



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA

INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Parasitismo experimental em ninhos de aves do Cerrado

Smart Nesting



Thiago Filadelfo Miranda

Orientador: Miguel Ângelo Marini

Brasília-DF

2014



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Dissertação de Mestrado de

THIAGO FILADELFO MIRANDA

Título:

“Parasitismo experimental em ninhos de aves do
Cerrado”

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Miguel Ângelo Marini

Presidente/Orientador

ZOO/UnB

Profa. Dr^a. Regina Helena Ferraz Macedo

Membro Titular

ZOO/UnB

Profa. Dr^a. Maria Alice dos Santos Alves

Membro Titular Externo

ECO/UERJ

Brasília, 04 de junho de 2014.

AGRADECIMENTOS

Antes de começar a agradecer gostaria de deixar registrado aqui, para os que não sabem, que este mestrado foi algo que fiz questão de me dar de presente. Explico. Fiz biologia apenas porque eu queria estudar aves, mais especificamente, reprodução de aves silvestres. Fiz graduação em uma universidade que infelizmente não tinha ornitólogos ou um laboratório que trabalhasse com aves, assim, tive que dar um jeito de aprender sobre o grupo em que eu queria me aperfeiçoar. Tranquei semestre para estagiar com aves fora da Bahia, dei um jeito de ir a todos os Congressos de Ornitologia que aconteceram ao longo da minha graduação, estagiei em tudo que pude encontrar com aves em Salvador – Museu de Zoologia da UFBA, Centros de Triagem, Zoológicos... e participei de vários grupos de pesquisa ou consultorias que me levassem a campo para no tempo livre ver passarinho. Deu trabalho, mas consegui aprender o básico. Fazer mestrado dentro de um laboratório que faz pesquisa com aves, com colegazinhas que também desenvolvem projetos com aves e ter um orientador que trabalha com aves, e é uma de minhas poucas referências no Brasil em reprodução de aves, foi para mim algo de que eu não poderia abrir mão de conseguir.

Assim, gostaria primeiramente de agradecer ao meu orientador, Prof. Dr. Miguel Ângelo Marini, por todo apoio recebido ao longo do mestrado, desde a fase de escolha do projeto - que precisava ser algo de que eu gostasse e sentisse aptidão para realizar, até os incentivos para participação em congressos, andamento de publicações empacadas e na condução da própria dissertação em si. Valeu professor, você fez valer a minha vida e estes dois anos de mestrado supriram todas as minhas expectativas.

Muitas pessoas ajudaram na realização deste trabalho e espero lembrar de agradecer a todas aqui.

Aos membros da banca de defesa, Dra. Regina Macedo, Dra. Maria Alice Alves e Dr. Raphael Igor Dias, pelas sugestões e críticas que, tenho certeza, irão contribuir para melhoria da dissertação. A todos os professores da Pós-Graduação em Ecologia, aos coordenadores da Pós e a secretária Vanessa.

Gostaria de agradecer a todos os meus colegas do Laboratório de Ecologia e Conservação de Aves: Guaraldo, Gressler, Denise, Zélia, Paulo, Yara, Gabi, Neander, Luane, Mariângela e Nicole, não apenas pela ajuda e força em campo, mas pelas deliciosas discussões ornitológicas e amizade conquistada no convívio diário.

Agradeço também aos colegas e companheiros de caminhada do curso de Pós-Graduação: Pedro, Gabriel, Pietro, Guth, Brito, Alan, Vivian, Ingrid, Stefânia, Lenti, Pablo, Paulo e Denise; a todos os amigos de corredor: Babi, Renatinha, Pedrão, Nárjara, Ana Martins, Leo Gaúcho, Leozinho, Jú Ribeiro, Guiban, Fábio Hudson, Xexa e Clarisse, Tatá e Reuber, Diego, Diniz e Desiré, Paulinha Sicsu, João Victor, Danilo Fortunato, Lilian Manica, Milene, Pedro de Moraes e Saul; aos amigos de Brasília: Manú Brito, Cho, Jú Bragança, Mari Silveira, Yonara, Maries, Demian e Nina, Jaime e Joana; e à minha segunda família aqui, os amigos da acolhedora República da Siriema: Ricardo, Samuca, Bruna, Carlota, Pedro e Áurea. Meus amigos de CBO's e desse Brasil imenso. A Erica Pacífico que me encheu o saco para terminar logo e me dedicar exclusivamente às araras, ta pronto magrela. Ao Sidnei Sampaio que foi o primeiro a me dizer ainda na graduação que eu tinha que vir pra UnB atrás do Miguel, valeu por todos os ensinamentos. Um agradecimento especial para a Vivi, que me acompanhou na jornada inicial para passar no mestrado, seu incentivo foi essencial garota, essa conquista é sua também. Valeu galera por todas as conversas sobre análises estatísticas e delineamento amostral e, é claro, por todos os churras de confraternização, festinhas no apê, passeios em cachoeiras e cervejinhas em butecos pé sujo, minha estadia em Brasília foi muito tranquila por culpa de vocês.

Queria agradecer também à minha família, em especial aos meus pais, que sempre me apoiaram na decisão de fazer o que gosto e me deram todo o suporte para tanto. A meus amigos em Salvador (melhor nem listar) por me apoiarem nesta decisão de fazer o mestrado aqui em Brasília e entender todas as ausências, tive todo o suporte que pedi e mais um pouco. Alguns até me visitaram, mesmo que eu não fosse o motivo da viagem, né?! Lú Leite, Lili, Breno e Coto, valeu assim mesmo pela diversão durante os encontros.

Agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento Técnico do Ensino Superior (CAPES) pela bolsa de estudos para realização do mestrado, à coordenação da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE) e novamente ao Programa de Pós-graduação em Ecologia por todo o apoio.

SUMÁRIO

Apresentação.....	06
Resumo.....	07
Abstract.....	09
Introdução.....	11
Métodos.....	13
Área de Estudo.....	13
Parasitismo Experimental.....	15
Análises Estatísticas.....	18
Resultados.....	18
Ovos Reais x Artificiais.....	19
Ovos Miméticos x Não-miméticos.....	19
Discussão.....	21
Hipótese do Atraso Evolutivo.....	21
Hipótese do Equilíbrio Evolutivo.....	23
Espécies Rejetoras.....	24
Agradecimentos.....	25
Literatura Citada.....	26

APRESENTAÇÃO

Esta dissertação foi desenvolvida para obtenção do título de Mestre pelo Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília. A mesma foi feita em parceria com a pesquisadora Mariana Silveira e escrita em formato de artigo científico para futura submissão ao periódico *The Auk: Ornithological Advances*. As normas de publicação para o periódico foram seguidas e as mesmas estão apresentadas no endereço eletrônico:

