

**Universidade Federal de Minas Gerais**  
**Instituto de Ciências Biológicas**  
**Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre**

**História natural, demografia, viabilidade populacional e conservação  
de *Asthenes luizae* (Furnariidae), ave endêmica dos campos rupestres  
da Cadeia do Espinhaço, Minas Gerais**



**Lílian Mariana Costa**

**Belo Horizonte**

**2015**

**Universidade Federal de Minas Gerais**  
**Instituto de Ciências Biológicas**  
**Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre**

**História natural, demografia, viabilidade populacional e conservação  
de *Asthenes luizae* (Furnariidae), ave endêmica dos campos rupestres  
da Cadeia do Espinhaço, Minas Gerais**

**Lílian Mariana Costa**

Tese apresentada ao programa de pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial à obtenção do título de doutor.

Orientador: Dr. Marcos Rodrigues

Belo Horizonte

2015

## AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, Marcos Rodrigues.

Aos membros titulares da banca examinadora, José Eugênio C. Figueira, Leonardo Esteves Lopes, Tadeu J. A. Guerra e Fernando Figueiredo Goulart, pelas importantes contribuições a essa tese, e também aos suplentes, Anderson Vieira Chaves e Licléia da Cruz Rodrigues, pela gentileza em aceitarem o convite.

Ao companheiro Guilherme Henrique Silva de Freitas, parceiro na elaboração, desenvolvimento e execução do projeto de pesquisa do qual essa tese faz parte.

Aos colaboradores Anderson Vieira Chaves e Fabrício Rodrigues dos Santos, além de outros membros da equipe do Laboratório de Biodiversidade e Evolução Molecular da UFMG, pelo recebimento e processamento das amostras de tecido de *Asthenes luizae*.

Aos botânicos Nara Furtado de Oliveira Mota e Pedro Lage Viana, além de outros membros da equipe do Laboratório de Sistemática Vegetal da UFMG, pela ajuda na identificação das plantas e na obtenção de bibliografia necessária para analisá-las.

Às muitas pessoas que auxiliaram em campo em diversos momentos desde 2009, em especial, Pedro Henrique Vieira Braga Pereira da Silva.

Aos funcionários e ex-funcionários do Parque Nacional da Serra do Cipó e da Área de Proteção Ambiental Morro da Pedreira, por todo o apoio à pesquisa na região. Ao Prof. Geraldo Wilson Fernandes e aos demais proprietários das terras, por permitirem o acesso à regiões das áreas de estudo.

Às instituições que financiaram partes do projeto de pesquisa do qual essa tese deriva em diferentes momentos: Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG), Fundação O Boticário de Proteção à Natureza e US Fish and Wildlife Service.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre (ECMVS) da UFMG, corpo docente, funcionários e ex-funcionários, por todo o apoio.

Aos ornitólogos José Fernando Pacheco, Joseph A. Tobias e Harold F. Greeney por gentilmente cederem informações não publicadas de registros de ninhos de Furnariidae.

A Robert C. Lacy e Larkin Powell por gentilmente se disponibilizarem para esclarecer métodos e discutir a respeito de programas e publicações, respectivamente, por eles desenvolvidos.

Aos pesquisadores James V. Remsen Jr., Kristof Zyskowski, Leonardo E. Lopes, Flávio H. G. Rodrigues, Anderson V. Chaves e Fernando F. Goulart, que fizeram importantes comentários em versões anteriores de parte dessa tese.

À minha família, pelo carinho e apoio incondicional, e aos meus amigos, pelo incentivo.

## SUMÁRIO

<b>AGRADECIMENTOS.....</b>	<b>3</b>
<b>RESUMO.....</b>	<b>8</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>10</b>
<b>INTRODUÇÃO GERAL.....</b>	<b>1</b>
<b>SOBRE A ESPÉCIE FOCO DESTE ESTUDO.....</b>	<b>4</b>
<b>OBJETIVOS.....</b>	<b>7</b>
<b>ESTRUTURA DA TESE.....</b>	<b>7</b>
<b>MATERIAL E MÉTODOS GERAIS.....</b>	<b>8</b>
<b>ÁREAS DE ESTUDO.....</b>	<b>8</b>
<b>CAPTURA, MARCAÇÃO E BIOMETRIA DE INDIVÍDUOS.....</b>	<b>10</b>
<b>MONITORAMENTO.....</b>	<b>11</b>
Radiotelemetria.....	12
Encontro e monitoramento de ninhos.....	12
<b>CAPÍTULO 1 - Arquitetura, composição e localização de ninhos de <i>Asthenes luizae</i>, e uma perspectiva filogenética das características de ninhos de Furnariidae aparentados.....</b>	<b>14</b>
<b>INTRODUCTION.....</b>	<b>15</b>
<b>METHODS.....</b>	<b>17</b>
Nesting habits of <i>Asthenes luizae</i> .....	17
<i>Study Area</i> .....	17
<i>Data Collection and Analyses</i> .....	17
Nesting Habits of <i>Asthenes</i> and Related Synallaxini: Data Review and Analyses.....	18
<b>RESULTS.....</b>	<b>19</b>
Nesting habits of <i>Asthenes luizae</i> .....	19
<i>Nest architecture</i> .....	19
<i>Nest material composition</i> .....	20
<i>Nest sites</i> .....	21
Nesting Habits of <i>Asthenes</i> and Related Synallaxini.....	22
<b>DISCUSSION.....</b>	<b>23</b>
Nesting habits of <i>Asthenes luizae</i> .....	23

<i>Nest architecture and composition</i> .....	23
Nesting Habits of <i>Asthenes</i> and Related Synallaxini.....	28
<b>CAPÍTULO 2 - Sucesso reprodutivo de <i>Asthenes luizae</i>: sucesso de ninhos, fecundidade, e outros parâmetros reprodutivos</b> .....	<b>42</b>
<b>INTRODUÇÃO</b> .....	<b>42</b>
<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	<b>44</b>
Sucesso reprodutivo de <i>Asthenes luizae</i> .....	44
<i>Sucesso de ninhos, ovos e ninhegos</i> .....	44
<i>Causas de insucesso de ninhos</i> .....	45
<i>Produtividade e Fecundidade</i> .....	45
Estação reprodutiva.....	49
Nidoparasitismo por <i>M. bonariensis</i> .....	49
Análises estatísticas.....	50
<b>RESULTADOS</b> .....	<b>50</b>
Sucesso reprodutivo de <i>Asthenes luizae</i> .....	51
<i>Sucesso de ninhos, ovos e ninhegos</i> .....	51
<i>Causas de insucesso de ninhos</i> .....	52
Produtividade e Fecundidade.....	53
Estação reprodutiva.....	54
Nidoparasitismo por <i>Molothrus bonariensis</i> .....	54
<i>Grau de parasitismo</i> .....	54
<i>Impacto do nidoparasitismo</i> .....	57
<i>Sucesso reprodutivo do parasita</i> .....	60
<b>DISCUSSÃO</b> .....	<b>60</b>
Sucesso reprodutivo de <i>Asthenes luizae</i> .....	60
<i>Sucesso de ninhos, ovos e ninhegos</i> .....	60
<i>Causas de insucesso de ninhos</i> .....	63
<i>Produtividade e Fecundidade</i> .....	64
Estação reprodutiva.....	68
Nidoparasitismo por <i>Molothrus bonariensis</i> .....	69
<b>CAPÍTULO 3 – Demografia de <i>Asthenes luizae</i>: declínio populacional e escassez de fêmeas apesar de alta sobrevivência de adultos</b> .....	<b>72</b>

<b>INTRODUÇÃO.....</b>	<b>72</b>
<b>MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>73</b>
Monitoramento de territórios e indivíduos.....	74
Estimativas de parâmetros demográficos.....	75
Projeção do tamanho populacional.....	79
Análises estatísticas.....	81
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>82</b>
Indivíduos marcados e territórios mapeados.....	82
Tamanho, estrutura e tendências populacionais.....	85
Pareamento.....	87
Ocupação de territórios.....	88
Densidade e Capacidade suporte.....	91
Sobrevivência.....	92
Projeção do tamanho populacional.....	95
<b>DISCUSSÃO.....</b>	<b>96</b>
Tamanho, estrutura e tendências populacionais.....	96
Pareamento e ocupação de territórios.....	98
Densidade e Capacidade suporte.....	99
Sobrevivência.....	99
Projeção do tamanho populacional.....	101
Possíveis causas e consequências da dinâmica populacional observada.....	103
<b>CAPÍTULO 4 - Avaliação de impactos e do grau de ameaça de <i>Asthenes luizae</i> por meio de uma Análise de Viabilidade Populacional (AVP).....</b>	<b>107</b>
<b>INTRODUÇÃO.....</b>	<b>107</b>
<b>MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>109</b>
Modelos candidatos.....	113
Análises de perturbação.....	116
Projeção da dinâmica populacional global.....	117
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>118</b>
Seleção dentre modelos candidatos.....	118
Viabilidade das populações do PARNA Cipó com e sem manejo.....	121

Análises de perturbação.....	128
Projeção da dinâmica populacional global.....	131
<b>DISCUSSÃO.....</b>	<b>138</b>
Seleção dentre modelos candidatos.....	138
Viabilidade das populações do PARNA Cipó com e sem manejo.....	139
Projeção da dinâmica populacional global.....	142
<b>ANEXO I – DETALHAMENTO DOS PARÂMETROS DE ENTRADA NO PROGRAMA VORTEX USADOS NOS MODELOS POPULACIONAIS PARA <i>ASTHENES LUIZAE</i>.....</b>	<b>146</b>
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS.....</b>	<b>154</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>159</b>

## RESUMO

Este estudo teve como principal objetivo contribuir para a conservação e o entendimento da história natural e ecologia de *Asthenes luizae* (Furnariidae), uma ave pouco conhecida e restrita aos afloramentos rochosos dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço em Minas Gerais, Brasil. Para tal, monitorou-se uma população na Serra do Cipó ao longo de seis anos, investigando os hábitos de nidificação, sucesso reprodutivo e demografia, com ênfase nos impactos de uma das ameaças mais apontadas para a espécie: o nidoparasitismo pelo icterídeo *Molothrus bonariensis*. Os hábitos de nidificação foram comparativamente analisados com o de espécies aparentadas de Synallaxini, investigando-se a história evolutiva de aspectos dos ninhos. As informações disponíveis de sua história de vida e ecologia foram utilizadas para realizar uma Análise de Viabilidade Populacional (AVP), inferindo sobre o risco de extinção e avaliando o grau de ameaça da espécie de acordo com os critérios da IUCN. Os principais resultados relacionados à nidificação foram: seus ninhos ( $n = 81$ ) fechados não apresentam túneis ou tubos na entrada lateral; são compostos predominantemente por gravetos, mas também por outros materiais de origem vegetal, mineral e animal, sendo possível distinguir três camadas de acordo com a composição; a forração interna cobre todo o interior do ninho; e os locais de nidificação não se restringem à canela-de-ema *Vellozia nivea* (Velloziaceae) como se supunha anteriormente. Registrou-se uma ampla variedade de locais de nidificação, situados a baixa altura (média = 33,4 cm), a maioria (95%) em plantas de distintas arquiteturas (ao menos 29 espécies; 82% endêmicas do Espinhaço), mas também sobre rochas. A composição de gravetos é predominante no clado Synallaxini, mas não em *Asthenes*, supondo-se que sejam o estado ancestral deste último. Enquanto túneis ocorrem na maioria dos ninhos de gravetos, não há evidência confirmada de que tubos ocorram em *Asthenes*, estando aparentemente restritos ao clado contendo o gênero recém-separado *Pseudasthenes* e parentes próximos. Os diversos componentes do sucesso reprodutivo foram baixos, sendo o sucesso de ninhos (10%) um dos menores dentre Passeriformes neotropicais. Perdas parciais de ovos e ninhos também contribuíram com baixas taxas de produtividade (0,12 filhotes/ninho; 1,22 filhotes/ninho bem-sucedido) e fecundidade (*c.* 0,58 filhotes/fêmea). A principal causa de insucesso de ninhos foi o nidoparasitismo por *M. bonariensis* (56% dos fracassos), que ocorreu com elevada frequência (60%) e intensidade (2,9 parasitas/ninho). Uma vez parasitado, a chance do ninho produzir um filhote legítimo é nula. A predação foi a segunda causa de insucesso de ninhos para *A. luizae* (33% dos fracassos), mas o principal empecilho em produzir filhotes legítimos ou parasitas (86% dos fracassos totais). A eliminação hipotética do parasitismo indicou que poderiam ser quase duplicados o sucesso de ninhos (18%), a produtividade (0,22 filhotes/ninho) e a fecundidade (*c.* 0,98 filhotes/fêmea). A estação reprodutiva foi extremamente longa, ocupando 67% do ano, o que pode ser um dos escapes do nidoparasitismo pela espécie. O monitoramento de indivíduos marcados ( $n = 37$ ) e de territórios



( $n = 22$ ) revelou um forte declínio populacional entre 2009 e 2015. Desde o início do estudo houve escassez de fêmeas, refletida no desvio da razão sexual (M:F = 2,7) e baixa proporção de indivíduos pareados (47%). A sobrevivência anual de adultos foi relativamente alta (72%), mas a de fêmeas adultas (46%) e a de jovens (29%) foram baixas, embora estimadas com maior incerteza. Trocas de territórios foram raras, sugerindo baixas taxas de migrações. O aumento no número de territórios vagos (até 61%) indica que houve baixo recrutamento por natalidade ou imigração. A densidade média de adultos foi 0,08 indivíduos/ha de área de estudo e 0,17 indivíduos/ha de afloramentos rochosos, mas a densidade de indivíduos maduros (pareados) foi bastante menor (0,03 e 0,07, respectivamente). O tamanho populacional global da espécie foi projetado em c. de 21.800 indivíduos maduros, distribuídos desigualmente entre os três principais blocos de montanhas do Espinhaço mineiro (700 no norte, 1.900 no central e 19.800 no sul). A AVP projetou altíssimas probabilidades de extinção para a população no Parque Nacional da Serra do Cipó, indicando que essas são inviáveis ao longo de 100 anos se mantidas as condições atuais (tempo para extinção = 11-31 anos), mesmo sob modelos mais otimistas. Cenários alternativos indicaram que a eliminação dos efeitos da depressão endogâmica não causou impactos significativos, enquanto a eliminação dos efeitos do nidoparasitismo elevou a taxas de crescimento populacional em 12-50% e adiou a extinção em 2-31 anos. Contudo, não garantiu a viabilidade da população. Análises de perturbação demográficas (elasticidade e sensibilidade) indicaram que a mortalidade de fêmeas adultas foi o parâmetro cuja variação é capaz de causar maiores alterações na taxa de crescimento e no tempo médio para extinção. No entanto, dentre os níveis de perturbação avaliados, somente a redução de 50% na mortalidade de jovens sob o modelo otimista produziria populações viáveis. Populações equivalentes à população global também foram inviáveis, extinguindo-se em média em 18-54 anos. No entanto, seriam viáveis sob o modelo otimista na ausência do nidoparasitismo. O risco de extinção foi alto o suficiente para que *A. luizae* seja considerada, no mínimo, como Vulnerável pelo critério E da IUCN. Dada a incerteza da eficiência e a complexidade de um controle direto de *M. bonariensis*, sugere-se como possível estratégia de manejo o controle de impactos antrópicos provenientes de queimadas e criação de gado, que têm o potencial de favorecer a sobrevivência e a reprodução de *A. luizae*, além de controlar indiretamente o nidoparasitismo.

**Palavras-chave:** Análise de Viabilidade Populacional, história natural, nidificação, nidoparasitismo, otimização de caracteres, sobrevivência, sucesso reprodutivo, tamanho populacional.

## ABSTRACT

This study aimed to contribute to the conservation and understanding of the natural history and ecology of *Asthenes luizae* (Furnariidae), a little-known bird confined to rocky outcrops habitats of the *campos rupestres* of the Espinhaço Range in the state of Minas Gerais, Brazil. Over six years I monitored a population in Serra do Cipó to study the nesting habits, reproductive success and demography, focusing on the impact of one of the most mentioned threat to the species: the brood parasitism by the Shiny Cowbird *Molothrus bonariensis*. Nesting habits were comparatively analyzed with the related species of Synallaxini, investigating the evolutionary history of nest features. I used the available data regarding its life history and ecology to perform a Population Viability Analysis (PVA), inferring its risk of global extinction and assessing its threatened status according to the IUCN categories and criteria. The main results related to the nesting were: their closed nests ( $n = 81$ ) do not have entrance tunnels or tubes; are composed mainly of sticks, but also other vegetable, mineral and animal materials; three nest layers can be distinguished according to the composition; the inner lining covers the entire nest interior; and nest sites are not restricted to the plant species *Vellozia nivea* (Velloziaceae), as previously supposed. I recorded a wide range of nest sites, mainly at a low height (mean = 33.4 cm), mostly (95%) in plants with diverse architectures (at least 29 species, 82% endemic to Espinhaço), but also on rocks. Stick nests were prevalent in Synallaxini clade, but not among *Asthenes*, and I suggest that it was the ancestral state of the latter. While tunnels were recorded in most stick-nesters, any confirmed evidence that tubes occurs within *Asthenes* was found and it appears to be restricted to the clade containing *Pseudasthenes* and closest relatives. The various components of reproductive success were low, with the nest success (10%) being one of the lowest among Neotropical passerines. Partial losses of eggs and nestlings also contributed to the low productivity rates (0.12 fledglings/nest; 1.22 fledglings/successful nest) and fecundity (c. 0.58 fledglings/female). The main cause of nest failure was the brood parasitism by Shiny Cowbirds (56% of failures), that occurred with high frequency (60%) and intensity (2.9 parasites/nest). Once parasitized, the chance of a nest produce a host fledgling is zero. Predation was the second major cause of nest failure for *A. luizae* (33% of failures), but was the main obstacle to a nest produce fledglings, host or parasite (86% of total failures). The hypothetical elimination of brood parasitism indicated that it could be nearly duplicate the rate of nest success (18%), nest productivity (0.22 fledglings/nest) and female fecundity (c. 0.98 fledglings/female). The breeding season was extremely long, occupying 67% of the year, which can be one way to the host to escape from brood parasitism. The monitoring of marked individuals ( $n = 37$ ) and territories ( $n = 22$ ) revealed a strong population decline between 2009 and 2015. Since the beginning of the study, there was a shortage of females, reflecting in the biased sex ratio (M:F = 2.7) and low proportion of paired individuals (47%). The adult annual

survival was relatively high (72%), but the annual survival of adult females (46%) and juveniles (29%) were low, although estimated with greater uncertainty. Territory switches were rare, suggesting low migration rates. The increase in the number of vacant territories (up to 61%) indicates that there was low recruitment by birth or immigration. The average density of adults was 0.08 individuals/ha of study area and 0.17 individuals/ha of rocky outcrops, but the density of mature individuals (paired) was much lower (0.03 and 0.07, respectively). The species' global population size was projected as c. 21,800 mature individuals, unevenly distributed among the three main blocks of the Espinhaço Range mountains (700 in the north, 1,900 in central and 19,800 in the south). The AVP projected very high extinction probabilities for the population in the Serra do Cipó National Park, indicating that it is inviable over 100 years if kept current conditions, even under the most optimistic models (time to extinction = 11-31 years). Alternative scenarios indicated that the elimination of the effects of inbreeding depression did not cause significant impacts, while eliminating brood parasitism effects increased the population growth rates at 12-50% and delayed the time of extinction in 2-31 years. However, it did not ensure the population viability. Demographic perturbation analysis (elasticity and sensitivity) indicated that mortality of adult females was the parameter whose variation cause greatest changes in the population growth rate and the mean time to extinction. However, among the perturbation levels employed, only the 50% reduction in juvenile mortality under the optimistic model would produce viable populations. Populations equivalent to the global population size were also nonviable, extincting within 18-54 years. However, it would be viable under the optimistic model in the absence of brood parasitism. The risk of extinction is high enough to consider *A. luizae* threatened, at least in the Vulnerable category under the IUCN criterion E. Given the uncertainty of the efficiency and the complexity of a direct control of cowbirds, I suggest as a possible management strategy to control human impacts derived from fires and cattle, which have the potential to promote both the survival and reproduction of *A. luizae*, in addition to indirectly control the brood parasitism.

**Keywords:** brood parasitism, character optimization, natural history, nesting, population size, Population Viability Analysis, reproductive success, survival.

## INTRODUÇÃO GERAL

Cada vez mais tem sido reconhecido o valor da biodiversidade, bem como o fato de que esta ainda vem sendo gradativa e significativamente reduzida por impactos antrópicos (Butchart *et al.* 2010). Tais impactos têm aumentado centenas de vezes a taxa natural de extinção das espécies (Pimm *et al.* 1995) e evidências recentes sugerem que a Terra está enfrentando a sexta extinção em massa da história (Ceballos *et al.* 2015). Nesse contexto, a biologia da conservação tem, por necessidade, se fortalecido. A biologia da conservação tem o objetivo de prover princípios e ferramentas para preservar ou restaurar a diversidade biológica, ou seja, evitar a extinção de espécies por meio da manutenção da diversidade desde o nível genético até de comunidades e ecossistemas (Soulé 1985, Primack 1993, Lindenmayer & Hunter 2010).

Logo acima do nível mais fundamental da conservação, a taxonomia, estudos de biogeografia, demografia e associação das espécies aos habitats formam a base da ecologia da conservação. Paralelamente, identificar e demonstrar os fatores que limitam as populações das espécies e encontrar explicações para os declínios populacionais são essenciais (Brooks *et al.* 2008). Outros campos do conhecimento além da biologia são também indispensáveis no provimento de questões, técnicas e métodos necessários a certas problemáticas conservacionistas, tais como ciências sociais, políticas públicas, filosofia e economia (Soulé 1985, Primack 1993).

Até recentemente, a ação conservacionista mais utilizada era a criação de Unidades de Conservação (Soulé 1987), sendo a localização dessas unidades muitas vezes baseada no conhecimento de áreas prioritárias para conservação (Sutherland 2000). Os principais critérios utilizados para determinar áreas prioritárias para conservação estruturam-se na insubstituibilidade (*e.g.*, existência de espécies endêmicas, habitats e fenômenos raros) e vulnerabilidade (*e.g.*, proporção de área preservada, riqueza de espécies ameaçadas) (Myers *et al.* 2000, Sutherland 2000, Brooks *et al.* 2006). Outra estratégia de priorização de ações conservacionistas é a determinação do grau de ameaça das espécies. Os principais critérios utilizados para avaliar o grau de ameaça de espécies são baseados em sua distribuição (número de populações e extensão de ocorrência) e demografia (tamanho e tendências populacionais), tanto pela União Internacional para Conservação da Natureza (*International Union for Conservation of Nature*; IUCN 2012) - o sistema de categorização mais amplamente utilizado – quanto por outros sistemas (O’Grady *et al.* 2004).

Com esses dois níveis de priorização (áreas e espécies) é possível direcionar os limitados recursos e esforços que visam atingir os principais objetivos da biologia da conservação (Sutherland 2000). Mas, mesmo com a existência de Unidades de Conservação, localizadas em áreas prioritárias e que contenham espécies prioritárias para conservação, surge uma questão crítica que é a extensão

em que as populações conseguirão permanecer viáveis a longo prazo (Soulé 1987), ou seja, a extensão da eficácia das unidades e de outras estratégias conservacionistas. Uma das maneiras de se avaliar a viabilidade de uma população – *i.e.*, a probabilidade da população persistir por determinado tempo pré-definido - é por meio de modelagens que simulam a dinâmica populacional das espécies, como as Análises de Viabilidade Populacional (AVP). Estas permitem não só avaliar a probabilidade de extinção de uma população, mas também definir tamanhos mínimos viáveis, avaliar o grau de ameaça e dar suporte às conclusões atingidas com base nos diversos critérios dos sistemas de categorização, avaliar opções de manejo, além de outras utilidades para se tomar ações com fins conservacionistas (Boyce 1992, Lacy 1993, Lindenmayer *et al.* 1993, Akçakaya & Sjögren-Gulve 2000, Gärdenfors 2000, Brito 2009).

As aves formam um dos grandes grupos de organismos mais bem conhecidos e estudados, desempenhando um papel de liderança em algumas áreas da ciência da conservação. Por exemplo, constituem a primeira classe de animais a ser avaliada quanto ao grau de ameaça com critérios replicáveis (Brooks *et al.* 2008). No Brasil, supõe-se que são relativamente bem conhecidos quais espécies de aves são ameaçadas, suas principais ameaças e onde elas devem ser preservadas, mas há carência de conhecimento sobre a biologia das espécies (Marini & Garcia 2005). No entanto, duas constatações levam à conclusão de que nem mesmo esses pontos devem ser bem conhecidos. A principal razão de rebaixamento da categoria de ameaça pela IUCN de espécies de aves e outros vertebrados não é uma diminuição genuína das ameaças ou recuperação de suas populações, mas o aumento do conhecimento, sobretudo da distribuição geográfica das espécies (Paglia & Fonseca 2009). Ademais, grande parte das informações que direcionam a avaliação do grau de ameaça das espécies ainda são suposições (BirdLife International 2015), justamente pela carência de conhecimento sobre a biologia das espécies.

A carência de conhecimento empírico básico das espécies – *i.e.*, de sua história natural, autoecologia –, notadamente nos ambientes tropicais, não só é um dos principais fatores limitantes na elaboração de estratégias adequadas de conservação e manejo, como também dificulta o avanço do entendimento de padrões ecológicos e evolutivos mais amplos (Dayton 2003, Marini & Garcia 2005). Apesar de pouco valorizada por muitos cientistas, leigos e financiadores, a história natural é a base sólida que suporta e da qual derivam várias disciplinas das ciências naturais e, portanto, é fundamental para a elaboração e testes de hipóteses em ecologia, evolução, sistemática e biologia da conservação (Brussard 1991, Primack 1993, Noss 1996, Dayton & Sala 2001, Bennet & Owens 2002, Courchamp *et al.* 2015). Dentre os padrões ecológicos e evolutivos derivados do conhecimento da história natural das espécies estão aqueles relacionados às histórias de vida (*Life-history Theory*), o conjunto de características exibidas pelos organismos que são combinadas de

modo a balancear as demandas energeticamente conflitantes impostas pela sobrevivência e reprodução, maximizando a aptidão (*fitness*) destes no ambiente em que estão inseridos (Martin 1996, Ricklefs 2000, Robinson *et al.* 2010). No campo da conservação, o conhecimento da história natural das espécies permite, por exemplo, adequar medidas conservacionistas às condições e recursos necessários (requerimentos ecológicos) a cada espécie, levando-se em consideração os limites e inter-relações impostos preditos pela teoria das histórias de vida. Quando mais informações estiverem disponíveis sobre as espécies, mais efetivos serão os esforços em detectar fatores de ameaça e propor medidas de conservação (Primack 1993).

Um problema frequentemente apontado das AVP's é justamente a necessidade de conhecimento de taxas demográficas (mortalidade, fecundidade, etc) que sejam tomadas por um longo período de estudo para garantir a representatividade das condições atuais da população (Shaffer 1981, Lindenmayer *et al.* 1993). Esse tipo de problema, portanto, será frequente em estudos com espécies ameaçadas ou raras pela dificuldade de estudá-las em campo. No contexto da priorização de esforços conservacionistas, é preciso que os estudos sejam direcionados para melhor avaliar as espécies quanto ao seu estado de conservação, como aqueles que visem a obtenção de parâmetros relacionados à dinâmica populacional (Shaffer 1981). Por outro lado, Lima & Roper (2009) recomendam que mesmo os dados relativamente limitados nos trópicos, coletados em curto-prazo, devem ser usados para estimar parâmetros populacionais, podendo direcionar pesquisas futuras para testar hipóteses específicas e aumentando o acesso ao entendimento das dinâmicas populacionais de aves tropicais. De fato, a biologia da conservação é uma disciplina que lida com momentos críticos, sendo muitas vezes necessário tolerar a incerteza e agir antes de conhecer todos os fatos teóricos e empíricos da questão, baseando-se nas evidências disponíveis, exemplos comparáveis e teorias aceitas (Soulé 1985, Burgman *et al.* 1993, Primack 1993). Além disso, dois empregos da AVP podem ser particularmente úteis nesses casos: a modelagem pode ser necessária justamente para avaliar se os dados disponíveis são ou não suficientes para tomar as decisões de manejo e pode revelar quais parâmetros populacionais da espécie tem efeitos mais importantes na sua probabilidade de extinção, direcionando esforços de pesquisa futuros (Akçakaya & Sjögren-Gulve 2000).

No presente estudo, foram abordados vários aspectos da história natural e história de vida, com ênfase nos processos demográficos, de *Asthenes luizae* (Aves: Passeriformes: Furnariidae), uma espécie pouco conhecida, de distribuição restrita, e potencialmente ameaçada de extinção. Seu grau de ameaça de extinção sofreu subseqüentes rebaixamentos devido ao aumento do conhecimento de sua distribuição geográfica, embora não exista nenhum indicativo de diminuição genuína das ameaças já apontadas para a espécie, nem avaliações de parâmetros demográficos ou da

viabilidade de suas populações. A partir de 2009 iniciou-se um estudo em campo de duas populações da espécie na Serra do Cipó, Minas Gerais, que possibilitou a coleta de dados empíricos inéditos sobre a espécie, alguns dos quais abordados em Costa (2011) e Freitas (2011). Nesta tese, a partir da continuidade do monitoramento dessas populações, são apresentadas informações complementares e novas abordagens a respeito da biologia, ecologia e, pela primeira vez, sobre a demografia e viabilidade populacional de *A. luizae*, visando sobretudo contribuir para a sua conservação.

