wikelski et al. 2000, Rubolini et al. 2007) que, por sua vez, está diretamente associada ao início das chuvas (e.g. Grant & Boag 1980, Leigh et al. 1996, Ahumada 2001). *Elaenia chiriquensis*, por sua vez, foi capaz de reproduzir independente da precipitação, tendo se reproduzido até 18 dias antes das chuvas em um dos anos (2007) (Figura 5). O início da reprodução de *E. chiriquensis* esteve mais relacionado à menor variação entre as temperaturas máxima e mínima diária e ao aumento da umidade relativa do ar.

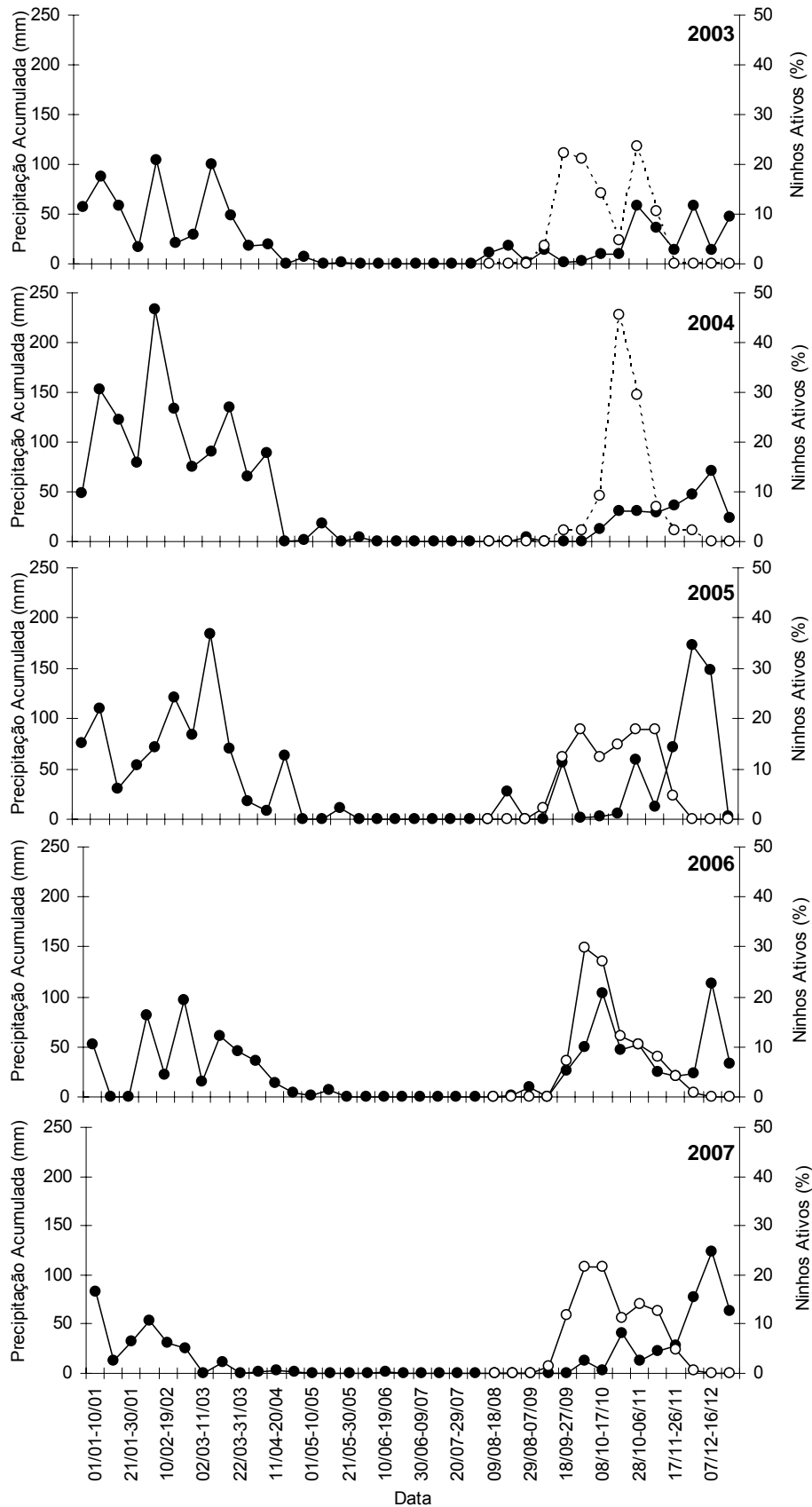


Figura 5. Precipitação acumulada (mm) (●) e percentual de ninhos ativos (○) de *E. chiriquensis* iniciados no intervalo de dez dias entre os anos de 2003 a 2007 na ESECAE.

As menores variações nas temperaturas diárias e/ou maiores umidades relativas do ar são percebidas por *E. chiriquensis* como sinais de curto prazo (*short-term cues*) para ajustar o início de sua reprodução à chegada de melhores condições ambientais. A temperatura é normalmente um dos sinais de curto prazo usado por aves de zonas temperadas (Crick & Sparks 1999, Hussell 2003, Dunn 2004, Laaksonen et al. 2006, Rubolini et al. 2007) e, também, pode ser um sinal perceptível em áreas tropicais localizadas em maiores latitudes (Wyndham 1986). Portanto, a resposta de *E. chiriquensis* a este sinal se assemelha mais àquelas encontradas em aves de regiões temperadas do que às de florestas tropicais úmidas já estudadas.

O início da reprodução em períodos de menor oscilação na temperatura diária e/ou de maior umidade relativa do ar pode estar associado à escolha de condições ambientais mais amenas para a reprodução, pois possibilita aos indivíduos ter maior previsibilidade climática. Estas condições ambientais podem ser muito importantes para a sobrevivência dos ovos e filhotes, sem as quais estes podem morrer devido ao frio ou serem ressecados pela perda excessiva de água.

A localização geográfica da área de estudo está relacionada a maiores variações na temperatura e umidade ao longo do ano, do que o já observado para outros ambientes tropicais. O Cerrado do Planalto Central além de localizar-se em latitudes mais altas que as florestas úmidas também ocorre em altas altitudes (acima de 1.000 m). A temperatura tende a variar mais ao longo do ano conforme um gradiente maior de latitude e altitude (Skutch 1950, Wyndham 1986, Stutchbury & Morton 2001). Portanto, neste tipo de ambiente as variações de temperatura podem ser mais perceptíveis pelas aves, tal como *E. chiriquensis*, e assim atuar na regulação de seu período reprodutivo.

Os resultados mostraram que o fim da atividade reprodutiva pode ser regulado por processos diferentes daqueles que regularam o início. O fim da postura de ovos foi

mais fixo que o início e nenhum fator climático mostrou potencial de ajustá-lo. Devido à maior inflexibilidade na data de término da postura de ovos é possível que o fim da reprodução esteja ligado a fatores endógenos ou ainda a sinais de longa duração (e.g. fotoperíodo) percebidos ao longo do tempo de permanência de *E. chiriquensis* na área reprodutiva. Qualquer que seja o fator determinante do fim do período reprodutivo, este deve estar intimamente associado ao processo migratório. Com frequência, o fim da reprodução ocorre devido à necessidade de fazer muda, a qual não ocorre simultaneamente com a reprodução (Foster 1975, Ralph & Fancy 1994, Tallman & Tallman 1997, Stutchbury & Morton 2001, Newton & Rothery 2005). Porém, *E. chiriquensis* não faz muda na área reprodutiva (Marini & Paiva, dados não publicados) e, sendo assim, este não é o fator que determina o fim da reprodução. No entanto, as espécies migratórias necessitam armazenar energia para realizar a migração para áreas de invernada (Alerstam & Högstedt 1982, Stutchbury & Morton 2001, Pérez-Tris & Tellería 2002, Newton & Rothery 2005), o que acontece independente da muda. *Elaenia chiriquensis* finaliza a reprodução cerca de 30 dias antes de iniciar a migração (Capítulo 1) o que possivelmente ocorre devido à necessidade de armazenar energia para a migração.

Estudos que buscam avaliar o efeito de variações anuais na reprodução das espécies, necessitam de períodos extensos para chegarem a conclusões definitivas. Alguns estudos nas regiões temperadas são resultados de mais de 50 anos de coleta de dados (Sanz 2003, Both et al. 2005, Laaksonen et al. 2006) e a maioria apresenta informações de pelo menos 10 anos (MacInnes et al. 1990, Brown et al. 1999, Dunn & Winkler 1999, Hussell 2003). Por outro lado, a carência de estudos em regiões tropicais limita a definição de padrões conclusivos sobre os fatores que afetam o período reprodutivo de aves destas áreas (Hau et al. 2008). As regiões neotropicais em maiores latitudes são praticamente desconhecidas quanto a este assunto, e devido a sua

grande diversidade de habitats e diferentes combinações climáticas, estas regiões podem apresentar padrões de variação no período reprodutivo das aves mais semelhantes aos observados nas regiões temperadas do que os observados em florestas tropicais úmidas. O presente estudo, apesar de ser baseado em apenas cinco anos e em uma única espécie, pode ser utilizado como indicativo de que padrões de variação no período reprodutivo das aves podem variar entre os diferentes ambientes tropicais, sugerindo assim que algumas aves de certos ambientes tropicais são capazes de responder aos mesmos fatores climáticos de ambientes localizados em altas latitudes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ahola M., Laaksonen T., Sippola K., Eeva T., Rainio K. & Lehikoinen E. 2004. Variation in climate warming along the migration route uncouples arrival and breeding dates. *Global Change Biology* 10: 1610-1617.
- Ahumada J. A. 2001. Comparison of the reproductive biology of two Neotropical wrens in an unpredictable environment in northeastern Colombia. *Auk* 118: 191-210.
- Alerstam T. & Högstedt G. 1982. Bird migration and reproduction in relation to habitats for survival and breeding. *Ornis Scandinavica* 13: 25-37.
- Boag P. & Grant P. R. 1984. Darwin's finches (*Geospiza*) on Isla Daphne Major, Galapagos: breeding and feeding ecology in a climatically variable environment. *Ecological Monographs* 54: 463-489.
- Both C. & Visser M. E. 2001. Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature* 411: 296-298.
- Both C. & Visser M. E. 2005. The effect of climate change on the correlation between avian life-history traits. *Global Change Biology* 11: 1606-1613.