http://www.peertrack.net/COPO/AUK-CONDOR_Instructions_for_Authors.pdf

1

2 **RESUMO**

3 O parasitismo de ninhos afeta diretamente o sucesso reprodutivo das espécies
4 hospedeiras, com redução no tamanho da ninhada, sucesso de eclosão e sobrevivência
5 dos ninhos. A coevolução na interação parasita-hospedeiro se assemelha a uma
6 corrida armamentista evolutiva com hospedeiros e parasitas sempre desenvolvendo
7 novas estratégias de defesa e contra-ataques entre si. O reconhecimento e a rejeição de
8 ovos parasitas são respostas adaptativas usadas por muitas espécies expostas à pressão
9 seletiva do parasitismo de ninhos. Devido ao contínuo processo de fragmentação do
10 cerrado no Brasil Central, mais do habitat freqüentemente utilizado para o
11 estabelecimento do parasita de ninhos (chopim, *Molothrus bonariensis*) está sendo
12 disponibilizado. Tal expansão permite o contato com espécies que nunca
13 experimentaram o parasitismo de ninho e, portanto, não possuem estratégias de defesa
14 contra ele. O objetivo do presente estudo foi examinar a resposta comportamental de
15 oito espécies de Passeriformes após parasitismo experimental de ninhos, acessando suas
16 tolerâncias ao parasitismo, determinando qual hipótese melhor explicaria a aceitação
17 dos ovos parasitas, Hipótese do Atraso ou Equilíbrio Evolutivo. O experimento foi
18 realizado com 215 ninhos por meio de dois tratamentos: ovos artificiais de chopim
19 (padrão mimético, n=133) ou ovos artificiais azuis (padrão não-mimético, n=82).
20 Chibum (*Elaenia chiriquensis*), guaracava-de-topete-uniforme (*Elaenia cristata*), João-
21 de-pau (*Phacellodomus rufifrons*) e sabiá-barranco (*Turdus leucomelas*) aceitaram a
22 grande maioria dos ovos miméticos e não-miméticos, comportamento melhor explicado
23 pela Hipótese do Atraso Evolutivo. O sabiá-poca (*Turdus amaurochalinus*) e sabiá-do-
24 campo (*Mimus saturninus*) aceitaram os ovos miméticos e estiveram mais propensos a
25 rejeitar os ovos não-miméticos, padrão melhor suportado pela Hipótese do Equilíbrio

1 Evolutivo. Peitica-de-chapéu-preto (*Empidonomus aurantioatrocristatus*) mostrou um
2 padrão intermediário que sugere estar próxima de se tornar uma espécie rejeitora, com
3 baixa frequência de aceitação de ovos miméticos e não-miméticos. A espécie que mais
4 sistematicamente rejeitou os ovos artificiais parasitas foi a tesourinha (*Tyrannus*
5 *savana*). Os diferentes estágios de rejeição encontrados mostram que as estratégias de
6 defesa anti-parasitas não são equivalentes entre as espécies. Contrainstintivamente, o
7 João-de-pau (*P. rufifrons*), a guaracava-de-topete-uniforme (*E. cristata*) e o chibum (*E.*
8 *chiriquensis*), espécie migratória, não tiveram registros de parasitismo natural pelo
9 chopim embora todas tenham sido classificadas como espécies que aceitariam o
10 parasitismo, comportamento que precisa ser melhor investigado. Este experimento serve
11 como um bom preditor do potencial impacto que o chopim pode produzir às oito
12 espécies testadas.

13

14 *Palavras-chave:* Cerrado, Hipótese do Atraso Evolutivo, Hipótese do Equilíbrio
15 Evolutivo, hospedeiros, *Molothrus bonariensis*, parasitismo de ninho.

16

17

18

19

20

21

22

23

24

25

1

2 **ABSTRACT**

3 Brood parasitism directly affects hosts' reproductive success, with reduction in clutch
4 size, hatching success and nestling survival. The parasite-host coevolution resembles an
5 evolutionary "arms race" with hosts and parasitic birds always developing new defenses
6 and counterattacks to each other. Recognition and rejection of parasitic eggs are
7 adaptive responses used by many species exposed to brood parasitism. Due to the
8 ongoing fragmentation of cerrado vegetation in Central Brazil more of the habitat
9 frequently used for the establishment of the parasitic Shiny Cowbird (*Molothrus*
10 *bonariensis*) is being provided. This has led to greater contact between this cowbird and
11 species that never experienced brood parasitism and therefore do not have defence
12 strategies against it. The goal of the present study was to examine the behavioral
13 response of eight passerine species assessing their tolerance to experimental brood
14 parasitism, and determining whether the Evolutionary Lag or the Equilibrium
15 hypotheses better explain the acceptance of parasitic eggs. We parasitized 215 nests
16 using one of two treatments: model cowbird egg (mimetic, n=133) or model blue egg
17 (non-mimetic, n=82). Lesser Elaenia, Plain-crested Elaenia, Rufous-fronted Thornbird
18 and Pale-breasted Thrush accepted the majority of mimetic and non-mimetic eggs, a
19 behavior best explained by the Evolutionary Lag Hypothesis. Creamy-bellied Thrush
20 and Chalk-browed Mockingbird accepted mimetic eggs and were more prone to reject
21 the non-mimetic eggs, a pattern better explained by the Evolutionary Equilibrium
22 Hypothesis. Crowned Slaty Flycatcher seems to be half-way toward becoming a rejecter
23 species, with low rates of acceptance of mimetic and non-mimetic eggs. The only
24 complete rejecter was the Fork-tailed Flycatcher. The different ejection stages of the
25 studied species show how antiparasite defenses are not equivalent in all tested species.

1 Counterintuitively, Rufous-fronted Thornbird, Plain-crested Elaenia and the migrant
2 Lesser Elaenia have not been naturally parasitized by the Shiny Cowbird although
3 classified as accepters in the present study, a result that needs further investigation. This
4 experiment serves as a good predictor of the impact that Shiny Cowbird might produce
5 on these eight tested passerines in Central Brazil.

6

7 *Key-words:* brood parasitism, hosts, *Molothrus bonariensis*, Evolutionary Lag
8 Hypothesis, Evolutionary Equilibrium Hypothesis, Cerrado.

9

10

11

12

13

14

15

16

17

18

19

20

21

22

23

24

25

1

2 **INTRODUÇÃO**

3 O parasitismo de ninhos afeta diretamente o sucesso reprodutivo da espécie
4 hospedeira, com redução no tamanho da ninhada (Granfors et al. 2001), no sucesso de
5 eclosão e na sobrevivência dos filhotes (Burhans e Thompson 2000). A co-evolução da
6 interação parasita-hospedeiro se assemelha a uma corrida armamentista, com aves
7 parasitas e hospedeiras sempre desenvolvendo novas defesas e contra-ataques entre si
8 (Dawkins e Krebs 1979, Rothstein e Robinson 1998).

9 O reconhecimento e a rejeição de ovos parasitas são respostas adaptativas usadas
10 por muitas espécies expostas à pressão seletiva do parasitismo de ninhos (Rothstein
11 1982). Além de diferirem entre suas habilidades de reconhecer ovos parasitas, as
12 espécies hospedeiras também respondem ao parasitismo de diferentes maneiras (por
13 exemplo: por meio da ejeção de ovos, Lorenzana e Sealy 2001; ejeção de ninhos, Sato
14 et al. 2009; abandono de ninhos e soterramento de ovos, Guigueno e Sealy 2010;
15 *mobbing* e defesa do ninho, Rands 2012). A plasticidade comportamental observada nas
16 respostas das espécies hospedeiras parece estar fortemente relacionada com uma
17 tentativa de minimizar ou eliminar os custos do parasitismo sem afetar o sucesso
18 reprodutivo do hospedeiro (Cruz e Wiley 1989, Brooke et al. 1998, Lindholm 2000,
19 Lindholm e Thomas 2000, Underwood et al. 2004, Cruz et al. 2008).

20 O chopim (*Molothrus bonariensis*) é um parasita obrigatório e interespecífico de
21 ninhos (Friedmann e Kiff 1985) com uma lista de hospedeiros que inclui mais de 250
22 espécies (Fraga 2002, Lowther 2013). Amplamente distribuído por toda a América do
23 Sul e Central (Fraga 2011), vem expandindo sua distribuição geográfica cada vez mais
24 no sentido norte, alcançando os Estados Unidos da América (Cruz et al. 1985, Smith e
25 Sprunt 1987, Post et al. 1993, Fraga 2011). No Brasil Central, com os avanços da

1 agricultura e desde a construção de Brasília, áreas naturais de Cerrado, um *hotspot* de
2 biodiversidade (Myers et al. 2000), vêm sendo cada vez mais fragmentadas (Klink e
3 Machado 2005), disponibilizando assim, mais do hábitat que é freqüentemente utilizado
4 para o estabelecimento de *M. bonariensis* (Davis e Sealy 2000).