## **SOBRE A ESPÉCIE FOCO DESTE ESTUDO**

O lenheiro-da-serra-do-cipó, ou João-cipó, *Asthenes luizae* Vielliard, 1990, é um furnarídeo endêmico dos campos rupestres da porção meridional da Cadeia do Espinhaço, no estado de Minas Gerais (Vasconcelos & Rodrigues 2010). A espécie foi descoberta por Frederico Lencioni Neto em 1985 na Serra do Cipó e descrita por Jacques Vielliard cinco anos depois (Vielliard 1990).

O gênero *Asthenes* é composto por espécies de comportamento 'reservado' (“shy”) que habitam ambientes dominados por vegetação arbustiva ou campestre e rochas, distribuídos principalmente pela região dos Andes, Patagônia, e sul da América do Sul (Vaurie 1980, Remsen 2003). Recente revisão do gênero transferiu quatro espécies para o novo gênero *Pseudasthenes* (*P. humicola*, *P. patagonica*, *P. steinbachi* e *P. cactorum*) e incluiu outras nove espécies anteriormente situadas nos gêneros *Schizoeaca* (*A. perijana*, *A. coryi*, *A. fuliginosa*, *A. griseomurina*, *A. palpebralis*, *A. vilcabambae*, *A. helleri* e *A. harterti*) e *Oreophylax* (*A. moreirae*) (Derryberry *et al.* 2010). Atualmente o gênero *Asthenes* contém 27 espécies, sendo cinco de ocorrência no Brasil (CBRO 2014): *A. baeri*, *A. luizae*, *A. pyrrholeuca*, *A. moreirae* e *A. hudsoni*. Enquanto as demais ocorrem apenas no extremo sul do país, *A. luizae* e *A. moreirae* encontram-se isoladas em topos de montanhas do sudeste do Brasil, constituindo importantes relictos na história biogeográfica da América do Sul (Vasconcelos & Rodrigues 2010, Chaves *et al.* 2014).

Atualmente, 30 anos após sua descoberta, ainda são poucas as informações disponíveis na literatura científica sobre *A. luizae*. A maior parte dos estudos centrados na espécie foram focados em taxonomia e biogeografia (Vielliard 1990, Andrade *et al.* 1998, Cordeiro *et al.* 1998, Vasconcelos 2002, 2008, Vasconcelos *et al.* 2002, 2008a, b, Pena *et al.* 2014). Além de breves comentários que podem ser encontrados no corpo dos trabalhos acima citados, principalmente sobre o comportamento da espécie em campo, três outros trazem maiores informações sobre sua história natural: ainda antes de sua descrição, Pearman (1990) descreveu a vocalização e alguns comportamentos da espécie; Studer & Teixeira (1993) apresentaram em um resumo de congresso breves informações sobre os primeiros ninhos encontrados da espécie; e, mais recentemente, Gomes

& Rodrigues (2010) apresentaram maiores informações sobre sua biologia reprodutiva. As informações sobre sua biologia reprodutiva são baseadas em um total de 12 ninhos, nem todos ativos, cinco ovos e três ninhegos (Studer & Teixeira 1993, Gomes & Rodrigues 2010), além de quatro casais com filhotes fora do ninho (Vielliard 1990). Todos estes estudos relataram o nidoparasitismo pelo vira-bosta *Molothrus bonariensis* (Gmelin, 1789) (Aves: Icteridae), um parasita de ninhos obrigatório e generalista, com mais de 250 espécies registradas como “vítimas” (*sensu* Lowter 2015) e que geralmente reduz o sucesso reprodutivo de seus hospedeiros (Payne 1977, Post & Wiley 1977, Fraga 1978, Reboreda *et al.* 2003). A partir dos dados iniciais obtidos pelo projeto do qual essa tese deriva, Costa (2011) e Freitas (2011) reportaram informações adicionais e inéditas a respeito da ecologia básica de *A. luizae*, incluindo territorialidade, uso de hábitat, períodos reprodutivos e o desenvolvimento de ovos, ninhegos, filhotes dependentes, jovens independentes, até a dispersão e recrutamento na população.

*Asthenes luizae* permaneceu mais de 10 anos após sua descoberta sendo conhecido somente da localidade-tipo, denominada Alto da Boa Vista, mas, atualmente, sabe-se que ocorre também em outras serras do setor centro-meridional da Cadeia do Espinhaço (Andrade *et al.* 1998, Cordeiro *et al.* 1998, Vasconcelos 2002, 2008, Vasconcelos *et al.* 2002, 2008b, Vasconcelos & Rodrigues 2010, Chaves *et al.* 2014). As outras aves endêmicas da Cadeia do Espinhaço são os pares de beija flores (Apodiformes: Trochilidae) *Augastes lumachella* (Lesson, 1838) e *Augastes scutatus* (Temminck, 1824) e dois Passeriformes recém-descritos *Formicivora grantsaui* Gonzaga, Carvalhaes & Buzzetti, 2007 (Thamnophilidae) e *Cinclodes espinhacensis* Freitas, Chaves, Costa, Santos & Rodrigues, 2012 (Furnariidae). *Augastes lumachella* e *F. grantsaui* são restritas ao setor setentrional da cadeia, na Bahia, enquanto as demais são restritas ao setor centro-meridional, assim como *A. luizae*. Dentre as endêmicas do Espinhaço meridional, apenas *C. espinhacensis* tem distribuição geográfica mais restrita do que *A. luizae*, ocorrendo somente no entorno da região da Serra do Cipó (Freitas *et al.* 2012), enquanto *A. scutatus* se distribui a sul até o Quadrilátero Ferrífero e a norte até o Morro do Chapéu no extremo sul da Bahia, locais onde *A. luizae* não ocorre (Vasconcelos & Rodrigues 2010, Vasconcelos *et al.* 2012, Chaves *et al.* 2014). Além destas, duas outras espécies de Passeriformes que ocorrem nos campos rupestres são também consideradas endêmicas dos topos de montanha do leste do Brasil, porém ocorrendo em outras serras além de toda a Cadeia do Espinhaço: *Embernagra longicauda* Strickland, 1844 (Thraupidae) e *Polystictus superciliaris* (Wied, 1831) (Tyrannidae).

Embora todas as espécies endêmicas dos topos de montanha do leste do Brasil tenham distribuição geográfica naturalmente fragmentada ao longo das “ilhas” de altas altitudes (Chaves *et al.* 2014), a distribuição em escala local em cada topo de montanha parece ser mais fragmentada em



*A. luizae*. A partir do monitoramento de duas populações da espécie na Serra do Cipó iniciado em 2009 (Freitas 2011, Costa 2011) foi confirmado que sua distribuição em escala local restringe-se aos habitats de afloramentos rochosos dos campos rupestres (Pearman 1990, Vielliard 1990), ao contrário das outras aves endêmicas do Espinhaço, que são capazes de habitar outros tipos de ambientes que ocorrem nestes “Complexos Rupestres de Altitude sobre quartzito” (*sensu* Benites *et al.* 2003), tais quais campos, matas de galeria e capões de mata (Silveira *et al.* 2015). Adicionalmente, *A. luizae* aparenta ter baixa abundância em comparação com outras espécies de uma comunidade de aves estudada nos campos rupestres da Serra do Cipó (Costa & Rodrigues 2012). *Asthenes luizae*, portanto, por apresentar distribuição geográfica restrita, alta especificidade de habitat e tamanho populacional local pequeno, não dominante, parece se encaixar na categoria mais extrema de raridade de espécies (*sensu* Rabinowitz 1981). Cada um desses componentes da raridade tem potencial de tornar uma espécie mais vulnerável à extinção, e espécies que apresentam a combinação de tais formas de raridade, bem como outros fatores intrínsecos relacionados à vulnerabilidade (*e.g.*, áreas de vida extensas, grandes tamanhos corporais, baixas habilidades de dispersão), terão maior probabilidade de se extinguirem (Primack 1993).

Após sua descrição, *A. luizae* foi considerada ameaçada de extinção em escala global na categoria “em perigo” (*Endangered*) e, em 2004, considerou-se que sua categoria de ameaça mudou para “vulnerável” (*Vulnerable*), na qual estava inserida até 2011 (BirdLife International 2015). A principal justificativa que a mantinha na lista global de espécies ameaçadas era sua distribuição geográfica pequena, na qual alguns dos seus habitats poderiam estar em qualidade deteriorada (critério B1ab(iii)). Em 2011, sua categoria de ameaça foi novamente revisada e rebaixada, passando a ser considerada “quase-ameaçada” (*Near threatened*), onde insere-se atualmente, devido ao 'aumento do conhecimento', referente ao fato de que o número de localidades de registro e a estabilidade de seu habitat são maiores do que se pensava anteriormente (BirdLife International 2015). Não consta nas atuais listas de espécies da fauna ameaçadas de extinção nacional (MMA 2014) e de Minas Gerais (COPAM 2010), mas foi recentemente incluída na lista nacional de espécies quase-ameaçadas (ICMBio 2014a). No entanto, com base em modelagem de nicho, recentemente estimou-se que a extensão de ocorrência de *A. luizae* é pequena o suficiente para que ela seja considerada, no mínimo, como “vulnerável” (Pena *et al.* 2014). Adicionalmente, a alteração de habitat e o nidoparasitismo por *M. bonariensis*, que são as fontes de ameaças mais reportadas para a espécie (Vielliard 1990, Andrade *et al.* 1998, BirdLife International 2015), ou mesmo outros fatores ainda pouco conhecidos (*e.g.*, mudanças climáticas; Şekercioğlu *et al.* 2012, Hoffmann *et al.* 2015) podem estar atuando de modo a ameaçar a viabilidade de suas populações.

Tornam-se necessários, portanto, estudos que visem uma melhor compreensão das dinâmicas

ecológicas da espécie que permitam uma avaliação mais precisa da viabilidade das populações, do risco de extinção e dos impactos demográficos decorrentes das supostas principais fontes de ameaça, avaliando-se as necessidades e possibilidades de manejo para *A. luizae*.

## OBJETIVOS

Visando a conservação de *Asthenes luizae* e a contribuição ao conhecimento das aves neotropicais, o presente estudo teve cinco objetivos gerais: (1) contribuir para o entendimento da história natural, (2) estimar parâmetros demográficos, (3) caracterizar a dinâmica populacional *in situ*, (4) inferir a viabilidade populacional futura, analisando o impacto de fontes de ameaças e opções de manejo e (5) revisar o grau de ameaça da espécie.

## ESTRUTURA DA TESE

No primeiro capítulo, apresentado em formato de artigo a ser submetido em periódico internacional, os hábitos de nidificação de *A. luizae* foram detalhadamente descritos e a história evolutiva de aspectos de ninhos fechados foi investigada ao longo do clado formado por espécies aparentadas, dentro do clado Synallaxini.

No segundo capítulo, o sucesso reprodutivo da espécie foi estimado em termos de sucesso de ninhos, produtividade e fecundidade, sendo investigados os fatores que potencialmente o reduzem, com ênfase na relação de nidoparasitismo por *M. bonariensis*. Também definiu-se a estação reprodutiva da espécie e discutiu-se os problemas relacionados aos vários métodos de se estimar os diversos componentes do sucesso reprodutivo em aves.

No terceiro capítulo, foram investigados a dinâmica de ocupação de territórios e pareamento, sobrevivência, tamanho e tendências populacionais ao longo de seis anos de monitoramento.

No quarto capítulo, as informações de história natural levantadas em campo e investigada nos capítulos anteriores basearam a estimativa de parâmetros demográficos que foram utilizados para alimentar modelos em uma Análise de Viabilidade Populacional. Os objetivos foram projetar as possíveis dinâmicas populacionais futuras, avaliar a viabilidade populacional da espécie dentro de uma das unidades de conservação em que ocorre, investigar o impacto do nidoparasitismo na demografia e as possibilidades de manejo, além de definir o grau de ameaça da espécie sob o critério quantitativo (critério E) da IUCN.

## MATERIAL E MÉTODOS GERAIS

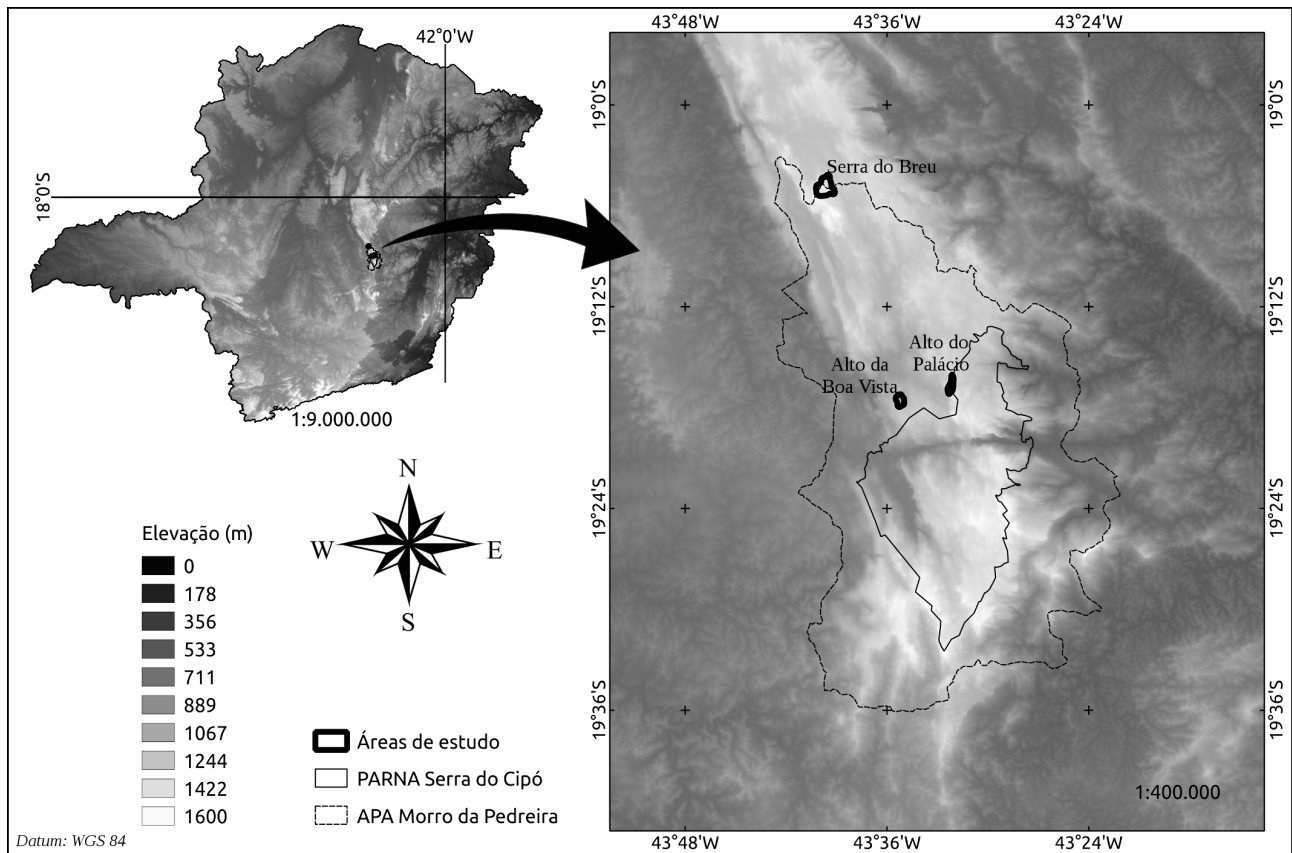
Este estudo foi realizado por meio do monitoramento de indivíduos de *A. luizae* em duas áreas de estudo, onde a maior parte dos indivíduos foram individualizados com a marcação por anilhas e os territórios foram mapeados. As áreas de estudo foram visitadas regularmente entre março de 2009 a julho de 2015 para procurar e monitorar ninhos e filhotes (Capítulos 1 e 2), avaliar a persistência e estado de pareamento de cada indivíduo e definir o estado de ocupação de cada território (Capítulo 3).

### ÁREAS DE ESTUDO

O estudo foi realizado principalmente em duas áreas de campos rupestres localizadas na região da Serra do Cipó, sul da Cadeia do Espinhaço, no estado de Minas Gerais: Alto do Palácio ('AP'; ~75 ha; 1.500 m a.n.m.; 19° 17' S, 43° 32' W) e Alto da Boa Vista ('ABV'; ~100 ha; 1.300 m a.n.m.; 19° 17' S, 43° 35' W), essa a c. 7 km de distância em linha reta da primeira. Alguns dados de biologia reprodutiva foram obtidos ocasionalmente em uma terceira localidade, c. de 25 km a noroeste das anteriores: Serra do Breu (1.550 m a.n.m.; 19° 05' S, 43° 39' W; veja Freitas *et al.* 2012). As três áreas estão inseridas na Área de Proteção Ambiental (APA) Morro da Pedreira, dentro dos limites do município de Santana do Riacho, e o AP também se insere parcialmente no Parque Nacional (PARNA) da Serra do Cipó, dentro dos limites do município de Morro do Pilar (Figura 1).

As áreas de estudo estão sobre rochas quartzíticas, sobre as quais ocorrem os “campos rupestres”, um mosaico de fitofisionomias vegetais mais adequadamente denominados de “Complexos Rupestres de Altitude sobre quartzito” (*sensu* Benites *et al.* 2003). Além dos ambientes campestres (com predomínio de espécies herbáceas crescendo em solo arenoso ou pedregoso) e dos afloramentos rochosos (ocorrendo vegetação rupícola diretamente sobre as rochas, além de herbáceas, arbustos e pequenas arvoretas que crescem em fendas da rocha ou sobre depressões dentro dos afloramentos), nesses complexos ocorrem também fitofisionomias com predomínio de espécies arbóreas, como matas de galeria e capões de mata em locais de solo mais rico e úmido (Giulietti *et al.* 1997, Benites *et al.* 2003, Silveira *et al.* 2015). Embora os campos rupestres da Cadeia do Espinhaço sejam tradicionalmente considerados como uma fitofisionomia do Cerrado (Ribeiro & Walter 1998), estão distribuídos pela zona de contato deste com outros domínios (Mata Atlântica na porção sul; Caatinga a norte), apresentando tanto elementos bióticos típicos de cada um, quanto elementos exclusivos (endêmicos). Esses fatos têm suportado a ideia de que os campos rupestres da Cadeia do Espinhaço sejam uma unidade biológica distinta dos demais domínios

fitogeográficos (Vasconcelos 2008, Ribeiro *et al.* 2009, Vasconcelos & Rodrigues 2010, Rodrigues *et al.* 2011, Costa & Rodrigues 2012).



**Figura 1.** Localização das áreas de estudo no estado de Minas Gerais, limítrofes ao Parque Nacional (PARNA) da Serra do Cipó e inseridas na Área de Proteção Ambiental (APA) Morro da Pedreira, evidenciando-se as altitudes elevadas que formam a Cadeia do Espinhaço. Produzido por G. H. S. Freitas a partir de modelo digital de elevação de terreno disponibilizado pela EMBRAPA (Miranda 2005).

O AP localiza-se na região de cabeceira dos córregos Três Pontinhas e Alto do Palácio, pertencentes à bacia do rio Cipó, no alto da Serra do Palácio. Essa serra atua como um divisor de bacias: a do rio Doce, na vertente leste, no município de Morro do Pilar, e a do rio São Francisco, na vertente oeste, município de Santana do Riacho. A área de estudo engloba a cumeeira da serra (divisor de águas) e estende-se principalmente para a vertente oeste, onde predominam os afloramentos rochosos que, nesta região, apresentam forte declividade. O limite oeste do AP é uma grande encosta rochosa, inclinada quase verticalmente na porção sul, adjacente ao local conhecido na região como Pedra do Elefante. Apenas uma pequena porção da área de estudo situa-se no interior do PARNA da Serra do Cipó, na vertente leste, onde a declividade do solo é suave e predominam extensos campos com áreas brejosas e alguns capões de mata. O AP, devido à altitude mais elevada e localização mais oriental em relação ao ABV, recebe maior influência da massa de ar úmida proveniente do Oceano Atlântico, apresentando condensação de nebulosidade mesmo no inverno e elementos bióticos característicos de Mata Atlântica (Ribeiro *et al.* 2009). Descrições do

clima, fitofisionomias e avifauna do AP (mas principalmente de sua vertente leste) encontram-se em Rodrigues *et al.* (2011) e Freitas & Rodrigues (2012).

O ABV, que é a localidade-tipo de *A. luizae*, situa-se na região de cabeceira dos córregos Vitalino e Braúna, bacia do rio São Francisco. As manchas de afloramentos rochosos dessa área são maiores e ocorrem principalmente em ‘ilhas’ de pequenas elevações no terreno dominado por campos entremeados de estreitas regiões brejosas ao longo das drenagens. Situado a oeste, o ABV não recebe diretamente a nebulosidade estacionária que ocorre no AP (*vide* mapa da nebulosidade em Ribeiro *et al.* 2009) e apresenta maior influência do Cerrado, ocorrendo algumas áreas de “cerrado rupestre”, onde há maior proporção de vegetação arbustiva e arbórea de pequeno porte. Descrições das fitofisionomias e comunidade de aves desta área encontram-se em Costa & Rodrigues (2012).

#### **CAPTURA, MARCAÇÃO E BIOMETRIA DE INDIVÍDUOS**

A captura dos indivíduos iniciou-se em março de 2009, e foi realizada até fevereiro de 2014. No local em que um indivíduo de *A. luizae* era localizado, eram armadas duas redes de neblina (12 m de comprimento por 2,5 m de altura, com malha de 36 mm) e a ave era conduzida às redes por meio de perseguição realizada por dois a cinco pesquisadores, até a sua captura. A técnica de *playback* (reprodução de uma vocalização gravada) foi utilizada para induzir resposta vocal ou de aproximação dos indivíduos, permitindo localizá-los em algumas ocasiões; em outras, aguardava-se o aparecimento espontâneo do indivíduo, ou caminhava-se pela região na tentativa de localizá-lo para, então, conduzi-lo às redes. Ninhegos foram capturados manualmente e devolvidos aos ninhos.

Todos os indivíduos capturados ao longo do estudo ( $n = 37$ ) foram marcados com uma anilha metálica numerada fornecida pelo Centro Nacional de Pesquisa para Conservação das Aves Silvestres (CEMAVE/IBAMA) no tarso direito, e uma ou duas anilhas coloridas no tarso esquerdo (Figura 2), formando combinações únicas de modo a permitir o reconhecimento individual a partir da visualização a distância com binóculos (10X42) ou registro com máquinas fotográficas reflex acoplada a lentes teleobjetivas (Canon L 70-300 e 100-400). Vinte e quatro indivíduos receberam radiotransmissores (ver adiante).

Os indivíduos capturados foram pesados com dinamômetros de 30 ou 60 g de capacidade, de escalas de 0,25 e 0,50 g, respectivamente, foram tomadas medidas corporais com paquímetro de escala de 0,05 mm (segundo Baldwin *et al.* 1931), examinados quanto a ocorrência de mudas simétricas em penas de voo (rêmiges e retrizes), placas de incubação, comissura labial e coloração da plumagem de jovens. Os dados biométricos foram utilizados para caracterizar a morfologia de adultos, jovens (utilizado para definir classes de idade no Capítulo 3) e ninhegos e determinar as

etapas do ciclo anual (época de muda de penas, época reprodutiva). Amostras de tecido sanguíneo das aves capturadas foram coletadas, usadas para sexagem molecular (todos, exceto quatro, indivíduos) e encontram-se depositadas no Banco de DNA do Laboratório de Biodiversidade e Evolução Molecular da Universidade Federal de Minas Gerais (BD-LBEM – ICB/UFMG), sob coordenação do professor Dr. Fabrício Rodrigues dos Santos e com a colaboração do Dr. Anderson Vieira Chaves.



**Figura 1.** Indivíduo de *Asthenes luizae* marcado com anilhas na Serra do Cipó, Minas Gerais.

## **MONITORAMENTO**

O monitoramento foi realizado em duas etapas. Entre março de 2009 e novembro de 2010 foi realizado um monitoramento intensivo, contando com ao menos 160 visitas às áreas de estudo realizadas em todos, exceto dois meses (junho e julho de 2009). Durante esse período utilizou-se principalmente da radiotelemetria para localização dos indivíduos (descrito a seguir). A partir de dezembro de 2010 até julho de 2015 foi realizado um monitoramento com visitas progressivamente menos frequentes à área de estudo: ~20 visitas anuais em 2011 e 2012, ~10 visitas em 2013, 3 visitas anuais em 2014 e 2015. As visitas foram mais frequentes durante a estação reprodutiva (final do inverno, primavera e verão; *vide* Capítulo 2), mas ocorreram também ao menos uma vez na estação não-reprodutiva (outono-inverno) de cada ano.

## **Radiotelemetria**

Radiotransmissores com cerca de 1,1 g (modelo Ag 392; Biotrack Ltd., Dorset, Inglaterra) foram instalados nas aves pelo método do “arreio de pernas” (*leg harness*; Rappole & Tripton 1991), permanecendo apoiado sobre a região do sítisacro, com a antena flexível voltada para a cauda. Os indivíduos marcados com transmissores foram rastreados utilizando-se radiorreceptores (modelo R-1000; Communications Specialists, Orange, Califórnia) acoplados a uma antena Yagi de três elementos. Embora cada radiotransmissor emita uma frequência individual, permitindo a identificação do indivíduo, na maioria das vezes procurou-se visualizar o indivíduo com o auxílio de binóculo ou fotografá-lo com máquina fotográfica para confirmar a cor da anilha colorida e o estado do radiotransmissor acoplado e do indivíduo. Para mais detalhes dos equipamentos e técnicas de radiotelemetria utilizados veja Freitas (2011).

Durante o período de monitoramento intensivo, 22 indivíduos foram acompanhados por meio da radiotelemetria, o que corresponde a 92% dos 24 indivíduos marcados com anilhas no período. Em sete indivíduos houve reposição dos transmissores após o término da bateria, sendo que em quatro destes foram realizadas duas reposições. Em dois (6%) dos radiotransmissores houve falha (interrupção de emissão de sinal antes do tempo previsto de duração da bateria), que foi confirmada pela continuidade da observação dos indivíduos, identificados por meio das anilhas coloridas. Os indivíduos que portavam os transmissores falhos foram recapturados para substituição do equipamento, e verificou-se que as antenas dos rádios haviam sido perdidas. Outros dois indivíduos receberam radiotransmissores nos anos posteriores (entre novembro de 2011 e fevereiro de 2012), totalizando 35 radiotransmissores utilizados.

O uso da radiotelemetria associado com o monitoramento intensivo possibilitou verificar que os adultos são sedentários e mantêm um território ao longo de todo o ano, e permitiu o mapeamento dos territórios (tamanho médio  $\pm$  desvio-padrão sob três métodos:  $3,5 \pm 2,2$  ha [Mínimo Polígono Convexo – MCP 95%];  $4,0 \pm 2,6$  ha [Kernel 95%];  $6,2 \pm 5,1$  ha [MCP 100%]) com confiabilidade nos primeiros anos de estudo (detalhes dos métodos e resultados descritos em Freitas 2011), informações que possibilitaram o monitoramento de indivíduos e territórios para estimativa de parâmetros demográficos (Capítulo 3).

## **Encontro e monitoramento de ninhos**

Os ninhos foram localizados visualmente por procura aleatória e por meio do acompanhamento de adultos, com o auxílio da radiotelemetria durante o monitoramento intensivo. A busca e o monitoramento de ninhos ativos foram realizados entre 2009 e 2014, de forma mais intensificada na época reprodutiva de cada ano e durante as três primeiras estações reprodutivas

(2009/2010 a 2011/2012). Na estação reprodutiva de 2014/2015 não houve esforço significativo de busca de ninhos. Os ninhos encontrados foram fotografados, medidos e descritos (Capítulo 1). Ninhos foram considerados ativos quando estavam em construção ou continham ovos ou ninhegos. Ninhos ativos foram monitorados regularmente para o cálculo de estimativas de sucesso reprodutivo (Capítulo 2).



**CAPÍTULO 1 - ARQUITETURA, COMPOSIÇÃO E LOCALIZAÇÃO DE NINHOS DE  
*ASTHENES LUIZAE*, E UMA PERSPECTIVA FILOGENÉTICA DAS CARACTERÍSTICAS DE  
NINHOS DE FURNARIIDAE APARENTADOS**

Capítulo formatado para submissão em periódico internacional (omitidas seções redundantes no contexto da tese).