- Both C., Bijlsma R. G. & Visser M. E. 2005. Climatic effects on timing of spring migration and breeding in a long-distance migrant, the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Avian Biology* 36: 368-373.
- Brown J. L., Li S. H. & Bhagabati N. 1999. Long-term trend toward earlier breeding in an American bird: a response to global warming? *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 96: 5565-5569.
- Burnham K. P. & Anderson D. R. 1998. *Model selection and inference: a practical information – theoretic approach*. Springer-Verlag. New York.
- Crick H. O. P. & Sparks T. H. 1999. Climate change related to egg-laying trends. *Nature* 399: 423-424.
- Dawson A. & Sharp P. J. 2007. Photorefractoriness in birds – photoperiodic and non-photoperiodic control. *General and Comparative Endocrinology* 153: 378-384.
- Dawson A., King V. M., Bentley G. E. & Ball G. F. 2001. Photoperiodic control of seasonality in bird. *Journal of Biological Rhythms* 16: 365-380.
- Deviche P. 1997. Seasonal reproductive pattern of White-winged Crossbills in interior Alaska. *Journal of Field Ornithology* 68: 613-621.
- Dittami J. P. & Gwinner E. 1985. Annual cycles in the African Stonechat *Saxicola torquata axillaries* and their relationship to environmental factors. *Journal of Zoology (London)* 207: 357-370.
- Duca C. G. 2007. Biologia e conservação de *Neothraupis fasciata* (Aves: Thraupidae) no Cerrado do Brasil Central. *Tese de doutorado*, Universidade de Brasília, Brasília.
- Dunn P. 2004. Breeding dates and reproductive performance. *Advances in Ecological Research* 35: 69-87.

- Dunn P. O. & Winkler D. W. 1999. Climate change has affected the breeding date of Tree Swallows throughout North America. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 266: 2487-2490.
- Eiten G. 1993. Vegetação do Cerrado. In: Pinto M. N. (Ed.). Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas. Editora Universidade de Brasília, Brasília.
- Foster M. S. 1975. The overlap of molting and breeding in some tropical birds. *Condor* 77: 304-314.
- França L. C. 2005. Teste do efeito de borda na predação de ninhos naturais e artificiais no Cerrado do Planalto Central. *Dissertação de Mestrado*, Universidade de Brasília, Brasília.
- França L. F. 2008. Demografia e conservação de *Suiriri islerorum*, um passeriforme endêmico do Cerrado. *Tese de doutorado*, Universidade de Brasília, Brasília.
- Fry C. H. 1970. Ecological distribution of birds in northeastern Mato Grosso state, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 42: 275-318.
- Grant B. R. & Grant P. R. 1989. *Evolutionary dynamics of a natural population: the large Cactus Finch of the Galapagos*. University of Chicago Press. Chicago.
- Grant P. R. & Boag P. T. 1980. Rainfall on the Galapagos and the demography of Darwin's finches. *Auk* 97: 227-244.
- Hau M. 2001. Timing of breeding in variable environments: tropical birds as model systems. *Hormones and Behavior* 40: 281-290.
- Hau M., Perfito N. & Moore I. T. 2008. Timing of breeding in tropical birds: mechanisms and evolutionary implications. *Ornitologia Neotropical* 19: 39-59.
- Hau M., Wikelski M. & Wingfield J. C. 1998. A neotropical forest bird can measure the slight changes in tropical photoperiod. *Proceedings of the Royal Society of London. Biological Sciences B* 265: 89-95.

- Hunt K., Wingfield J. C., Astheimer L. B., Buttemer W. A. & Hahn T. P. 1995. Temporal patterns of territorial behavior and circulating testosterone in the Lapland Longspur and other arctic Passerines. *American Zoologist* 35: 274-284.
- Hussell D. J. T. 2003. Climate change, spring temperatures, and timing of breeding of Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*) in southern Ontario. *Auk* 120: 607-618.
- Johnson M. D., Strong A. M. & Sherry T. W. 2006. Migrants in tropical bird communities: the balanced breeding limitation hypothesis. *Journal of Avian Biology* 37: 229-237.
- Laaksonen T., Ahola M., Eeva T., Väisänen R. A. & Lehikoinen E. 2006. Climate change, migratory connectivity and changes in laying date and clutch size of the Pied Flycatcher. *Oikos* 114: 277-290.
- Lack D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.
- Leigh E. G., Rand A. S. & Windsor D. M. 1996. *The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes*. 2nd ed. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Leitner S., Hof T. J. V. & Gahr M. 2003. Flexible reproduction in Wild Canaries is independent of photoperiod. *General and Comparative Endocrinology* 130: 102-108.
- Lloyd P. 1999. Rainfall as a breeding stimulus and clutch size determinant in South African arid-zone. *Ibis* 141: 637-643.
- Lopes L. E. & Marini M. Â. 2005. Biologia reprodutiva de *Suiriri affinis* e *S. islerorum* (Aves: Tyrannidae) no Cerrado do Brasil Central. *Papéis Avulsos de Zoologia* 45: 127-141.
- MacInnes C. D., Dunn E. H., Rusch D. H., Cooke F. & Cooch F. G. 1990. Advancement of goose nesting dates in the Hudson Bay region, 1951-1986. *Canadian Field-Naturalist* 104: 295-297.

- Marini M. Â. & Cavalcanti R. B. 1990. Migrações de *Elaenia albiceps chilensis* e *Elaenia chiriquensis arbivertex* (Aves: Tyrannidae). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoologia* 6: 59-66.
- Martin T. E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 453-487.
- Moore I. T., Bentley G. E., Wotus C. & Wingfield J. C. 2006. Photoperiod-independent changes in immunoreactive brain gonadotropin-releasing hormone (GnRH) in a free-living, tropical bird. *Brain, Behavior and Evolution* 68: 37-44.
- Morton E. S. 1971. Food and migration habits of the Eastern Kingbird in Panama. *Auk* 88: 925-926.
- Navarro J. L. & Bucher E. H. 1992. Annual variation in the timing of breeding of the Monk Parakeet in relation to climatic factors. *Wilson Bulletin* 104: 545-548
- Negret A., Taylor J., Soares R. C., Cavalcanti R. B. & Johnson C. 1984. *Aves da região geopolítica do Distrito Federal*. Lista (check-list) 429 espécies. SEMA. Brasília. 21p.
- Newton I. & Rothery P. 2005. The timing, duration and pattern of moult and its relationship to breeding in a population of the European Greenfinch *Carduelis chloris*. *Ibis* 147: 667-679.
- Pérez-Tris J. & Tellería J. L. 2002. Regional variation in seasonality affects migratory behaviour and life-history traits of two Mediterranean Passerines. *Acta Oecologica* 23: 13-21.
- Perfito N., Kwong J. M. Y., Bentley G. E., Hau M. 2008. Cue hierarchies and testicular development: is food a more potent stimulus than day length in an opportunistic breeder (*Taeniopygia g. guttata*)? *Hormones and Behavior* 53: 567-572.
- Ralph C. J. & Fancy S. G. 1994. Timing of breeding and molting in six species of Hawaiian honeycreepers. *Condor* 96: 151-161.

- Ricklefs R. E. 1966. The temporal component of diversity among species of birds. *Evolution* 20: 235-242.
- Rubolini D., Ambrosini R., Caffi M., Brichetti P., Armiraglio S. & Saino N. 2007. Long-term trends in first arrival and first egg laying dates of some migrant and resident bird species in northern Italy. *International Journal of Biometeorology* 51: 553-563.
- Santos L. R. 2008. Biologia reprodutiva e comportamento cooperativo em ninhos de *Cypsnagra hirundinacea*. *Dissertação de Mestrado*. Universidade de Brasília, Brasília.
- Sanz J. J. 2003. Large-scale effect of climate change on breeding parameters of Pied Flycatchers in Western Europe. *Ecography* 26: 45-50.
- Skutch A. F. 1950. The nesting seasons of Central American birds in relation to climate and food supply. *Ibis* 92: 185-222.
- Stutchbury B. J. M. & Morton E. S. 2001. *Behavioral ecology of tropical birds*. Academic Press. San Diego.
- Tallman D. A. & Tallman E. J. 1997. Timing of breeding by antbirds (Formicariidae) in an aseasonal environment in Amazonian Ecuador. *Ornithological Monographs* 48: 783-789.
- Visser M. E., Both C. & Lambrechts M. M. 2004. Global climate change leads to mistimed avian reproduction. *Advances in Ecological Research* 35: 89-110.
- Wikelski M., Hau M. & Wingfield J. C. 2000. Seasonality of reproduction in a neotropical rain forest bird. *Ecology* 81: 2458-2472.
- Wilkinson L. 1991. *Systat 9*. SPSS. Chicago.
- Wingfield J. C. & Lewis D. M. 1993. Hormonal and behavioural responses to simulated territorial intrusion in the cooperatively breeding White-bowed Sparrow Weaver, *Plocepasser mahali*. *Animal Behaviour* 45: 1-11.