5 Com o avanço da fragmentação, há um aumento também do parasitismo sobre
6 inúmeras espécies nunca antes parasitadas e que não possuem defesas antiparasitárias
7 efetivas (Reboreda et al. 2003). Caso estes novos hospedeiros sejam aves ameaçadas ou
8 endêmicas, o parasitismo pode se tornar mais um fator a afetar a viabilidade de suas
9 populações (Astié e Reboreda 2005), podendo levar até mesmo à ameaça de extinção
10 (Wiley et al. 1991). Pouco se sabe sobre quais espécies sofrem parasitismo de ninho no
11 Brasil e menos ainda sobre como estes hospedeiros respondem ao parasitismo (Sick
12 1958, Cavalcanti e Pimentel 1988, Sick 1997, Gomes e Rodrigues 2010, Costa 2013).
13 Diante disso fica claro que mais estudos são necessários abordando o tema em regiões
14 altamente fragmentadas como o cerrado brasileiro (Silva e Bates 2002).

15 Duas hipóteses tentam explicar a aceitação dos ovos parasitas pelos hospedeiros.
16 A Hipótese do Atraso Evolutivo sugere que alguns Passeriformes podem aceitar ovos de
17 parasitas porque a pressão seletiva foi insuficiente para o desenvolvimento da
18 discriminação e rejeição de ovos (Mayfield 1965, Rothstein 1982). Alternativamente, a
19 Hipótese do Equilíbrio Evolutivo afirma que se o comportamento de ejeção de ovos já
20 tiver se desenvolvido, Passeriformes podem, ainda assim, aceitar os ovos dos parasitas
21 devido ao alto custo da ejeção (Spaw e Rohwer 1987, Rohwer e Spaw 1988).

22 O objetivo do presente estudo foi o de examinar a resposta comportamental de
23 Passeriformes após o parasitismo experimental de ninhos, acessando sua tolerância ao
24 parasitismo e habilidade de reconhecer e rejeitar ovos artificiais. Estes dados nos

1 permitiram testar as duas hipóteses anteriormente citadas e determinar qual delas
2 melhor explica o comportamento de aceitação. Usamos ovos artificiais miméticos e não-
3 miméticos para parasitar experimentalmente 414 ninhos de 44 espécies, mas só tivemos
4 um tamanho amostral suficiente para testar as hipóteses para apenas oito destas espécies
5 de aves: o João-de-pau (*Phacellodomus rufifrons*), a Guaracava-de-topete (*Elaenia*
6 *cristata*), o Chibum (*Elaenia chiriquensis*), a Peitica-de-chapéu-preto (*Empidonomus*
7 *aurantioatrocristatus*), a Tesourinha (*Tyrannus savana*), o Sabiá-do-campo (*Mimus*
8 *saturninus*), o Sabiá-barranco (*Turdus leucomelas*) e o Sabiá-bico-de-osso (*Turdus*
9 *amaurochalinus*). Estas espécies podem ser classificadas como aceitadoras ou ejetoras.
10 Se a aceitação dos ovos se deve a um atraso evolutivo prevemos que hospedeiros irão
11 aceitar tanto os ovos miméticos como os não-miméticos em altas frequências.
12 Entretanto, se a aceitação é mais bem explicada pela hipótese de equilíbrio evolutivo
13 propomos que hospedeiros irão aceitar apenas ovos miméticos.

14

15 **MÉTODOS**

16 **ÁREA DE ESTUDO**

17 O estudo foi conduzido no Distrito Federal, Brasil (ponto central 15°40'S e
18 47°44'O; elevação média 1.040 m anm.), região onde a ocupação humana e
19 agropecuária teve crescimento significativo durante os anos de 1980 e foi
20 primariamente responsável pela redução das áreas de Cerrado (UNESCO 2000).

21 Três áreas amostrais foram utilizadas: uma unidade de conservação (UC) com
22 baixo impacto, o entorno fragmentado desta UC e a área urbana de Brasília. A UC,
23 Estação Ecológica de Águas Emendadas, possui 10.547 ha de vegetação de cerrado,
24 abrangendo desde fitofisionomias abertas, como os campos limpos, a fechadas, como as
25 matas de galeria (Ribeiro e Walter 1998). A paisagem fragmentada do entorno da UC é

1 um mosaico de pequenas propriedades rurais, áreas de pastagem, fragmentos de cerrado
2 muito perturbados e estradas de barro. Procuramos por ninhos em parques e jardins
3 dentro da área urbana de Brasília, localizada a 35 km da UC (Figura 1).

4 O clima no Cerrado é bem definido em duas estações: um período chuvoso e
5 quente de outubro a abril, e outro seco e frio de maio a setembro (Eiten 1993). A
6 temperatura média varia de 20 a 26°C, e a média anual de chuvas fica entre 1.500 e
7 1.750 mm (Nimer 1979).

8

9



10

11 Figura 1. Mapa da área de estudo, 1: área urbana de Brasília, 2: Estação Ecológica de
12 Águas Emendadas (ESECAE), e 3: paisagens fragmentadas no entorno da ESECAE.

13 Fonte: Google Earth.

14

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25

PARASITISMO EXPERIMENTAL

A coleta de dados ocorreu durante cinco estações reprodutivas entre julho e dezembro de 2009 a 2013, conduzido por Mariana Silveira entre 2009 e 2011, e por Thiago Filadelfo em 2012 e 2013. A busca por ninhos foi realizada de maneira similar em todas as áreas por meio de procura na vegetação ou seguindo aves com comportamentos reprodutivos (por exemplo: aves carregando material para construção de ninho). Uma vez encontrado, o ninho recebia um código numérico e uma pequena fita plástica de marcação na cor laranja, disposto ao menos cinco metros do ninho, para auxiliar em sua localização. Ninhos vazios eram monitorados a cada 1-2 dias até que o primeiro ovo fosse posto. Apenas ninhadas em fase de postura ou início de incubação (dias 0 a 3) foram usados para este experimento. Contudo que o parasitismo ocorra após algum ovo do hospedeiro ter sido posto, o momento em que o parasitismo irá ocorrer não trará efeito significativo na resposta do hospedeiro (Peer e Bollinger 1997, Peer et al. 2000, Prather et al. 2007).

Cada ninho foi parasitado experimentalmente com um de dois tratamentos: ovo artificial padrão chopim (mimético) ou ovo artificial azul (não-mimético) (Figura 2). Ovos artificiais azul foram usados para avaliar a discriminação de ovos não-miméticos, neste caso pela cor, uma vez que o ovo do chopim se assemelha à maioria dos ovos das espécies estudadas nas nossas áreas amostrais. O uso de ovos artificiais em parasitismo experimental de ninhos resolve o problema de subestimação dos registros de parasitismos naturais, já que alguns indivíduos podem ejetar ovos parasitas antes que o ninho seja descoberto pelo pesquisador (Ortega 1998). E também por serem os ovos artificiais fáceis de serem produzidos permitindo amostragens de tamanhos maiores (Prather et al. 2007).

1



2 Figura 2. Diferentes tratamentos de ovos artificiais utilizados no experimento de
3 parasitismo de ninhos; Esquerda: ovos artificiais de padrão mimético (marcado com
4 seta), Direita: ovos artificiais de padrão não-mimético (ovo azul), ambos em ninhos de
5 tesourinha (*Tyrannus savana*).