Nesting habits of the Cipo Canastero

*RESEARCH ARTICLE*

**Architecture, composition and placement of nests of the Cipo Canastero (*Asthenes luizae*), and a phylogenetic perspective on nest features of related Furnariidae**

**Lilian Mariana Costa,<sup>1,2\*</sup> Guilherme Henrique Silva de Freitas,<sup>1</sup> and Marcos Rodrigues<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Laboratório de Ornitologia, Departamento de Zoologia, ICB, Universidade Federal de Minas Gerais - Caixa Postal 486, CEP 31270-901, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil

<sup>2</sup> Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre (ECMVS), ICB, Universidade Federal de Minas Gerais

\*Corresponding author: [lilian.mcosta@gmail.com](mailto:lilian.mcosta@gmail.com)

## INTRODUCTION

The Neotropical family of the ovenbirds (Furnariidae) includes small to medium-sized birds relatively homogeneous in coloration, vocalizations, diet and social systems (Skutch 1969, Remsen 2003). On the other hand, it exhibits exceptional variation in structural morphology, foraging behavior, habitat occupancy and nest architecture and placement (Skutch 1969, Vaurie 1980, Remsen 2003). Almost all furnariids have enclosed nests, although some build domed structures with mud, sticks or pliable vegetable material while others place their cup or closed nests in burrows or crevices on soil, rocks, trees, or other protected place (Collias 1997, Remsen 2003). Such wide nesting behavior diversity, mainly the ability to build own sheltered nests, may have facilitated diversification of Furnariidae into new habitats (Whitney *et al.* 1996, Irestedt *et al.* 2006, 2009). Besides the composition and placement, a sort of additional features such as entrance tubes, tunnels, awnings, adornments and interior lining can be found in the nests of some species (Remsen 2003). Those and others nest traits have been used to support systematic relationships (Vaurie 1980), to perform phylogenetic analyses (Zyskowski and Prum 1999), and to infer the evolution of nest-building strategies in this family (Irestedt *et al.* 2006). However, the paucity, imprecision or absence of reproductive data of some furnariids hide possible intraspecific or intrageneric variation or patterns, limiting such investigations.

Within the furnariids for which only partial nest habit information is available is the Cipo Canastero, *Asthenes luizae*, a mountaintop endemic to the *campos rupestres* (rocky fields) habitat of the Espinhaço Range in Minas Gerais state, southeastern Brazil (Vasconcelos and Rodrigues 2010). It was discovered only in 1985 (Vielliard 1990) and for more than 10 years was known only from the type locality at Serra do Cipó. Improved knowledge of its distribution (Vasconcelos 2008, Vasconcelos and Rodrigues 2010) has substantiate a down-listing of its IUCN Red List threat category to Near threatened (BirdLife International 2014); although a recent study detailing its geographic occurrence indicates that it should remain as Vulnerable (Pena *et al.* 2014). In contrast, the knowledge about its natural history underwent far fewer improvements until now (Pearman 1990, Gomes and Rodrigues 2010). Available nest data for *A. luizae* included a brief, anecdotal nest description based on six nests and published in a conference abstract (Studer and Teixeira 1993), a picture of a nest by A. Studer published in Remsen (2003), and six additional nests more detailed described by Gomes and Rodrigues (2010). All those nests, made mainly of sticks with a more or less spherical shape, were built in the 'arborescent' monocot *Vellozia nivea* (Velloziaceae), what arises suspicions on nest site specialization (Gomes and Rodrigues 2010).

However, some nest features, including a few that might represent potentially relevant

systematic characters, were overlooked or misinterpreted in previous nest reports. For instance, tubes and tunnels, that are additional elaborations found on the entrance of closed stick nests of many furnariids, were both mentioned in earlier descriptions and analyses of the nests of *A. luizae*. Those terms are not synonymous in the nest-studies context and, instead, may have different taxonomic values. As defined by Narosky *et al.* (1983), 'tunnel' is a passage or hollow inside the nest structure that communicates with the nest chamber, while 'tube' is a tubular extension of the nest. Even employing the same terminology of Narosky *et al.* (1983), in Zyskowski and Prum's (1999) pioneering nest-based phylogenetic analysis of the Furnariidae *A. luizae* was treated in the same operational taxonomic unit (*i.e.* having identical character states) as 10 other species which were coded as presenting tubes in their nests, despite that only a "short tunnel" was mentioned in the description available at the time (Studer and Teixeira 1993). Latter, Gomes and Rodrigues (2010) did not use any of the two terms (tube or tunnel) on their nest description; nevertheless, they agreed with Zyskowski and Prum (1999) in grouping *A. luizae* with species that builds tubes (although they mistakenly used the term 'tunnel'), despite the illustration supplied in their article does not show such tubular extension in nest entrance. Nowadays, following a molecular-based phylogeny, four species of this group are allocated in the new genus *Pseudasthenes*, and *Asthenes* incorporated nine species (previously included in *Schizoeaca* and *Oreophylax*; Derryberry *et al.* 2010).

Based on a larger amount of data, here we present a detailed description on the nesting habits of *A. luizae*, and focus on three key groups of characters considered phylogenetically informative (Zyskowski and Prum 1999, Winkler and Sheldon 1993): nest material composition, nest architecture and nest sites. Our major aim is to cover some possible intraspecific variation, report undescribed features and clarify those that have been misinterpreted, improving the knowledge about the natural history of *A. luizae*. Detailed breeding data can be useful both to the species conservation and management as well as to investigate broader biological concepts in behavior, ecology and evolution (Greeney *et al.* 2008, Gomes and Rodrigues 2010, Hann *et al.* 2011). Additionally, we reviewed the nest data available for related taxa and revised three compositional and architectural nest features. As the major nest composition has been used to informally separate two groups within *Asthenes* - the 'stick-nesters' and the 'grass-nesters' (Narosky *et al.* 1983, Pacheco *et al.* 1996, Collias 1997, Remsen 2003, Derryberry *et al.* 2010) -, we investigate the evolutionary history of those nest types under the light of the most recent phylogenetic hypotheses for *Asthenes*, *Pseudasthenes* and related Synallaxini (Derryberry *et al.* 2011). Then, given the mentioned confusion among tubes and tunnels, we carefully reassess the occurrence of those structures across the species that build nests of sticks.

## METHODS

### Nesting habits of *Asthenes luizae*

#### *Study Area*

Fieldwork was carried out in two study areas of typical *campos rupestres* habitat at Serra do Cipó region, in Santana do Riacho and Morro do Pilar municipalities, Minas Gerais: Alto do Palácio (hereafter 'AP'; ~75 ha; 1,500 m.a.s.l.; 19° 17' S, 43° 32' W) and Alto da Boa Vista (hereafter 'ABV'; ~92 ha; 1,300 m.a.s.l.; 19° 17' S, 43° 35' W). AP partially overlaps the northern end of the Serra do Cipó National Park, where a higher mountaintop receives the moist air from the eastern Atlantic Ocean (see Ribeiro *et al.* 2009, Rodrigues *et al.* 2011). ABV, the type-locality of *A. luizae* (Vielliard 1990), is located ~7 km to the west from AP, being more influenced by the Cerrado biome (see Costa and Rodrigues 2012). We also included in the analyses one nest found fortuitously in a third locality, in the Serra do Breu mountain (1,550 m.a.s.l.; 19° 05' S, 43° 39' W; see Freitas *et al.* 2012), ~25 km northwest from AP and ABV.

#### *Data Collection and Analyses*

From 2009 to 2013, we searched for nests of *A. luizae* by following adults and visually inspecting the vegetation inside their home ranges (Freitas *et al.*, in prep.). Eighteen adult birds were radio-tagged (radio-telemetry details to be published further) in 2009-2010, what helped us find some active nests.

We noted the composition of nest material *in situ* and collected some samples from inactive nests for careful inspection and photographs taking in laboratory. We measured the following nest architecture attributes: external length, height, and width of the nest (according to figure 1 in Gomes and Rodrigues 2010), entrance diameter (horizontal), and internal diameter of the egg chamber (horizontal distance from nest entrance to the inner opposite wall). Because most nests had many sticks protruding beyond the bulk of the nest, we took the first three nest measures in two ways: excluding (just in the nest bulk) and including the outermost extremities of those sticks. We used the nest bulk measurements to calculate the nest bulk volume, considering it as an ellipsoid (nest bulk volume =  $4/3 \times \pi \times (\text{height}/2) \times (\text{length}/2) \times (\text{width}/2)$ ). We follow the terminology of Simon and Pacheco (2005) and Hansell (2000) (on results referred as 'S&P' and 'H', respectively) for nest shape, site and attachment descriptions.

As nest-site attributes, we recorded the nest height above ground (from the bottom of the nest bulk), and the following characteristics of the nest supporting vegetation: height (from the top of the plant crown), largest diameter, basic life form, general architecture and taxonomic identification whenever possible. Basic life form categories were: herb (not woody), shrub (woody,

ramified from the base) and tree (woody, ramified at the crown with main stem forming a trunk). General plant architecture were: grassy (grasses or grass-like architectures), shrubby (moderate to highly branching shrubs or shrub-like architectures), slender shrub (minimally- branching shrubs), bromeliad, and tree. Plant identification and geographic distribution was based on Smith and Ayensu (1976), Cavalcanti (1990), Araujo *et al.* (2004), Fantinati *et al.* (2004), Forzza (2005), Melo (2008), Sede *et al.* (2008), Shimizu and Yamamoto (2012), Siniscalchi (2012), Rando *et al.* (2013), Lista de Espécies da Flora do Brasil (2013), as well as by consulting specialists (see Acknowledgments). When more than one individual plant supported a single nest, we treated the whole set of plants as one support unit. When those were separate species, we also noted which species provided the major support and which was secondary.

Attributes of inactive nests were taken only in cases in which we considered that its architecture was intact; otherwise we recorded only the nest support vegetation measurements, as was the case for unfinished or destroyed nests. We are confident that these inactive nests were built by *A. luizae* because they are distinct from those of other bird species found in the region (Rodrigues *et al.* 2011, Costa and Rodrigues 2012). We used a caliper (0.05 mm precision) to the nearest 1 mm for nest architecture measurements and a metric tape to the nearest 0.1 cm for nest placement measures. Values are presented as mean  $\pm$  SD.

### **Nesting Habits of *Asthenes* and Related Synallaxini: Data Review and Analyses**

We coded each species according to the major structural composition of their nests: pliable plant fragments (*i.e.*, flexible stems, straw, grasses, mosses) or sticks. For species that builds closed stick nests we carefully searched the literature to determine if their nests presents or not additional elaboration on the opening entrance forming tubes or tunnels (*sensu* Narosky *et al.* 1983).

We then superimpose those nest character states onto part of the Synallaxini subclade containing 25 (of the 27) *Asthenes* and all (four) *Pseudasthenes* and closest related species following the topology of the maximum clade credibility tree obtained with mitochondrial and nuclear genes presented in Derryberry *et al.* (2011). As our main focus was on *Asthenes* and *Pseudasthenes*, we pooled other genus to simplify the tree view reducing the number of terminals, and coded them according to the predominant character state of the group.

We used Mesquite (Version 3.02; Maddison and Maddison 2015) to map the character states on terminals and reconstruct ancestral states of the nest composition character at ancestral nodes using the tool 'trace character history' with parsimony optimization method.

Nesting data were obtained from the compilations of Vaurie (1980), Narosky *et al.* (1983), de la Peña (1987), Zyskowski and Prum (1999) and Remsen (2003), whenever possible checking

cited sources and consulting additional publications (Germain 1860, Pässler 1922, Wetmore 1926, Morrison 1939, Behn *et al.* 1957, Dorst 1957, Koepcke 1965, 1958, Ochoa de Masramón 1971, Nores and Yzurieta 1975, Vuilleumier 1969, 1993, Sick 1970, Contreras 1980, Belton 1984, Fjeldså and Krabbe 1990, Salvador 1992, 2013, Studer and Teixeira 1993, Whitney *et al.* 1996, Collias 1997, Dias *et al.* 2009, Gomes and Rodrigues 2010, Greeney 2011, Tobias 2011, Marinero and Cortez 2012, Salvador and Salvador 2012, Delhey and Pérez 2013, Turienzo and Di Iorio 2013, Londoño 2014, Roesler *et al.* 2014), and confirming nest features for some species with researchers (J. F. Pacheco, J. Tobias, H. F. Greeney, personal communications). We did not follow the coding of Zyskowski and Prum (1999) for the character states of tube due inconsistencies found earlier (as cited in introduction). There are no consensus about the nest type build by the Bay-capped Wren-Spinetail (*Spartonoica maluroides*) - deep open cups of grass-like leaves at the base of an open space inside dense tussocks, arranging the leaves of the tussock to form a partial cover -, that has been interpreted as open cups, as putative homologous with domed vegetative nests, or as cavity nesting (Narosky 1973, Collias 1997, Zyskowski and Prum 1999, Dias *et al.* 2009). For reconstruction of ancestral character states, we coded it as having nests of pliable plant fragments. We follow Zyskowski and Prum (1999) in considering that *Cranioleuca* species does not used sticks as main composition of their nests, although we recognized that some species may employ it in greater proportions (*e.g.*, Stripe-crowned Spinetail, *C. pyrrhophia*; Vaurie 1980, de la Peña 1987).

## RESULTS

### **Nesting habits of *Asthenes luizae***

We found 81 nests of *A. luizae* in the three study sites: 48 in ABV, 32 in AP, and one in Serra do Breu. Of those, 25 nests were active (*i.e.* under construction, with eggs or nestlings).

### ***Nest architecture***

Nests were closed, approximately spherical in shape, with a circular opening entrance disposed laterally in the center of the nest (Figure 1A) or, sometimes, on the upper portion of the lateral surface (see Table 1 for nest measurements). Nests not spherical were most slightly flattened. One nest, placed directly on rock, was roughly semi-elliptical and had the opening pointing upward, laterally delimited by a rocky wall (Figure 1B). Two nests had some sticks extending out the lower portion of the entrance hole, forming something like a platform; but we believe that it may be unintentional and caused by partial slipping of the sticks. In a few nests we noted that the wall around the lateral entrance was thicker, forming a very short tunnel, but it seemed to be due the architecture of the supporting plant.

All nests found were of the same basic type: 'closed' (S&P) or 'dome' (H), depending on nomenclature. The nest shape (S&P) was predominately 'globular' ( $n = 79$ ; Figure 1A), but we found one nest 'ovoid', and other 'long' (in horizontal direction; Figure 1B). Two categories of support type (S&P) or nest attachment (H) were tentatively assigned to nests found (see Discussion section): 'fork' (S&P) or 'bottom multiple (branched)' (H) ( $n = 63$ ), and 'base' (S&P) or 'on ground' (H) ( $n = 18$ ).

### ***Nest material composition***

Three nest layers can be roughly distinguished (Figure 1C). Externally, the domed nests consisted mainly of tightly interwoven rigid sticks, without thorns, sometimes ramified and rarely with attached leaves. Some nests had few sticks loosely placed on the top, and most had also pliable plant materials attached to the outer surface, including dry and green mosses, lichens, thin flexible twigs and dry fragments (leaves and roots) of *Vellozia* species. Occasionally, some of the sticks or leaf fragments were partially burned. Inward, the sticks merged with a mixture of debris composed of live and dead mosses, many dry plant fragments and fibers, and dark-brown or sandy soil forming a thick middle layer. Dry leaf fragments of *Vellozia* spp. or other graminoid species and fragments or complete individuals (with roots, stem, leaves and flowers) of small Eriocaulaceae herbs (~7 cm) were also found (Figure 1I, 1L). The middle layer was visible from the outside of some nests in which fewer sticks were used (Figure 1D). The innermost layer completely lined the nest chamber (including the inner roof) and consisted predominantly of thin white and cream cotton-like fibers, mainly from plant down (Figure 1E). Other soft or pliable materials such as mosses, reddish cotton-like fibers, thin strips of dry leaves (from *Vellozia* sp. and other monocots), feathers (most seemingly from *A. luizae*, but also from other species) and, occasionally, mammal hairs were used also (Figures 1F-M). The reddish fibers (Figure 1G) were from a pubescent gall induced by *Myrciariamyia admirabilis* (Diptera) typically found in leaves of *Erythroxylum suberosum* (Erythroxylaceae) (Maia and Fernandes 2007), which occurs in ABV (but not in AP), and were detected only in nests in ABV. In some occasions, we saw adult birds carrying tufts of pale fibers into active nests with eggs, and once also an adult collecting white trichomes from *Pilosocereus aurisetus* (Cactaceae) and taking them toward a nest.

The lateral nest entrance was often distinctly lined with narrow plant strips that formed a ring (Figure 1N). The materials were basically similar to those from inner lining, but we also found Poaceae and Cyperaceae inflorescences, green thin monocot leaves, and small entire herbs from Eriocaulaceae family.

### **Nest sites**

All nests were in areas with rocky outcrops (Figure 1O). Most (95%) were supported primarily by plants (Figures 1P-U), but we also found three nests constructed directly on ground, upon rock outcrops, although always partially raised or, at least, laterally touching (surrounded by) some plant (see Figures 1A, 1B). The categories of nest sites (H) were 'tree/bush' ( $n = 63$ ) and 'ground' ( $n = 18$ ).

Two nests on rock outcrops were placed on small ledges at the edge of large steep ( $\sim 70$ - $80^\circ$ ) crags; one was  $\sim 1$  m from the top and 6 m from the base of the rock, and could not be reached for measurement (Figure 1V).

At least 29 plant species (22 identified to species level) belonging to 15 families were found supporting nests; and additional six supporting plants were unaccounted (three dry shrubs, a small Poaceae, and two dry *Vellozia* sp.) because they may be the same as some identified (Table 2). The majority (82%) of the supporting plants identified to species level for which bibliographical data were available are endemic (or presumably endemic) to the Espinhaço Range. Some *Vellozia* plants used for nesting were partially or completely burned.

The families with more species recorded as nest substrates were Velloziaceae (9 species), Poaceae (3 species) and Fabaceae, Lythraceae, and Polygonaceae (2 species each). The species largely used as nest support were *Vellozia nivea* (47% of nests; Figure 1R), *Coccoloba acrostichoides* (14%; Figure 1T), and *Apochloa molinioides* (11%; Figure 1Q). The frequency of use of support plant species varied according to the study site. In ABV, the large majority of nests were in *V. nivea* (77%), while three species – including *C. acrostichoides* – hold two records each, and remaining 11 species were recorded as the support of only one nest each. In AP, the most used species were *C. acrostichoides* (28%) and *A. molinioides* (28%), while other eight species hold two records each, and remaining eight identified species – including *V. nivea* – were recorded as the support of only one nest each. Ten species were exclusively used in ABV while 14 were used solely in AP, including all Monocotyledons other than Velloziaceae (*i.e.* Bromeliaceae, Eriocaulaceae, Poaceae, and Xyridaceae).

The basic life forms of supporting plant species were roughly balanced between herbs (15 species, 52%) and shrubs (13 species, 45%), while only one species (3%; *Vochysia thyrsoidea*) was a tree (Figure 1U). The predominant architecture of the plants was shrubby (*i.e.* moderate to highly branched shrubs; 38%), followed by slender (minimally-branching) shrubs and grassy (28% each). Slender shrubs provided mainly only secondary support, with the exception of *Lavoisiera pulcherrima*, which supported a single nest together with other three slender shrubs (Figure 1S). Small tree and rigid bromeliad were each represented by a single species (3% each); and recorded



twice as nest supports. The bromeliad was the only plant support with spines (Figure 1P) and supported nests only at AP, but was also recorded very close to the entrance of three nests on *V. nivea* at ABV.

Most nests were supported by only one species of plant (83% of nests, including those on ground with only secondary plant support), nine nests (11%) were supported by two plant species, four nests (5%) by three species, and one nest (1%) was supported simultaneously by four distinct slender shrub species. Six nests were supported each by two individuals of *V. nivea*.

Most of the identified plant species provided only secondary support (52%; 15 species), while 12 provided only primary support (41%), and two (7%) were recorded both as major as well as secondary supports. Therefore, the primary supports for nest of *A. luizae* amounted 14 species belonging to eight families, and the ground (Figure 2).

Nest heights above the ground (Figure 3; Table 1) were usually within the lower half ( $x = 43\%$ ) of the nest plant. Nine nests on plants were relatively more low situated ( $\leq 25\%$  of the plant support height), and were on *Apochloa* spp. ( $n = 3$ ), *V. nivea* ( $n = 5$ ), and *C. acrostichoides* ( $n = 1$ ); and only one nest was close to top ( $\geq 75\%$ ) of plant support, on a burned *V. compacta*.

### **Nesting Habits of *Asthenes* and Related Synallaxini**

We found some nest data for all *Pseudasthenes* and for 20 of the 25 *Asthenes* species represented in the phylogenetic tree by Derryberry *et al.* (2011) (Figure 4). All *Pseudasthenes* and six *Asthenes* species uses sticks as major nest composition, 13 *Asthenes* builds their nests with pliable plant materials, while one (Cordilleran Canastero *A. modesta*) exhibit an unusual high intraspecific variation in nest building, ranging from cup nests placed in cavities (in banks, rock crevices, within roots, or in abandoned nest of other bird) to domed nests composed of pliable plant fragments or sticks. Stick nests with tubes were only confirmed to occur in *Pseudasthenes* and related taxa (clade D1), while tunnels occurred in most subclades, at least as a polymorphism. Only in *A. luizae* and, possibly, *A. pudibunda* (Canyon Canastero) the absence of both tubes and tunnels is constant.

Ancestral states reconstruction analysis of the compositional character resulted in 18 equally parsimonious reconstructions with eight steps; most of them arose due the unknown states of *A. vilcabambae* (Vilcabamba Thistletail), *A. ottonis* (Rusty-fronted Canastero), and *A. palpebralis* (Eye-ringed Thistletail), and due the polymorphic state of *A. modesta*.

Stick nests were inferred to be the ancestral state of the Synallaxini subclade investigated, and also of *Asthenes* (clade A+B). Within *Asthenes*, nests of pliable plant fragments were inferred to have evolved once (in clade A), twice (in clades A1 and A2) or three times (in Hudson's Canastero

*A. hudsoni* and in opposite subclade of A2), followed by five, four or three reversals to stick nests, respectively.

## DISCUSSION

### **Nesting habits of *Asthenes luizae***

We found little variation in nest composition, shape and architecture, but great variation in nest placement for *A. luizae*. In addition to the nests reported here, we found an unusual nest at AP that we could not confirm that belongs to *A. luizae*; so we did not include it in the analyses. This inactive nest was placed on ground, but on soil between (not on) rock outcrops, surrounded by some graminoid *Vellozia* cf. *epidendroides*, and had a dome of sticks forming a roof, with the lateral entrance situated on its base. This nest shape could be classified as was 'furnace' (S&P), a type not found in any other nest of *A. luizae*. Nonetheless, we do not discard the possibility of this kind of plasticity in the species, since some congeners are capable to construct both spherical and cupular nests on ground, albeit made mainly by grasses instead sticks (*e.g.*, Puna Canastero *A. sclateri* and *A. hudsoni*; Narosky *et al.* 1983).

### **Nest architecture and composition**

The general nest shape and composition of *Asthenes luizae*, *i.e.* closed nest built mainly by interwoven sticks, were constant across all nests found here and earlier (Studer and Teixeira 1993, Gomes and Rodrigues 2010). Besides, the dimensions previously reported are most within or near the range found in our study. However, we found some intraspecific variation in the nest structure and also some features that were overlooked or differ from the hitherto available information.

In the caption of a picture of an *A. luizae* nest photographed by A. Studer and published in Remsen (2003: p. 225) two points deserves clarification. Those were presumably deduced from the photograph, as they are preceded by the phrase "From what can be discerned in the picture (...)". The first, is a incorrect statement that the entrance opening is located at the top of the nest, while the photo shows a side entrance. Indeed, in all but one nests found here and earlier (Studer and Teixeira 1993, Gomes and Rodrigues 2010) the opening is located laterally, or, at most, on the upper portion of the lateral surface. Second, the mention of the existence of a "short tube or tunnel [that] almost certainly leads to the breeding chamber". The presence of tunnels can only be confirmed by inspecting the inside of the nest structure, but tubes can be detected from the outside view of the nest. So, we can confirm the absence of tubes on the nest pictured. We found few nest with more sticks around the entrance, but we believe that is was an artifact of constraints on the space for the nest. We believe a similar case leaded Studer and Teixeira (1993) to report a presence of a "short

tunnel” into the side opening. Anyway, it is evident that *A. luizae* nests do not have elaborate tunnels, like those found in Short-billed Canastero (*Asthenes baeri*) that can be angular or helicoidal (Narosky *et al.* 1983, de la Peña 1987), neither tubes, like those found in the nests of the Patagonian Canastero (*Pseudasthenes patagonica*) that can reach 30 cm in length (Narosky *et al.* 1983). Further discussion of those traits in related species are at the last section of this paper.

Although we tentatively assigned the nests and their attachment types to standard terminology (Hansell 2000, Simon and Pacheco 2005), we found a few nests that do not fit precisely in any of the categories proposed. Most nests of *A. luizae* fit the 'globular' shape of Simon and Pacheco (2005), *i.e.* length, height, and width were similar, although only a few had the external diameters approximately identical. The 'ovoid' shape is defined when the length is up to twice the width (above that it is 'long' shaped; Simon and Pacheco 2005), but the lower limit for this difference is not informed by the authors. So, we define 'ovoid' as the nest shape in which the nest height (vertical diameter) is from 1.5 to 2.0 times the width. One nest we recorded fit in 'ovoid' category, and another nest in the 'long' shape. This last one was the only nest with the opening facing up and laterally delimited by a rock wall, and we believe that this unusual construction have caused the elongated shape. On the other hand, variation between globular and oval shape is frequent in some *Asthenes* (*e.g.* Sharp-billed Canastero *A. pyrrholeuca*, and Creamy-breasted Canastero *A. dorbignyi*; Narosky *et al.* 1983).

The use of thorny sticks, a common feature among *Asthenes* (Vaurie 1980, Narosky *et al.* 1983), was not detected in *A. luizae* nests. Some canasteros may show intraspecific variation in this nest attribute, what was interpreted by Vaurie (1980) as arising from the absence of thorny vegetation in certain regions, once that thorn sticks would be preferable. This explanation was also attributed to Brown Cacholote (*Pseudoseisura lophotes*), another ovenbird that builds nests of sticks preferably with thorns (Nores and Nores 1994). Indeed, in the study region we did not detect vegetation that could provide thorny twigs. Nevertheless, we found two old nests build among the spiny leaf rosettes of *Encholirium subsecundum* bromeliads, with some leaves intermingled with the sticks of the nest. Three additional nests build on *V. nivea* had their entrances close to leaves of this bromeliad in such way that it seems to provide additional protection against predator access to the nest chamber. *Asthenes dorbignyi* also build nests around the leaves of a thorny bromeliad, the gigantic, endemic Andean species, *Puya raimondii* (Dorst 1957); which was considered by Vaurie (1980) as a substitute for the thorny twigs that are used by this species in other regions. We suspect that the use of thorny plants, both as nest material and as nest support, might be more frequent in the northern distribution of *A. luizae* (see Vasconcelos and Rodrigues 2010 for distribution), where the xeric Caatinga vegetation reaches the Espinhaço Range (Zappi 2008; see Rodrigues and Costa

2006 for a simple map of the biomes surrounding Espinhaço).

The existence of a more or less distinct middle layer in the nests of *A. luizae* was not previously noticed. Although the materials used on this layer (soil, mosses, and diverse plant fragments) were also found occasionally among the sticks on the outermost layer, in the majority of completed nests both layers were easily distinguishable. This was noted particularly in some nests where fewer sticks were used, and the pliable plant fragments of the middle layer were well visible from the outside. Therefore, we think that both layers constitute the structural layer, *i.e.* that giving integrity to the nest shape (Hansell 2000).

Our study also reveals that the inner lining of *A. luizae* nests covers its walls and roof too, another trait that can be important in phylogenetic context (Zyskowski and Prum 1999). The constitution of the inner lining of the nests is similar to that described previously for *A. luizae* (Studer and Teixeira 1993, Gomes and Rodrigues 2010), except for mosses and mammal hairs that we found. These types of materials were also found as part of the nest internal lining of at least some of other canasteros (Narosky *et al.* 1983, de la Peña 1987). The rust-colored plant fiber from pubescent galls found in *E. suberosum* was also used in the nests composition of White-rumped Tanager (*Cypsnagra hirundinacea*) (Santos and Marini 2010), the Espinhaço Range endemic hummingbird Hyacinth Visorbearer (*Augastes scutatus*) (Costa and Rodrigues 2007), and many other birds (Maia and Fernandes 2007; personal observation). This plant is a widespread species that occurs in Cerrado and other savanna vegetation (Silva-Júnior 2005), which may explain the fact that these galls have not been found on nests in the AP, which have less Cerrado influence (Ribeiro *et al.* 2009).

The two nest attachment categories used by *A. luizae* are consequences of the support architecture: nests over clumps of Poaceae and Bromeliaceae and those placed directly on the ground had the support type 'base' and 'on ground'; nests on trees or shrubs (Vochysiaceae and most Velloziaceae) were supported by many branches. None of the nests were supported by a single pair of bifurcated branches, as suggest the illustration scheme for the support type 'fork' in Simon and Pacheco (2005: figure 3h). Instead, they match more the “bottom multiple (branched)” type illustrated by Hansell (2000: figure 3.4f). However, the branches supporting some nests were ramified from numerous points of the plant stem (as in *C. acrostichoides* and *C. semaphora*), or even came from distinct individual plants (as some nests in *V. nivea*). One nest was supported by minimally-ramified branches of four slender shrubs species, which were arranged almost vertically (between 45° and 90°) around the nest. We did not categorize this nest as having the support type 'lateral' or 'bottom multiple (vertical)' because those were proposed to describe nests attached to several vertical stems of reeds (Hansell 2000). Clearly, it is necessary to review and better define

the proposed standard categories of nest types and attachment, as more nests types have been found in Neotropical species (Rodrigues *et al.* 2009, Solano-Ugalde *et al.* 2009, Reinert *et al.* 2012).

**Nest sites.** Although the *campos rupestres* support a diversity of habitats - from open grasslands to forests (Giulietti *et al.* 1987) - it was no surprise that all nests of *A. luizae* were in rocky outcrops areas, since the species' home ranges are restricted to those habitats (Freitas *et al.*, in prep.).