- Wingfield J. C., Hahn T. P., Levin R. & Honey P. 1992. Environmental predictability and control of gonadal cycles in birds. *Journal of Experimental Zoology* 261: 214-231.
- Wunderle Jr. J. M. 1982. The timing of the breeding season in the Bananaquit (*Coereba flaveola*) on the Island of Grenada, W. I. *Biotropica* 14: 124-131.
- Wyndham E. 1986. Length of birds' breeding seasons. *American Naturalist* 128: 155-164.
- Young B. E. 1994. The effects of food, nest predation, and weather on the timing of breeding in tropical House Wrens. *Condor* 96: 341-353.

CAPÍTULO 3

**PREDAÇÃO DEPENDENTE DA DENSIDADE DE NINHOS INVIABILIZA O
CONTROLE DO PERÍODO REPRODUTIVO POR *Elaenia chiriquensis***

INTRODUÇÃO

A predação é um fator que varia sazonalmente e devido à forte influência que exerce sobre o sucesso reprodutivo (Ricklefs 1969, Robinson et al. 2000, Stutchbury & Morton 2001) pode afetar diretamente o período reprodutivo (Morton 1971, Wunderle 1982, Lloyd et al. 2001). Em geral, o risco de predação tende a aumentar (Gotmark & Post 1996, Roper & Goldstein 1997, Grant et al. 2000, Martin et al. 2000) ou decrescer (Darveau et al. 1997, Lloyd et al. 2001, Roos 2002) ao longo do período reprodutivo. Desta forma, aves que são capazes de perceber o risco de predação e variar sua estratégia reprodutiva em função deste risco podem ter seu sucesso reprodutivo aumentado (Stutchbury & Morton 2001).

Em certos biomas dos trópicos, a taxa de predação é mais alta entre o fim da estação seca e início da chuvosa (Sieving 1992, Stutchbury & Morton 2001), podendo exceder 80% durante o ciclo de nidificação (e.g. Snow 1958, Nolan 1963, Nolan 1978, Gaston 1973, Slagsvold 1982). Portanto, a variação sazonal e a alta taxa de predação de ninhos em áreas tropicais podem afetar as decisões reprodutivas de aves que habitam estas áreas. Alguns estudos mostraram que o risco de predação pode ser percebido de forma imediata pelos indivíduos, os quais alteram a estratégia reprodutiva em função do risco atual de predação (Williams 1994, Saino et al. 2004, Fontaine & Martin 2006).

Quando o risco de predação é o principal fator regulador do sucesso reprodutivo de uma espécie é esperado que exista uma relação temporal inversa entre risco de predação e abundância de ninhos (Morton 1971, Wunderle 1982, Lloyd et al. 2001). Mas, se a predação é dependente da densidade de ninhos, as aves não são capazes de evitar a predação de seus ninhos (e.g. Reitsma 1992, Major et al. 1994, Schmidt & Whelan 1999, Roos 2002, Gunnarsson & Elmberg 2008) alterando seu período

reprodutivo. Neste caso, outras estratégias tais como selecionar substratos que escondam o ninho (Best & Stauffer 1980, Zimmerman 1984, Stauffer & Best 1986, Martin 1988a), selecionar habitats com menor densidade de ninhos (Martin 1988b, Schmidt & Whelan 1999) ou investir em tentativas reprodutivas menos custosas para que novas tentativas sejam realizadas ao longo da estação reprodutiva (e.g. Fontaine & Martin 2006), podem conferir maior sucesso reprodutivo aos indivíduos. Por outro lado, se a predação é independente da densidade de ninhos, os indivíduos podem variar a data de postura de ovos em função do risco de predação (Lloyd et al. 2001, Grant et al. 2005).

O predador, por sua vez, pode responder às mudanças na densidade de suas presas através de resposta numérica e/ou resposta funcional (Solomon 1949, Taylor 1984, Sonerud 1992). A resposta numérica é definida como mudança na taxa de reprodução e na densidade populacional dos predadores de acordo com a variação na densidade de presas (Solomon 1949, Craighead & Craighead 1956, Holling 1959, Murdoch 1971). Por outro lado, a resposta funcional corresponde a alterações do padrão de forrageamento dos predadores, que passam a consumir com maior intensidade uma determinada presa quando esta se torna mais abundante ou então a consumir em menor quantidade quando ela se torna rara (Solomon 1949, Holling 1959, Korpimaki 1986, Korpimaki 1988, Mitchell & Brown 1990, Sonerud 1992, Sutherland 1996, White et al. 1996, Skalski & Gilliam 2001). Quando a predação de ninhos apresenta uma relação densidade-dependente com a abundância de ninhos, o risco de predação varia amplamente dentro do ciclo do ninho e ao longo da estação reprodutiva. Neste caso, as espécies não são capazes de evitar os períodos de altas taxas de predação (Solomon 1949, Holling 1959, Lack 1968, Jaksic 1989, Hanski et al. 1991, Marini 1997, Roos 2002, Schaubert et al. 2004), visto a imprevisibilidade na variação do risco de predação.

A maioria dos estudos com aves que avaliou resposta funcional abordou como as estratégias comportamentais de aves predadoras variam em função da abundância de suas presas (Adamcik et al. 1979, Korpimaki & Norrdahl 1991, Redpath & Thirgood 1999). Mesmo sabendo-se que a resposta funcional do predador pode interferir na estrutura da comunidade de presas (Sonerud 1992, Marini 1997, Marini & Weale 1997, Schmidt & Whelan 1999), pouco se sabe sobre como as presas são afetadas e respondem às interações dependentes da densidade. Ao se considerar ninhos de aves como presas, os estudos se tornam ainda mais raros (porém ver Schmidt & Whelan 1999, Lester & Harmsen 2002, Miller et al. 2006), e na sua maioria foram realizados com base em experimentos utilizando ninhos artificiais (Göransson et al. 1975, Sugden & Beyersbergen 1986, Salonen & Penttinen 1988, Marini & Weale 1997). Porém, os padrões observados em ninhos artificiais nem sempre refletem os padrões observados na natureza. De fato, poucos estudos de ninhos naturais mostraram uma resposta funcional do predador (Dunn 1977, Crabtree et al. 1989). Determinar como o risco de predação e a abundância de ninhos estão relacionados, e da mesma forma, determinar como a predação varia ao longo da estação reprodutiva, são passos importantes que devem anteceder as tentativas de relacionar o período reprodutivo a outras interações da ave e seu ambiente. Isto porque a predação é uma importante fonte de seleção natural das estratégias reprodutivas das aves (Ricklefs 1969, Martin 1995) e pode ser responsável por determinar como varia o período reprodutivo destes animais.

Elaenia chiriquensis é uma espécie neotropical que se reproduz em habitats do Cerrado, nos quais as taxas de predação dos ninhos de passeriformes, com frequência, excede 75% (França 2005, Lopes & Marini 2005, Duca 2007, Medeiros & Marini 2007, França 2008, Santos 2008), sendo, portanto, o principal fator causador de insucesso das ninhadas. Na ESECAE, *E. chiriquensis* é a espécie mais abundante em número de indivíduos e de ninhos durante a estação reprodutiva (agosto a dezembro).

O potencial efeito da predação sobre o sucesso reprodutivo dessa espécie pode condicionar sua reprodução a períodos de menor taxa de predação. Por outro lado, a alta abundância de ninhos de *E. chiriquensis* pode estimular uma resposta funcional e/ou numérica dos predadores e evitar que o período reprodutivo da espécie varie em função de variações no risco de predação. Dessa forma, o presente estudo teve como objetivos testar as hipóteses: 1) a predação de ninhos de *E. chiriquensis* é dependente da abundância e 2) *E. chiriquensis* varia o período reprodutivo em resposta ao risco de predação.

MÉTODOS

PROCURA E MONITORAMENTO DE NINHOS

O estudo foi realizado durante quatro estações reprodutivas de *E. chiriquensis* (2003 a 2006) na Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE). Em cada ano, procuraram-se ninhos entre os meses de agosto e dezembro. Nos demais meses do ano, não houve procuras sistematizadas de ninhos, pois, neste período *E. chiriquensis* é praticamente ausente na área de estudo (Capítulo 1). Para a localização dos ninhos, foram realizadas procuras em árvores, arbustos e substratos passíveis de terem ninhos. A procura foi aleatória e realizada em toda a grade e o esforço amostral foi relativamente homogêneo ao longo de cada estação reprodutiva.

Os ninhos encontrados foram numerados e marcados com fita plástica à distância mínima de cinco metros para posterior localização e monitoramento. Os monitoramentos foram realizados o mais breve possível para minimizar impactos antropogênicos. Os ninhos foram monitorados a intervalos de 3-4 dias quando seu *status* (ativo ou não ativo) foi registrado e os ovos e filhotes quantificados. Todos os

ninhos que apresentavam pelo menos um ovo ou um ninhego foram considerados ativos e monitorados até que se tornassem inativos. Considerou-se um ninho como bem sucedido quando pelo menos um ninhego atingiu a idade mínima necessária para a saída do ninho (13 dias). Todas as observações excedentes a esta idade mínima foram desconsideradas para o cálculo do sucesso. Este procedimento visou evitar super-estimativas de sucesso (Cooch & White 2004), visto que ninhos com mais de 13 dias com ninhegos e sem vestígios de predação nunca eram considerados como insucesso. Consideraram-se como ninhos predados aqueles que foram ativos num primeiro instante e, posteriormente, foram encontrados vazios antes da idade de 14 dias dos ninhegos. Foram considerados abandonados os ninhos em que os ovos não eclodiram após 15 dias ou que foram encontrados filhotes mortos sem indícios de predação.