6

7 Ovos artificiais foram feitos com gesso e receberam tinta acrílica não-tóxica
8 Corfix[®], além de uma base de verniz para proteção contra a umidade. Usamos uma
9 combinação de tintas de cor branca, cinza e marrom seguindo protocolo proposto por
10 Klippenstine e Sealy (2008) para simular o fundo opaco com pintas marrom-
11 avermelhadas dos ovos verdadeiros de chopim. Os ovos artificiais foram feitos com
12 biometria e peso semelhante aos ovos verdadeiros de chopim da nossa área de estudo
13 (média \pm DP, n = 45): comprimento = 22.13 ± 0.12 mm, largura = 17.49 ± 0.06 mm e
14 peso fresco 3.61 ± 0.38 g.

15 A Reflectância Ultravioleta (UV) é um parâmetro importante para a
16 discriminação de ovos e diferentes linhagens de aves possuem uma sensibilidade
17 variável ao comprimento de onda da luz UV (Avilés et al. 2006, Aidala et al. 2012a).
18 Entretanto, espécies hospedeiras estão mais aptas a desenvolver um reconhecimento de
19 ovos através da reflectância UV quando estão interagindo com um parasita especialista,

1 como alguns cucos (Honza et al. 2007, Polačiková et al. 2007, Honza e Polačiková
2 2008, Aidala et al. 2012b), e não, como é nosso caso, chopins (Woolfenden et al. 2003,
3 Underwood e Sealy 2008, Ducatez 2014).

4 Os ninhos receberam aleatoriamente um dos tratamentos e só no final do
5 experimento foram selecionados para equilibrar as amostras dos dois tratamentos. Cada
6 ninho foi testado apenas uma vez, entretanto, como as aves não foram anilhadas, não
7 podíamos ter certeza de que não estávamos parasitando ninhos de um mesmo casal ao
8 longo de uma mesma estação reprodutiva. Entretanto, tentamos minimizar esta pseudo-
9 replicação potencial evitando territórios reprodutivos já testados e procurando ninhos
10 em três diferentes sítios amostrais. Quando o ovo artificial era posto no ninho a ser
11 testado, nenhum ovo do hospedeiro era retirado. Os ninhos eram inspecionados
12 diariamente e o experimento durava cinco dias. Embora a maioria das ejeções de ovos
13 ocorra dentro de 24 horas, ejeções tardias pode acontecer até o quinto dia (Rothstein
14 1975, Underwood e Sealy 2006). Após este período teste de cinco dias, todos os ovos
15 artificiais foram removidos, limpos em uma solução diluída de álcool e reutilizados
16 (Klippenstine e Sealy 2008). Ninhos parasitados naturalmente forma incluídos nas
17 análises uma vez que ignorando ninhos já parasitados pode-se excluir indivíduos mais
18 aptos a aceitação e enviar a amostra beneficiando apenas os ejetores (Klippenstine e
19 Sealy 2008).

20 Ovos que permaneceram sem danos e aquecidos dentro dos ninhos foram
21 considerados aceitos, e aqueles que desapareceram de um ninho considerado ativo ou
22 foram danificados (amassados ou arranhados), mas continuaram dentro do ninho foram
23 considerados rejeitados. A ejeção de ovos estranhos ao ninho é considerada a mais
24 comum estratégia de adaptação do hospedeiro embora o soterramento de ovos e o

1 abandono de ninhos sejam também estratégias amplamente utilizadas, portanto,
2 consideradas como respostas de rejeição.

3 O uso de ovos artificiais pode subestimar a frequência de rejeição em espécies
4 que tipicamente ejetam ovos por perfuração da casca (Martin-Vivaldi et al. 2002,
5 Prather et al. 2007). Por esta razão agrupamos ovos ejetados e danificados em uma
6 única categoria (Klippenstine e Sealy 2008). Ninhos predados durante o decorrer dos
7 cinco dias teste de experimento foram excluídos das análises.

8 Embora nenhum viés significativo tenha sido atribuído ao uso de ovos artificiais
9 (Rothstein 1975, Hill e Sealy 1994, Peer et al. 2000, Bártol et al. 2002, Davis et al.
10 2002), um tratamento adicional com ovos verdadeiros de chopim foi realizado para
11 validar o uso dos nossos ovos artificiais, para verificar se hospedeiros respondem de
12 maneira similar aos ovos reais e artificiais miméticos. Ovos reais de chopim foram
13 coletados de ninhos naturalmente parasitados de sabiá-do-campo (*Mimus saturninus*) e
14 imediatamente usados nos experimentos em 2012 e 2013. O chibum (*Elaenia*
15 *chiriquensis*) e a tesourinha (*Tyrannus savana*) foram as duas únicas espécies a
16 receberem o tratamento adicional com ovos reais de chopim.

17

18 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

19 O teste de qui-quadrado foi usado para comparar todas as frequências das
20 respostas comportamentais das espécies e tratamentos. O teste binomial foi usado para
21 comparar apenas as frequências das respostas comportamentais dos tratamentos com
22 ovo real e artificial mimético. Todos os testes tiveram um α de 0.05 e foram realizados
23 pelo Programa R (R Development Core Team 2014).

24

25 RESULTADOS

1 Foram analisados um total de 215 ninhos experimentalmente parasitados. O
 2 parasitismo natural de ninhos foi registrado em nossas áreas de estudo em quatro das
 3 oito espécies analisadas; sabiá-do-campo, sabiá-barranco e sabiá-bico-de-osso foram
 4 parasitados pelo chopim e apenas o João-de-pau pelo saci (*Tapera naevia*). Todas as
 5 potenciais espécies hospedeiras possuíam estação reprodutiva e habitats reprodutivos
 6 similares ou sobrepostos aos do chopim nas áreas de estudo (Borges e Marini 2010,
 7 Marini et al. 2012).

9 OVOS REAIS X ARTIFICIAIS

10 Análises estatísticas foram realizadas comparando estes tratamentos e em ambos
 11 os casos as aves responderam ao ovo real e ao artificial de modelo mimético de maneira
 12 similar (teste binomial: chibum $\chi^2 = 0.00$, gl= 1, p = 1.00, e tesourinha $\chi^2 = 0.01$, gl= 1, p
 13 = 0.91; Tabela 1).

14
 15 Tabela 1. Frequencia de aceitação (%) de ovos experimentalmente adicionados aos
 16 ninhos no modelo artificial mimético e real (*diferença significativa com $\alpha = 0.05$).

Espécies	Frequencia de aceitação							
	Tratamento ovo artificial				Tratamento ovo real			
	% (n)	χ^2	gl	P	% (n)	χ^2	gl	P
Chibum	93 (15)	9.6	1	0.002*	100 (15)	13.07	1	< 0.001*
Tesourinha	12 (33)	17.45	1	< 0.001*	20 (10)	2.5	1	0.114

19 OVOS MIMÉTICOS X NÃO-MIMÉTICOS

20 Chibum, guaracava-de-topete, João-de-pau e sabiá-barranco aceitaram a maioria
 21 dos ovos miméticos e não-miméticos (Tabela 2). Das poucas rejeições observadas,
 22 podemos classificar o modo de rejeição para o chibum e a guaracava-de-topete como
 23 abandono do ninho com ovos, enquanto o João-de-pau e o sabiá-bico-de-osso foram,

1 aparentemente, capazes de remover os ovos e, supostamente, carregá-los para longe do
 2 ninho. Mesmo que nenhuma observação direta deste comportamento tenha sido feita,
 3 buscamos ativamente por ovos ejetados no solo dentro de um raio de cinco metros de
 4 cada ninho em que um ovo artificial estivesse faltando (Davis et al 2002) e não
 5 encontramos nenhum.