All 12 nests of *A. luizae* described to date were supported by *V. nivea* (Studer and Teixeira 1993, Gomes and Rodrigues 2010), what could suggest some specialization on nest-site selection. It was suspected that other *Vellozia* species or even other shrubs with similar architectures could as well be used as nest-support based on the fact that *V. nivea* does not occur throughout the distribution of *A. luizae* (Gomes and Rodrigues 2010). Here, we demonstrated that unlike the general nest architecture and material composition, the nest placement is variable. In addition to *V. nivea*, we found nests in at least 28 other plant species ranging a diversity of architectures, from grasses to trees, and even directly on ground. Because many of the Espinhaço Range plants are endemic or micro-endemic (*e.g.*, some occurs only at the Serra do Cipó or even in narrow areas; Giulietti *et al.* 1987, Ribeiro and Fernandes 1999, Silveira *et al.* 2015) and we found differences in plant use for nesting between our study sites only < 10 km apart from each other, we can further suspected that many other species can be recorded supporting *A. luizae* nests, particularly when more localities throughout its distribution have been sampled.

In our study *V. nivea* was indeed the supporting plant most frequently used (although mainly in ABV), and Velloziaceae was the plant family both with more nests recorded and more species used as nest support. Velloziaceae is typical and one of the predominant plant families in *campos rupestres* (Giulietti *et al.* 1987, Silveira *et al.* 2015). Their members, known as *canelas-de-ema*, are “arborescent herbs”: more or less branching pseudostem formed by persistent imbricate dead leaf bases – what gives it a woody and fibrous appearance –, with live leaves clustered at the apices (Smith and Ayensu 1976, Souza and Lorenzi 2005). Differences in size, stiffness and branching degree of the pseudostem led to distinct architectures between the species. Most *Vellozia* species recorded as nest supports are shrubby in semblance, with variation in size. For instance, while *V. compacta* and *V. leptopetala* can be over 1 m tall, *V. nivea* had a mean size of ~64 cm, reaching up to 83 cm. *Vellozia nivea* is also distinct by having a stout 'trunk' that ramifies moderately, with long leaf blades (up to ~35 cm; Smith and Ayensu 1976); the few (3-6) robust branches starts from about the same height of the major stem, giving it an appearance of semi-opened hand, that seems to provide an excellent support for the closed nests of *A. luizae*. Other Velloziaceae species recorded (*e.g.* *V. nanuzae*, and some of the unidentified *Vellozia* species) are shorter, with slender

pseudostems, resembling grasses. Nests recorded on those graminoid Velloziaceae were in fact mostly lying in ground and being only laterally supported or surrounded by those. Other monocots used as primary nest-support, Poaceae and Bromeliaceae species, have a distinct architecture: those forms tussocks of long leaves, that are flexible in *Apochloa* grasses and stiff, succulent, and spiny in *E. subsecundum* bromeliad, the only 'thorny' plant recorded.

Besides *Vochysia thyrsoidea*, which was the only tree support plant, all other eudicos species were shrubs, but also varying in architecture. Most were densely branching (e.g., *C. acrostichoides*, *C. semaphora* and *C. concolor*) providing concealed supports for the nests, what may be a selective force for nest-plant choice. For instance, *Coccoloba acrostichoides*, that are dense and large shrubs - one individual owned the largest dimensions among all plant species (1.7 m high x 2.3 m width) -, was the second most used species. In contrast, slender and minimally-branching shrubs, like the congeneric *C. cereifera*, were rarely used, mostly as secondary supports.

Although other *Asthenes* species nests in a variety of plant architectures (e.g. *A. dorbignyi* can nest in shrubs, trees or cactus; Vaurie 1980, Narosky *et al.* 1983 de la Peña 1987), no other species of *Asthenes* or *Pseudasthenes* is known to use such a wide range of architectures as we found for *A. luizae*, i.e. from ground and grasses (non-branched architectures) to shrubs and trees (branched architectures). It could be due the small number of nests described for the other species, but, within *Asthenes*, there seems to be some matching between the nest sites and nest major composition. For instance, species that build their nests in the base of or on clumps of grasses have nests of pliable vegetable fragments without sticks (e.g., Streak-backed Canastero *A. wyatti*, *A. sclateri*, *A. hudsoni*), whereas species that have nests of sticks seem to build them slightly higher, in the branched architecture of shrubs or trees (e.g., *A. dorbignyi*, *A. pyrrholeuca*; Vaurie 1980, Narosky *et al.* 1983, de la Peña 1987). Two exceptions in addition to *A. luizae* are *A. anthoides* (Austral Canastero ; one stick nest on ground found by Collias 1997) and *A. maculicauda* (Scribble-tailed Canastero; one nest of pliable plant fragments recorded on shrub by Tobias 2011).

Specialization on the nest-site selection reduces the range of suitable locations, which can generate constraints for the species. On the other hand, a more generalist habit in the nest-site choice may likewise have disadvantages, such as the nests been exposed to more kinds of predators (Best and Stauffer 1980). The nest location can be chosen based on the surrounding environment features (Martin and Roper 1988), can be a reflection of its availability (Marini *et al.* 2009a), or a combination of those. For example, the Bell's Sparrow (*Artemisiospiza belli*; Emberizidae) always nests in a plant species that is the most abundant in the area, but selects individual plants based on characteristics of the surrounding environment and, additionally, selects the position of the nest in these plants (Petersen and Best 1985). *Asthenes luizae* nested on average below half-height of the

support-plants analyzed, what could be a result of preference or limitation imposed by the architecture of some plant species. The often used *V. nivea* is very abundant at ABV (obs. pess.), where it was mainly recorded as nest support. Surprisingly, despite the large availability of rock outcrops in both areas, nests on rocks were not so frequent. The only two active nests that we observed on rocks were attended by the same bird in distinct moments of a single breeding season, suggesting that it is possible to occur individual-based preferences on nest-site choice. On the other hand, other pairs nested both in the very abundant *V. nivea* and in less common species. An investigation on the nesting selection of *A. luizae* focusing on nest-site true preferences (based on use-availability data) is desirable.

Whether by choice or availability restriction, nests near ground may be more vulnerable to predation (Best and Stauffer 1980) and fires than those at higher heights. Anthropogenic fires at Serra do Cipó occur annually, mostly between August and October (ICMBio 2009), overlapping with the breeding season of *A. luizae* (personal observation).

### ***Nesting Habits of Asthenes and Related Synallaxini***

As mentioned, almost all furnariids have somehow enclosed nests. The sheltered breeding chamber can be achieved by nesting in cavities or building domed structures. The former strategy seems to be plesiomorphic within Furnariidae, while the later was suggested to have appeared a few times as key innovations that may have promoted the diversification in the family, noticeably in Synallaxini (Zyskowski and Prum 1999, Whitney *et al.* 1996, Irestedt *et al.* 2006, 2009). Excepting the clay-oven nests of *Furnarius* and the nest of mud-daubed plant material of *Phleocryptes*, domed nests are mainly vegetative structures of two kinds of major material composition (Sick 1970): rigid woody sticks and pliable plant structures. As the radiation of the Synallaxini was estimated to have occurred in a period of cooling and aridification (Irestedt *et al.* 2009), the ability of build nests with rigid sticks may have played a particularly special role by resisting to strong winds or cold (Whitney *et al.* 1996).

Nests of sticks, often thorny, are typical of many genera like *Phacellodomus* and *Synallaxis*. This nest type was also considered characteristic of *Asthenes*, having inspired the vernacular names *canastero* in Spanish and English (Vaurie 1980; from *canasta*, basket) and *lenheiro* in Portuguese (CBRO 2014; from *lenha*, firewoods). On the other hand, closed nests built mainly of pliable plant fragments, earlier thought to be rare within the genus (Vaurie 1980), were latter found to occur in many *Asthenes* species (Zyskowski and Prum 1999). Those two mainly nests types seems to correspond with morphological and ecological variation and has been used to informally separate two groups of *Asthenes* species: the plain-plumaged stick-nesters and the streak-plumaged grass-

nesters (Narosky *et al.* 1983, Pacheco *et al.* 1996, Collias 1997, Remsen 2003, Derryberry *et al.* 2010). However, after the recent rearrangement of *Asthenes* (Derryberry *et al.* 2010) nests of sticks are no longer the predominant nest type of the genus, since four of the stick-nesters were allocated in *Pseudasthenes* (Derryberry *et al.* 2010) and *Asthenes* incorporated nine species (previously included in *Schizoeaca* and *Oreophylax*) whose nests are composed mainly of soft plant material, especially mosses.

Mapping of the nest composition types onto the molecular phylogeny presented by Derryberry *et al.* (2011), nests of sticks were inferred to be the ancestral nest type in *Asthenes*, while grass-nesting might have evolved from one to three times, followed by five to three reversals to stick-nesting, respectively. This range of possibilities emerges due the ambiguous hypotheses of character evolution in the branches comprised between the ancestral nodes of clades A, A2 and the immediate common ancestor of *A. hudsoni* and *A. anthoides*. It is relevant to mention that the immediate common ancestor of *A. luizae* and A2, as also as a few other nodes in that topology, did not have high nodal support (*i.e.* posterior probability <95%) in the phylogenetic reconstructions of Derryberry *et al.* (2011). So, an alternative phylogenetic hypothesis can yield for alternative character optimization. For instance, under an alternative topology in which *A. luizae* is sister to subclades A1+A2 only one event of shifting to grass-nesting would be inferred in the reconstruction of ancestral states analysis.

It was a surprise for those who were familiar with the two informal groups of *Asthenes* that some members of the plain-plumaged stick-nesters were positioned scattered through the two main clades of *Asthenes* (A1 and A2) in the Derryberry *et al.* (2010). It was especially unexpected because most species of the subclade A1 were previously considered conspecific or forming a superspecies with other members of *Schizoeaca* (Vaurie 1980, Remsen 2003). We hypothesize that reversals to stick nesting within subclades A1 and A2 may have facilitated the colonization into new, drier or cooler habitat types, and possibly allowing the expansion of the geographical distribution that is nowadays broader in *A. pyrrholeuca* and *A. modesta*. *Asthenes modesta* seems to exhibit an unusual high intraspecific variation of nest types, existing records of domed nests composed of sticks, domed nests composed of pliable plant fragments, cup nests placed in cavities, besides being also suspected that it use abandoned nests of other species - which may instead be the cause of presumed variation (Contreras 1980, Narosky *et al.* 1983, Marinero and Cortez 2012, Salvador and Salvador 2012). If confirmed, such flexibility in build various nest types and in various sites might confer additional advantages to this species in adapting to a larger range of environmental conditions. Vaurie (1980) reported an exceptional variation also in two nests of *A. pyrrholeuca* recorded by J. P. Pemberton that were situated underground, inside burrows and



without sticks; however we do not considered it when coding the species for mapping following Narosky *et al.* (1983), that alerted that some data like this should be taken with caution, since identifying the various species of *Asthenes* in the field could be difficult. The grouping of the stick nester *A. anthoides* in subclade A2 was less surprising because it was already considered as member of the informal group of the streaked species despite their nests resemble more those constructed by plain-plumaged canasteros, a divergence already noted by Narosky *et al.* (1983).

Nests with tubes are considered a distinct type of closed nests, namely “retort” (S&P) or “dome and tube” (H). Tubular extensions are thought to occur in most furnariids that builds domed stick nests, with few exceptions (Zyskowski and Prum 1999). Carefully reviewing the nest character of tube we were not able to find any confirmed evidence that it occurs within *Asthenes* (contradicting Zyskowski and Prum 1999), in the closest species (clade C) neither in the clade containing the Pink-legged Graveteiro *Acrobatornis fonsecai* (Whitney *et al.* 1996, confirmed by J.F. Pacheco, com. pess.). So, superimposing the character tube onto the phylogeny of the group, it emerges as a innovation of the domed stick nests restricted to clade D1; but seems to be polymorphic in *P. cactorum* (Cactus Canastero) and lost in *P. steinbachi* (Steinbach's Canastero).

On the other hand, nests with tunnels were recorded in most stick-nesters, at least polymorphically, as an alternative to tubes. Within *Asthenes*, tunnels seems to be constant in *A. baeri* and perhaps in *A. dorbignyi*, while within *Pseudasthenes* it was found in the single species that does not have tubes, *P. steinbachi* (Salvador 1992). The supposed presence of tunnels in *A. anthoides* was based on a recent, very brief nest report that came with a dimension of the “tunnel and chamber length” (Roesler *et al.* 2014), but that does not mention the relative extension neither sufficient details to confirm the existence of a tunnel.

We believe that the difficulty in distinguish between tubes and tunnels in some nests or, even harder, in investigate if those terms were employed correctly in nests descriptions, may be the cause of some of the supposed polymorphism we noted and also the divergences found between ours and Zyskowski and Prum's (1999) coding for tubes, as occurred in *P. cactorum*, *P. steinbachi*, *A. fonsecai*, *A. pudibunda*, *A. pyrrholeuca*, *A. luizae*, and *A. baeri*. After consulting various sources about the nesting of these species (Wetmore 1926, Koepcke 1965, 1958, Ochoa de Masramón 1971, Nores and Yzurieta 1975, Narosky *et al.* 1983, Belton 1984, de la Peña 1987, Salvador 1992, 2013, Studer and Teixeira 1993, Vuilleumier 1993, Whitney *et al.* 1996 - confirmed by J. F. Pacheco, personal communication -, Gomes and Rodrigues 2010), we were not able to found any mention to nests with tubes but only with tunnels for most of those species, excepting *P. cactorum* for which we found records both with and without tubes. In *Asthenes dorbignyi*, we considered the presence of tubes as dubious. Records of nests with tubes for this species were published in de la Peña (1987;

from illustration) and mentioned in Narosky *et al.* (1983) for some nests citing Morrison (1939) and Dorst (1957). Because Narosky *et al.* (1983) recognized the differences between tubes and tunnel, these information should be reliable. However, as we could check, only tunnels were described and illustrated in Dorst (1957) and mentioned in Morrison (1939). Also, recent photographs shows no entrance tubes (Turienzo and Di Iorio 2013) proving that this character in *A. dorbignyi* must be treated as polymorphic, at least.

The use of sticks as major nest composition is also a character that may require careful investigation because some species can vary in the relative amount of sticks used in nest construction and, as result, the interpretation of nest type can also differ. For instance, the nests of the *Asthenes* species previously included in *Schizoeaca* and *Oreophyllax* were described as structures composed mostly of moss “and to a lesser extent of twigs” (Vuilleumier 1969, referring to the Black-throated Thistletail *A. harterti*) or “enclosed by a transparent layer of twigs” which “consisted mostly of dry stalks of bamboo *Chusquea*” (Sick 1970, referring to the Itatiaia Spinetail *A. moreirae*). A character named “outer shell of stems” was a synapomorphy of these species in the analysis of Zyskowski and Prum (1999). However, this rigid outer layer enveloping an structure of pliable material could be interpreted as the external and middle layer that we found in *A. luizae*. In fact, viewed from outside, we found it reasonably similar to the nest of *A. moreirae* shown in the photograph presented by Sick (1970). Divergences in structural composition could be explained from the local supply of nest building materials.

Here, we made a simplistic analysis superimposing few nest features onto a recent phylogenetic hypotheses. A careful revision of the nest features for use as primary homology could improve further inferences under phylogenetic perspectives. Additionally, nest descriptions must be detailed, precise, and based on data large enough to detect the existence of patterns or variations and be useful in conservationist and evolutionary context.

## TABLES

**Table 1.** Nest architecture and nest placement measurements of Cipo Canastero (*Asthenes luizae*) at Serra do Cipó, Brazil.

Measurements	<i>n</i>	$\bar{x} \pm \text{SD}$	Median; (min-max.)	CV
<b>Nest architecture</b>				
Nest bulk height (mm)	35	155 ± 31	145; (120-236)	0.20
Nest bulk width (mm)	35	146 ± 20	143; (108-201)	0.14
Nest bulk length (mm)	35	145 ± 22	143; (115-230)	0.15
Nest bulk volume (cm <sup>3</sup> )	32	1675.4 ± 631.2	1468.7; (992.7-3,849.8)	0.38
Total nest height <sup>a</sup> (mm)	25	304 ± 58	300; (207-435)	0.19
Total nest width <sup>a</sup> (mm)	26	352 ± 66	340; (234-483)	0.19
Total nest length <sup>a</sup> (mm)	26	373 ± 83	349; (250-550)	0.22
Entrance diameter (mm)	32	48 ± 7	46; (36-66)	0.16
Inner chamber diameter (mm)	34	125 ± 25	121; (90-205)	0.20
<b>Nest placement</b>				
Nest height above ground (cm)	70	33.4 ± 20.6	30.0; (0.0-84.0)	0.62
Plant-support height (cm)	60	78.5 ± 25.8	73.5; (34.0-165.0)	0.33
Plant-support width (cm)	56	88.5 ± 39.9	80.0; (22.0-226.0)	0.45
Nest relative height (%)	59	43.4 ± 14.7	43.0; (4.8-81.6)	0.34

<sup>a</sup>Measurements including the outermost extremities of the sticks; otherwise restricted to the nest bulk.

**Table 2.** Plant species used as support for nests ( $n = 81$ ) of Cipo Canastero (*Asthenes luizae*) at Serra do Cipó, Brazil.

Taxa	Basic life form	General architecture	Support type <sup>a</sup>	$n$	Study sites <sup>b</sup>	Height <sup>c</sup>	Diameter <sup>c</sup>	Endemism status <sup>d</sup>
<b>Asteraceae</b>								
<i>Achyrocline satureioides</i>	shrub	shrubby	s	2	AP			
<b>Bromeliaceae</b>								
<i>Encholirium subsecundum</i>	herb	rigid bromeliad	p	2	AP			MG (Esp.) <sup>1</sup>
<b>Eriocaulaceae</b>								
Eriocaulaceae sp. 1	herb	grassy	s	1	AP			?
<b>Fabaceae</b>								
<i>Chamaecrista semaphora</i>	shrub	shrubby	p	1	ABV	127.0 (1)	128.0 (1)	MG (Esp.) <sup>2</sup>
<i>Stylosanthes ruellioides</i>	shrub	slender	s	2	AP			MG, GO (Esp.) <sup>3</sup>
<b>Gesneriaceae</b>								
<i>Paliavana sericiflora</i>	shrub	slender	s	1	AP			MG (Esp.?) <sup>4</sup>
<b>Humiriaceae</b>								
<i>Humiria balsamifera</i>	shrub	shrubby	s	1	ABV			
<b>Lamiaceae</b>								
Lamiaceae sp. 1	shrub	slender	s	1	ABV			?
<b>Lythraceae</b>								
<i>Cuphea cf. acinos</i>	shrub	slender	s	1	ABV			MG, BA (Esp.?) <sup>5</sup>
<i>Diplusodon hirsutus</i>	shrub	slender	s	1	ABV			MG (Esp.) <sup>5</sup>
<b>Melastomataceae</b>								
<i>Lavoisiera pulcherrima</i>	shrub	slender	p	1	ABV	77.0 (1)	108.0 (1)	MG (?)
<b>Poaceae</b>								
<i>Apochloa euprepes</i>	herb	grassy	p	2	AP	66.5 ± 9.2 (2)	93.5 ± 21.9 (2)	MG, BA (Esp.) <sup>6</sup>
<i>Apochloa cf. lorea</i>	herb	grassy	p	2	AP	96.5 ± 19.1 (2)	100.5 ± 9.2 (2)	MG (Esp.) <sup>6</sup>
<i>Apochloa molinioides</i>	herb	grassy	p	8	AP	69.8 ± 9.2 (4)	98.3 ± 18.8 (4)	MG (Esp.) <sup>6</sup>
Poaceae sp.*	herb	grassy	s	1	AP			?
<b>Polygonaceae</b>								
<i>Coccoloba acrostichoides</i>	shrub	shrubby	b	11	ABV, AP	106.6 ± 36 (7)	150.7 ± 69 (6)	MG (Esp.) <sup>7</sup>

<i>Coccoloba cereifera</i>	shrub	slender	s	1	ABV			MG (Esp.) <sup>7</sup>
<b>Rubiaceae</b>								
<i>Cordia concolor</i>	shrub	shrubby	b	2	AP	90.0 (1)	77.0 (1)	
<b>Velloziaceae</b>								
<i>Barbacenia flava</i>	herb	shrubby	s	1	AP			MG (Esp.) <sup>8</sup>
<i>Barbacenia</i> sp. 1	herb	grassy	s	2	AP			
<i>Vellozia compacta</i>	herb	shrubby	p	3	ABV, AP	95.6 ± 14.4 (3)	58.7 ± 0.5 (2)	MG (Esp.) <sup>8</sup>
<i>Vellozia leptopetala</i>	herb	shrubby	p	3	ABV, AP	94.3 ± 30 (3)	75 ± 35.6 (3)	MG (Esp.) <sup>8</sup>
<i>Vellozia nanuzae</i>	herb	grassy	s	1	ABV			MG (Esp.) <sup>8</sup>
<i>Vellozia nivea</i>	herb	shrubby	p	38	ABV, AP	64.1 ± 12.3 (32)	73.8 ± 27.6 (31)	MG (Esp.) <sup>8</sup>
<i>Vellozia</i> cf. <i>taxifolia</i>	herb	shrubby	p	1	ABV	94.0 (1)	112.0 (1)	MG (Esp.) <sup>8</sup>
<i>Vellozia</i> sp. 1	herb	shrubby	p	1	SB	110.0 (1)	94.0 (1)	?
<i>Vellozia</i> sp. 2	herb	grassy	s	1	AP			?
<i>Vellozia</i> sp. (dry)*	herb	shrubby	b	2	AP			?
<b>Vochysiaceae</b>								
<i>Vochysia thyrsoidea</i>	tree	small tree	p	2	ABV	118.3 ± 44.2 (2)	132.0 (1)	
<b>Xyridaceae</b>								
<i>Xyris</i> sp.	herb	grassy	s	1	AP			?
<b>Unidentified Eudicot</b>								
Dry shrub*	shrub	shrubby	p	1	ABV			
Dry shrub (slender)*	shrub	slender	s	2	AP			?
Live slender shrub	shrub	slender	s	1	AP			?

<sup>a</sup>Support type: primary (p), secondary (s), or both (b).

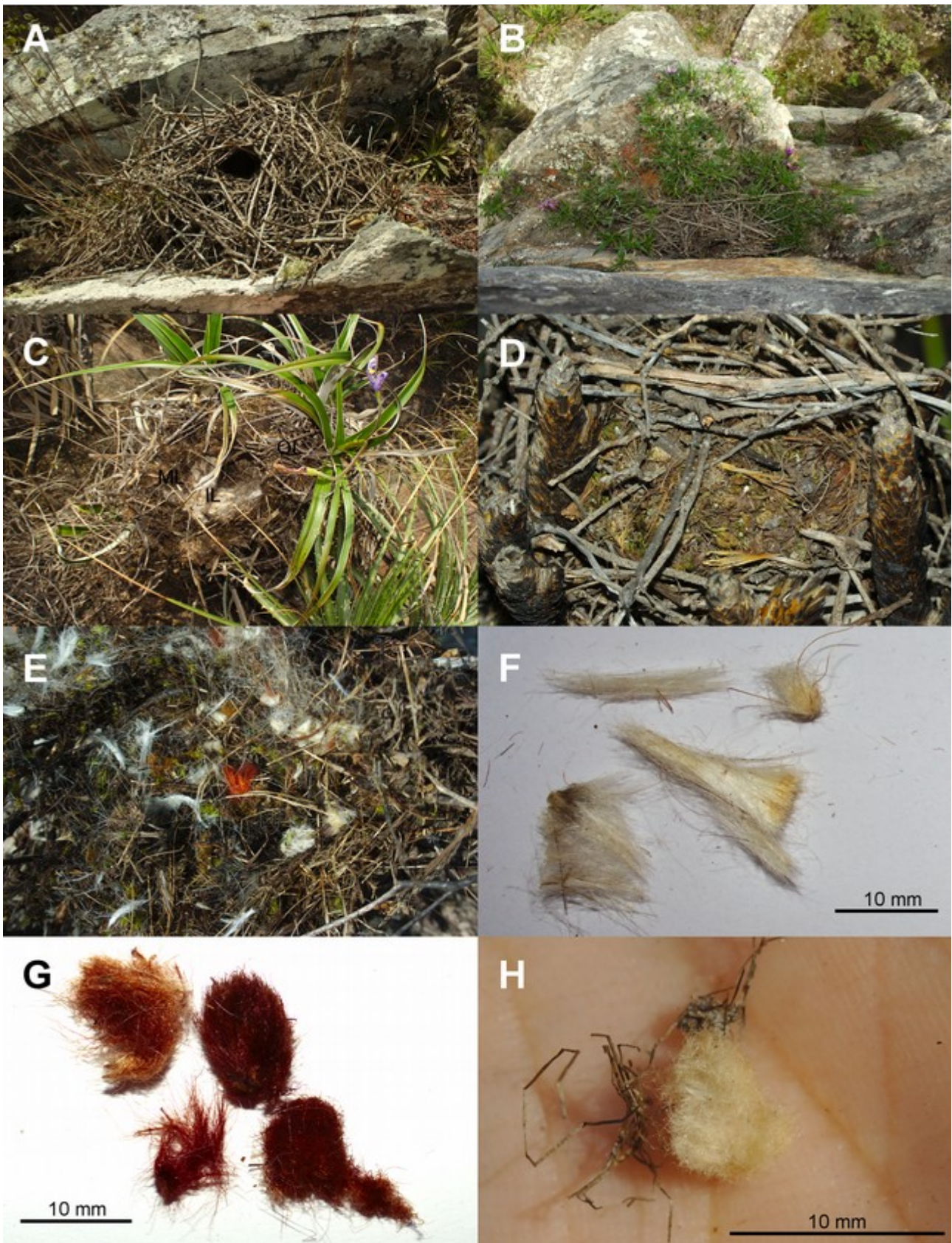
<sup>b</sup>Study sites: Alto da Boa Vista (ABV), Alto Palácio (AB), and Serra do Breu (SB).

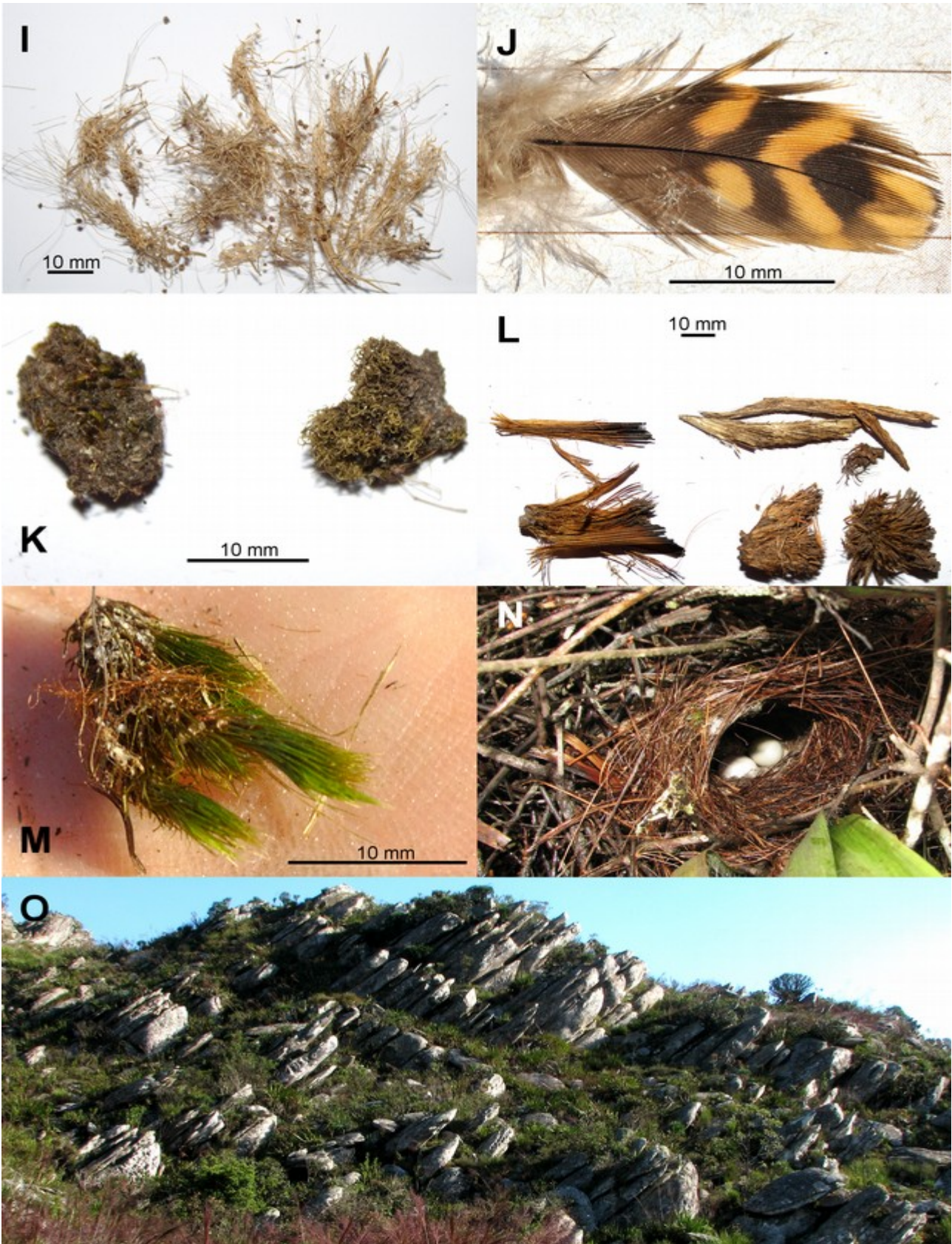
<sup>c</sup>Mean ± SD (*N*) height and diameter (cm) of plants are given for some species used as primary support.