ANÁLISE DOS DADOS

Sucesso reprodutivo – Para estimar a sobrevivência diária dos ninhos de *E. chiriquensis* foi utilizado um modelo de regressão logística com a correção proposta pelo método de exposição logística (Shaffer 2004). Para construção dos modelos foram utilizadas como co-variáveis a idade do ninho e o ano de estudo. Com base na fórmula da regressão logística obteve-se para cada ano a sobrevivência diária em cada idade do ninho e, multiplicando-se os valores de sobrevivência diária ao longo do desenvolvimento, obteve-se o sucesso reprodutivo de *E. chiriquensis* a cada ano.

Variação na estimativa de predação diária dos ninhos de *E. chiriquensis* – Para avaliar se a probabilidade diária de predação estava relacionada à abundância diária de ninhos de *E. chiriquensis* foi utilizado o método de exposição logística (Shaffer 2004)

descrito anteriormente. No primeiro modelo considerou-se que o predador teve uma resposta imediata à abundância diária de ninhos de *E. chiriquensis* (*timelag-0*). O segundo modelo considerou que o predador leva uma semana para responder à variação na abundância diária de ninhos (*timelag-1*). O terceiro modelo prediz que o predador leva duas semanas para responder à variação na abundância diária de ninhos (*timelag-2*) e o quarto modelo considerou que o predador leva três semanas para responder à variação na abundância diária de ninhos (*timelag-3*). Também foram incluídos o quinto e sexto modelos que consideram que a estimativa diária de predação varia linearmente (*data*) ou oscila segundo uma função quadrática (*data + data²*) ao longo do período reprodutivo. Além disso, foi incluído na seleção um sétimo modelo que assume a sobrevivência diária constante ao longo do ano (*constante*). Para estimar os coeficientes *betas* de cada regressão nos modelos candidatos a explicar a variação nas estimativas diárias de predação foi utilizado o programa PROC GENMOD (SAS Institute 1997).

Definição do melhor modelo – Para determinar, dentre os modelos candidatos, o que melhor explicou a variação nos dados a cada ano utilizou-se o Critério de Informação de Akaike (*Akaike's Information Criterion - AIC*), com a correção para amostras pequenas (*AIC_c*) (Burnham & Anderson 1998). O modelo considerado como melhor ajustado é aquele que apresenta o menor *AIC_c* e modelos com $\Delta AIC_c \leq 2$ também são considerados como tendo suporte substancial para explicar a variação nos dados (Burnham & Anderson 1998). Outro componente da seleção de modelos que também pode auxiliar na seleção do melhor modelo é o *w-AIC_c* (*normalized AIC weights*). Este é um índice de plausibilidade relativa de cada modelo, ou seja, é um índice que representa o quão forte são as evidências para considerar um dado modelo superior a outros modelos da análise (Cooch & White 2004). Para gerar o *AIC_c* foi utilizado o

programa PROC GENMOD (SAS Institute 1997) com as macros definidas por Shaffer (2004). A significância do melhor modelo logístico de cada ano foi testada *a posteriori*, utilizando-se como base a estatística do qui-quadrado de Pearson.

RESULTADOS

INFLUÊNCIA DA PREDÇÃO NO SUCESSO REPRODUTIVO

Foram amostrados 553 ninhos ativos de *E. chiriquensis* nas quatro estações reprodutivas (2003 e 2006) (Tabela 1). Esses ninhos corresponderam a aproximadamente 62% do total de ninhos encontrados na ESECAE, durante esse período. A abundância de ninhos de *E. chiriquensis* foi aproximadamente cinco vezes maior do que a de ninhos da segunda espécie mais abundante na área de estudo (*Neothraupis fasciata*). O sucesso reprodutivo da espécie foi baixo nos quatro anos de estudo, variando entre 6 e 30% (Tabela 1). A principal causa do insucesso foi a predação, que correspondeu a 94%, 97%, 98% e 96% dos ninhos mal sucedidos nos anos de 2003, 2004, 2005 e 2006, respectivamente.

Tabela 1. Sucesso reprodutivo de *E. chiriquensis* durante os quatro anos de estudo na ESECAE. O percentual de sucesso foi calculado pelo método de exposição logística (Shaffer 2004).

Ano	Nº de ninhos	Sucesso	
		N	%
2003	100	33	30,5
2004	44	11	11,3
2005	147	23	6,5
2006	262	53	10,9

RELAÇÃO ENTRE PREDÇÃO E DISPONIBILIDADE DE NINHOS

Houve diferença entre os melhores modelos a cada ano segundo o Critério de Informação de Akaike (AIC) (Tabela 2). O tempo de duas semanas de atraso na resposta do predador foi o modelo melhor ajustado aos dados do primeiro (2003) e terceiro anos de estudo (2005). No entanto, em 2005 o modelo que considerou três semanas de atraso no tempo de resposta do predador também apresentou potencial para explicar a variação na sobrevivência diária dos ninhos, visto que teve ΔAIC_c menor que dois (1,81). Mesmo assim, segundo o $w-AIC_c$, os modelos melhores ajustados foram 4,2 vezes (2003) e 2,5 vezes (2005) melhor explicativos que os próximos modelos na ordem de ajustamento. A resposta imediata do predador à densidade dos ninhos foi o modelo mais bem ajustado aos dados para o segundo ano de estudo (2004) (Tabela 2). Este modelo foi substancialmente mais explicativo que o segundo modelo, dado que teve AIC_c baixo ($\Delta AIC_c = 4,99$) e foi cerca de 12 vezes melhor explicativo que o segundo modelo. O efeito quadrático da data para explicar a variação na sobrevivência diária dos ninhos foi o melhor modelo explicativo para o quarto ano (2006) (Tabela 2). Nenhum outro modelo apresentou potencial semelhante para explicar a variação nos dados, visto os altos valores do ΔAIC_c ($> 3,8$) dos demais modelos e a alta proporção de explicação do primeiro modelo (6,5 vezes mais explicativo que o segundo). O modelo constante não foi capaz de explicar a variação nos dados em nenhum dos anos, o que demonstra que os melhores modelos considerados pelas análises são adequados para explicar a variação na estimativa de predação diária dos ninhos.

A taxa de predação dos ninhos de *E. chiriquensis* aumentou em função do aumento da abundância de seus ninhos em três dos quatro anos de estudo e foi independente da abundância de ninhos em um dos anos. O teste de significância feito

a posteriori nos modelos melhor ajustados mostrou que a relação entre a sobrevivência diária dos ninhos e os fatores testados foi significativa (2003, $\chi^2 = 12,82$, $p < 0,001$; 2004, $\chi^2 = 7,76$, $p = 0,005$; 2005, $\chi^2 = 13,26$, $p < 0,001$; 2006, $\chi^2 = 11,09$, $p = 0,004$). Para os modelos em que o risco de predação variou em função da abundância de ninhos, a predação diária tendeu a aumentar conforme aumentou o número de ninhos (Figura 1).

Tabela 2. Resultado da seleção de modelos apresentando os cinco modelos candidatos utilizados para estimar a sobrevivência diária dos ninhos de *E. chiriquensis* na ESECAE a cada ano (2003 a 2006). $\text{Log}_e(L)$ é o valor máximo da função log probabilidade, AIC_c é o critério de informação de Akaike, ΔAIC_c é a diferença entre o AIC_c do modelo melhor ajustado e o AIC_c do modelo em questão e $w\text{-AIC}_c$ reflete o apoio de um modelo em relação aos outros.

Modelos*	$\text{Log}_e(L)$	Nº de parâmetros	AIC_c	ΔAIC_c	$w\text{-AIC}_c$
2003					
timelag2	-227,1	2	458,3	0,00	0,80
timelag3	-228,6	2	461,2	2,91	0,19
constante	-233,6	1	469,1	10,82	0,00
timelag0	-232,7	2	469,3	11,05	0,00
timelag1	-233,3	2	470,6	12,28	0,00
data	-233,5	2	471,1	12,78	0,00
data ²	-233,4	3	472,9	14,58	0,00
2004					
timelag0	-94,3	2	192,7	0,00	0,790
timelag2	-96,8	2	197,7	4,99	0,065
constante	-98,2	1	198,4	5,74	0,045
data	-97,6	2	199,2	6,46	0,031
timelag3	-97,6	2	199,3	6,57	0,030
data ²	-96,9	3	199,8	7,14	0,022
timelag1	-98,1	2	200,3	7,62	0,017
2005					
timelag2	-342,8	2	689,6	0,00	0,54
timelag3	-343,7	2	691,4	1,81	0,22
data ²	-342,9	3	691,8	2,21	0,18
timelag1	-345,3	2	694,6	5,07	0,04
constante	-348,4	1	698,7	9,14	0,01
data	-347,9	2	699,7	10,16	0,00
timelag0	-348,3	2	700,7	11,12	0,00
2006					
data ²	-729,7	3	1465,5	0,00	0,78
data	-732,6	2	1469,3	3,80	0,12
timelag3	-733,8	2	1471,6	6,15	0,04
constante	-735,3	1	1472,5	7,08	0,02
timelag1	-734,3	2	1472,6	7,17	0,02
timelag2	-734,4	2	1472,9	7,42	0,02
timelag0	-735,1	2	1474,1	8,66	0,01

* timelag-0 considera que a resposta do predador à densidade de ninhos de *E. chiriquensis* foi imediata; timelag-1 considera que a resposta do predador à densidade de ninhos teve atraso de uma semana; timelag-2 considera que a resposta do predador à densidade de ninhos teve atraso de duas semanas; timelag-3 considera que a resposta do predador à densidade de ninhos teve atraso de três semanas; data considera que a estimativa diária de predação varia linearmente; data² considera que a estimativa diária de predação oscila segundo uma função quadrática e; constante assume que a sobrevivência diária é constante ao longo do ano.