6 O sabiá-bico-de-osso e o sabiá-do-campo aceitaram, respectivamente, 78% (n =
 7 14) e 77% (n = 26) dos ovos artificiais miméticos, e estiveram ambos mais propensos a
 8 rejeitar os ovos não-miméticos (Tabela 2). A peitica-de-chapéu-preto aceitou os ovos
 9 miméticos em um nível intermediário, 55% (n = 9), e os ovos não-mimético sem menor
 10 proporção, 25% (n = 4). A espécie rejeitora mais eficiente foi a tesourinha (Tabela 2).
 11 Estas quatro espécies também parecem utilizar o modo de ejeção de ovos para rejeitar
 12 os ovos artificiais, uma vez que nenhuma delas deixou o ovo ejetado logo abaixo ou no
 13 entorno do ninho, e nenhum abandono de ninho ou soterramento de ninhada foi
 14 observado.

15

16 Tabela 2. Frequencia de aceitação (%) de ovos experimentalmente adicionados aos
 17 ninhos no modelo artificial mimético e não-mimético (*diferença significativa com $\alpha =$
 18 0.05).

Espécies	Frequencia de aceitação							
	Tratamento ovo mimético				Tratamento ovo não-mimético			
	% (n)	χ^2	gl	<i>P</i>	% (n)	χ^2	gl	<i>P</i>
João-de-pau	90 (10)	4.9	1	0.027*	90 (10)	4.9	1	0.027*
Guaracava-de-topete	100 (20)	18.05	1	< 0.001*	90 (10)	4.9	1	0.027*
Chibum	93 (15)	9.6	1	0.002*	90 (10)	4.9	1	0.027*
Peitica-de-chapéu-preto	55 (9)	0	1	1	25 (4)	0.25	1	0.617
Tesourinha	12 (33)	17.45	1	< 0.001*	20 (15)	4.27	1	0.039*
Sabiá-do-campo	77 (26)	6.5	1	0.010*	33 (15)	1.07	1	0.302
Sabiá-barranco	83 (6)	1.5	1	0.22	75 (4)	0.25	1	0.617
Sabiá-bico-de-osso	78 (14)	3.5	1	0.061	50 (14)	0	1	1
TOTAL DE NINHOS	133				82			

19

1

2

3 **DISCUSSÃO**

4 Os diferentes estágios (como rejeitores ou aceitadores) registrados neste estudo
5 para os oito Passeriformes estudados demonstram como cada espécie está em um
6 estágio evolutivo independente em relação ao seu comportamento para com o
7 parasitismo de ninhos.

8

9 **HIPÓTESE DO ATRASO EVOLUTIVO**

10 Uma maior aceitação de ovos miméticos e não-miméticos pelo chibum,
11 guaracava-de-topete, joão-de-pau e sabiá-barranco é melhor explicada pela Hipótese do
12 Atraso Evolutivo. De acordo com esta hipótese estas quatro espécies não desenvolveram
13 um reconhecimento de ovos e, por tanto, mantiveram altas taxas de aceitação. Um
14 atraso evolutivo na resposta do hospedeiro é mais provável de acontecer sempre que a
15 interação parasita-hospedeiro for muito recente (Soler e Møller 1990, Lotem et al. 1992,
16 Sealy 1996).

17 Mesmo aceitando os ovos artificiais, as espécies chibum e guaracava-de-topete
18 não deveriam ser consideradas espécies ingênuas já que não foram parasitadas
19 naturalmente pelo chopim em nossa área de estudo. Se elas não são bons hospedeiros, a
20 alta taxa de aceitação poderia ser em detrimento da ausência de pressão seletiva pelo
21 parasitismo de ninhos, levando à ausência do comportamento de rejeição de ovos (Cruz
22 e Wiley 1989, Brooke et al. 1998, Sealy et al. 2009). Mas, se elas são bons hospedeiros,
23 o desenvolvimento de uma estratégia de defesa anterior ao próprio evento de
24 parasitismo poderia explicar porque elas não são naturalmente parasitadas (Rands
25 2012). Tendo em mente que uma estratégia de defesa pode ser custosa de se manter,

1 Britton et al. (2007) sugere que um fenômeno chamado de bloqueador-de-estratégia
2 explica porque uma estratégia (por exemplo: rejeição de ovos) não se desenvolveria sob
3 outra (por exemplo: comportamento de defesa do ninho contra espécies parasitas).
4 Existem custos envolvidos em qualquer adaptação, então não é vantajoso desenvolver e
5 manter duas estratégias de defesa contra um mesmo inimigo, neste caso, o parasita de
6 ninhos.

7 João-de-pau é a única espécie estudada que constrói ninhos fechados (Carrara e
8 Rodrigues 2001) e devido ao interior escuro dos ninhos, não seria esperado que este
9 hospedeiro exibisse um comportamento de reconhecimento de ovos baseado na
10 coloração (Rothstein e Robinson 1998), explicando a aceitação tanto dos ovos
11 miméticos como dos não-miméticos. Este resultado está em concordância com a
12 resposta de outras cinco espécies do gênero *Phacellodomus* que foram reportadas como
13 sendo parasitadas naturalmente pelo chopim (Fraga 2002, Maurício 2011, Lowther
14 2013). Entretanto, outras duas espécies da mesma família, o casaca-de-couro-marrom
15 (*Pseudoseisura lophotes*) e o joão-de-barro (*Furnarius rufus*), ejetaram todos os ovos
16 naturais e artificiais adicionados experimentalmente na Argentina, sugerindo que o
17 reconhecimento de ovos por coloração (Fraga 2002) ou tamanho (Mason e Rothstein
18 1986) é uma possibilidade e, aparentemente, não é conservado filogeneticamente.

19 Entre as espécies que aceitaram ovos artificiais miméticos e não-miméticos, o
20 sabiá-barranco é o único considerado um hospedeiro natural do parasita de ninhos
21 chopim, também apresentando altas taxas de aceitação. Esta espécie é conhecida por ser
22 naturalmente parasitada na Argentina (Fraga 2002), Venezuela (Gilliard 1959) e Brasil
23 (Davanço 2009), inclusive por intra-específicos (Davanço et al. 2012), sugerindo que a
24 discriminação de ovos e o comportamento de rejeição ainda não se desenvolveram neste
25 hospedeiro. Espécies hospedeiras que só recentemente se tornaram simpátricas com o

1 chopim parecem não possuir defesas contra o parasitismo de ninhos (Sealy 1996, Sealy
2 et al. 2000).

3

4 **HIPÓTESE DO EQUILÍBRIO EVOLUTIVO**

5 O sabiá-bico-de-osso foi a única espécie que aceitou os ovos miméticos e
6 manteve taxas intermediárias de rejeição para os ovos não-miméticos. Este padrão pode
7 indicar que o comportamento de rejeição está crescendo nesta população e que a espécie
8 poderá, em pouco tempo, corroborar a Hipótese do Equilíbrio Evolutivo, começando a
9 reconhecer e rejeitar ovos não-miméticos (Lotem et al. 1992). Este sabiá está também
10 sob forte parasitismo natural do chopim em nossa área de estudo, e talvez, represente
11 uma interação parasita-hospedeiro muito recente, explicando porque a habilidade de
12 reconhecimento de ovos ainda não se fixou. Astié e Reboreda (2005) encontraram
13 resultados similares na Argentina e também sugerem que o baixo impacto do
14 parasitismo e a probabilidade de erros de reconhecimento possa ter prevenido a
15 evolução do comportamento de rejeição de ovos neste hospedeiro.

16 O sabiá-do-campo aceitou os ovos miméticos e rejeitou os não-miméticos, um
17 padrão que mais claramente suporta a Hipótese do Equilíbrio Evolutivo. Este sabiá é
18 também um já conhecido hospedeiro natural do chopim na Argentina (Fraga 1985,
19 Fiorini et al. 2009, Gloag et al. 2014), onde mostrou taxas maiores de aceitação para
20 ovos pintados do que para ovos imaculados (Sackmann e Reboreda 2003, Colina et al.
21 2012). Sob a visão da hipótese do equilíbrio, os custos associados com a rejeição são
22 maiores do que com a aceitação e, portanto, a rejeição seria menos adaptativa (Rohwer e
23 Spaw 1988). É possível que a pressão seletiva não seja forte o suficiente para que o
24 comportamento de ejeção se fixe na população deste hospedeiro.