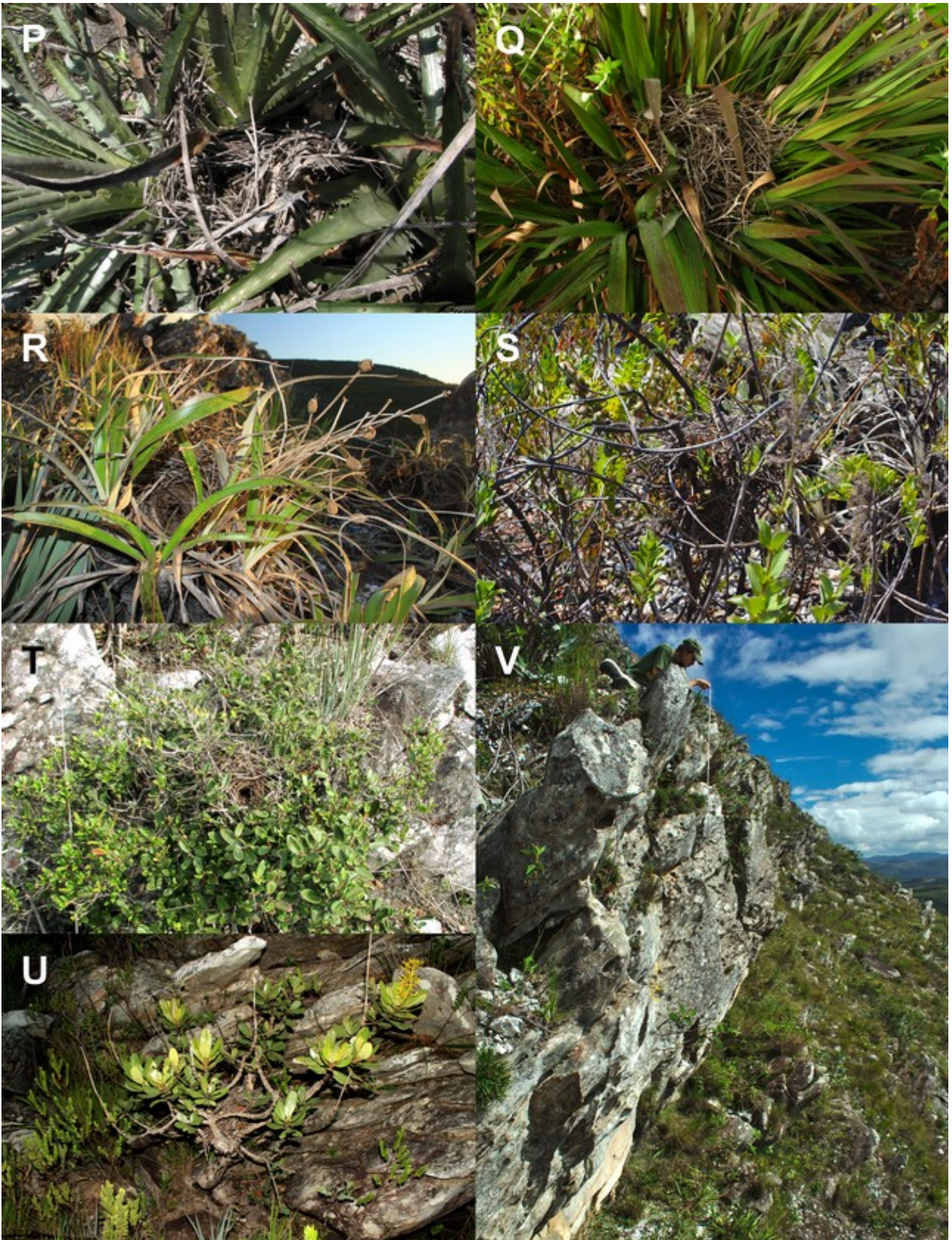
<sup>d</sup>Endemism status is given for species restricted to one or two states (MG, Minas Gerais; GO, Goiás; BA, Bahia) (according to the Lista de Espécies da Flora do Brasil 2013) and for Espinhaço Range endemics (Esp.) or probable endemics (Esp.?) (sources: <sup>1</sup>Forzza 2005, <sup>2</sup>Rando *et al.* 2013, <sup>3</sup>Siniscalchi 2012, <sup>4</sup>Araujo *et al.* 2004, <sup>5</sup>Cavalcanti 1990, <sup>6</sup>Sede *et al.* 2008, <sup>7</sup>Melo 2008, <sup>8</sup>Smith and Ayensu 1976); ?species lacking identification or conclusive data on their endemism status.

\*Unidentified species that were unaccounted on analyses (due the possibility of be the same as some of the identified).

FIGURES

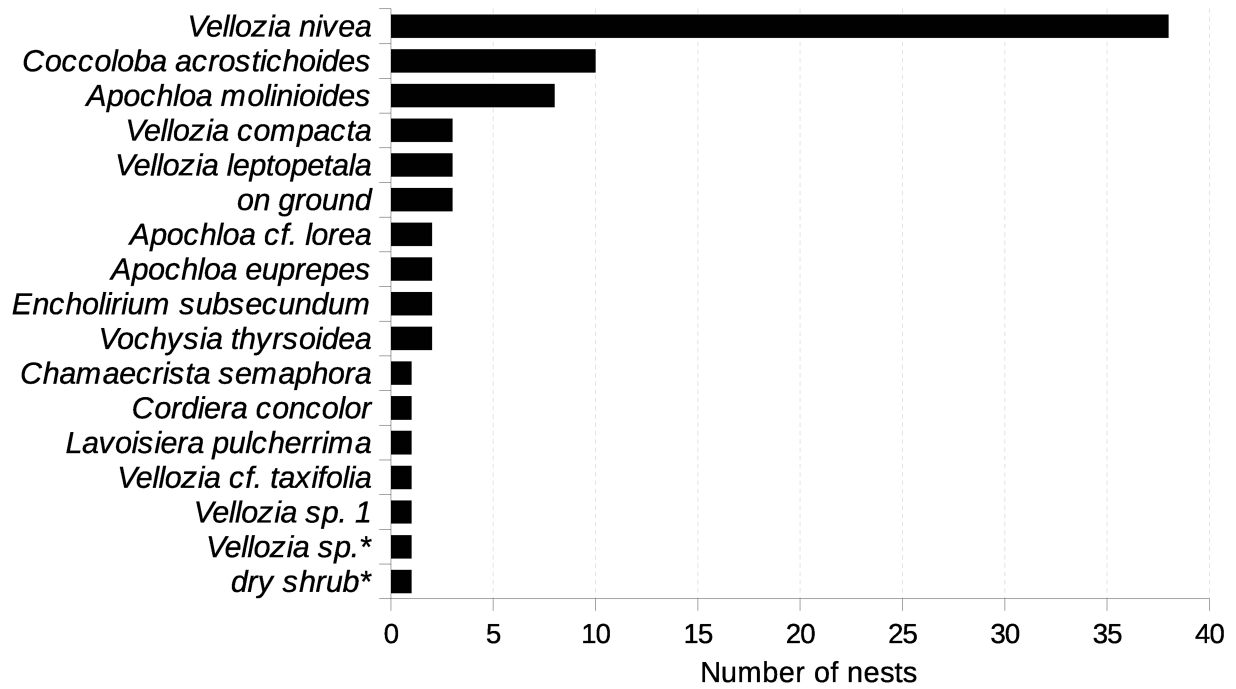




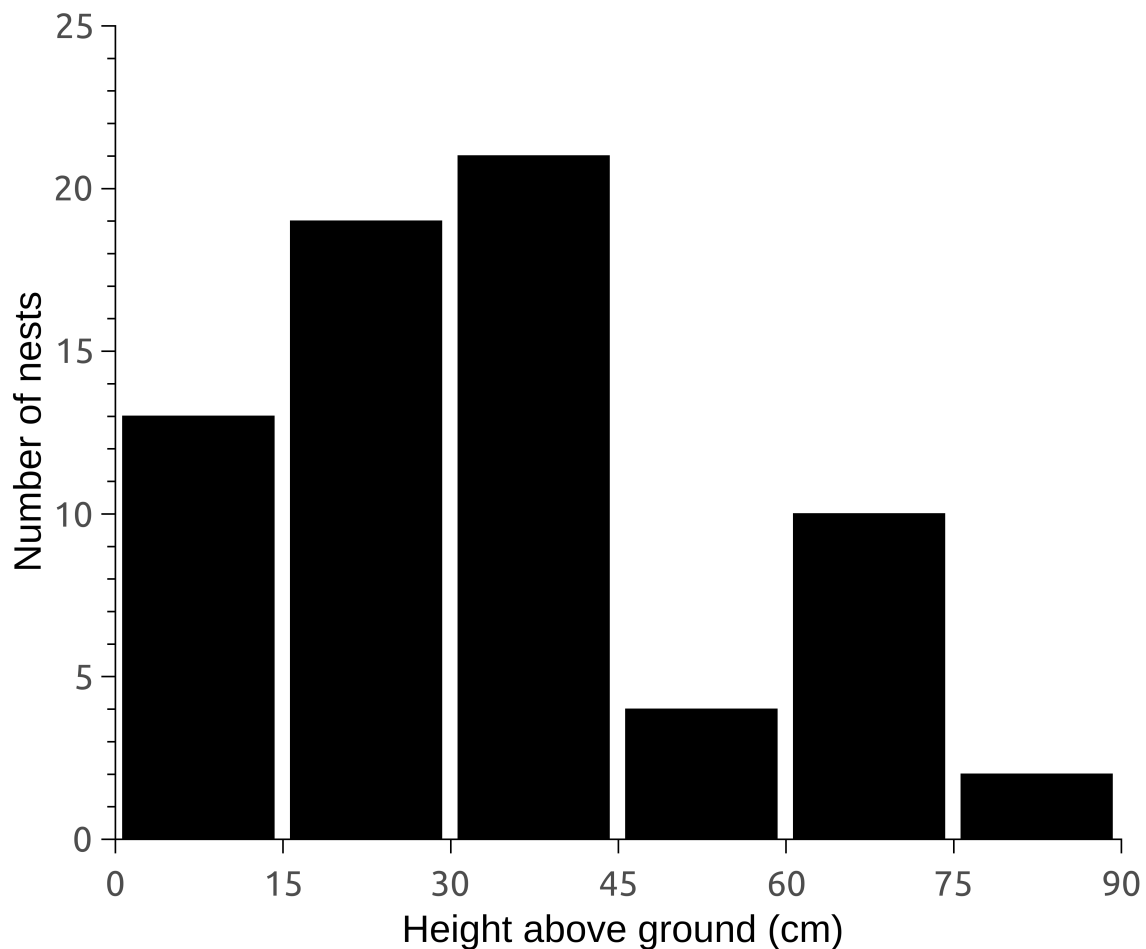




**Figure 1.** Nest architecture and composition materials (A-N) and nest sites (O-V) of Cipo Canastero (*Asthenes luizae*) at Serra do Cipó, Brazil. **A)** lateral view of a typically shaped nest, placed on rock; **B)** superior view of a nest with unusual architecture, having a 'long' shape and opening entrance pointing upward, placed on rock; **C)** lateral view of a half of a nest on *Vellozia nivea* (Velloziaceae), destroyed after a predation event, making visible the outside (OL), middle (ML) and the inner (IL) layers; **D)** the middle layer, visible from the outside of a nest where fewer sticks were employed, showing mosses, portions of soil, and leaves fragments of *Vellozia* and other plants; **E)** the inner layer, showing mosses, white, cream and reddish cotton-like fibers among other thin plant fragments; **F)** white trichomes from Cactaceae; **G)** reddish trichomes from a pubescent gall induced by *Myrciariamyia admirabilis* (Diptera) in leaves of *Erythroxylum suberosum* (Erythroxylaceae); **H)** cream trichomes from an unidentified plant species; **I)** small Eriocaulaceae herbs with inflorescences; **J)** feather from an unidentified species; **K)** portions of soil with dried mosses adhered; **L)** fragments of leaves (partially burned) and pseudostems from Velloziaceae; **M)** green moss; **N)** detail of the lateral entrance of the nest, distinctly lined with narrow plant strips forming a ring, showing two eggs of *A. luizae* inside the chamber; **O)** rock outcrops of the *campos rupestres* at Alto do Palácio study site, the habitat type where all nests were found; **P)** a destroyed nest on the bromeliad *Encholirium subsecundum* (Bromeliaceae); **Q)** a nest on the grass *Apochloa molinioides* (Poaceae); **R)** a nest on the shrubby *Vellozia nivea* (Velloziaceae); **S)** a nest supported by four slender shrubs (*Lavoisiera pulcherrima*, Melastomataceae; *Cuphea* cf. *acinus*, *Diplusodum* sp., Lythraceae; and an unidentified Lamiaceae); **T)** a nest on the densely branching shrub *Coccoloba acrostichoides* (Polygonaceae); **U)** a nest on the tree *Vochysia thyrsoidea* (Vochysiaceae); **V)** a nest on a cliff-like rock block, c. 1 m below the researcher (detail in **B**). Photographs by G.H.S. Freitas and L.M. Costa.



**Figure 2.** Use frequency of the primary supports for nests ( $n = 81$  nests) of Cipo Canastero (*Asthenes luizae*) at Serra do Cipó, Brazil (also see Table 2 for all species and records including secondary support). \*Unidentified species that were unaccounted (due the possibility of be the same as some of the identified).



**Figure 3.** Height above ground (classes of 15 cm) on which nest ( $n = 70$  nests) of Cipo Canastero (*Asthenes luizae*) were situated at Serra do Cipó, Brazil.



**Figure 4.** Character history reconstruction of the nest major composition within *Asthenes*, *Pseudasthenes*, and closest Synallaxini (topology from Derryberry *et al.* 2011). Squares at terminals indicate the character state of nest major composition: sticks (black), pliable plant fragments (white), or polymorphic (half-filled). Dotted squares represents open cup nests build in cavities, a possible interpretation of the nests build by *Spartonoica* and some individuals of *A. modesta*. Branches are out of scale and colored according to the most parsimonious reconstruction; gray branches indicates equivocal reconstructions. For taxa presenting stick nests (in bold), squares on the right indicates the states for characters tubes and tunnels: presence (black), absence (white), or polymorphic (half-filled). Question marks above squares indicates doubts about the character state, and their position on half-filled square is relative to which state is dubious. Solid arrow indicate lineage where tubes occurs, while dashed arrow indicate a lineage where the occurrence of tubes is dubious. \*indicate terminals representing more than one species or genera, where it was considered the predominant character state shown by the group. Letters above branches refer to main clades discussed in the text.

## CAPÍTULO 2 - SUCESSO REPRODUTIVO DE *ASTHENES LUIZAE*: SUCESSO DE NINHOS, FECUNDIDADE, E OUTROS PARÂMETROS REPRODUTIVOS

### INTRODUÇÃO

O sucesso reprodutivo de aves é frequentemente medido como o sucesso (ou “sobrevivência”) de ninhos: a proporção de ninhos que produzem ao menos um filhote. Uma medida mais fiel em termos demográficos é a fecundidade por fêmeas: número de filhotes produzidos por fêmea por ano ou, ainda mais desejável, o número de filhotes do sexo feminino produzidos por fêmeas por ano (Sæther & Bakke 2000, Anders & Marshall 2005). Há vários termos utilizados como sinônimo de fecundidade – em especial, ‘produtividade’ –, bem como variações em sua definição (Thompson *et al.* 2001, Etterson *et al.* 2011, Streby *et al.* 2014). A fecundidade pode ser medida em relação a diferentes níveis de maturidade do filhote (*e.g.*, na idade em que deixam o ninho, ou na idade da independência) ou a um certo período do ano (*e.g.*, no final da época reprodutiva) (Morrison 1999, Murray 1999, Etterson *et al.* 2011, Streby *et al.* 2014).

Há muito tempo se reconhece que o sucesso de ninhos pode não refletir diretamente a produtividade de filhotes de uma população (Errington 1942). Uma das razões é que mais de uma ninhada pode ser iniciada por cada fêmea (múltiplas tentativas reprodutivas), seja após uma tentativa fracassada (*re-nesting*; “re-nidificação”) ou após uma tentativa bem-sucedida (*multiple brooding*; “múltiplas ninhadas”), o que pode compensar um baixo sucesso de ninhos (Errington 1942, Morrison 1999, Thompson *et al.* 2001, Roper 2005, Grzybowski & Pease 2005). Em espécies com múltiplas tentativas reprodutivas, a duração da estação reprodutiva, portanto, pode ser um dos fatores determinantes da produtividade anual de filhotes. Outra razão é que mais de um filhote pode ser gerado por ninho, enquanto a produção de apenas um filhote é necessária para um ninho ser considerado como bem-sucedido. O número de filhotes produzidos por ninhos bem-sucedidos dependerá do tamanho da ninhada (*clutch size*; número de ovos postos no ninho) e da sobrevivência de cada unidade contida na ninhada durante as fases do ninho (de incubação e de ninhegos). A probabilidade de sobrevivência das unidades será menor do que a dos ninhos quando houver perdas parciais (*i.e.*, perdas individuais de ovos ou ninhegos enquanto o ninho persiste ativo com outras unidades) causadas, por exemplo, por falhas na eclosão ou eventos de predação parcial (Mayfield 1975, Ackerman *et al.* 2003).

Especialmente devido às limitações logísticas e de recursos de se medir a fecundidade empiricamente, o sucesso de ninhos (ou alguma outra medida de produtividade dos ninhos) ainda é

o índice mais utilizado para se estimar a fecundidade (Ricklefs & Bloom 1977, Thompson *et al.* 2001, Anders & Marshall 2005, Grzybowski & Pease 2005, Etterson *et al.* 2011). Diversos modelos incorporando produtividade de filhotes por ninho, número de tentativas reprodutivas por estação e outros parâmetros de história de vida com medidas de sucesso de ninhos têm sido propostos para se estimar indiretamente a fecundidade de modo mais fiel (*e.g.*, Ricklefs and Bloom 1977, Pease & Grzybowski 1995, Powell *et al.* 1999, Murray 2000, Anders & Marshall 2005, Mattsson & Cooper 2007, Etterson *et al.* 2011). Parece não existir ainda um consenso sobre a importância relativa de cada parâmetro usado, nem sobre a inter-relação matemática entre diferentes modelos e suas acurácias relativas em predizer a fecundidade (Mattsson & Cooper 2007, Etterson *et al.* 2011). Dessa forma, torna-se fundamental que os diversos componentes do sucesso reprodutivo sejam obtidos empiricamente e reportados tanto quanto possível.

Os objetivos gerais deste estudo foram estimar o sucesso reprodutivo de *Asthenes luizae* (Furnariidae) e investigar os fatores que potencialmente o reduzem, com ênfase na avaliação do impacto do nidoparasitismo por *Molothrus bonariensis* (Icteridae). *Asthenes luizae* é um passeriforme endêmico dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço (Vasconcelos & Rodrigues 2010) e considerado quase-ameaçado de extinção (BirdLife International 2015). O parasitismo de ninho é uma das ameaças mais apontadas para a espécie e o estudo de seus efeitos é uma das medidas de conservação propostas (Vielliard 1990, Andrade *et al.* 1998, BirdLife International 2015). *Molothrus bonariensis* é um nidoparasita obrigatório e generalista (mais de 250 espécies registradas como “vítimas”, *sensu* Lowter 2015) que frequentemente reduz o sucesso reprodutivo de seus hospedeiros, seja reduzindo a sobrevivência de ovos e ninhos individualmente, de ninhos como um todo e de filhotes fora do ninho, ou atrasando ou impedindo uma nova tentativa reprodutiva (Payne 1977, Post & Wiley 1977, Fraga 1978, Payne & Payne 1998, Reboreda *et al.* 2003, Cruz *et al.* 2005). No entanto, ao contrário de outras aves parasitas, o conhecimento da história natural de *M. bonariensis* e de sua relação com os hospedeiros ainda é limitado, sobretudo no Brasil (Sick 1958, 1997, Sick & Ottow 1958, Cavalcanti & Pimentel 1988, Maurício 2011, Costa 2013).

Especificamente, foram estimados aqui os seguintes componentes do sucesso reprodutivo de *A. luizae*: 1) probabilidade de ‘sobrevivência’ (sucesso) de ninhos, ovos e ninhos, 2) produtividade de filhotes por ninho e por ninho bem-sucedido e 3) fecundidade anual de filhotes por fêmea. Adicionalmente, a estação reprodutiva de *A. luizae* foi definida em termos de duração e localização das atividades reprodutivas ao longo do ciclo anual da espécie. Por fim, a relação de nidoparasitismo foi caracterizada e foram investigados seus efeitos nos diversos componentes do sucesso reprodutivo do hospedeiro. Os problemas relacionados aos vários métodos de se estimar os

diversos componentes do sucesso reprodutivo em aves foram discutidos.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

Detalhes das áreas de estudo e métodos de busca e monitoramento de ninhos e individualização das aves por anilhamento encontram-se na seção Material e Métodos gerais dessa tese.

Apenas ninhos ativos com ovos ou ninhegos de *A. luizae* foram incluídos na maioria das análises, pois apenas nestes foi possível contabilizar os dias de observação, necessários a um dos métodos utilizados (método de Mayfield; ver abaixo). Quando considerados os demais ninhos ativos, *i.e.*, aqueles encontrados somente com ninhegos de *M. bonariensis* ou abandonados ainda em fase de construção, foi indicado. Os dados de ambas as áreas e anos de estudo foram combinados visando aumentar o tamanho amostral.

### **Sucesso reprodutivo de *Asthenes luizae***

#### ***Sucesso de ninhos, ovos e ninhegos***

O sucesso de ninhos e das unidades do ninho (ovos e ninhegos) foram estimados pelo método de Mayfield (1961, 1975), que baseia-se no somatório do tempo de observação de cada ninho (e de suas unidades) - chamado de “tempo de exposição”. Dessa forma, evita-se uma possível superestimativa da sobrevivência que ocorre quando ninhos são encontrados após o início de sua atividade (Mayfield 1961, 1975). Esse método gera uma taxa de sobrevivência diária (TSD) que é usada para calcular uma taxa de sobrevivência por período (TSP), referentes, respectivamente, às probabilidades de sobrevivência por um dia ou ao longo de um período desejado (incubação, ninhegos, ou todo o ciclo do ninho) durante o qual a sobrevivência diária é considerada constante.

A TSD é calculada subtraindo-se da proporção total a taxa de mortalidade por dia ( $TSD = 1 - TMD$ ), que, por sua vez, é o número de perdas dividido pelo tempo de exposição. Para gerar as taxas de sobrevivência de ninhos ( $TSD_{\text{ninhos}}$ ), considerou-se como perda (fracasso) de ninho quando este não permaneceu ativo com ovos ou ninhegos legítimos, *i.e.*, ninhos persistentes apenas com parasitas também foram considerados fracassados (Dececco *et al.* 2000). Para gerar as taxas de sobrevivência de ovos ( $TSD_{\text{ovos}}$ ), ninhegos ( $TSD_{\text{ninhegos}}$ ) e unidades (*i.e.*, sobrevivência do momento da postura até a saída do ninho;  $TSD_{\text{unidades}}$ ), considera-se inicialmente somente as perdas parciais de ovos e ninhegos, ou seja, a perda individual de unidades enquanto o ninho persiste ativo com outras unidades legítimas, gerando uma probabilidade de sobrevivência às perdas parciais de cada unidade (*e.g.*,  $TSD(pp)_{\text{ninhegos}}$ ). Esta, por fim, é multiplicada pela taxa de sobrevivência às perdas totais, *i.e.*, pela probabilidade de sobrevivência do ninho ao longo do período correspondente, gerando uma

estimativa de sobrevivência das unidades a todas as perdas (parciais e totais). Por exemplo, as taxas de sobrevivência de ovos foram calculadas com a fórmula:  $TSD_{\text{ovos}} = TSD(pp)_{\text{ovos}} \times TSD_{\text{ninhos(incub)}}$ .

As TSP's são geradas elevando-se o valor das respectivas TSD's à potência igual ao número de dias de duração do período ( $TSP = TSD^{\text{duração do período}}$ ). Inicialmente foram calculadas as taxas de sobrevivência separadamente para os períodos de incubação e de ninhegos (23 e 20 dias de duração, respectivamente; *vide* Costa 2011), mas estas não foram estatisticamente diferentes (ver resultados); assim, os dados foram agrupados entre os períodos para os cálculos da taxa de sobrevivência ao longo de todo o ciclo do ninho (43 dias de duração), considerando-se que a mortalidade diária é constante temporalmente. No entanto, foram reportadas as estimativas calculadas separadamente por período, pois a ausência de significância estatística pode ser apenas devido a tamanhos amostrais insuficientes (Mayfield 1975). As datas de mudança de período ou referentes às perdas não observadas foram estimadas assumindo-se que as mesmas ocorreram no meio do intervalo de observações consecutivas (“*midpoint assumption*”), conforme recomendações de Mayfield (1975) e Manolis *et al.* (2000), ou, quando possível, foram ajustadas com base em observações (*e.g.*, a observação de um ninhego com penas úmidas e/ou ainda com a presença de cascas de ovos no ninho indicou que a data da observação foi a data da eclosão).

Para fins de comparação com outros estudos, o sucesso de ninhos e das unidades também foi calculado pelo “método tradicional”, denominado de “sucesso aparente”, que consiste na simples proporção de ninhos que obtiveram sucesso em relação ao total de ninhos ativos observados.

### ***Causas de insucesso de ninhos***

As causas de fracasso de ninhos foram atribuídas à predação, ao abandono ou ao nidoparasitismo. Ninhos em que todos os ovos ou ninhegos desapareceram antes de ter decorrido o período mínimo necessário para eclosão ou saída dos ninhegos, com ou sem sinais evidentes de predação, foram definidos como predados. Ninhos contendo ovos frios e sem a detecção da presença de adultos foram considerados abandonados. Ninhos em que ovos ou ninhegos legítimos desapareceram, mas que permaneceram ativos com ovos ou ninhegos do parasita *M. bonariensis*, mesmo se predados posteriormente, tiveram sua causa de insucesso atribuída ao parasitismo.

### ***Produtividade e Fecundidade***

Para conveniência, utilizou-se aqui o termo “produtividade” para se referir ao número de filhotes produzidos por ninho e “fecundidade” para o número de filhotes produzidos por fêmea anualmente. Filhotes produzidos são aqueles que sobrevivem ao menos até o instante em que deixam o ninho.

Foram estimados dois parâmetros relativos à produtividade, (1) produção de ‘filhotes por



ninho' ( $F_i/N$ ) e (2) produção de 'filhotes por ninho com sucesso' ( $F_i/NS$ ); e um parâmetro de fecundidade: (3) produção de 'filhotes/fêmea\* ano' ( $F_i/Fe$ ).

Os parâmetros de produtividade foram estimados por meio da combinação das probabilidades de sobrevivência das unidades calculadas pelo método de Mayfield, com o tamanho de ninhada (número de ovos postos por ninho). Sob os mesmos argumentos válidos para o sucesso de ninhos pelo método de Mayfield (1961, 1975), esse procedimento deve gerar estimativas mais fiéis da produtividade do que a observação direta de filhotes deixando os ninhos. No entanto, esse último procedimento também foi utilizado para gerar parâmetros de produtividade para fins de comparação com outros estudos.

Ao contrário, a fecundidade estimada diretamente (*i.e.*, por meio da observação de filhotes deixando ninhos ou acompanhando adultos monitorados na população) tem sido considerada mais acurada do que se estimada indiretamente a partir do sucesso de ninhos combinados com outros parâmetros, especialmente quando não há informações sobre esses (Anders & Marshall 2005). Nesse estudo, foi possível observar ou estimar os demais parâmetros necessários para modelar a fecundidade, e dois modelos existentes na literatura (Ricklefs & Bloom 1977 e Anders & Marshall 2005) foram utilizados para tal; cada um emprega, entre outros, um dos parâmetros de produtividade descritos (1 e 2, respectivamente).

Assim, os três parâmetros de produtividade/fecundidade (1, 2 e 3) foram calculados de duas formas: (A) diretamente, a partir da observação de filhotes, ninhos e fêmeas marcadas (Obs) e (B) indiretamente, a partir da combinação de taxas de sobrevivência calculadas pelo método de Mayfield com outros atributos da história de vida da espécie (Mf). No caso da fecundidade estimada indiretamente, tanto as estimativas diretas quanto as indiretas de produtividade foram utilizadas nos modelos, resultando em duas variações de cada modelo, visando comparar o efeito do modo de estimar a produtividade (direto e indireto) na fecundidade. Os procedimentos utilizados em cada estimativa encontram-se descritos a seguir.