IMPREVISIBILIDADE NO RISCO DE PREDACÃO

Entre os quatro anos de estudo o risco de predação variou ao longo da estação reprodutiva (Figura 2). Nos dois anos (2003 e 2005) em que houve dois picos de abundância de ninhos, a curva da predação diária oscilou com dois picos ao longo da estação reprodutiva, enquanto em 2004 houve apenas um pico de abundância e de predação de ninhos (Figura 2). Apesar do primeiro pico de 2005 e o pico de 2004 parecerem coincidentes, em pelo menos 50% do período reprodutivo não houve coincidência entre as curvas de predação diária. Em 2006, o risco de predação tendeu a ser menor no meio da estação reprodutiva, sendo oposto ao observado nos anos em que houve relação entre o risco de predação e a abundância de ninhos (Figura 2). Portanto, o risco de predação foi imprevisível e difícil de ser acessado pelas aves dentro da estação reprodutiva. Em dois dos anos (2003 e 2005), os indivíduos que iniciaram a reprodução mais cedo tiveram ninhos com maiores estimativas de sobrevivência diária (Figura 2). Porém, o aumento rápido na abundância de ninhos no início da estação reprodutiva pode resultar em resposta imediata do predador, assim como em 2004. Além disso, altas taxas de predação podem ocorrer no início da estação independente da abundância de ninhos, como ocorreu em 2006 (Figura 2). Estes fatores podem tornar o risco de predação também alto no início do período reprodutivo.

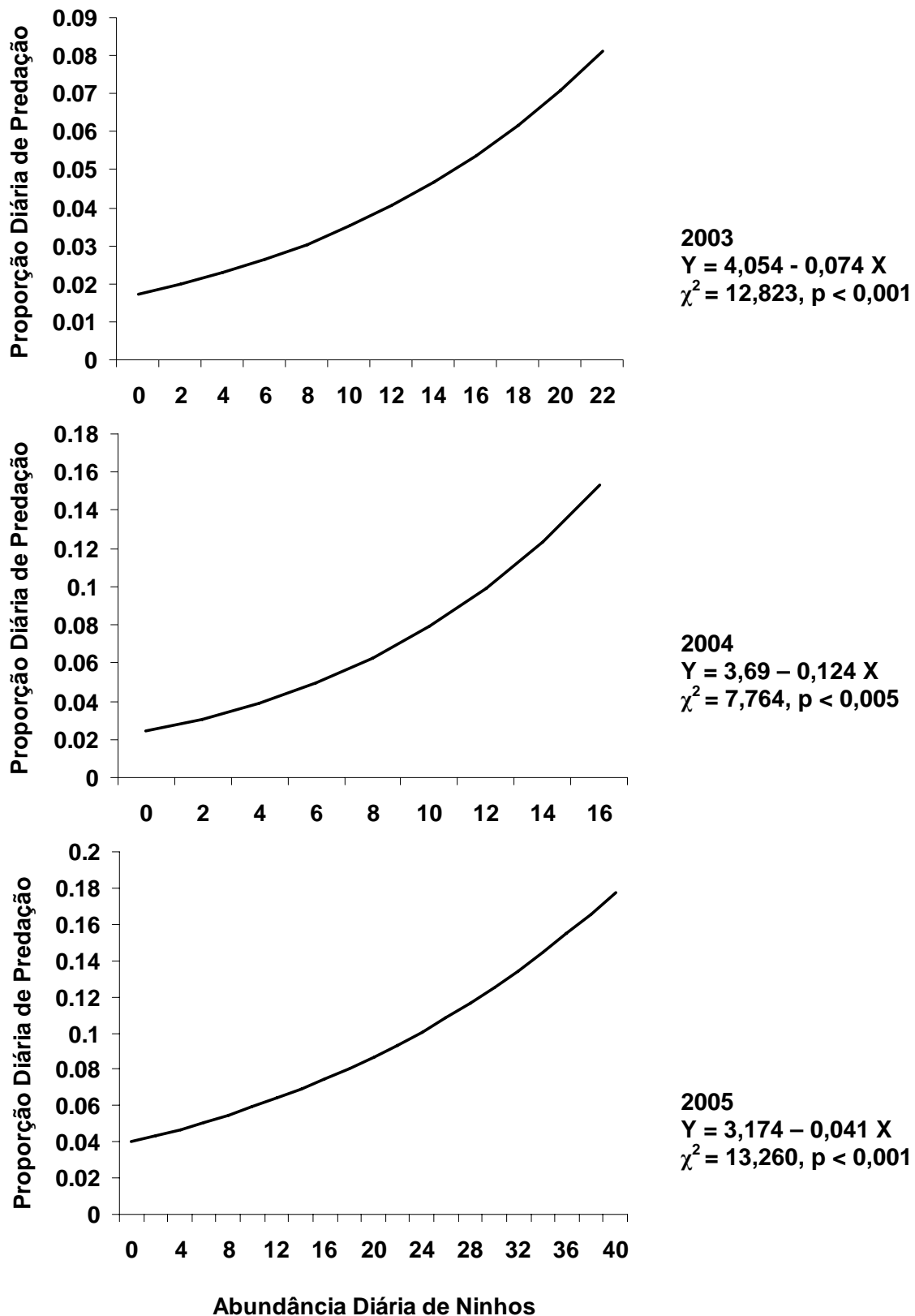


Figura 1. Proporção diária de predação em função da abundância diária de ninhos de *E. chiriquensis* representada nos três anos (2003 a 2005) em que a resposta funcional do predador foi significativa.

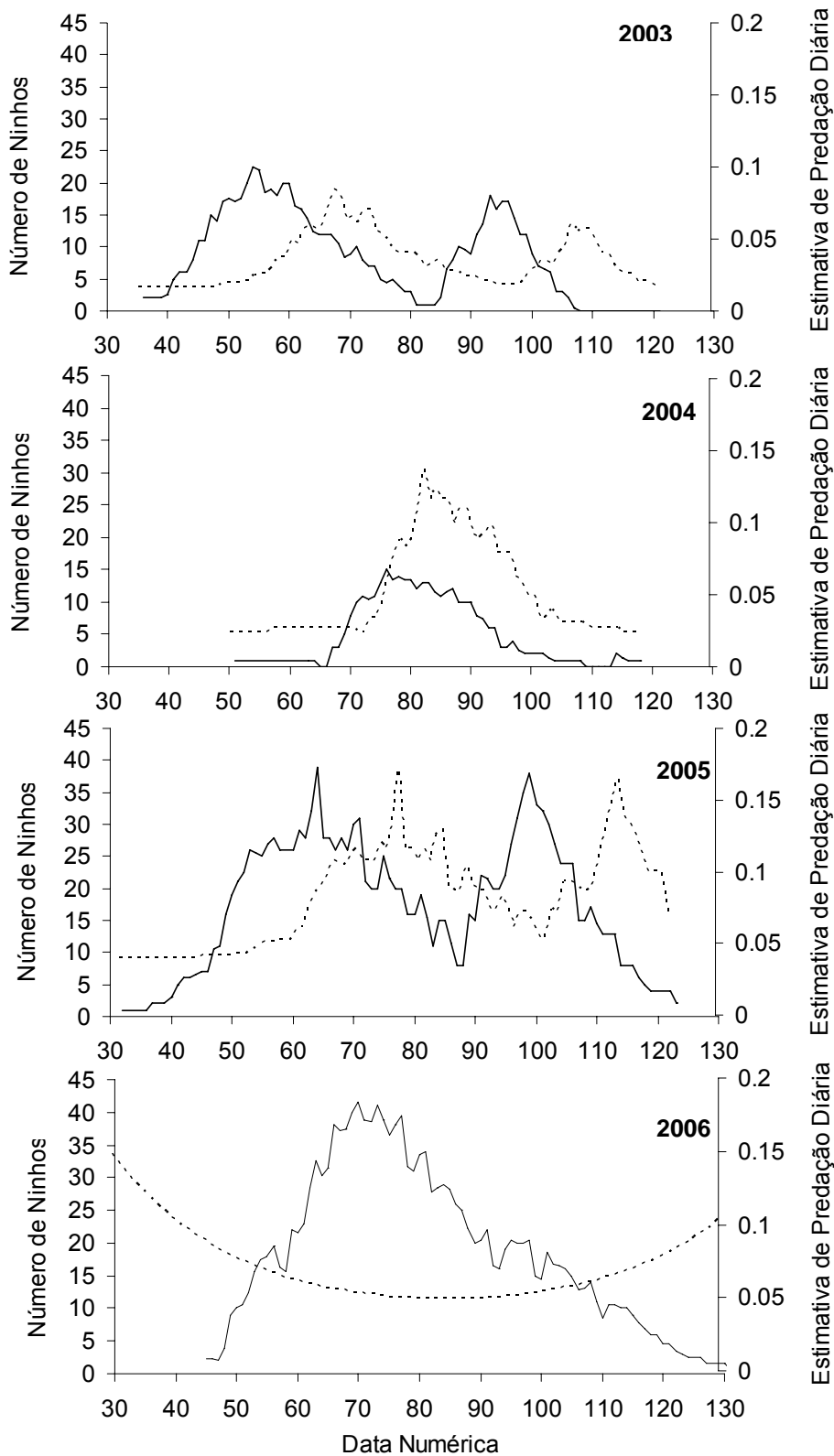


Figura 2. Número absoluto de ninhos de *E. chiriquensis* (linha contínua) e estimativa de predação diária (linha tracejada) na ESECAE ao longo das estações reprodutivas de 2003 a 2006. Dados mostram a variação na estimativa de predação quando esta foi dependente da densidade de ninhos de *E. chiriquensis* (2003 a 2005) e quando foi independente (2006).