25

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21

ESPÉCIES REJETORAS

A mistura de aceitação e rejeição de ovos miméticos observada na peitica-de-chapéu-preto implica que este tiranídeo está, possivelmente, começando a reconhecer ovos miméticos. Uma vez que os comportamentos de reconhecimento e rejeição de ovos aparecem em uma espécie, estes serão fixados rapidamente pela população (Rothstein 1982, Peer et al. 2000). O reconhecimento de ovos facilita a evolução de certas defesas do hospedeiro, como o comportamento de rejeição, que aparentemente já está fixado na população de tesourinhas que estudamos. Nossos dados indicam que a tesourinha remove ovos do chopim, possivelmente explicando a escassez de registros de parasitismo natural na literatura. Cavalcanti e Pimentel (1988) relatam que, em Brasília, a tesourinha é raramente parasitada, com apenas um registro dentre 87 ninhos monitorados. Respostas similares foram encontradas em estudos experimentais na Argentina (Mason 1985, 1986). Infelizmente, não é conhecido sob qual frequência os chopins historicamente parasitavam as tesourinhas. Uma vez que uma espécie rejeitora remove habilmente os ovos do parasita, é difícil determinar a frequência com que esta espécie é parasitada (Rothstein 1975). Existem poucos registros de parasitismo natural sobre espécies já conhecidamente rejeitoras, e quando estes dados existem, são geralmente reportados com frequências abaixo de 10% (Sealy e Basin 1995, Sealy 1996).

22 Estudos no nível da comunidade revelam um cenário muito mais detalhado da
23 corrida armamentista coevolucionária que acontece entre espécies hospedeiras e
24 parasitas. Apesar de estarem dividindo um mesmo parasita, em uma mesma área de
25 estudo, a pressão seletiva sobre as espécies hospedeiras para desenvolver defesas anti-

1 parasita não são equivalentes em todas as espécies (Ortega 1998). Deveríamos então
2 tentar olhar para suas respostas com uma visão mais espécie-específica, evitando
3 generalizações filogenéticas. Nossos resultados sugerem que uma vez que o parasitismo
4 de ninhos comece, a seleção natural atua em favor do comportamento de rejeição de
5 ovos e o tempo necessário para que esta estratégia de defesa cresça e se fixe na
6 população irá depender do seu valor adaptativo para cada espécie (Rothstein 1990).

7 A fragmentação do habitat é um processo contínuo na maioria dos países em
8 desenvolvimento, e a informação sobre a atual resposta comportamental de hospedeiros
9 potenciais contra o parasitismo de ninhos pode ajudar a compreender a evolução deste
10 comportamento em relação à taxa de exposição ao parasitismo. No presente estudo não
11 analisamos os efeitos do parasitismo no sucesso reprodutivo das espécies hospedeiras,
12 mas este experimento serve como um bom preditor do impacto que o chopim pode vir a
13 causar nestes oito Passeriformes do Brasil Central (Borges e Marini 2010).

14 Embora nenhuma das espécies que estudamos seja ameaçada, o parasitismo de
15 ninhos pelo chopim figura agora como uma ameaça potencial apenas à população local
16 de sabiá-barranco. Curiosamente, o João-de-pau, a guaracava-de-topete e, o migrante
17 Neotropical, chibum não foram parasitados naturalmente pelo chopim apesar de serem
18 classificados como aceitadores, um resultado que merece ser melhor investigado.

19

20 **AGRADECIMENTOS**

21 Gostaríamos de agradecer aos administradores da Estação Ecológica de Águas
22 Emendadas e aos proprietários rurais do entorno da reserva que permitiram o acesso em
23 suas propriedades. Este estudo foi financiado por auxílios à pesquisa do CNPq, FAP-DF
24 e PG-Ecologia (UnB). TF e MS tiveram bolsa de estudos da CAPES e MÂM bolsa de
25 pesquisa do CNPq. Agradecemos a Regina Macêdo, Maria Alice Alves e Raphael Igor

1 Dias pelas sugestões ao manuscrito, e Matthew Medeiros pela revisão do inglês. Muitos
2 estudantes de graduação e pós-graduação ajudaram com o trabalho de campo.

3 **LITERATURA CITADA**

- 4 Aidala, Z., L. Huynen, P. L. R. Brennan, J. Musser, A. Fidler, N. Chong, G. E. M.
5 Capuska, M. G. Anderson, A. Talaba, D. Lambert, e M. E. Hauber (2012a). Ultraviolet
6 visual sensitivity in three avian lineages: Paleognaths, Parrots, and Passerines. *Journal*
7 *of Comparative Physiology A* 198:495-510.
- 8 Aidala, Z., N. Chong, M. G. Anderson, e M. E. Hauber (2012b). Predicted visual
9 sensitivity for short-wavelength light in the brood parasitic cuckoos of New Zealand.
10 *Chinese Birds* 3:295-301.
- 11 Astié, A.A., e J. C. Reboreda (2005). Creamy-Bellied Thrush defenses against Shiny
12 Cowbird brood parasitism. *The Condor* 107:788-796.
- 13 Avilés, J. M., J. J. Soler, e T. Pérez-Contreras (2006). Dark nests and egg colour in
14 birds: a possible functional role of ultraviolet reflectance in egg detectability.
15 *Proceedings of the Royal Society B* 273:2821-2829.
- 16 Bártol, I., Z. Karcza, C. Moskát, E. Røskaft, e T. Kisbenedek (2002). Responses of great
17 reed warblers *Acrocephalus arundinaceus* to experimental brood parasitism: the effects
18 of a cuckoo *Cuculus canorus* dummy and egg mimicry. *Journal of Avian Biology*
19 33:420-425.
- 20 Borges, F. J. A., e M. Â. Marini (2010). Birds nesting survival in disturbed and
21 protected Neotropical savannas. *Biodiversity and Conservation* 19:223-236.
- 22 Britton, N. F., R. Planqué, e N. R. Franks (2007). Evolution of defence portfolios in
23 exploiter-victim system. *Bulletin of Mathematical Biology* 69:957-988.

- 1 Brooke, M. L., N. B. Davies, e D. G. Noble (1998). Rapid decline in host defences in
2 response to reduced cuckoo parasitism: behavioural flexibility of reed warblers in a
3 changing world. *Proceedings of the Royal Society B* 265:1277-1282.
- 4 Burhans, D. E., e F. R. Thompson (2000). Costs of parasitism incurred by two songbird
5 species and their quality as cowbird hosts. *The Condor* 102:364-373.
- 6 Carrara, L. A., e M. Rodrigues (2001). Breeding biology of the Rufous-fronted
7 Thornbird *Phacellodomus rufifrons*, a Neotropical ovenbird. *International Journal of*
8 *Ornithology* 43:209-217.
- 9 Cavalcanti, R. B., e T. M. Pimentel (1988). Shiny Cowbird Parasitism in Central Brazil.
10 *The Condor* 90:40-43.
- 11 Colina, M. A., L. Pompilio, M. E. Hauber, J. C. Reboreda, e B. Mahler (2012).
12 Different recognition cues reveal the decision rules used for egg rejection by hosts of a
13 variably mimetic avian brood parasite. *Animal Cognition* 15:881-889.
- 14 Costa, L. M. (2013). A novel host of the Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*): the
15 near-threatened Pale-Throated Serra-finch (*Embernagra longicauda*). *Ornitologia*
16 *Neotropical* 24:95-99.
- 17 Cruz, A., T. Manolis, e J. W. Wiley (1985). The Shiny Cowbird: a brood parasite
18 expanding its range in the Caribbean region. *Ornithological Monographs* 36:607-620.
- 19 Cruz, A., e J. W. Wiley (1989). The decline of an adaptation in the absence of a
20 presumed selective pressure. *Evolution* 43:55-62.
- 21 Cruz, A., J. W. Prather, J. W. Wiley, e P. F. Weaver (2008). Egg rejection behavior in a
22 population exposed to parasitism: Village Weavers on Hispaniola. *Behavioral Ecology*
23 19:398-403.