### 1) Produtividade de 'filhotes por ninho'

1A)  $F_i/N_{Obs}$ , baseado na média do número observado de filhotes que deixaram o ninho, em relação a todos os ninhos ativos:

$$F_i/N_{Obs} = \Sigma F_i / \Sigma N$$

1B)  $F_i/N_{Mf}$ , baseado no tamanho da ninhada (*clutch size*:  $C$ ; igual a dois em *A. luizae*, Costa 2011) multiplicado pela probabilidade (calculada pelo método de Mayfield) de cada unidade sobreviver a perdas totais (perdas de ninhos) e perdas parciais (perdas de unidades enquanto o ninho

permanece ativo) até deixar o ninho com sucesso:

$$Fi/N_{Mf} = C * TSP(pp)_{unidades} * TSP_{ninhos}$$

Como os dois últimos termos da equação equivalem à taxa de sobrevivência da unidade, conforme descrito anteriormente, essa equação pode ser simplificada em:

$$Fi/N_{Mf} = C * TSP_{unidades}$$

## 2) Produtividade de ‘filhotes por ninho com sucesso’

2A)  $Fi/NS_{Obs}$ , baseado na média do número observado de filhotes que tiveram sucesso em deixar o ninho, em relação aos ninhos bem-sucedidos:

$$Fi/NS_{Obs} = \Sigma Fi / \Sigma NS$$

2B)  $Fi/NS_{Mf}$ , baseado no tamanho da ninhada multiplicado e pela probabilidade (calculada pelo método de Mayfield) de cada unidade sobreviver a perdas parciais até deixar o ninho com sucesso:

$$Fi/NS_{Mf} = C * TSP(pp)_{unidades}$$

## 3) Fecundidade anual de filhotes por fêmea

3A)  $Fi/Fe_{Obs}$ , baseado no número de filhotes detectados (aqueles observados deixando um ninho com sucesso somados aos encontrados já fora dos ninhos) dividido pelo número de fêmeas monitoradas por estação (uma mesma fêmea em dois anos diferentes é contabilizada duas vezes):

$$Fi/Fe_{Obs} = \Sigma Fi(\text{todos detectados}) / \Sigma Fe$$

### 3B) baseada em modelos de fecundidade

3B.1)  $Fi/Fe_{R\&B}$ , baseado no modelo de Ricklefs & Bloom (1977; doravante R&B). O modelo, em sua forma simplificada, leva em consideração a taxa diária esperada de filhotes deixando ninhos com sucesso por par ( $F$ ) e a extensão da estação reprodutiva em dias ( $B$ ) para o cálculo da produtividade ( $P$ ), definida como a produção anual de filhotes por um par de aves:  $P = F*B$ . Cada termo é obtido por meio de outras fórmulas, conforme descrito a seguir.

Levando-se em consideração que a reprodução não é igualmente intensa em todos os meses em que ocorre, a extensão da estação reprodutiva é calculada a partir da proporção de ninhos iniciados a cada mês ( $p_i$ ) por meio da equação derivada do cálculo da entropia da teoria da informação, e já empregada por MacArthur (1964) para esta finalidade:  $B = 30 * \exp(-\Sigma p_i \log_e p_i)$ . O segundo termo dessa equação, análogo à diversidade de espécies, gera o número de meses “igualmente prováveis” para iniciação de ninhos (MacArthur 1964) e, ao ser multiplicado por 30, gera o número de dias em que novas ninhadas são iniciadas.

A taxa diária de produção de filhotes é derivada do tamanho da ninhada ( $C$ ), do sucesso reprodutivo ( $S$ ), e da taxa de iniciação de ninhos por par ( $I$ ):  $F = C*S*I$ . O sucesso reprodutivo é a proporção de indivíduos que têm sucesso em deixar o ninho. Aqui, este foi derivado de duas formas: a) com base na proporção observada, ou seja, na estimativa 1A dividida pelo tamanho da ninhada ( $S_a = [Fi/N_{Obs}]/C$ ); e b) com base nas taxas calculadas pelo método de Mayfield, ou seja, na estimativa 1B dividida pelo tamanho da ninhada ( $S_b = [Fi/N_{mf}]/C$ ; equivalente à  $TSP_{unidades}$ ). A taxa de iniciação de ninhos, por fim, é calculada por uma equação que leva em consideração a taxa de mortalidade diária do ninho ( $m$ ), as probabilidades de sucesso ( $p_s$ ) e de fracasso ( $p_f$ ) de ninho, e os intervalos que antecedem uma nova tentativa reprodutiva após uma tentativa anterior com sucesso ( $r_s$ ) e fracassada ( $r_f$ ):  $I = m / [p_f + m(p_s r_s + p_f r_f)]$ . Os termos “ $m$ ”, “ $p_s$ ” e “ $p_f$ ”, aqui, foram derivados da TSD ( $m = TSD_{ninhos} - 1$ ) e da TSP ( $p_s = TSP_{ninhos}$ ;  $p_f = 1 - TSP_{ninhos}$ ) do ninho ao longo de todo o ciclo, calculadas pelo método de Mayfield;  $r_s$  e  $r_f$  foram baseados nos intervalos médios observados na população de estudo (46 e 14, respectivamente; Costa 2011, atualizado com novos dados gerados ao longo deste projeto). Em suas formas mais completas, e substituindo-se os termos pelos definidos neste estudo, as fórmulas podem ser reescritas como:

$$3B.1a) Fi/Fe_{R\&B(a)} = C * [(Fi/N_{Obs})/C] * [(TSD_{ninhos}-1)/[(TSP_{ninhos}-1)+(TSD_{ninhos}-1)] * [TSP_{ninhos} * r_s + (TSP_{ninhos}-1) * r_f]] * [30 * \exp(-\sum p_i \log_e p_i)]$$

$$3B.1b) Fi/Fe_{R\&B(b)} = C * TSP_{unidades} * [(TSD_{ninhos}-1)/[(TSP_{ninhos}-1)+(TSD_{ninhos}-1)] * [TSP_{ninhos} * r_s + (TSP_{ninhos}-1) * r_f]] * [30 * \exp(-\sum p_i \log_e p_i)]$$

3B.2)  $Fi/Fe_{A\&M}$ , baseado no modelo apresentado por Anders & Marshall (2005; doravante A&M). Esta fórmula [ $\beta = (n)(1-[1-m]^a)$ ] calcula a produtividade ( $\beta$ ), definida como o número de filhotes fêmeas produzidos por fêmea adulta em uma estação reprodutiva na população, a partir do número de filhotes fêmeas produzidos por ninho com sucesso ( $n$ ), da estimativa de sucesso de ninhos pelo método de Mayfield ( $m$ ) e do número médio de tentativas reprodutivas por fêmea por estação ( $a$ ). Aqui, o termo “ $n$ ”, para facilitar comparações, foi considerado como o número de filhotes independentemente do sexo, e foi derivado de duas formas: a) com base na proporção observada, ou seja, na estimativa 2A ( $Fi/NS_{Obs}$ ); e b) com base nas taxas calculadas pelo método de Mayfield, ou seja, na estimativa 2B ( $Fi/NS_{Mf}$ ).

Devido a dificuldade de se acompanhar todas as tentativas reprodutivas das fêmeas em uma estação para gerar uma média, frequentemente é considerado o número máximo de tentativas observadas; no entanto, estas parecem ser também subestimadas na maioria das vezes, ocasionando estimativas de fecundidade incorretas (Grzybowski & Pease 2005). Aqui, optou-se por não utilizar o número máximo de tentativas reprodutivas observado para *A. luizae* (três; Costa 2011), mas estimar

esse parâmetro utilizando-se de parte das equações do modelo R&B: multiplicando-se a taxa de iniciação de ninhos por par ( $I$ ) pela duração da extensão da estação reprodutiva em dias corrigida ( $B$ ):  $a = I*B$ . Em suas formas mais completas, e substituindo-se os termos pelos definidos neste estudo, as fórmulas utilizadas podem ser descritas como:

$$3B.2a) Fi/Fe_{A\&M(a)} = Fi/NS_{Obs} * [1 - (1 - TSP_{ninhos}) ^ {[(TSD_{ninhos}-1)/(TSP_{ninhos}-1) + (TSD_{ninhos}-1) * [TSP_{ninhos} * r_s + (TSP_{ninhos}-1) * r_f]}] * [30 * \exp(-\sum p_i \log_e p_i)]]$$

$$3B.2b) Fi/Fe_{A\&M(b)} = Fi/NS_{Mf} * (1 - [1 - TSP_{ninhos}] ^ {[(TSD_{ninhos}-1)/(TSP_{ninhos}-1) + (TSD_{ninhos}-1) * [TSP_{ninhos} * r_s + (TSP_{ninhos}-1) * r_f]}] * [30 * \exp(-\sum p_i \log_e p_i)]]$$

### Estação reprodutiva

A duração da estação reprodutiva de *A. luizae* foi definida como o período em que há ninhos ativos da espécie com ovos ou ninhegos (Perrins & Birkhead 1983), ou seja, o período compreendido entre o dia da postura no primeiro ninho e o dia da saída do ninhego do último ninho encontrado. Foi também estimado o período de posturas, ou de iniciações de ninhos, definido como aquele compreendido entre o dia da postura do primeiro e do último ninho. Para fins de comparação, estimou-se a duração da estação reprodutiva adicionando-se o período de construção do primeiro ninho (tais quais outros autores; *e.g.*, Marini *et al.* 2009a) e o período de filhotes dependentes do último ninho, obtendo-se, assim, a duração total das atividades reprodutivas anuais da espécie.

O número total de ninhos ativos observados e o número estimado de ninhos em cada fase de atividade (construção, incubação, ninhegos) e filhotes dependentes foram avaliados ao longo da estação reprodutiva em intervalos mensais. O início e término das fases de atividade de cada ninho, quando não observados, foram estimados sempre que possível com base na duração conhecida dos períodos para a espécie (Costa 2011).

### Nidoparasitismo por *M. bonariensis*

O grau de parasitismo foi avaliado em relação à frequência e à intensidade de parasitismo, dois parâmetros comumente utilizados (*e.g.* Reboreda *et al.* 2003). A frequência de parasitismo é a proporção de ninhos parasitados em relação ao total de ninhos ativos. A intensidade de parasitismo é calculada por meio do número médio de ovos ou ninhegos parasitados por ninho parasitado; foi estimada com base em todos os ninhos parasitados e também somente naqueles observados em fase inicial (incubação), para evitar que possíveis perdas parciais de ovos ou ninhegos subestimem a intensidade. Considerou-se um ninho parasitado aquele que apresentou ovos ou ninhegos de *M. bonariensis* em qualquer período do ciclo do ninho.

O impacto do nidoparasitismo nos componentes do sucesso reprodutivo (sucesso de ninhos e

das unidades, produtividade e fecundidade) foi avaliado comparando-se as taxas calculadas separadamente para ninhos parasitados e não parasitados. Desse modo, considerou-se que a diferença entre as estimativas de sucesso reprodutivo atuais (com base em todos os ninhos) e as estimativas potencialmente exibidas na ausência do parasitismo (com base apenas em ninhos não-parasitados) indica o impacto do nidoparasitismo. Adicionalmente, calculou-se a probabilidade de ninhos parasitados produzirem algum filhote (seja parasita ou legítimo), para verificar se esses são mais ou menos vulneráveis às demais perdas do que ninhos não parasitados, uma vez que a permanência de um ninho ativo somente com parasitas foi considerado como uma perda total de ninhos para o hospedeiro. A produtividade foi calculada indiretamente e a fecundidade foi calculada tanto diretamente quanto por meio da modelagem, conforme descrito anteriormente. A fecundidade potencial calculada diretamente baseou-se no somatório de todos os filhotes observados (legítimos ou parasitas).

Foram calculadas todas as taxas relativas ao sucesso reprodutivo para *Molothrus bonariensis* nos ninhos de *A. luizae*, permitindo compará-las com as do hospedeiro, além de contribuir para o conhecimento deste parasita. Para tal, considerou-se apenas os ninhos parasitados e unidades do ninho não legítimas e contabilizou-se o tempo de exposição com base apenas nos dias em que havia ovos ou ninhegos parasitas no ninho. As durações dos períodos de incubação e de ninhegos consideradas para gerar as TSP's foram aquelas estimadas em Costa (2011; 16 e 15 dias de duração, respectivamente). Para os cálculos de produtividade e fecundidade que necessitam do tamanho da ninhada, considerou-se a intensidade média de parasitismo calculada nesse estudo.

### **Análises estatísticas**

A variância das TSD's foi calculada segundo Johnson (1979), como:  $Variância = [(tempo\ de\ exposição - perdas) * perdas] / tempo\ de\ exposição^3$ . O método delta (conforme Powell 2007) foi utilizado para se derivar as variâncias dos parâmetros obtidos a partir da combinação de outros (TSP's e taxas de produtividade baseadas nas TSP's). Os valores foram apresentados com o erro padrão associado, obtido pela raiz quadrada da variância. Quando conveniente, as probabilidades (que variam entre 0 e 1) foram multiplicadas por 100 para serem apresentadas em forma de porcentagem. Comparações entre as taxas de sobrevivência com suas respectivas variâncias foram realizadas obtendo-se o valor de Z (conforme sugerido por Johnson 1979, Hensler & Nichols 1981 e Williams *et al.* 2002), adotando-se um nível de significância de 5% ( $\alpha = 0,05$ ).

### **RESULTADOS**

Oitenta e um ninhos de *A. luizae* foram encontrados nas três áreas de estudo: 48 no ABV, 32

no AP e um na Serra do Breu. Vinte e cinco estavam em atividade (*i.e.*, em construção, com ovos ou ninhegos) que, somados a 6 juvenis encontrados fora do ninho, totalizam 31 tentativas reprodutivas acompanhadas em 6 estações, desde 2008/09 (referente à um jovem encontrado em maio de 2009) a 2013/14: 15 no ABV, 14 no AP e duas na Serra do Breu. Os ninhos ativos apresentavam-se em diferentes períodos de atividade quando encontrados: oito estavam em construção (32%), 12 continham ovos (48%) e cinco continham ninhegos (20%).

Dentre os ninhos ativos encontrados, três não foram considerados nas análises por terem sido abandonados ainda no período de construção. Ainda, cinco ninhos foram encontrados contendo somente ovos (um ninho) ou ninhegos (quatro ninhos) do parasita *Molothrus bonariensis* e, portanto, não puderam ser contabilizados na estimativa de sucesso de *A. luizae* pelo método de Mayfield, uma vez que equivalem a ninhos observados após o evento de fracasso. O ninho encontrado na Serra do Breu também foi descartado das análises por porcentagem simples, pois não foi acompanhado.

### **Sucesso reprodutivo de *Asthenes luizae***

#### ***Sucesso de ninhos, ovos e ninhegos***

Um total de 17 ninhos e 33 unidades (ovos e ninhegos) foi utilizado para as estimativas de sucesso reprodutivo de *A. luizae* pelo método de Mayfield, que somaram um tempo de exposição de 252 dias-ninho, sendo 180,5 dias-ninho durante o período de incubação e 71,5 dias-ninho durante o período de ninhegos, e 436,5 dias-unidades, sendo 328,5 dias-ovo e 108,0 dias-ninhego. O número de ninhos ativos e unidades observadas e respectivas perdas e taxas de sobrevivência (TSD, TSP e sucesso aparente) em cada período encontram-se listados na tabela 1.

As taxas de sobrevivência do ninho durante o período de incubação foram menores do que aquelas durante o período de ninhegos (Tabela 1); no entanto, estas diferenças não foram estatisticamente significativas (TSD:  $Z = 0,461$ ,  $p = 0,65$ ; TSP:  $Z = 0,650$ ,  $p = 0,52$ ). Similarmente, as taxas de sobrevivência de ovos foram menores do que as taxas de sobrevivência de ninhegos; no entanto, estas diferenças também não foram estatisticamente significativas (TSD:  $Z = 0,349$ ,  $p = 0,35$ ; TSP:  $Z = 1,038$ ,  $p = 0,30$ ). A probabilidade de sobrevivência individual de cada ninhego é igual a de cada ninho durante o período de ninhegos porque não foi observada nenhuma perda parcial de ninhegos. A taxa de sobrevivência das unidades à perdas parciais (TSD(pp)<sub>unidades</sub>) foi igual a  $0,6093 \pm 0,1350$ .

Apenas três de 21 ninhos tiveram sucesso em produzir ao menos um filhote e apenas cinco de 31 ovos postos se desenvolveram até deixar o ninho com sucesso, gerando taxas de sucesso aparente (14,3% e 16,1%, respectivamente) mais elevadas do que as calculadas pelo método de

Mayfield (Tabela 1).

**Tabela 1.** Número de ninhos ativos e unidades (ovos e ninhegos) observados e fracassados e taxas de sobrevivência de ninhos durante os períodos de incubação, de ninhegos, e de todo o ciclo do ninho de *Asthenes luizae*, na Serra do Cipó. As estimativas de sucesso incluem a taxa de sobrevivência diária (TSD) e taxa de sobrevivência por período (TSP), calculados pelo método de Mayfield (1961, 1975), e a proporção simples (sucesso aparente) de ninhos e unidades sobreviventes. Entre colchetes, valores considerados no cálculo do sucesso aparente, quando diferentes. As TSD e TSP referentes a todo o ciclo do ninho foram calculadas considerando-se uma taxa de mortalidade constante.

	Nº observado	Nº perdas (parciais)	Taxas de sobrevivência		
			TSD	TSP	Sucesso aparente
<b>Ninhos</b>					
Incubação	16 [15]	10	0,9446 ± 0,0170	0,2696 ± 0,1118	0,3333
Ninhegos	6	3	0,9580 ± 0,0237	0,4243 ± 0,2100	0,5000
Todo o ciclo	17 [21]	13 [18]	0,9484 ± 0,0139	0,1025 ± 0,0648	0,1429
<b>Unidades</b>					
Ovos	30 [28]	22 (5)	0,9302 ± 0,0179	0,1894 ± 0,0840	0,2143
Ninhegos	9	4 (0)	0,9580 ± 0,0237	0,4243 ± 0,2100	0,5556
Todo o ciclo	33 [31]	26 (5)	0,9375 ± 0,0146	0,0625 ± 0,0418	0,1613

### Causas de insucesso de ninhos

A principal causa de insucesso de ninhos de *A. luizae* foi o nidoparasitismo por *M. bonariensis*, responsável por mais da metade dos fracassos (Tabela 2). A predação foi a segunda maior causa de insucesso e, em seguida, o abandono. Adicionalmente, três ninhos foram abandonados em fase de construção. A maioria dos fracassos de ninhos ocorreu durante o período de incubação, devido ao nidoparasitismo. Neste período também concentram-se as demais causas de fracasso. Em ninhos encontrados contendo apenas ninhegos de *M. bonariensis* não foi possível avaliar o período em que ocorreu o fracasso das unidades legítimas.

**Tabela 2.** Causas de insucesso de ninhos de *Asthenes luizae* (n = 18) indicando-se a proporção (%) de ninhos fracassados por causa e fase do ninho em relação ao total de ninhos fracassados e em relação ao número de ninhos fracassados na respectiva fase (entre parênteses), na Serra do Cipó. Ninhos abandonados na fase de construção (n = 3) foram desconsiderados. Ninhos encontrados somente com ovos ou ninhegos de *Molothrus bonariensis* fracassaram em fase desconhecida.

Causas dos fracassos	Fase do ninho			Total
	incubação	ninhegos	desconhecida	
<b>Abandono</b>	11,1 (18,2)	0 (0)	0 (0)	11,1
<b>Predação</b>	22,2 (36,4)	11,1 (66,7)	0 (0)	33,3
<b>Nidoparasitismo</b>	27,8 (45,5)	5,6 (33,3)	22,2 (100)	55,6
<b>Total</b>	<b>61,1 (100)</b>	<b>16,7 (100)</b>	<b>22,2 (100)</b>	<b>100</b>

O abandono de ninhos com ovos pode ter ocorrido após eventos de parasitismo e tentativa de predação. A predação também ocorreu em alguns dos ninhos que continham apenas parasitas (e que,

portanto, tiveram o fracasso atribuído ao nidoparasitismo). Ao serem considerados, a taxa de predação total foi de 57,1%, ocorrendo em 85,7% dos ninhos fracassados.

A maioria dos ninhos predados não sofreu nenhuma alteração visível de sua estrutura, o que foi perceptível em apenas dois ninhos. Um destes, que continha um ovo não eclodido e um ninhego, apresentou a abertura de entrada alargada e fragmentos do ovo, penas e o radiotransmissor da fêmea foram encontrados no chão, ao lado do ninho, indicando que esta também foi predada. O outro ninho, que continha dois ovos de *A. luizae* e um ninhego de *M. bonariensis*, estava com metade de sua estrutura caída no solo (veja Figura 1C do Capítulo 1).

### Produtividade e Fecundidade

Um dos ninhos bem-sucedidos observados produziu um filhote, e outros dois ninhos produziram dois filhotes cada. As estimativas de produtividade de 'filhotes/ninho' e 'filhotes/ninho com sucesso' baseadas na proporção observada foram maiores do que aquelas estimadas utilizando-se das taxas de sucesso de ninhos pelo método de Mayfield (Tabela 3). No caso de filhotes/ninho, a estimativa baseada no observado foi o dobro da baseada no método de Mayfield e, em filhotes/ninho com sucesso, a primeira estimativa foi cerca de 37% maior do que a segunda.

O mesmo padrão de diferença foi encontrado nas duas estimativas de fecundidade geradas por cada um dos modelos, uma vez que cada modelagem da fecundidade incorporou como parâmetro uma das estimativas de produtividade de ninhos. As estimativas pelo modelo R&B foram maiores do que as derivadas pelo modelo A&M, e essa diferença foi maior quando utilizada a produtividade de ninhos baseada em observação ( $F_i/Fe_{R\&B(a)}$ ) foi 70% maior do que  $F_i/Fe_{A\&M(a)}$  do que quando baseada no método de Mayfield (22%).

**Tabela 3.** Estimativas de produtividade ('filhotes por ninho' –  $F_i/N$ ; e 'filhotes por ninho com sucesso' –  $F_i/NS$ ) e de fecundidade (filhotes por fêmea –  $F_i/Fe$ ), calculadas com base em a) proporção de filhotes observada ou b) por meio da combinação de taxas de sobrevivência geradas pelo método de Mayfield (1961, 1975).  $F_i/Fe_{R\&B}$  e  $F_i/Fe_{A\&M}$  referem-se a estimativas de fecundidade por meio dos modelos de Ricklefs & Bloom (1977) e Anders & Marshall (2005), respectivamente. Veja métodos para equações utilizadas em cada estimativa.

	a) Observado	b) Estimado (via Mayfield)
<b>Produtividade</b>		
$F_i/N$	0,24 ± 0,14	0,12 ± 0,08
$F_i/NS$	1,67 ± 0,33	1,22 ± 0,27
<b>Fecundidade</b>		
$F_i/Fe_{Obs}$	0,56 ± 0,22	-
$F_i/Fe_{R\&B}$	1,16	0,61
$F_i/Fe_{A\&M}$	0,68	0,50



### **Estação reprodutiva**

O ninho observado mais precocemente foi encontrado já com ovos em 20 de agosto de 2012; com base na data de eclosão destes ovos, estima-se que a postura ocorreu em 12 de agosto. No ninho mais tardio observado, o ninhego o deixou com sucesso em 3 de fevereiro de 2010. Portanto, a estação reprodutiva de *A. luizae*, *sensu* Perrins & Birkhead (1983), foi estimada como ocorrendo ao longo de sete meses do ano, entre agosto a fevereiro, com 175 dias de duração (Figura 1).

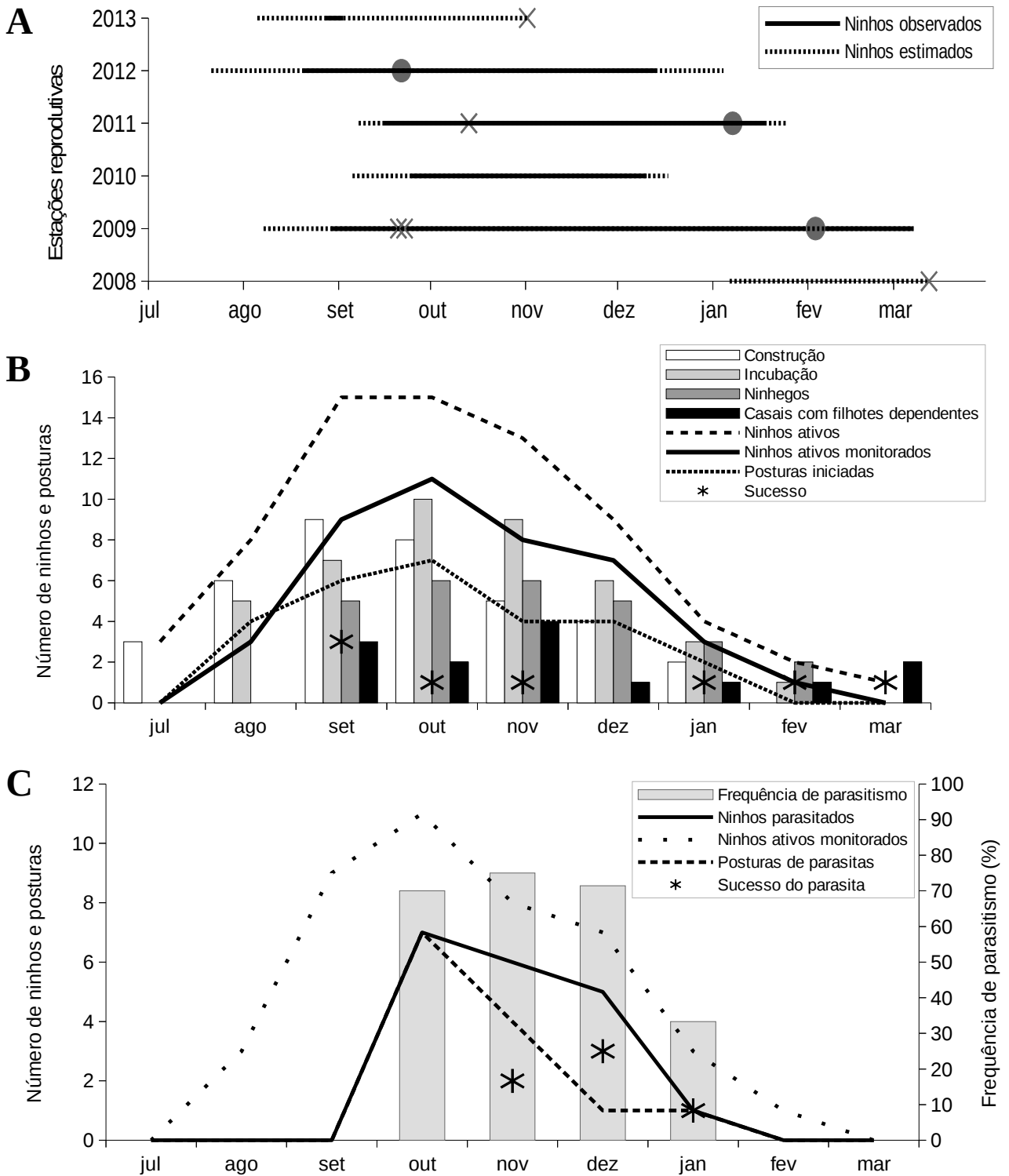
O período de posturas ocorreu entre agosto e janeiro, compreendendo 143 dias. Adicionando-se os 22 dias estimados como o período de construção no primeiro ninho e os 48 dias de duração estimada como período dependência do filhote no último ninho, a estação compreendeu 245 dias de atividades reprodutivas ao longo de nove meses do ano, entre o final dos meses de julho e março. O auge de atividades reprodutivas ocorreu entre setembro e novembro, com pico de posturas iniciadas em outubro (Figura 1B). Os eventos bem-sucedidos (sucesso de ninhos observados ou inferidos por datação retroativa a partir das características de filhotes encontrados fora dos ninhos) concentraram-se no início e no final da estação.

### **Nidoparasitismo por *Molothrus bonariensis***

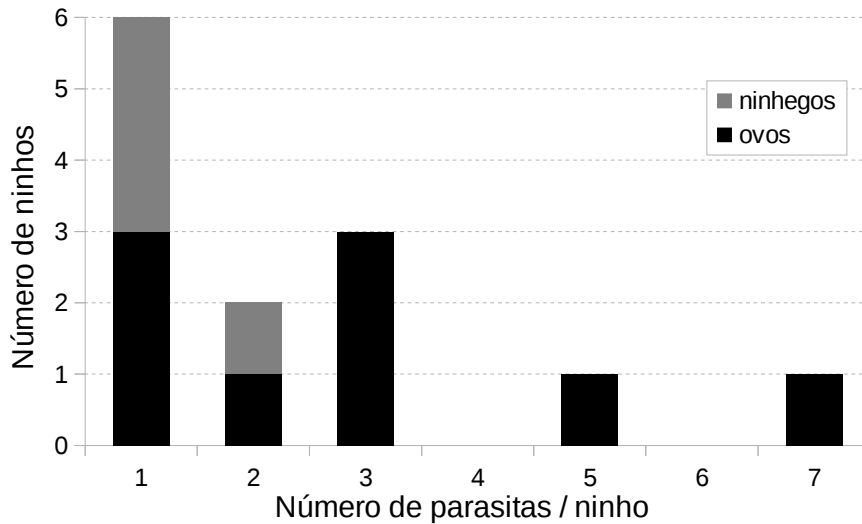
#### ***Grau de parasitismo***

A frequência total de parasitismo foi de 60% (13 de 22 ninhos). Houveram ninhos parasitados entre outubro e janeiro, sendo estimado que a estação reprodutiva de *M. bonariensis* em ninhos de *A. luizae* durou 98 dias, com posturas iniciadas em um período de 82 dias. Outubro foi o mês com maior número de ninhos parasitados e de posturas de parasitas iniciadas, mas novembro foi o mês com maior frequência de parasitismo (75%) e dezembro foi o mês com maior número de ninhos bem-sucedidos em produzir filhotes parasitas (Figura 1C).