DISCUSSÃO

MECANISMO DENSIDADE DEPENDENTE DE REGULAÇÃO DO RISCO DE PREDACÃO

A predação foi a principal causa do insucesso dos ninhos de *E. chiriquensis* durante as quatro estações reprodutivas estudadas. Portanto, é possível que para *E. chiriquensis* seja válida a hipótese de que esta interação represente uma importante fonte de seleção natural capaz de influenciar a expressão de estratégias reprodutivas (Ricklefs 1969, Martin 1995). A alta taxa de predação foi semelhante à de várias espécies tropicais (Oniki 1979, Martin 1993, Aguilar et al. 2000, Robinson et al. 2000, Duca & Marini 2005). Na área de estudo, a taxa de predação também foi o principal fator de perda de ninhos para outros passeriformes tais como *Suiriri affinis* (Lopes & Marini 2005), *S. islerorum* (Lopes & Marini 2005, França 2008), *Neothraupis fasciata* (Duca 2007) e *Cypsnagra hirundinacea* (Santos 2008), o que mostra que não é uma interação restrita a *E. chiriquensis* e ocorre de forma abrangente entre outras espécies de passeriformes locais. Estes estudos mostram que, assim como para outras áreas tropicais, a predação no Cerrado estudado é um importante fator causador de mortalidade de ninhos de passeriformes.

Este estudo sugere que a predação de ninhos de *E. chiriquensis* ocorre devido a uma resposta funcional do predador, pois a predação está diretamente relacionada à abundância de seus ninhos. Isto porque os ninhos de *E. chiriquensis* não estão disponíveis durante todo o ano e os predadores devem direcionar seu forrageamento de forma a incluir ninhos na sua dieta durante o período reprodutivo de *E. chiriquensis* e outras espécies. Nos demais meses do ano, os predadores se alimentam de outros tipos de presas. Esta capacidade que os predadores tem de mudar sua presa de acordo com a abundância das mesmas, é uma resposta comportamental primordial nas

respostas do tipo funcional (Anderson & Erlinger 1977, Pyke et al. 1977, Korpimaki 1987). Outra evidência de que a resposta dos predadores à abundância de ninhos de *E. chiriquensis* é do tipo funcional, é a ocorrência de predadores de ninho generalistas na área. Este tipo de predador é oportunista e consome o alimento local e temporalmente mais abundante (Solomon 1949, Hanski et al. 1991, Schmidt & Brown 1996, Schmidt & Whelan 1999, Roos 2002, Schaubert et al. 2004). Alguns predadores de ninhos naturais registrados na ESECAE foram gambás (*Didelphis* sp.), cachorro doméstico (*Canis familiaris*), roedores e répteis (como cobras e lagartos), além de aves (França 2005, França et al. *em preparação*). Destes predadores, as aves (principalmente *Cyanocorax cristatellus*) parecem ser os mais importantes em número de ninhos predados (França 2005, França et al. *em preparação*). A maioria destes predadores é considerada generalista (Hanski et al. 1991, Schmidt & Whelan 1998, Schmidt & Whelan 1999, Schaubert et al. 2004), sendo assim, capazes de responder de forma comportamental à disponibilidade de seu alimento.

Os resultados deste estudo não permitem avaliar a existência de resposta numérica dos predadores, visto que não se conhece o quanto a abundância de ninhos de *E. chiriquensis* pode afetar aspectos da sobrevivência e reprodução do predador. No entanto, provavelmente o curto período reprodutivo de *E. chiriquensis* (3 meses) é insuficiente para causar efeitos numéricos na população de predadores ao longo da estação reprodutiva. Por outro lado, como os conteúdos de ninho podem ser usados para alimentar as proles dos predadores, então, os anos de maior abundância de ninhos possivelmente resultem em maior sucesso reprodutivo dos predadores e em aumento populacional dos predadores no ano seguinte.

Este estudo aparenta ser o primeiro a registrar variação do efeito dependente da densidade entre anos para o mesmo sistema predador-presa. A forma variada como se expressou a relação dependente da densidade entre o risco de predação e a

abundância de ninhos de *E. chiriquensis*, e mesmo a ausência deste mecanismo em uma estação reprodutiva, não foi observada em outros estudos que avaliaram regulação densidade-dependente em sistemas predador-presa (e.g. Reitsma 1992, Schmidt & Whelan 1999, Roos 2002). O atraso na dependência da densidade é difícil de ser demonstrado em sistemas naturais e é mais bem compreendido para situações em que há uma resposta numérica do predador à densidade de presas (Begon et al. 2007). Possivelmente, a imprevisibilidade na intensidade e a forma como varia a interação predador-presa indicam que outros fatores ambientais afetem os predadores. Os predadores podem responder à abundância e distribuição de outros recursos alternativos durante a estação reprodutiva (Holling 1965, Hassell 1978, van Baalen et al. 2001). Em adição, os predadores podem ocorrer em baixa abundância durante anos de alta mortalidade ou baixa fecundidade associadas a outros fatores ambientais que não sejam a abundância de ninhos. Mais estudos são necessários para que sejam definidos os papéis que outras interações entre o predador e seu ambiente exercem sobre a interação predador-ninho de *E. chiriquensis*.

IMPREVISIBILIDADE NO RISCO DE PREDACÃO

No presente estudo, a predação de ninhos de *E. chiriquensis* foi dependente da abundância de seus ninhos. Em comunidades nas quais os predadores respondem à abundância dos ninhos, provavelmente aves com maior densidade de ninhos não consigam evitar períodos de alta taxa de predação (Reitsma 1992, Major et al. 1994, Schmidt & Whelan 1999, Roos 2002, Gunnarsson & Elmberg 2008). De forma geral, predadores de ninhos são generalistas (Holling 1959, Korpimaki 1986, Korpimaki 1988, Mitchell & Brown 1990, Sonerud 1992, Sutherland 1996, White et al. 1996, Skalski & Gilliam 2001), os quais têm a capacidade de avaliar e responder à alta abundância de

presas, além de trocar sua dieta por recursos localmente abundantes (Solomon 1949, Lack 1968, Hanski et al. 1991, Marini 1997, Roos 2002, Schaubert et al. 2004). Neste caso, as espécies que nidificam em abundância, assim como *E. chiriquensis*, servem como sinal para indicar ao predador a alta disponibilidade de um dado tipo de alimento e para indicar o momento certo de alterar a dieta para recursos mais abundantes (e.g. Miller et al. 2006). Como os ninhos de *E. chiriquensis* são os mais abundantes na área de estudo (62% do total de ninhos encontrados), então ao invés de *E. chiriquensis* responder temporalmente à variação na taxa de predação, os predadores é que parecem responder à abundância de seus ninhos.

A variação anual na forma como o predador interagiu com a abundância de ninhos, tornou o risco de predação imprevisível tanto entre anos quanto ao longo da estação reprodutiva. Isto pode inviabilizar que uma resposta imediata de *E. chiriquensis* ao risco de predação resulte em maior sucesso reprodutivo. Em algumas espécies de aves, os indivíduos são capazes de responder de forma imediata ao risco de predação e com isto mudar sua estratégia reprodutiva (Ghalambor & Martin 2001, Ghalambor & Martin 2002, Fontaine & Martin 2006). O risco imediato de predação não foi um sinal confiável para *E. chiriquensis* avaliar a chance de sucesso de suas ninhadas. Isto porque variou temporalmente entre estações reprodutivas, ao longo de cada estação reprodutiva e mesmo ao longo do ciclo de desenvolvimento de um ninho. Nesta área de estudo, a grande oscilação temporal no risco de predação, possivelmente, impede que os indivíduos de *E. chiriquensis* percebam qualquer tendência no risco de predação com muita antecedência e tomem decisões que venham a se refletir no seu período reprodutivo.

A imprevisibilidade no risco de predação, juntamente com a interação dependente da densidade entre a abundância de ninhos de *E. chiriquensis* e o risco de predação, podem impedir que qualquer pressão seletiva da predação interfira no

período reprodutivo de *E. chiriquensis*. Portanto, a hipótese de que a atividade reprodutiva dos indivíduos deve ocorrer de forma a evitar períodos de alto risco de predação (Morton 1971, Armstrong & Pyke 1991, Sieving 1992, Kleindorfer & Hoi 1997) não mostrou-se válida para *E. chiriquensis* no local em que ocorreu este estudo. Outros estudos mostraram que mesmo a predação sendo o principal agente causador de mortalidade de ninhos de aves, a reprodução sazonal não é uma estratégia para evitar períodos de altas taxas de predação (Major et al. 1994) e que variações no período reprodutivo podem ser melhor explicadas por variações climáticas do que por variações no risco de predação (Preston & Rotenberry 2006).