- 1 Davanço, P. V. (2009). Biologia reprodutiva do sabiá-barranco (*Turdus leucomelas*) na
2 região sudeste do Brasil. Unpublished Thesis. Universidade Federal de São Carlos,
3 Sorocaba, SP, BR.
- 4 Davanço, P. V., L. S. Oliveira, L. M. Sousa, e M. R. Francisco (2013). Breeding life-
5 history traits of the Pale-breasted Thrush (*Turdus leucomelas*) in southeastern Brazil.
6 *Ornitologia Neotropical* 24:401-411.
- 7 Davis, S. K., e S. G. Sealy (2000). Cowbird parasitism and nest predation in fragmented
8 grasslands of southwestern Manitoba. In *Ecology and management of cowbirds and
9 their hosts: studies in the conservation of North American passerine birds* (J. N. M.
10 Smith, T.L. Cook, S.I. Rothstein, S.K. Robinson, e S.G. Sealy, Editors). University of
11 Texas Press, Austin, USA.
- 12 Davis, S. K., D. R. Klippenstine, e R. M. Brigham (2002). Does egg rejection account
13 for the low incidence of cowbird parasitism in Chestnut-collared Longspurs (*Calcarius
14 ornatus*)? *The Auk* 119:556-560.
- 15 Dawkins, R., e J. R. Krebs (1979). Arms races between and within species. *Proceedings
16 of the Royal Society of London B* 205:489-511.
- 17 Ducatez, S. (2014). Brood parasitism: a good strategy in our changing world?
18 *Proceedings of the Royal Society of London B* 281:1-5.
- 19 Eiten, G. (1993). Vegetação do Cerrado. In *Cerrado: caracterização, ocupação e
20 perspectivas* (Pinto, M. N., Editor). Editora Universidade de Brasília, Distrito Federal,
21 BR.
- 22 Fiorini, V. D., D. T. Tuero, e J. C. Rebores (2009). Host behaviour and nest-site
23 characteristics affect the likelihood of brood parasitism by Shiny Cowbirds on Chalk-
24 browed Mockingbird. *Behaviour* 146:1387-1403.

- 1 Fraga, R. M. (1985). Host-parasite interactions between Chalk-browed Mockingbirds
2 and Shiny Cowbirds. *Ornithological Monographs* 36:829-844.
- 3 Fraga, R. M. (2002). Notes on new or rarely reported Shiny Cowbird hosts from
4 Argentina. *Journal of Field Ornithology* 73:213-219.
- 5 Fraga, R. M. (2011). Family Icteridae. In *Handbook of the Birds of the World: Tanagers*
6 *to New World Blackbirds* (Del Hoyo, J., A. Elliot, J. Sargatal, e D. A. Christie, Editors).
7 Lynx Editions, Barcelona, ES.
- 8 Gilliard, E. T. (1959). Notes on some birds of Northern Venezuela. *American Museum*
9 *Novitates* 1927:1-33.
- 10 Gloag, R., V. D. Fiorini, J. C. Rebores, e A. Kacelnik (2014). Shiny cowbirds share
11 foster mothers but not true mothers in multiply parasitized mockingbird nests.
12 *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68:681-689.
- 13 Gomes, H. B., e M. Rodrigues (2010). The nest of the Cipó Canastero (*Asthenes luizae*),
14 an endemic furnariid from the Espinhaço Range, Southeastern Brazil. *The Wilson*
15 *Journal of Ornithology* 122:600-603.
- 16 Granfors, D. A., P. J. Pietz, e L. A. Joyal (2001). Frequency of egg and nestling
17 destruction by female Brown-headed Cowbirds at grassland nests. *The Auk* 118:765-
18 769.
- 19 Guigueno, M. F., e S. G. Sealy (2010). Clutch abandonment by parasitized yellow
20 warblers: egg burial or nest desertion? *The Condor* 112:399-406.
- 21 Hill, D. P., e S. G. Sealy (1994). Desertion of nests parasitized by cowbirds: have Clay-
22 colored Sparrows evolved an anti-parasite defence? *Animal Behaviour* 48:1063-1070.
- 23 Honza, M., L. Poláčiková, e P. Procházka (2007). Ultraviolet and Green parts of the
24 colour spectrum affect egg rejection in the song thrush (*Turdus philomelos*). *Biological*
25 *Journal of the Linnean Society* 92:269-276.

- 1 Honza, M., e L. Polačiková (2008). Experimental reduction of ultraviolet wavelengths
2 reflected from parasitic eggs affects rejection behavior in the blackcap *Sylvia*
3 *atricapilla*. The Journal of Experimental Biology 211:2519-2523.
- 4 Klink, C. A., e R. B. Machado (2005). A conservação do Cerrado brasileiro.
5 Megadiversidade 1:147-155.
- 6 Klippenstine, D. R., e S. G. Sealy (2008). Differential ejection of cowbird eggs and non-
7 mimetic eggs by grassland passerines. The Wilson Journal of Ornithology 120:667-673.
- 8 Lindholm, A. K. (2000). Tests of phenotypic plasticity in reed warbler defences against
9 cuckoo parasitism. Behaviour 137:43-60.
- 10 Lindholm, A. K., e R. J. Thomas (2000). Differences between populations of reed
11 warblers in defences against brood parasitism. Behaviour 137:25-42.
- 12 Lorenzana, J. C., e S. G. Sealy (2001). Fitness costs and benefits of cowbird egg
13 ejection by gray catbirds. Behavior Ecology 12:325-329.
- 14 Lotem, A., H. Nakamura, e A. Zahavi (1992). Rejection of cuckoo eggs in relation to
15 host age: a possible evolutionary equilibrium. Behavioral Ecology 3:128-132.
- 16 Lowther, P. E. (2013). The Field Museum Chicago: host lists of the brood parasitic
17 cowbirds. http://fieldmuseum.org/sites/default/files/Molothrus_hosts-26aug2013.pdf.
- 18 Marini, M. Â., F. J. A. Borges, L. E. Lopes, N. O. M. Sousa, D. T. Gressler, L. R.
19 Santos, L. V. Paiva, C. Duca, L. T. Manica, S. S. Rodrigues, L. F. França, e et al.(2012).
20 Breeding biology of birds in the cerrado of Central Brazil. Ornitologia Neotropical
21 23:385-405.
- 22 Martin-Vivaldi, M., M. Soler, e A. P. Møller (2002). Unrealistically high costs of
23 rejecting artificial eggs in *Cuculus canorus* hosts. Journal of Avian Biology 33:295-301.
- 24 Mason, P. (1985). The nesting biology of some passerines of Buenos Aires, Argentina.
25 Ornithological Monographs 36:954-972.