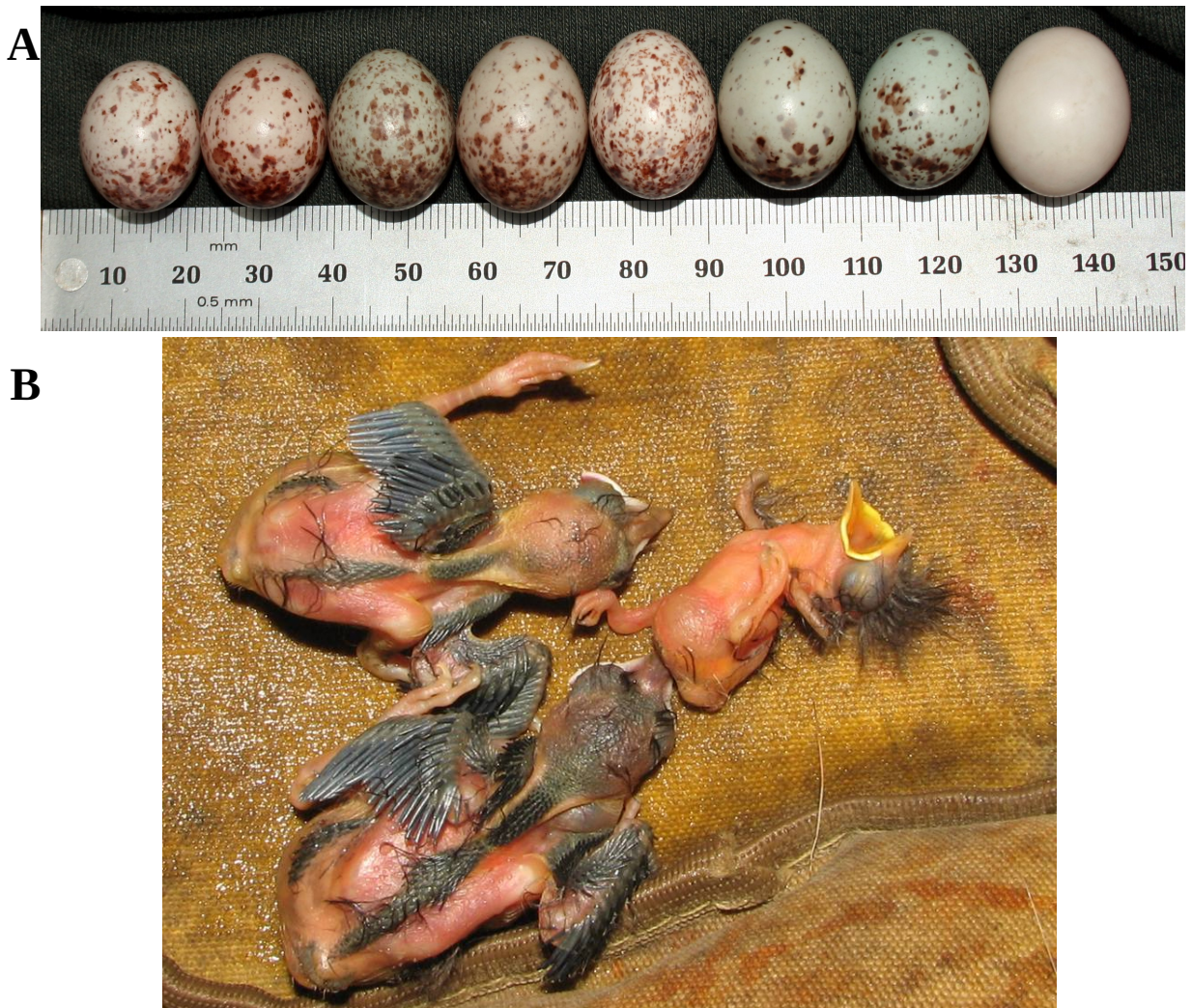
Um total de 32 parasitas (ovos ou ninhegos) foram encontrados nos ninhos parasitados. A maioria (46%) dos ninhos continham um parasita, mas até sete parasitas por ninho foram encontrados (Figuras 2 e 3). A intensidade média de parasitismo foi de  $2,4 \pm 1,9$  parasitas por ninho, com base em todos esses ninhos. Desconsiderando-se os ninhos encontrados já com ninhegos de *M. bonariensis* (três ninhos contendo um ninhego e um ninho contendo dois ninhegos parasitas; vide Figura 2), pois podem ter sofrido perdas parciais anteriormente ao momento do encontro, a intensidade de parasitismo foi de  $2,9 \pm 2,0$  parasitas por ninho.



**Figura 1.** Distribuição das atividades reprodutivas observadas e estimadas (por datação retroativa) e do nidoparasitismo por *Molothrus bonariensis* ao longo dos meses do ano compreendidos na estação reprodutiva de *Asthenes luizae* na Serra do Cipó. **(A)** períodos de atividade reprodutiva compreendidos entre os ninhos mais adiantados e os mais tardios de cada estação (entre 2008/2009 e 2013/2014) e localização dos eventos bem-sucedidos para *A. luizae* (obs.: a estação de 2009/2010 foi a melhor amostrada). **(B)** número de ninhos ativos totais, daqueles monitorados, em cada período de atividade (construção, incubação e ninhegos), de casais com filhotes dependentes, de posturas iniciadas e de eventos bem-sucedidos para *A. luizae*. **(C)** número de ninhos parasitados, de posturas parasitas iniciadas (i.e., número de ninhos do hospedeiro com novas posturas parasitas) e de eventos bem-sucedidos para *M. bonariensis* e frequência de parasitismo (%). Em B e C os dados de todas as estações foram agrupados.



**Figura 2.** Frequência de ninhos de *Asthenes luizae* contendo entre um e sete parasitas (ovos ou ninhegos ) de *Molothrus bonariensis*, encontrados entre 2009 e 2013, na Serra do Cipó.



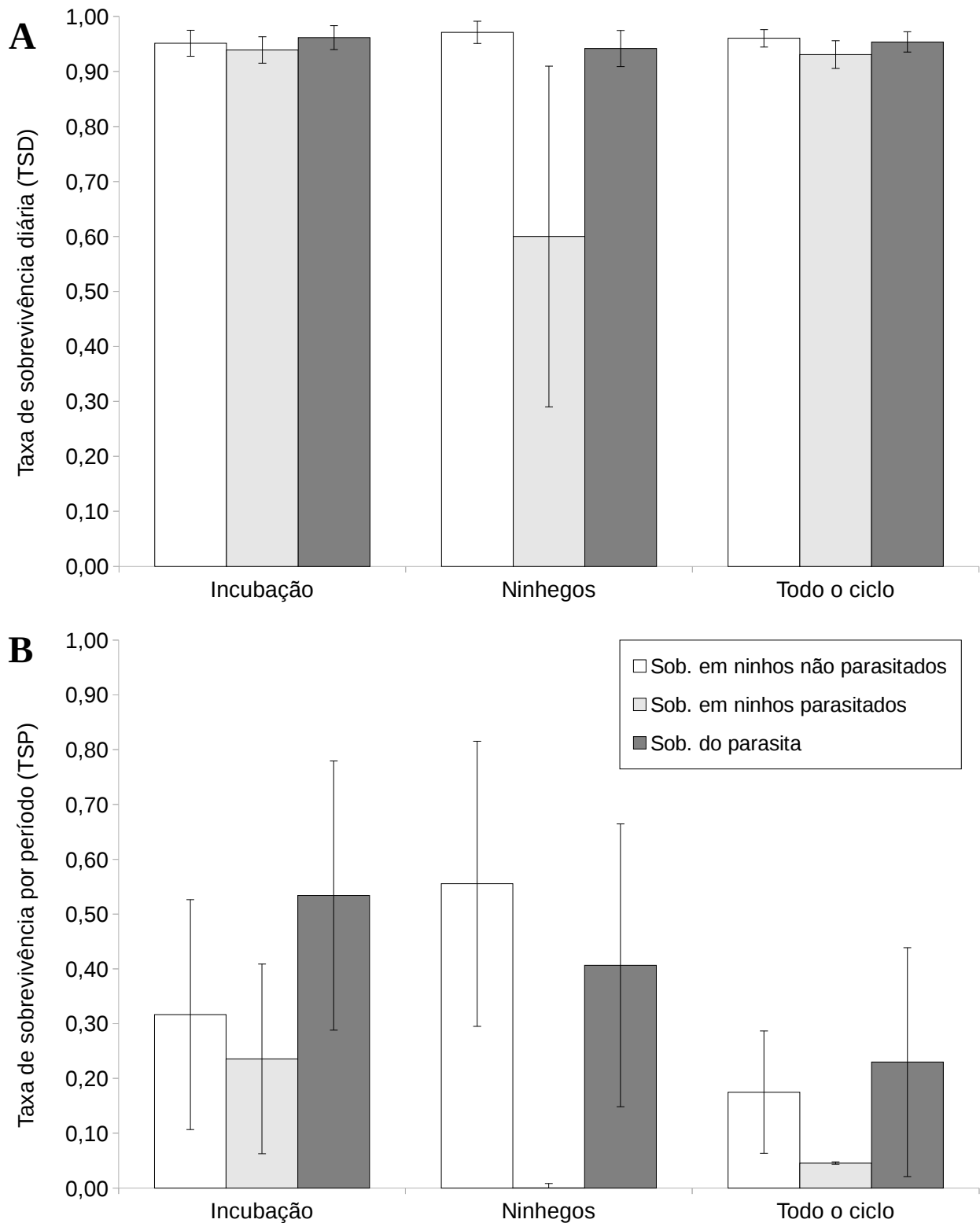
**Figura 2.** Conteúdo de dois ninhos parasitados de *Asthenes luizae* encontrado na Serra do Cipó: (A) o ninho com maior intensidade de parasitismo, contendo um ovo legítimo (branco, à direita), e sete ovos do parasita *Molothrus bonariensis*; (B) dois ninhegos parasitas, com cinco dias de vida e um ninhego de *A. luizae*, com dois dias de vida.

**Impacto do nidoparasitismo**

Nenhum filhote legítimo foi produzido em ninhos parasitados (sucesso aparente = 0%), enquanto ao menos um filhote de *A. luizae* foi produzido em um terço dos ninhos não parasitados (33%). Pelo método de Mayfield, estimou-se para *A. luizae* 5% de probabilidade de sucesso de ninhos parasitados (7 perdas em 101,0 dias-ninho) e 18% de ninhos não-parasitados (6 perdas em 151,0 dias-ninho), sendo as probabilidades de sucesso das unidades (de ovo à filhote) nesses ninhos iguais a 3% e 11%, respectivamente (Tabela 4; Figura 4). O nidoparasitismo reduziu as taxas de sobrevivência de *A. luizae* em todos os períodos do ninho, embora somente as TSP's do período de ninhegos foram estatisticamente diferentes daquelas na ausência de parasitismo.

**Tabela 4.** Impacto do nidoparasitismo de *Molothrus bonariensis* na sobrevivência de ninhos e das unidades do ninho (ovos e ninhegos) de *Asthenes luizae*. São apresentadas as probabilidades de sobrevivência estimadas pelo método de Mayfield (TSD: taxa de sobrevivência diária; TSP: taxa de sobrevivência por período) e pelo método tradicional (“sucesso aparente”: SA), por fase reprodutiva e ao longo de todo o ciclo, para *A. luizae* em ninhos parasitados e não-parasitados e para *Molothrus bonariensis*. O teste estatístico (valores de z e de p; calculados conforme Hensler & Nichols 1981) refere-se à diferença das taxas de sobrevivência de *A. luizae* entre ninhos não-parasitados e parasitados. Valores significativos de p destacados em negrito.

Período	Parâmetro	<i>Asthenes luizae</i>			Teste	
		Ninhos não parasitados	Ninhos parasitados	<i>Molothrus bonariensis</i>	z	p
<b>Ninhos</b>	<b>n</b>	9	8	13		
<b>Incubação</b>	<b>TSD</b>	0,9512 ± 0,0238	0,9391 ± 0,0241	0,9615 ± 0,0218	0,3583	0,7201
	<b>TSP</b>	0,3166 ± 0,1821	0,2356 ± 0,1391	0,5339 ± 0,1935	0,3533	0,7239
	<b>SA</b>	0,5000	0,1429	0,5714		
<b>Ninhegos</b>	<b>TSD</b>	0,971 ± 0,0202	0,6 ± 0,3098	0,9417 ± 0,0326	1,1949	0,2321
	<b>TSP</b>	0,5553 ± 0,231	0 ± 0,0004	0,4064 ± 0,2113	2,4037	<b>0,0162</b>
	<b>SA</b>	0,6000	0,0000	0,6667		
<b>Todo o ciclo</b>	<b>TSD</b>	0,9603 ± 0,0159	0,9307 ± 0,0253	0,9537 ± 0,0185	0,9905	0,3219
	<b>TSP</b>	0,1749 ± 0,1245	0,0456 ± 0,0532	0,2298 ± 0,138	0,9553	0,3394
	<b>SA</b>	0,3333	0,0000	0,5000		
<b>Unidades</b>	<b>n</b>	18	15	31		
<b>Ovos</b>	<b>TSD</b>	0,9337 ± 0,0254	0,9277 ± 0,0251	0,9368 ± 0,0234	0,1673	0,8672
	<b>TSP</b>	0,2065 ± 0,1292	0,1781 ± 0,1109	0,3517 ± 0,1408	0,1665	0,8678
	<b>SA</b>	0,3333	0,0769	0,2273		
<b>Ninhegos</b>	<b>TSD</b>	0,971 ± 0,0202	0,6 ± 0,3098	0,9271 ± 0,0352	1,1949	0,2321
	<b>TSP</b>	0,5553 ± 0,231	0 ± 0,0004	0,3215 ± 0,1834	2,4037	<b>0,0162</b>
	<b>SA</b>	0,6250	0,0000	0,7273		
<b>Todo o ciclo</b>	<b>TSD</b>	0,9495 ± 0,0169	0,9196 ± 0,0262	0,9312 ± 0,0199	0,9612	0,3365
	<b>TSP</b>	0,1079 ± 0,0825	0,0272 ± 0,0333	0,1098 ± 0,0727	0,9068	0,3645
	<b>SA</b>	0,2778	0,0000	0,2857		



**Figura 4.** Impacto do nidoparasitismo de *Molothrus bonariensis* na sobrevivência de ninhos e das unidades do ninho (ovos e ninhegos) de *Asthenes luizae*. **(A)** Taxas de sobrevivência diária (TSD) e **(B)** acumulada por período (TSP) ao longo dos períodos de incubação e de ninhegos e ao longo de todo o ciclo do ninho, referentes a *A. luizae* em ninhos não parasitados e em ninhos parasitados, e a *M. bonariensis*, na Serra do Cipó. Traços verticais representam o erro-padrão. Taxas calculadas pelo método de Mayfield (1961, 1975). Para valores, *vide* tabela 4.

A probabilidade de um ninho parasitado produzir ao menos um filhote (legítimo ou parasita) ( $TSD_{\text{ninhos}} = 0,9593 \pm 0,0163$ ;  $TSP_{\text{ninhos}} = 0,1677 \pm 0,1222$ ; 6 perdas totais em 147,5 dias-ninho), foi um pouco menor do que em ninhos não parasitados (18%; Tabela 4). Essa pequena diferença é resultante de uma menor sobrevivência do ninho na fase de ninhegos ( $TSP_{\text{ninhos}(\text{ninheg})} = 0,2974 \pm 0,2083$ ) balanceada com uma maior sobrevivência na fase de incubação ( $TSP_{\text{ninhos}(\text{incub})} = 0,4837 \pm 0,2028$ ) dos ninhos parasitados em relação aos não parasitados.

Ao longo do estudo foi observada a produção de cinco filhotes legítimos em três ninhos e oito filhotes parasitas em seis ninhos: potencialmente, 13 filhotes legítimos poderiam ter sido produzidos em nove ninhos.

Os efeitos do parasitismo na produtividade não parecem ser muito pronunciados em termos brutos (Tabela 5). Como nenhum filhote legítimo é produzido em ninhos parasitados, a produtividade de filhotes de *A. luizae* por ninho bem-sucedido não é influenciada. No entanto, no caso de filhotes/ninho, mesmo uma redução bruta aparentemente pequena – menos de 0,1 filhotes por ninho – leva esse parâmetro a ser expresso a menos de 60% do seu potencial. O impacto do parasitismo é mais evidente na fecundidade anual, com a redução de até cerca de 0,5 filhotes/fêmea (na fecundidade calculada diretamente), reduzindo a fecundidade a 50-80% de seu potencial. Os parâmetros de produtividade e fecundidade potenciais de *A. luizae* aproximam-se mais dos exibidos pelo parasita.

**Tabela 5.** Impacto do nidoparasitismo de *Molothrus bonariensis* na produtividade de filhotes por ninho (Fi/N) e por ninho bem-sucedido (Fi/NS) e na fecundidade de filhotes por fêmea (Fi/Fe) de *Asthenes luizae*, em termos de redução bruta (potencial - atual) e da proporção exibida em relação ao potencial (atual/potencial). Estimativas potenciais de *A. luizae* baseiam-se apenas em ninhos não parasitados; exceto a fecundidade potencial calculada diretamente, que baseia-se somatório do número de filhotes totais (legítimos ou parasitas) observados. Estimativas relativas à *M. bonariensis* são apresentadas para comparação; a fecundidade baseia-se no total de fêmeas da espécie hospedeira. Estimativas de produtividade calculadas por meio da combinação de taxas de sobrevivência geradas pelo método de Mayfield (1961, 1975; Mf); fecundidade calculada pela observação direta (Obs) e por meio dos modelos de Ricklefs & Bloom (1977; R&B) e Anders & Marshall (2005; A&M); vide métodos para equações utilizadas em cada estimativa.

	<i>Molothrus</i>	<i>Asthenes luizae</i>			
	<i>bonariensis</i>	Atual	Potencial	Redução bruta	Proporção atual
<b>Produtividade</b>					
<b>Fi/N<sub>Mf</sub></b>	0,32 ± 0,21	0,12 ± 0,08	0,22 ± 0,16	-0,09	0,58
<b>Fi/NS<sub>Mf</sub></b>	1,39 ± 0,39	1,22 ± 0,27	1,23 ± 0,34	-0,02	0,99
<b>Fecundidade</b>					
<b>Fi/Fe<sub>Obs</sub></b>	0,89 ± 0,26	0,56 ± 0,22	1,06 ± 0,27	-0,50	0,53
<b>Fi/Fe<sub>R&amp;B</sub></b>	1,41	0,61	0,90	-0,29	0,67
<b>Fi/Fe<sub>A&amp;M</sub></b>	0,95	0,50	0,67	-0,17	0,74

### **Sucesso reprodutivo do parasita**

A probabilidade de um ninho parasitado produzir ao menos um parasita (*i.e.*, o sucesso de *M. bonariensis*) foi baseada em 147,5 dias-ninho (Tabela 4). Durante o período de incubação, a probabilidade de sobrevivência tanto dos ninhos quanto dos ovos para *M. bonariensis* são maiores do que para *A. luizae*, mesmo considerando este apenas em ninhos não parasitados. No entanto, durante o período de ninhegos, o parasita apresenta probabilidade de sobrevivência de ninhos e ninhegos menores do que a de *A. luizae* nos ninhos não parasitados. Quando as probabilidades são calculadas para todo o ciclo do ninho, as TSD's dos ninhos e das unidades para *M. bonariensis* são menores do que para *A. luizae* nos ninhos não parasitados; no entanto, as TSP's são maiores. Estatisticamente, apenas as diferenças entre as TSP's dos ninhos e unidades durante a fase de ninhegos de *M. bonariensis* e *A. luizae* nos ninhos parasitados se aproximam da significância adotada ( $TSP_{\text{ninhos(ninheg)}}: z = 1,9234; p = 0,0544$ ;  $TSP_{\text{ninhegos}}: z = 1,7534; p = 0,0795$ ).

## **DISCUSSÃO**

### **Sucesso reprodutivo de *Asthenes luizae***

#### **Sucesso de ninhos, ovos e ninhegos**

As estimativas de sucesso do ninho e das unidades do ninho (ovos e ninhegos) de *Asthenes luizae* calculadas pelo método de Mayfield (10% e 6%, respectivamente) foram menores do que o sucesso aparente, calculado pelo método tradicional (14% e 16%). Esse padrão é esperado quando ninhos são encontrados após a postura dos ovos, situação que tende a subestimar a taxa de perda de ninhos pela porcentagem simples (Mayfield 1961, 1975). Desse modo, o método de Mayfield é o mais recomendado destes para gerar estimativas fiéis de sucesso de ninhos.

Independentemente do método utilizado, as estimativas de sucesso de ninhos de *A. luizae* estão entre as menores já registradas para Passeriformes neotropicais. Há poucos relatos de espécies de Passeriformes com sucesso de ninhos pelo método de Mayfield (Mf) extremamente baixos ( $\leq 10\%$ ): *Cercomacra tyrannina* (10% de sucesso;  $n = 14$ ; *Thamnophilidae*), *Hylopezus perspicillatus* (8%;  $n = 20$ ; *Formicariidae*) (Robinson *et al.* 2000), *Pyrocephalus rubinus* (9%, porém estimado via programa MARK;  $n = 52$ ; *Tyrannidae*; Munhoz 2015). Adicionalmente, Carvalho *et al.* (2007) relataram 5% de sucesso por Mf para *Volatinia jacarina* (*Thraupidae*;  $n = 29$ ) mas, como este valor é precedido de uma menção a altas taxas de mortalidade de ovos e ninhegos e não há detalhes dos métodos utilizados, não fica claro se essa taxa de sucesso refere-se aos ninhos ou às unidades dos ninhos. Robinson *et al.* (2000) encontraram uma taxa de sucesso mais elevada para *H. perspicillatus* em outra estação reprodutiva (18%); no entanto, ainda relativamente baixa em comparação à outras espécies. Tal variação interanual é comum e ocorre com outras espécies na

região tropical ou temperada (Ricklefs 1969, Robinson *et al.* 2000, França & Marini 2010). No entanto, esta não pôde ser avaliada aqui dado o baixo número de ninhos ativos de *A. luizae* encontrados por ano.

Um dos padrões de história de vida que é associado ao sucesso de ninho das espécies é o tipo de ninho: espécies que nidificam em ninhos fechados ou em cavidades tendem a ter maior sucesso reprodutivo do que as que põem seus ovos em ninhos abertos (Martin & Li 1992, Martin 1995, Robinson *et al.* 2000, Wesolowski & Tomialojc´ 2005). Como todos os furnarídeos têm o hábito de construir ninhos fechados, em cavidades, ou em outro local protegido (Collias 1997, Remsen 2003), espera-se que apresentem maiores taxas de sucesso de ninhos. De fato, alguns furnarídeos apresentam taxas de sucesso de ninhos bastante elevadas. Por exemplo, *Spartonoica maluroides* apresentou 51% (Mf) e 62% (sucesso aparente: SA) de sucesso de ninhos (Llambías *et al.* 2009); *Pseudoseisura lophotes*, 60% (SA; Nores & Nores 1994); *Aphrastura spinicauda*, entre 47 e 75% (Mf; Cornelius 2008); *Furnarius rufus* apresentou 91% de sucesso para os ovos, 80% para os ninhegos e 72% para as unidades (SA; Fraga 1980), embora o próprio autor deste último estudo reconheceu que estas taxas apresentaram-se incomumente elevadas para a região. No entanto, outras populações ou espécies de furnarídeos apresentaram sucesso de ninhos não tão elevadas, embora maiores do que o sucesso de *A. luizae* (18-33% de SA em *Hylocryptus rectirostris*, *F. rufus*, *Anumbius annumbi*, *Synallaxis albescens* e *Cranioleuca vulpina*; Faria *et al.* 2008, Pereira *et al.* 2009, Delhey *et al.* 2010, Marini *et al.* 2012, Pinho & Marini 2014), contradizendo esse padrão.

A faixa de sucesso de ninhos entre ~20-35% (SA ou Mf) parece ser bastante comum entre espécies brasileiras de muitas famílias de Passeriformes, compreendendo *Cyanocorax cristatellus* (Corvidae; Amaral & Macedo 2003), *Stymphalornis acutirostris* (Reinert 2008), *Cercomacra melanaria* (Pinho *et al.* 2006) (Thamnophilidae), *Conopophaga melanops* (Lima & Roper 2009; Conopophagidae), *Suiriri affinis* (Lopes & Marini 2005b), *Elaenia chiriquensis* (Medeiros & Marini 2007) (Tyrannidae), *Mionectes rufiventris* (Aguilar *et al.* 2000; Rhynchocyclidae), *Neothraupis fasciata* (Soares 2007), *Sicalis citrina* (Gressler 2008) (Thraupidae); e englobando também a média de sucesso aparente de 46 espécies de aves no Pantanal (Pinho & Marini 2014). De fato, ~30% é o sucesso de ninhos aparente médio encontrado por Robinson *et al.* (2000) para aves tropicais, enquanto 53% foi encontrado para aves temperadas, corroborando com um padrão geral dentro da teoria de histórias de vida de que o sucesso reprodutivo nos trópicos é inferior ao de aves em regiões temperadas (Ricklefs 1969, Ricklefs & Bloom 1977, Stutchbury & Morton 2001).

Uma das hipóteses para explicar o sucesso de ninhos extremamente baixo em *A. luizae* é o longo tempo necessário para o desenvolvimento dos descendentes no ninho (43 dias; Costa 2011), em relação as demais espécies. Essa hipótese fundamenta-se no fato de que outras espécies com



TSD's semelhantes ou mesmo menores podem ter maior sucesso ao longo de períodos mais curtos. Por exemplo, as TSD's médias ao longo de três estações reprodutivas para *Sporophila melanogaster* durante o período de incubação e de ninhegos foram, respectivamente, 0,9250 e 0,9442 (Rovedder 2011), portanto, menores do que as de *A. luizae* (0,9446 e 0,9580). No entanto, as respectivas TSP's de *S. melanogaster* foram 0,3715 e 0,5762, mais elevadas do que as de *A. luizae* (0,2696 e 0,4243), gerando um sucesso de ninhos maior do que o dobro de *A. luizae* (21% vs 10%). Os períodos de incubação e de ninhegos de *S. melanogaster* prolongam-se, em média, por 12,7 e 9,6 dias. Em *A. luizae*, um tempo maior do que a soma desses períodos é necessário somente para a incubação dos ovos (23 dias), sendo dispendidos mais 20 dias para o desenvolvimento dos ninhegos (Costa 2011). Dessa forma, cada ninho permanece por mais tempo exposto à predação e outros fatores de risco.

A probabilidade de sobrevivência individual das unidades diferiu da probabilidade de sobrevivência de ninhos devido às perdas parciais de ovos, uma vez que não foi observada nenhuma perda parcial de ninhegos. As perdas parciais impuseram às unidades uma taxa de mortalidade de 39%, além da mortalidade provocada pela perda total de ninhos de 90%. Perdas parciais de ovos podem ser devido a eventos de predação parcial (Ackerman *et al.* 2003), falhas na eclosão (Skutch 1985, Ricklefs 1969), danos acidentais durante a postura ou incubação causados pelos adultos ou decorrentes do nidoparasitismo. Ovos do hospedeiro podem ser removidos ou danificados por adultos parasitas e podem falhar em eclodir devido a uma incubação ineficiente causada pelo aumento do número de ovos no ninho ou pelo desenvolvimento mais rápido dos embriões parasitas; ainda, ninhegos parasitas podem ejetar ovos do hospedeiro (Astié & Reboreda 2006), embora existam poucas evidências que isso ocorra de modo generalizado em *Molothrus* spp. (Peer *et al.* 2013). Mesmo restritas ao período de incubação, as perdas parciais geraram um efeito negativo direto e pronunciado na probabilidade de sobrevivência das unidades, reduzindo seu sucesso a aproximadamente metade da sobrevivência do ninho e, portanto, indiretamente afetando a fecundidade.

Embora existam diferentes métodos para se estimar o sucesso de ninhos alternativos ao de Mayfield (Johnson 2007b), é consenso que este método produz estimativas mais fiéis do que o “método tradicional” da proporção simples (sucesso aparente) (Johnson 2007a), pois os argumentos que o baseiam são válidos: se são encontrados ninhos já em andamento (em estágio avançado de incubação, ou com ninhegos), estes representam uma parcela de ninhos que já sobreviveram durante os estágios iniciais (constituindo, portanto, uma amostra tendenciada), e há a possibilidade de que outros ninhos tenham sido iniciados e fracassados sem que tenham sido encontrados, assim subestimando-se as taxas reais de perdas de ninhos (Mayfield 1961, 1975). Desse modo, é surpreendente o quanto as estimativas de sobrevivência das unidades (e, portanto, de perdas

parciais) baseadas no tempo de exposição (*i.e.*, sob os mesmos argumentos) parecem não ter alcançado tanta popularidade quanto o sucesso dos ninhos em si, embora descritas nas mesmas publicações (Mayfield 1961, 1975). Muitos estudos que usam o método de Mayfield para o cálculo de sucesso de ninhos não consideram as perdas parciais de ovos ou ninhegos, informando que tais perdas são raras (*e.g.* Lopes & Marini 2005b), ou empregam outras medidas para estimar o sucesso das unidades (*e.g.*, Morrison 1999, Medeiros & Marini 2007, Marini *et al.* 2009a, b, Chiarani & Fontana 2015). Uma dessas medidas é o “sucesso de ovos”, descrita em Skutch (1966) como “a porcentagem de todos os ovos postos que produzem filhotes que sobrevivem até deixar o ninho por conta própria”. Esses cálculos gerarão, portanto, estimativas sobrestimadas de sobrevivência das unidades, sob os argumentos de Mayfield, salvo se todos forem acompanhados desde a postura – o que parece improvável na maioria dos estudos com populações naturais – ou se aqueles encontrados em fase posterior forem excluídos das análises – o que também é indesejável. Desse modo, enfatiza-se aqui que o método de Mayfield seja utilizado também para calcular a sobrevivência das unidades, que, por sua vez, pode ser empregada para gerar estimativas de produtividade dos ninhos e fecundidade das fêmeas.