Poucos estudos avaliaram a importância da predação para a determinação do período reprodutivo em aves (Wiklund 1984, Major et al. 1994, Young 1994), mesmo a predação sendo a principal causa de mortalidade de ninhos (Ricklefs 1969, Martin 1993). Aparentemente este é o primeiro estudo deste tipo para uma espécie neotropical. Assim sendo, é um raro caso no qual é documentada tanto a ocorrência de um mecanismo de regulação dependente da densidade envolvendo ninhos naturais de aves quanto a relação entre o período reprodutivo e o risco de predação de ninhos naturais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adamcik R. S., Todd A. W. & Keith L. B. 1979. Demographic and dietary response of Red-tailed Hawks during a Snowshoe Hare fluctuation. *Canadian Field-Naturalist* 93: 16-27.
- Aguilar T. M., Maldonado-Coelho M. & Marini M. Â. 2000. Nesting biology of the gray-hooded Flycatcher (*Mionectes rufiventris*). *Ornitologia Neotropical* 11: 223-230.
- Anderson D. E. & Erlinger S. 1977. Influence of predation on rodent populations. *Oikos* 29: 591-597.
- Armstrong D. P. & Pyke G. H. 1991. Seasonal patterns of reproduction in Heathland Honeyeaters are not responses to changing nectar availability. *Auk* 108: 99-107.
- Begon M., Townsend C. R. & Harper J. L. 2007. *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. 4. ed. Artmed. Porto Alegre.
- Best L. B. & Stauffer D. F. 1980. Factors affecting nesting success in riparian bird communities. *Condor* 82: 149-158.
- Burnham K. P. & Anderson D. R. 1998. *Model selection and inference: a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag. New York.
- Cooch E. & White G. 2004. *Using MARK – A Gentle Introduction*. [Online.] Available at <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/markbook.exe> (acessado em julho de 2007).
- Crabtree R. L., Broome L. S. & Wolfe M. L. 1989. Effects of habitat characteristic on gadwall nest predation and nest-site selection. *Journal of Wildlife Management* 53: 129-137.
- Craighead J. & Craighead F. 1956. *Hawks, owls and wildlife*. Stackpole Co, Harrisburg.

- Darveau M., Belanger L., Huot J., Melançon E. & Debellefenille S. 1997. Forestry practices and the risk of bird nest predation in a boreal coniferous forest. *Ecological Applications* 7: 572-580.
- Duca C. G. 2007. Biologia e conservação de *Neothraupis fasciata* (Aves: Thraupidae) no Cerrado do Brasil Central. *Tese de doutorado*, Universidade de Brasília, Brasília.
- Duca C. G. & Marini M. Â. 2005. Temporal variation in the reproductive success of *Cacicus haemorrhous* (Linnaeus) (Aves, Icterinae) in an Atlantic Forest reserve in Southeast Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 22: 484-489.
- Dunn E. 1977. Predation by Weasels (*Mustela nivalis*) on breeding Tits (*Parus* spp.) in relation to the density of tits and rodents. *Journal of Animal Ecology* 46: 633-652.
- Fontaine J. J. & Martin T. E. 2006. Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecology Letters* 9: 428-434.
- França L. C. 2005. Teste do efeito de borda na predação de ninhos naturais e artificiais no cerrado do planalto Central. *Dissertação de mestrado*. Universidade de Brasília, Brasília.
- França L. F. 2008. Demografia e conservação de *Suiriri islerorum* um passeriforme endêmico do Cerrado. *Tese de doutorado*, Universidade de Brasília, Brasília.
- França L. F., Sousa N. O. M., Santos L. R., Duca C. G., Gressler D. T., Borges F. J. A., Lopes L. E., Manica L. T., Medeiros R. C. S., Paiva L. V. & Marini M. Â. Passeriformes: common nest predators and prey in a Neotropical savana. *Em preparação*.
- Gaston A. J. 1973. The ecology and behaviour of the Long-tailed Tit. *Ibis* 115: 330-351.
- Ghalambor C. K. & Martin T. E. 2001. Fecundity-survival trade-offs and parental risk-taking in birds. *Science* 292: 494-497.

- Ghalambor C. K. & Martin T. E. 2002. Comparative manipulation of predation risk in incubating birds reveals variability in the plasticity of responses. *Behavioral Ecology* 13: 101-108.
- Göransson G., Karlsson J., Nilsson S. G. & Ulfstrand S. 1975. Predation on birds' nests in relation to antipredator aggression and nest density: an experimental study. *Oikos* 26: 117-120.
- Gotmark F. & Post P. 1996. Prey selection by Sparrowhawks, *Accipiter nisus*: relative predation risk for breeding passerine birds in relation to their size, ecology and behaviour. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 351: 1559-1577.
- Grant P. R., Grant B. R., Keller L. F. & Petren K. 2000. Effects of El Niño events on Darwin's finch productivity. *Ecology* 81: 2442-2457.
- Grant T. A., Shaffer T. L., Madden E. M. & Pietz P. J. 2005. Time-specific variation in passerine nest survival: new insights into old questions. *Auk* 122: 661-672.
- Gunnarsson G. & Elmberg J. 2008. Density-dependent nest predation - an experiment with simulated Mallard nests in contrasting landscapes. *Ibis* 150: 259-269.
- Hanski I., Hansson L. & Henttonen H. 1991. Specialist predators, generalist predators, and the microtine rodent cycle. *Journal of Animal Ecology* 60: 353-367.
- Hassell M. P. 1978. *The dynamics of arthropod predator-prey*. Princeton University Press. Princeton.
- Holling C. S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist* 91: 385-398.
- Holling C. S. 1965. The functional response of predator to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 45: 3-60.
- Jaksic F. M. 1989. Opportunism vs selectivity among carnivorous predator that eat mammalian prey: a statistical test of hypothesis. *Oikos* 56: 427-430.

- Kleindorfer S. & Hoi H. 1997. Nest predation avoidance: an alternative explanation for male incubation in *Acrocephalus melanopogon*. *Ethology* 103: 619-631
- Korpimäki E. 1986. Diet variation hunting habitat and reproductive output of the Kestrel *Falco tinnunculus* in the light of the optimal diet theory. *Ornis Fennica* 63: 84-90.
- Korpimäki E. 1987. Dietary shifts, niche relationships and reproductive output of coexisting Kestrel and Long-eared Owls. *Oecologia* 74: 277-285.
- Korpimäki E. 1988. Diet of breeding Tengmalm's Owls *Aegolius funereus*: long-term changes and year-to-year variation under cyclic food conditions. *Ornis Fennica* 65: 21-30.
- Korpimäki E. & Norrdahl K. 1991. Numerical and functional responses of Kestrels, Short-eared Owls, and Long-eared Owls to vole densities. *Ecology* 72: 814-826.
- Lack D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. London, Methuen.
- Lester P. J. & Harmsen R. 2002. Functional and numerical responses do not always indicate the most effective predator for biological control: an analysis of two predators in a two-prey system. *Journal of Applied Ecology* 39: 455-468.
- Lloyd P., Little R. M. & Crowe T. M. 2001. Food availability and seasonal variation in nest predation pressure as factors influencing the timing of breeding of *Namaqua sandgrouse* in the Nama Karoo, South Africa. *African Zoology* 36: 1-11.
- Lopes L. E. & Marini M. Â. 2005. Biologia reprodutiva de *Suiriri affinis* e *S. islerorum* (Aves: Tyrannidae) no Cerrado do Brasil Central. *Papéis Avulsos de Zoologia* 45: 127-141.
- Major R. E., Pyke G. H., Christy M. T., Gownig G. & Hill R. S. 1994. Can nest predation explain the timing of the breeding-season and the pattern of nest dispersion of New Holland Honeyeaters? *Oikos* 69: 364-372.
- Marini M. Â. 1997. Predation-mediated bird nest diversity: an experimental test. *Canadian Journal of Zoology* 75: 317-323.

- Marini M. Â. & Weale M. 1997. Density- and frequency-dependent predation of artificial bird nests. *Biological Journal of the Linnean Society* 62: 195-208.
- Martin T. E. 1988a. Processes organizing open-nesting bird assemblages: competition or nest predation? *Evolutionary Ecology* 2: 37-50.
- Martin T. E. 1988b. Habitat and area effects on forest bird assemblages: is nest predation an influence? *Ecology* 69: 74-84.
- Martin T. E. 1993. Nest predation among vegetation layers and hábitat types: revising the dogmas. *American Naturalist* 141: 897-913.
- Martin T. E. 1995. Avian life-history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecological Monographs* 65: 101-127.
- Martin T. E., Scott J. & Menge C. 2000. Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* 267: 2287-2293.
- Medeiros R. C. S. & Marini M. Â. 2007. Biologia reprodutiva de *Elaenia chiriquensis* (Lawrence) (Aves, Tyrannidae) em Cerrado do Brasil Central. *Revista Brasileira de Zoologia* 24: 12-20.
- Miller D. A., Grand J. B., Fondell T. F. & Anthony M. 2006. Predator functional response and prey survival: direct and indirect interactions affecting a marked prey population. *Journal of Animal Ecology* 75: 101-110.
- Mitchell W. A. & Brown J. S. 1990. Density-dependent harvest rates by optimal foragers. *Oikos* 57: 180-190.
- Morton E. S. 1971. Nest predation affecting the breeding season of the Clay-colored Robin, a tropical song bird. *Science* 171: 920-921.
- Murdoch W. W. 1971. The developmental response of predators to changes in prey density. *Ecology* 52: 132-137.