- 1 Mason, P. (1986). Brood parasitism in a host generalist, the Shiny Cowbird: I. The
2 quality of different species as hosts. *The Auk* 103:52-60.
- 3 Mason, P., e S. I. Rothstein (1986). Coevolution and avian brood parasitism: cowbird
4 eggs show evolutionary response to host discrimination. *Evolution* 40:1207-1214.
- 5 Maurício, G. N. (2011). The Orange-breasted Thornbird (*Phacellodomus*
6 *ferrugineigula*) (Furnariidae): a new effective host of Shiny Cowbird (*Molothrus*
7 *bonariensis*) (Icteridae). *The Wilson Journal of Ornithology* 123:416-417.
- 8 Mayfield, H. (1965). The Brown-headed Cowbird with old and new hosts. *Living Bird*
9 4:13-28.
- 10 Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. Fonseca, e J. Kent. (2000).
11 Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- 12 Nimer, E. (1979). *Climatologia no Brasil. Série Recursos Naturais e Meio Ambiente,*
13 *nº4.* Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, SUPREN, Rio de Janeiro, BR.
- 14 Ortega, C. P. (1998). *Cowbirds and other brood parasites.* University of Arizona Press,
15 Arizona, USA, pp. 372.
- 16 Peer, B. D., S. K. Robinson, e J. R. Herkert (2000). Egg rejection by cowbird hosts in
17 grasslands. *The Auk* 117:892-901.
- 18 Peer, B. D., e K. Bollinger (1997). Explanations for the infrequent cowbird parasitism
19 on Common Grackles. *Condor* 99:151-161.
- 20 Polačiková, L., M. Honza, P. Procházka, J. Toper, e B. G. Stokke (2007). Colour
21 characteristics of the blunt egg pole: cues for recognition of parasitic eggs as revealed
22 by reflectance spectrophotometry. *Animal Behaviour* 74:419-427.
- 23 Post, W., A. Cruz, e D. B. McNair (1993). The North American invasion pattern of the
24 Shiny Cowbird. *Journal of Field Ornithology* 64:32-41.

- 1 Prather, J. W., A. Cruz, P. F. Weaver, e J. W. Wiley (2007). Effects of experimental egg
2 composition on rejection by Village Weavers (*Ploceus cucullatus*). The Wilson Journal
3 of Ornithology 119:703-711.
- 4 R Development Core Team (2014). R: A Language and Environment for Statistical
5 Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, AUS.
- 6 Rands, S. A. (2012). Mobbing and sitting tight at the nest as methods of avoiding brood
7 parasitism. Interface Focus 2:217-225.
- 8 Reboreda, J. C., M. E. Mermoz, V. Massoni, A. A. Astié, e F. L. Rabuffetti (2003).
9 Impacto del parasitismo de cría del tordo renegrido (*Molothrus bonariensis*) sobre el
10 éxito reproductivo de sus hospedadores. El Hornero 18:77-88.
- 11 Ribeiro, J. F., e B. M. T. Walter (1998). Fitofisionomias do bioma Cerrado. In Cerrado:
12 Ambiente e Flora (Sano, S. M., and S. P. Almeida, Editors). Empresa Brasileira de
13 Pesquisa Agropecuária, Distrito Federal, BR, pp. 89-166.
- 14 Robinson, S. K., S. I. Rothstein, M. C. Brittingham, L. J. Petit, e C. Grzybowski (1995).
15 Ecology and behavior of cowbirds and their impact on host populations. In Ecology and
16 management of Neotropical migratory birds (Martin, T. W., e D. M. Finch, Editors)
17 Oxford University Press, New York, USA.
- 18 Rohwer, S., e C. D. Spaw (1988). Evolutionary lag versus bill-size constraints: a
19 comparative study of the acceptance of cowbird eggs by old hosts. Evolutionary
20 Ecology 2:27-36.
- 21 Rothstein, S. I. (1975). An experimental and teleonomic investigation of avian brood
22 parasitism. The Condor 77:250-271.
- 23 Rothstein, S. I. (1982). Successes and failures in avian egg and nestling recognition with
24 comments on the utility of optimality reasoning. American Zoologist 22:547-560.

- 1 Rothstein, S. I. (1990). A model system for coevolution: avian brood parasitism. Annual
- 2 Review of Ecology and Systematics 21:481-508.
- 3 Rothstein, S., e S. K. Robinson (1998). The evolution and ecology of avian brood
- 4 parasitism. In Parasitic birds and their hosts, studies in coevolution (Rothstein, S., e S.
- 5 K. Robinson, Editors). Oxford University Press, New York, USA.
- 6 Sackmann, P., e J. C. Reboreda (2003). A comparative study of Shiny Cowbird
- 7 parasitism of two large hosts, the Chalk-browed Mockingbirds and the Rufous-bellied
- 8 Thrush. The Condor 105:728-736.
- 9 Sato, N. J., K. Tokue, R. A. Noske, O. K. Mikami, e K. Ueda(2009). Evicting cuckoo
- 10 nestlings from the nest: a new anti-parasitism behaviour. Biology Letters 6:67-69.
- 11 Sealy, S. G., e R. C. Bazin (1995). Low frequency of observed cowbird parasitism on
- 12 Eastern King-birds: host rejection, effective nest defence, or parasite avoidance?
- 13 Behavioural Ecology6:140-145.
- 14 Sealy, S. G. (1996). Evolution of host defences against brood parasitism: implications
- 15 of puncture-ejection by a small passerine. The Auk 113:346-355.
- 16 Sealy, S. G., A. J. Banks, e J. F. Chace (2000). Two subspecies of Warbling Vireo differ
- 17 in their responses to cowbird eggs. Western Birds 31:190-194.
- 18 Sealy, S. G., P. D. Peer, e D. Strickland (2009). Gray Jays accept Brown-headed
- 19 Cowbird eggs. The Wilson Journal of Ornithology 121:173-177.
- 20 Sick, H. (1958). Notas biológicas sobre o gaudério, *Molothrus bonariensis* (Gmelin)
- 21 (Icteridae, Aves). Revista Brasileira de Biologia 18:417-431.
- 22 Sick, H. (1997). Ornitologia Brasileira. Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro, BR.
- 23 Silva, J. M. C., e J. M. Bates (2002). Biogeographic patterns and conservation in the
- 24 South American Cerrado: a Tropical Savanna hotspot. Bioscience 52:225-234.

- 1 Smith, P. W., e A. Sprunt (1987). The Shiny Cowbird reaches the United States: will the
2 scourge of the Caribbean impact Florida's avifauna too? *American Birds* 41:370-371.
- 3 Spaw, C. D., e S. Rohwer (1987). A comparative study of eggshell thickness in
4 cowbirds and other passerines. *The Condor* 89:307-318.
- 5 Soler, M., e A. P. Møller (1990). Duration of sympatry and coevolution between the
6 great spotted cuckoo and its magpie host. *Nature* 343:748-750.
- 7 Underwood, T. J., S. G. Sealy, e C. M. McLaren (2004). Experiments on egg
8 discrimination in two North American corvids: further evidence for retention of egg
9 ejection. *Canadian Journal of Zoology* 82:1399-1407.
- 10 Underwood, T. J., e S. G. Sealy (2006). Grasp-ejection in two small ejecters of cowbird
11 eggs: a test of bill-size constraints and the evolutionary equilibrium hypothesis. *Animal*
12 *Behaviour* 71:409-416.
- 13 Underwood, T. J., e S. G. Sealy (2008). UV reflectance of eggs of Brown-headed
14 Cowbirds (*Molothrus ater*) and acceptor and rejecter hosts. *Journal of Ornithology*
15 149:313-321.
- 16 UNESCO - United Nations of Educational, Scientific and Cultural Organization (2000).
17 *Vegetação do Distrito Federal: tempo e espaço*. Brasília, Distrito Federal, BR, pp. 74.
- 18 Wiley, J. M., W. Post, e A. Cruz (1991). Conservation of the Yellow-shouldered
19 Blackbird *Agelaius xanthomus*, an endangered West Indian Species. *Biological*
20 *Conservation* 55:119-138.
- 21 Woolfenden, B. E., H. L. Gibbs, S. G. Sealy, e D. G. McMaster (2003). Host use and
22 fecundity of individual female brown-headed cowbirds. *Animal Behaviour* 66:95-106.