- Nolan Jr. V. 1963. Reproductive success of birds in a deciduous scrub habitat. *Ecology* 44: 305-313.
- Nolan Jr. V. 1978. *The ecology and behavior of the Prairie Warbler* *Dendroica discolor*. American Ornithologists' Union. Washington, DC.
- Oniki Y. 1979. Is nesting success of birds low in the tropics? *Biotropica* 11: 60-69.
- Pinho J. B.. 2005. Riqueza de espécies, padrões de migração e biologia reprodutiva de Aves em quatro ambientes florestais do Pantanal de Poconé, MT. Tese de doutorado. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Preston K. L. & Rotenberry J. T. 2006. The role of food, nest predation and climate in timing of Wrentit reproductive activities. *Condor* 108: 832-841.
- Pyke G. H., Pulliam H. R. & Charnov E. L. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology* 52: 137-154.
- Redpath S. M. & Thirgood S. J. 1999. Numerical and functional responses in generalist predators: Hen Harriers and Peregrines on Scottish Grouse Moors. *Journal of Animal Ecology* 68: 879-892.
- Reitsma L. 1992. Is nest predation density dependent? A test using artificial nests. *Canadian Journal of Zoology* 70: 2498-2500
- Ricklefs R. E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology* 9: 1-48.
- Robinson W. D., Robinson T. R., Robinson S. K. & Brawn J. D. 2000. Nesting success of understory forest birds in central Panama. *Journal of Avian Biology* 31: 151-164.
- Roos S. 2002. Functional response, seasonal decline and landscape differences in nest predation risk. *Oecologia* 133: 608-615.
- Roper J. J. & Goldstein R. R. 1997. A test of the Skutch hypothesis: does activity at nests increase nest predation risk? *Journal of Avian Biology* 28: 111-116.

- Saino N., Romano M., Ambrosini R., Ferrari R. P. & Moller A. P. 2004. Timing of reproduction and egg quality covary with temperature in the insectivorous Barn Swallow, *Hirundo rustica*. *Functional Ecology* 18: 50-57.
- Salonen V. & Penttinen A. 1988. Factors affecting nest predation in Great Crested Grebe: field observations, experiments and their statistical analysis. *Ornis Fennica* 65: 13-20.
- Santos L. R. 2008. Biologia reprodutiva e comportamento cooperativo em ninhos de *Cypsnagra hirundinacea*. *Dissertação de Mestrado*. Universidade de Brasília, Brasília.
- SAS Institute. 1997. *SAS/STAT software: Changes and enhancements through release 6.12*. SAS Institute. CIDADE?.
- Schauber E. M., Ostfeld R. S. & Jones C. G. 2004. Type 3 functional response of Mice to Gypsy Moth pupae: is it stabilizing? *Oikos* 107: 592-602.
- Schmidt K. A. & Brown J. S. 1996. Patch assessment in Fox Squirrels: The role of resource density, patch size, and patch boundaries. *American Naturalist* 147: 360-380.
- Schmidt K. A. & Whelan C. J. 1998. Predator-mediated interactions between and within guilds of nesting songbirds: experimental and observational evidence. *American Naturalist* 152: 393-402.
- Schmidt K. A. & Whelan C. J. 1999. The relative impacts of nest predation and brood parasitism on seasonal fecundity in songbirds. *Conservation Biology* 13: 46-57.
- Shaffer T. L. 2004. A unified approach to analyzing nest success. *Auk* 121: 526-540.
- Sieving K. E. 1992. Nest predation and differential insular extinction among selected forest birds of central Panama. *Ecology* 73: 2310-2328.
- Skalski G. T. & Gilliam J. 2001. Functional response with predator interference: variable alternative to the Holling type II model. *Ecology* 82: 3083-3092.

- Slagsvold T. 1982. Clutch size variation in passerine birds: the nest predation hypothesis. *Oecologia* 54: 159-169.
- Snow D. W. 1958. The breeding of the Blackbird *Turdus merula* at Oxford. *Ibis* 100: 1-30.
- Solomon M. E. 1949. The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 18: 1-35.
- Sonerud G. A. 1992. Functional responses of birds of prey: biases due to the load-size effect in central place foragers. *Oikos* 63: 223-232.
- Stauffer D. F. & Best L. B. 1986. Nest site characteristics of open-nest birds in riparian hábitat in Iowa. *Wilson Bulletin* 98: 231-242.
- Stutchbury B. J. M. & Morton E. S. 2001. *Behavioral ecology of tropical birds*. Academic Press. San Diego. 165p.
- Sugden L. G. & Beyersbergen G. W. 1986. Effect of density and concealment on American Crow predation of simulated duck nests. *Journal of Wildlife Management* 50: 9-14.
- Sutherland W. J. 1996. Predicting the consequences of habitat loss for migratory populations. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences* 263: 1325-1327.
- Taylor R. J. 1984. *Predation*. Chapman & Hall, London.
- van Baalen M., Krivan V., van Rijn P. C. J. & Sabelis M. W. 2001. Alternative food, switching predators, and the persistence of predator-prey systems. *American Naturalist* 157: 512-524.
- White P. I., White C. A. V. & Ralls K. 1996. Functional and numerical responses of Kit Foxes to a short-term decline in mammalian prey. *Journal of Mammalogy* 77: 370-372.

- Wiklund C. G. 1984. Reproductive synchrony in the Fieldfare (*Turdus pilaris*) in relation to spring arrival, nest predation, and nestling starvation. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 15: 311-316.
- Williams T. D. 1994. Intraspecific variation in egg composition in birds: effects on offspring fitness. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 69: 35-59.
- Wunderle Jr. J. M. 1982. The timing of the breeding season in the Bananaquit (*Coereba flaveola*) on the island of Grenada, W.I. *Biotropica* 14: 124-131.
- Young B. E. 1994. The effects of food nest predation and weather on the timing of breeding in tropical House Wrens. *Condor* 96: 341-353.
- Zimmerman J. L. 1984. Nest predation and its relationship to hábitat and nest density in Dickcissels. *Condor* 86: 68-72.

CONCLUSÕES FINAIS

A janela reprodutiva de *E. chiriquensis* foi delimitada pela atividade migratória e não por fatores ambientais diretamente relacionados ao hábitat reprodutivo. Como a data de chegada de *E. chiriquensis* foi fixa entre anos, então a janela reprodutiva da espécie ficou restrita a aproximadamente 4,4 meses. Este período é considerado curto para aves tropicais, contrariando assim a idéia de que aves que vivem em menores latitudes possuem mais tempo para decidir o momento certo para iniciar a reprodução do que aves que habitam altas latitudes. Portanto, o estudo aqui apresentado demonstrou que um período migratório fixo associado a um período reprodutivo curto também pode ocorrer em regiões tropicais.

A data de início e, em menor proporção, a data de fim da reprodução (período de postura de ovos) de *E. chiriquensis* foi flexível entre os cinco anos de estudo, mesmo que a janela reprodutiva tenha sido fixa. Espécies sazonais, assim como *E. chiriquensis*, normalmente não alteram sua janela reprodutiva, apenas ajustam o início da nidificação às melhores condições ambientais. Para *E. chiriquensis*, o ajuste no início do período reprodutivo esteve relacionado a uma menor variação nas temperaturas máximas e mínimas ao longo do dia e/ou aumento da umidade relativa do ar. A temperatura é normalmente um dos sinais de curto prazo usados por aves de zonas temperadas e a precipitação e/ou disponibilidade de alimento são usados por espécies tropicais. Portanto, a resposta de *E. chiriquensis* a um sinal de curto prazo se assemelha mais àquelas encontradas em aves de regiões temperadas do que às de florestas tropicais úmidas já estudadas. O fim da postura de ovos foi mais fixo que o início e nenhum fator climático mostrou potencial de ajustá-lo. Possivelmente, o fim da reprodução está ligado a fatores endógenos ou, ainda, a sinais de longa duração (e.g.

fotoperíodo) percebidos ao longo do tempo de permanência de *E. chiriquensis* na área reprodutiva.

Apesar da predação ser o principal fator causador de insucesso dos ninhos de *E. chiriquensis*, é improvável que a espécie regule seu período reprodutivo (período de postura de ovos) em função do risco de predação. Isto porque a predação de ninhos de *E. chiriquensis* foi dependente da abundância de seus próprios ninhos. Normalmente, as espécies com maior densidade de ninhos não conseguem evitar períodos de alta taxa de predação quando os predadores de ninhos respondem à abundância de suas presas. Como os ninhos de *E. chiriquensis* são os mais abundantes na área de estudo, então ao invés de *E. chiriquensis* responder temporalmente à variação na taxa de predação, os predadores é que parecem responder à abundância de seus ninhos. Além disso, a variação anual na forma como o predador interagiu com a abundância de ninhos tornou o risco de predação imprevisível tanto entre anos quanto ao longo da estação reprodutiva. Isto pode inviabilizar que uma resposta imediata de *E. chiriquensis* ao risco de predação resulte em maior sucesso reprodutivo. A imprevisibilidade no risco de predação, juntamente com a interação entre a abundância de ninhos de *E. chiriquensis* e o risco de predação, pode impedir que qualquer pressão seletiva da predação interfira no período reprodutivo de *E. chiriquensis*. Portanto, *E. chiriquensis* parece ser uma espécie com janela reprodutiva curta e inflexível delimitada pela atividade migratória. Além disso, apesar das restrições no tempo de ocorrência na área reprodutiva, a espécie pode ajustar o início da reprodução a variações locais do tempo (ex. precipitação, temperatura). A predação de ninhos, mesmo sendo o principal fator causador de mortalidade, aparentemente não exerce pressão seletiva de ajuste do período reprodutivo de *E. chiriquensis*.