### ***Causas de insucesso de ninhos***

A principal causa de insucesso de ninhos foi o nidoparasitismo por *M. bonariensis*, responsável por mais da metade dos fracassos registrados, seguida pela predação, causa de cerca de um terço dos fracassos. Ao contrário do que ocorre com muitos hospedeiros (Reboreda *et al.* 2003), uma vez que um ninho de *A. luizae* é parasitado este está fadado ao insucesso, pois nenhum ninhego legítimo sobreviveu em um ninho parasitado. Dessa forma, poder-se-ia deduzir que o parasitismo e a predação têm igual efeito para o hospedeiro nesse sistema. No entanto, as consequências para a fecundidade das fêmeas e, portanto, para o crescimento populacional, podem ser extremamente mais negativas sob a pressão do nidoparasitismo em comparação à da predação (Ricklefs 1969, Rothstein 1990, Pease & Grzybowski 1995). Enquanto um ninho predado pode ser imediatamente substituído por uma nova postura (re-nidificação), um ninho parasitado implicará na continuidade da alocação do esforço reprodutivo parental naquele ninho até que seja predado ou produza os parasitas com sucesso (Rothstein 1990), que ainda deverão receber cuidado parental fora do ninho por algum período. Isso pode atrasar ou impedir a re-nidificação devido ao gasto energético ou de tempo, diminuindo o sucesso reprodutivo (Gaston 1976, Payne 1977).

Embora todos os ninhos de *A. luizae* que foram parasitados fracassaram em produzir filhotes legítimos, alguns foram malsucedidos também em produzir filhotes parasitas devido à predação. Como esta não foi considerada a causa do fracasso de ninhos para *A. luizae* caso tenha ocorrido após a morte dos filhotes ou ovos legítimos, a proporção de ninhos considerados fracassados por

predação (33%) subestima a real taxa de predação de ninhos, que foi de 57%, ocorrendo em 86% dos ninhos que não produziram nenhum filhote, legítimo ou parasita. A predação é a principal causa de perdas de ninhos na região tropical, frequentemente atingindo entre 80 e 90% das tentativas reprodutivas (Skutch 1985, Stutchbury & Morton 2001) e podendo ser responsável por até 100% dos fracassos (Borges & Marini 2010).

Dentre os 12 ninhos predados, apenas dois sofreram alterações estruturais, sugerindo que o evento de predação foi ocasionado provavelmente por um predador de médio ou grande porte, como mamíferos ou aves de rapina. A falta de evidências de predação nos demais ninhos predados sugere que potenciais predadores tenham sido serpentes ou aves de pequeno porte, que frequentemente não deixam vestígios durante a predação (Woodworth 1997, Delhey *et al.* 2010). As serpentes têm sido apontadas como os principais predadores de ninhos na região neotropical (Skutch 1985), embora as aves, incluindo Passeriformes, têm sido cada vez mais documentadas como predadores (Lopes *et al.* 2005, Rodrigues 2005, França *et al.* 2009). Dentre as aves não rapinantes relatadas como predadores de ninhos por esses autores, já foram registradas em ambientes de campos rupestres do ABV ou AP (Rodrigues *et al.* 2011, Costa & Rodrigues 2012): *Nystalus chacuru*, *Pitangus sulphuratus*, *Elaenia chiriquensis*, *Cyanocorax cristatellus*, *Troglodytes musculus* e *Cypsnagra hirundinacea*. Em adição, há evidências de que adultos de *M. bonariensis* podem furar ovos do hospedeiro mesmo em ninhos que não chegam a ser parasitados (Astié & Reboresda 2006). Outros tipos potenciais de predadores são os lagartos, comumente observados nas áreas de estudo (obs. pess.), e pequenos mamíferos. Predadores de tamanho pequeno, como os mencionados, especialmente aves de pequeno porte, foram atribuídos como os possíveis principais predadores de ninhos de *A. luizae* em um estudo experimental realizado entre 2011 e 2012 nas áreas de estudo utilizando-se de ovos de canário e ovos artificiais de plastilina (Praes 2013).

### **Produtividade e Fecundidade**

As estimativas de produtividade de filhotes por ninho iniciado e por ninho bem-sucedido são relevantes para se complementar estudos de sucesso reprodutivo, uma vez que estimativas de sucesso de ninhos, tradicionalmente, contabilizam ninhos que produziram ao menos um filhote. Ambas podem ser úteis para se estimar a fecundidade de filhotes por fêmeas quando combinadas com outros atributos da história de vida nos diversos tipos de modelos propostos para essa finalidade.

Conforme explanado anteriormente, defende-se aqui a ideia de que todas as estimativas baseadas na sobrevivência de uma unidade do ninho até o estágio de deixar o ninho podem ser mais fiéis se baseadas no tempo de exposição da unidade (método de Mayfield) do que na proporção

observada de sucesso (método tradicional), incluindo as estimativas de produção de filhotes por ninho e por ninho com sucesso. Dessa forma, assume-se que as produtividades de ninhos em *A. luizae* menos enviesadas correspondem àquelas estimadas dessa maneira (*i.e.*, 0,12 filhotes/ninho e 1,22 filhotes/ninho bem-sucedido); e por consequência, as modelagens mais fiéis da fecundidade correspondem àquelas que utilizaram destas estimativas.

A produtividade de ninhos é geralmente mais elevada em outras espécies de furnarídeos. *Aphrastura spinicauda* apresentou produtividade de 2,5 filhotes/ninho e 3,5 filhotes/ninho com sucesso (Moreno *et al.* 2005); *Pseudoseisura lophotes*, 1,5 filhotes/ninho com sucesso (Nores & Nores 1994); *Furnarius rufus*, 2,5 filhotes por ninho (não fica claro se em relação a todos os ninhos ou apenas aos bem-sucedidos; Fraga 1980). É relevante mencionar que a produtividade de ninhos bem-sucedidos será sempre maior do que 1 e tem seu limite máximo definido pelo tamanho da ninhada exibido pela espécie ou população. Em *A. luizae*, portanto, varia entre 1 e 2; enquanto que em *A. spinicauda*, por exemplo, poderia variar entre 1 e 6, embora foi observado entre 2 e 5. O valor observado dependerá da extensão de ocorrência de perdas parciais. Já a produtividade em relação a todos os ninhos depende também do sucesso de ninhos: quanto maior o sucesso de ninhos, mais próximos serão os valores de produtividade por ninho e por ninho com sucesso.

Em qualquer espécie que exibir múltiplas tentativas reprodutivas, a fecundidade, baseada em filhotes por fêmeas, será uma medida mais acurada do sucesso reprodutivo, em comparação às medidas de produtividade centradas nos ninhos (Anders & Marshall 2005, Grzybowski & Pease 2005). Idealmente, a fecundidade deveria ser baseada na produção populacional por fêmea de jovens fêmeas que atingem a idade de maturidade sexual, ou, ao menos, a idade da independência dos pais. No entanto, a fecundidade é raramente mensurada dessa forma, contemplando, portanto, apenas parte do processo de recrutamento de novos indivíduos na população (Etterson *et al.* 2011, Streby *et al.* 2014).

A estimativa direta da fecundidade – baseada na observação de filhotes que deixam os ninhos ou filhotes acompanhando adultos – pode ser vantajosa em relação à estimativa através de modelos, desde que os adultos (fêmeas) possam ser diferenciados com segurança. A vantagem é que não é necessário estimar alguns parâmetros complexos necessários para modelar a fecundidade; em especial, o número de tentativas por fêmea por estação. Devido à dificuldade de se acompanhar todas as tentativas reprodutivas das fêmeas em uma estação para gerar uma média, frequentemente é considerado o número máximo de tentativas observadas; no entanto, este parece ser também subestimado na maioria das vezes, ocasionando estimativas de fecundidade incorretas (Grzybowski & Pease 2005). O modelo R&B não requer este parâmetro diretamente, mas utiliza dos intervalos entre múltiplas tentativas reprodutivas após fracasso e após sucesso, combinados com

probabilidades de sobrevivência dos ninhos e com a extensão da duração reprodutiva para estimar o número de iniciações de ninhos por estação (Ricklefs & Bloom 1977). Para estimar os intervalos entre múltiplas tentativas reprodutivas, no entanto, também é necessário um acompanhamento mais intensivo das fêmeas, embora com mais facilidade em comparação ao número de tentativas. Aqui, multiplicou-se a taxa de iniciação de ninhos (0,0288 ninhos iniciados/dia) e o comprimento da estação reprodutiva (168,5 dias), ambos calculados segundo Ricklefs & Bloom (1977), para estimar o número de iniciações por estação (4,86; mais elevado que o número máximo observado: 3; Costa 2011); e este foi incorporado na modelagem de fecundidade A&M, visando o uso de uma estimativa possivelmente mais adequada do que se baseada na observação (Grzybowski & Pease 2005), além de tornar os modelos mais comparáveis. No entanto, deve-se alertar para o fato de que o número de iniciações por estação calculado segundo Ricklefs & Bloom (1977) pode ser superestimado; e, portanto, também as estimativas de fecundidade que nele se baseiam. Essa superestimativa pode ocorrer porque existe a possibilidade de que nem todos os indivíduos da população iniciem as tentativas no exato início da estação e nem que continuem a iniciar novos ninhos até o final da estação (*e.g.*, os indivíduos podem cessar as tentativas a partir de um certo momento antes do fim da estação; Grzybowski & Pease 2005). Ademais, o intervalo entre posturas consecutivas também pode variar ao longo da estação e conforme o estágio do ninho quando fracassado (*e.g.* Scott *et al.* 1987, Lopes & Marini 2005a, Rubio & Pinho 2008), influenciando no número de tentativas.

Mesmo ajustando-se o modelo A&M para incorporar o número de tentativas conforme é calculado no modelo R&B, o primeiro resultou em estimativas de fecundidade mais baixas do que o segundo. Uma análise detalhada do modelo A&M permitiu concluir que este subestima a fecundidade quando há mais de uma ninhada com sucesso. O segundo termo da fórmula do modelo A&M  $(1 - [1 - m]^a)$  gera a probabilidade de uma fêmea ter sucesso em ao menos uma ninhada. Sendo  $1 - m$  a probabilidade de um ninho fracassar,  $[1 - m]^a$  é a probabilidade de todos os ninhos iniciados fracassarem (*i.e.*, a probabilidade  $1 - m$  do primeiro ninho fracassar, multiplicada pela probabilidade  $1 - m$  do segundo ninho fracassar, até o  $a$ -nésimo ninho). Portanto,  $1 - [1 - m]^a$  é a probabilidade de uma fêmea não fracassar em todas as suas tentativas. Ao multiplicar este termo pelo número de filhotes produzidos por ninho bem-sucedido ( $n$ ) não é levado em consideração que há espécies que podem produzir mais de uma ninhada bem-sucedida por fêmea, subestimando a fecundidade. Dessa forma, assume-se que o modelo R&B, alimentado com parâmetros de produtividade gerados pelo método de Mayfield, é o melhor dentre os utilizados neste estudo, sendo que a estimativa baseada nos filhotes observados também pode ser confiável. Como as duas estimativas foram similares (0,56 e 0,61), assume-se aqui o valor médio dessas como a fecundidade

de *A. luizae*, 0,58 filhotes/fêmea/ano, ou, assumindo-se uma razão sexual no nascimento de 1:1, 0,29 filhotes fêmeas/fêmea/ano. Essa estimativa é bastante inferior à fecundidade anual média reportada para Furnariidae de 2,2 filhotes/fêmeas, aproximando-se do valor extremo inferior de toda a classe (0,5 filhotes/fêmeas; fecundidade calculada como [tamanho de ninhada X número de ninhadas anuais]; Bennett & Owens 2002).

Dado a grande quantidade de métodos e definições de fecundidade, comparações com estimativas publicadas para outras espécies devem ser feitas com cuidado. Exemplifica-se aqui alguns dos problemas encontrados. Em alguns estudos (e.g. Medeiros & Marini 2007, Marini *et al.* 2009a, b) a “taxa de fecundidade” é definida como o “número de filhotes 'eclodidos' de todas as ninhadas dividido pelo número de fêmeas presentes”. Não fica claro a que se refere os “filhotes eclodidos” uma vez que é feita referência aos estudos de Aguilar *et al.* (1999) e Sæther & Bakke (2000), mas cada um desses usou uma definição diferente. Aguilar *et al.* (1999) definiram a “fecundidade das fêmeas” como “a razão entre o número de filhotes nascidos naquela estação reprodutiva e o número de fêmeas que estavam reproduzindo na mesma” e, por meio dos dados apresentados no trabalho, pode-se confirmar que os “filhotes nascidos” referem-se aos ninhegos que saíram dos ovos (tal qual descrito em Aguilar *et al.* 2000). Por outro lado, Sæther & Bakke (2000) definiram a “taxa de fecundidade” como “número de filhotes fêmeas (assumindo razão sexual igual) produzidos até deixarem o ninho ('to fledging') no final da estação reprodutiva, por fêmea adulta”. Portanto, os “filhotes eclodidos” poderiam se referir tanto aos filhotes que deixam o ninho (como em Sæther & Bakke 2000) quanto aos ninhegos que saíram do ovo (como em Aguilar *et al.* 1999); mas possivelmente referem-se a este último, uma vez que estes trabalhos frequentemente apresentam também cálculos da “produção anual de filhotes”, definida como “número total de filhotes que voaram dividido pelo número total de ninhadas” ao longo de uma estação (o que corresponde ao número médio de filhotes/ninho). Medeiros & Marini (2007) mencionaram, nos métodos, que a fecundidade é “o número de filhotes que abandonaram os ninhos(...)” mas, em seguida, “que representa o número de filhotes eclodidos(...)”; pelos resultados pode-se deduzir que também nesse estudo foi considerado o número de ninhegos que saíram do ovo. A definição da fecundidade em termos desse estágio de maturidade do filhote (ninhegos) não é um problema, uma vez que há de fato diversas definições empregadas na literatura ornitológica (Thompson *et al.* 2001, Etersson *et al.* 2011, Streby *et al.* 2014). Porém, o maior complicador destes estudos é que os autores têm assumido que o número de ninhos encontrados corresponde ao número de fêmeas, ou seja, na verdade apresentam uma medida de produtividade de ninhos (ninhegos/ninhos). Sugere-se aqui que essa prática seja abolida. É razoável fazer tal suposição se houverem razões que as justifiquem, i.e., se houver indício de que cada fêmea faça apenas uma tentativa por estação –

embora essa prática seja rara e possivelmente equivocada (Grzybowski & Pease 2005); do contrário, informar o parâmetro sob o nome de fecundidade ou produtividade por fêmeas pode induzir a erros de interpretação. Por exemplo, recentemente Duca & Marini (2014) compararam a fecundidade de *Neothraupis fasciata* por eles estimada (0,31 filhotes fêmeas/fêmea) com a de duas outras espécies: 0,6 de *Elaenia chiriquensis* (Medeiros & Marini 2007) e 0,7 de *Leptopogon amaurocephalus* (Aguilar 2001). No entanto, possivelmente foram induzidos a concluir que estes valores seriam estimativas comparáveis à por eles estimada porque são acompanhados de termos como “taxa de fecundidade das fêmeas” e “filhotes/fêmea”. Porém, ambas referem-se ao número médio de ninhos/ninho. Ou seja, além de não serem medidas no mesmo ponto de maturidade do filhote, estas não levam em consideração as possíveis múltiplas tentativas reprodutivas. Aguilar (2001) informou uma estimativa de fecundidade para *L. amaurocephalus* baseada no modelo de Ricklefs & Bloom (1977), sob o nome de “produção anual de filhotes por par”, igual a 2,3 filhotes – ou 1,2 filhotes fêmeas – por fêmea, que é a estimativa comparável com a de Duca & Marini (2014).

Outras estimativas de fecundidade para Passeriformes brasileiros, que usaram o método da observação direta, incluem: 1,4 filhotes/par para *Polystictus superciliaris* (Hoffman & Rodrigues 2011), 0,93 filhotes/par para *Suiriri affinis* e 0,36 filhotes/par para *S. islerorum* (Lopes & Marini (2005). Apenas esta última espécie tem fecundidade menor do que a estimada para *A. luizae*, apesar de apresentar um sucesso de ninhos um pouco mais elevado (14%, Mf). Isso deve-se provavelmente a extensão bastante menor da estação reprodutiva de *S. islerorum* – período de posturas de 62-66 dias (Lopes & Marini 2005a, França & Marini 2009) vs 143 em *A. luizae* – o que restringe o número possível de tentativas por estação.

A baixa fecundidade de filhotes por fêmea estimada para *A. luizae* é um dos indicativos de que a população estudada possa estar em declínio e ser mais vulnerável à extinção, pois populações com baixa fecundidade levam mais tempo para se recuperar de uma redução de tamanho (Bennet & Owens 2002). A característica naturalmente fragmentada do hábitat a qual a espécie é restrita – os afloramentos rochosos – somada a aparentemente baixa capacidade de voo da espécie, sugere que eventos de colonização de longa distância são provavelmente raros (Freitas 2011). Desta forma, somente uma alta sobrevivência de indivíduos pode compensar em termos demográficos a baixa produtividade (veja Capítulos a seguir).

### **Estação reprodutiva**

A duração da estação reprodutiva estimada para *A. luizae* (175 dias, entre agosto e fevereiro; *sensu* Perrins & Birkhead 1983) é extremamente longa. Adicionando-se o período de construção e de dependência de filhotes fora do ninho, as atividades reprodutivas ocorrem ao longo de nove

meses do ano (245 dias, entre julho e março), ocupando mais da metade (67%) do ciclo anual da espécie. Aparentemente, tanto o início da estação parece ser antecipado quanto seu término, tardio, uma vez que a reprodução de aves brasileiras ocorre geralmente entre setembro e janeiro (Sick 1997), mais comumente cessando-se em dezembro e apresentando somente entre 80 a 100 dias de duração (Lopes & Marini 2005a, Medeiros & Marini 2007, Faria *et al.* 2008, Marini *et al.* 2009a, b, Santos & Marini 2010). Interessantemente, o início da reprodução em *Polystictus superciliaris*, outra espécie endêmica de topos de montanha, também é precoce, ocorrendo em julho (Hoffmann & Rodrigues 2011); porém, findando em dezembro. A extensão da estação reprodutiva em *A. luizae* e *P. superciliaris*, portanto, contraria hipóteses que relacionam altas altitudes a períodos reprodutivos mais curtos (Badyaev 1997, Stutchbury & Morton 2001).

De maneira geral, o início e o término da estação reprodutiva das aves são regulados pelo fotoperíodo e ajustados por pistas de curto-prazo (*short-term cues*), como precipitação e disponibilidade de alimento (Perrins e Birkhead 1983, Wikelsky *et al.* 2000, Hau *et al.* 2008), embora diversos fatores supostamente influenciem, tais como localização geográfica, duração do cuidado parental, custos da reprodução no final da estação, variações anuais da temperatura, tipos de habitats e idade da fêmea reprodutora (Perrins & Birkhead 1983, Stutchbury & Morton 2001). Uma estação reprodutiva mais longa apresenta diversas vantagens, sendo a mais direta delas possibilitar um maior número de tentativas reprodutivas, permitindo substituir um ninho fracassado ou realizar múltiplas ninhadas bem-sucedidas. Até duas ninhadas com sucesso foram registradas em *A. luizae*, embora três poderiam ocorrer (considerando-se 43 dias do ciclo do ninho e apenas os 22 dias de construção como intervalo entre ninhadas; Costa 2011). Caso a estação se estendesse por apenas 100 dias como as espécies supracitadas, somente uma ninhada com sucesso seria possível, e haveria menos oportunidades de repor ninhos fracassados. A duração longa dos períodos de incubação e de ninhegos (em comparação com outros Furnariidae; Remsen 2003) e as altas taxas de ninhos malsucedidos devem favorecer a longa estação. O nidoparasitismo, principal causa de fracasso reprodutivo de *A. luizae*, ocorre entre outubro e janeiro, o que pode ter exercido uma pressão adicional para adiantar o início da estação e atrasar seu término. De fato, eventos bem-sucedidos não ocorreram nos meses de maior frequência de parasitismo (novembro e dezembro), evidenciando que os benefícios devem superar os custos da extensão da estação.

### **Nidoparasitismo por *Molothrus bonariensis***

Embora mais da metade dos ninhos de *A. luizae* tenham sido parasitados, a frequência total de parasitismo (60%) não é tão alta se comparada com outros hospedeiros de *M. bonariensis*, nos quais geralmente ultrapassa 50%, podendo chegar a 94% em *Troglodytes aedon* (dados compilados



por Reboreda *et al.* 2003). Já a intensidade média de parasitismo (2,9) em *A. luizae* é mais elevada que a encontrada em 28 estudos compilados por Reboreda *et al.* (2003), excetuando-se o de *T. aedon* (5,7), já que existe correlação entre frequência e intensidade de parasitismo. No entanto, a frequência total de parasitismo em *A. luizae* é diluída, uma vez que o período de postura de ovos parasitas restringe-se a quatro dos seis meses do período de postura de ovos legítimos, uma sobreposição (67%) menor do que geralmente é observado em outros hospedeiros, nos quais esta é quase total (King 1973, Mermoz & Reboreda 1999, Sackmann & Reboreda 2003). A frequência de parasitismo em *A. luizae* durante o período de sobreposição chega a 75%, uma das maiores registradas (Reboreda *et al.* 2003). A baixa sobreposição permite que haja períodos sem a pressão de nidoparasitismo, sobretudo no início da estação. No entanto, o maior número de ninhos em atividade e o auge de posturas iniciadas de *A. luizae* (outubro) coincide com o maior número de ninhos parasitados e de posturas de ovos parasitas.

O nidoparasitismo por *M. bonariensis* teve efeitos negativos em vários componentes do sucesso reprodutivo de *A. luizae*. Ninhos parasitados apresentaram menor probabilidade de sucesso em produzir filhotes legítimos (5%) do que ninhos não parasitados (18%), e cada ovo legítimo em ninho parasitado tem uma chance muito reduzida de se desenvolver até gerar um filhote (3%) em comparação àqueles em ninhos não-parasitados (11%). Na prática, ninhos parasitados não produziram nenhum filhote legítimo, porque a probabilidade de sobrevivência dos ninhegos foi nula. O fato da probabilidade de sucesso de ninhos parasitados em produzir ao menos um filhote, seja legítimo ou parasita (17%), ser similar à de ninhos não parasitados sugere que a chance reduzida de produção de filhotes legítimos nesses ninhos deve-se diretamente ao nidoparasitismo, e não a uma taxa mais elevada de predação provocada pela vocalização mais intensa de ninhegos parasitas (Dearborn 1999).

O sucesso de ninhos para *M. bonariensis* criados nos ninhos de *A. luizae* (23%) ultrapassou o dobro do hospedeiro (10%) mesmo quando este não sofre o parasitismo (*i.e.*, em ninhos não parasitados; 18%). No entanto, o sucesso das unidades parasitas equivaleria a do hospedeiro sem a pressão do parasitismo (11%), ambas maiores do que o exibido atualmente por *A. luizae* (6%). Porém, como o número médio de ovos parasitas por ninho supera o tamanho da ninhada do hospedeiro, mesmo sob taxas de sobrevivência idênticas, mais filhotes parasitas serão produzidos, o que foi refletido nas estimativas de produtividade e fecundidade pelos modelos.

A probabilidade de sucesso de cada unidade parasita nos ninhos de *A. luizae* é mediano em comparação a outros estudos que informam esse parâmetro para *M. bonariensis* (entre 3 e 28%; intensidade de parasitismo entre 1,2 e 2,3; Fiorini *et al.* 2005, Astié & Reboreda 2009). Outros atributos da história de vida de *A. luizae* indicam que este deva ser um hospedeiro de alta qualidade

para o parasita: possui pequeno tamanho de ninhada e longo período de incubação, o que garante uma incubação eficiente dos ovos parasitas e uma janela de oportunidade de postura maior, uma vez que a incubação dos ovos parasitas é mais rápida, além de menor competição entre ninhegos.

O nidoparasitismo causa não somente o fracasso dos ninhos como também o atraso ou o impedimento de uma nova tentativa. Tais efeitos drásticos no sucesso de ninhos parasitados, associados com a alta frequência de parasitismo fazem com que a fecundidade anual seja apenas até a metade do seu potencial sem parasitismo. Adicionalmente, o nidoparasitismo implica em um aumento do gasto energético dos indivíduos reprodutores da população vitimada, o que pode afetar sua condição fisiológica de modo a impactar outros componentes da aptidão (*fitness*) individual, nos quais os efeitos podem ser menos óbvios. Por exemplo, o esforço do indivíduo em criar uma ninhada parasita pode diminuir a habilidade de atender ninhadas legítimas futuras, reduzindo o sucesso mesmo de ninhos não parasitados, e, ainda, podem elevar a taxa de mortalidade de adultos, ambos reduzindo o valor reprodutivo individual (Payne & Payne 1998). A redução do sucesso mesmo em ninhos não parasitados também pode ocorrer pelo comportamento de furar ovos do hospedeiro por adultos de *M. bonariensis* (Astié & Reboresda 2006), embora isso não foi detectado no presente estudo.

Apesar do forte impacto do parasitismo na reprodução, não foi detectado nenhum comportamento de rejeição do parasitismo pelos indivíduos de *A. luizae*, o que permite classificar a espécie como um hospedeiro do tipo “aceitador” (*acceptor*; Rothstein 1975). É de se esperar que uma forte pressão negativa do parasitismo provocasse uma seleção mais forte para a rejeição (*rejectors*) como uma resposta co-evolutiva do hospedeiro. A ausência de rejeição têm sido explicada pela hipótese do “equilíbrio” - os custos da rejeição são maiores do que os da aceitação - ou do “atraso evolutivo” - a rejeição seria adaptativa mas não é comum ou detectável porque leva tempo até que novas variantes genéticas apareçam e se fixem por seleção (*evolutionary lag*) (Rothstein 1990). Uma vez que as chances de produzir um descendente próprio em ninhos parasitados é nula para *A. luizae*, nenhum custo de rejeição seria relevante e, portanto, a segunda hipótese seria a mais plausível das duas para explicar esse sistema. No entanto, existe a dificuldade de se avaliar o grau de contato histórico entre as espécies para melhor explorar essa hipótese. Veja Costa (2011) para um detalhamento da biologia de *M. bonariensis* nos ninhos de *A. luizae* e para uma discussão mais aprofundada acerca das hipóteses relacionadas às adaptações pró- e contra-parasitismo (ou a ausência delas).

## CAPÍTULO 3 – DEMOGRAFIA DE *ASTHENES LUIZAE*: DECLÍNIO POPULACIONAL E ESCASSEZ DE FÊMEAS APESAR DE ALTA SOBREVIVÊNCIA DE ADULTOS

### INTRODUÇÃO

Entender, descrever e explicar a distribuição e a abundância dos organismos constituem um dos principais objetivos da Ecologia (Krebs 2009). A compreensão de seus padrões intra e interespecíficos e dos fatores que os governam são fundamentais para o avanço tanto do campo das teorias ecológicas e evolutivas, quanto do campo da biologia da conservação. A demografia é resultado, em parte, de um conjunto de adaptações interligadas que foram selecionadas de modo a maximizar a aptidão dos indivíduos no ambiente em que estão inseridos – as histórias de vida -, como, por exemplo, a fecundidade e a sobrevivência de adultos (Martin 1996, Robinson *et al.* 2010). Na biologia da conservação, a ecologia de populações é importante para o entendimento das mudanças do número de indivíduos no tempo e no espaço e dos fatores que permitem prevêê-las (Sutherland 2000, Begon *et al.* 1996), possibilitando a detecção de populações sob risco de extinção. Parâmetros relacionados à distribuição (número de populações, extensão de ocorrência e área de ocupação) e à demografia (tamanho e tendências populacionais) baseiam a avaliação do grau de ameaça das espécies (IUCN 2012, O’Grady *et al.* 2004).

O furnariídeo *Asthenes luizae* apresenta distribuição restrita e naturalmente fragmentada, tanto na escala de distribuição geográfica da espécie (em topos de montanha da porção meridional da Cadeia do Espinhaço, em Minas Gerais), quanto na distribuição local das populações (em habitats de afloramentos rochosos dos campos rupestres) (*vide* Introdução geral desta tese). Desde a descrição de *A. luizae*, o nidoparasitismo pelo vira-bosta *Molothrus bonariensis* (Aves: Icteridae) vem sendo apontado como uma das ameaças mais relevantes à espécie (Vielliard 1990, Andrade *et al.* 1998, BirdLife International 2015) e apenas recentemente foi comprovado seu impacto negativo na fecundidade da espécie (*vide* Capítulo 2). Devido ao nidoparasitismo e à degradação de habitat, suspeita-se que ao menos a população da região da Serra do Cipó esteja declinando (BirdLife International 2015), embora estudos demográficos da espécie sejam completamente ausentes (à exceção de Freitas 2011 e Costa 2011, que reportaram a estrutura inicial de parte da população monitorada no presente estudo).

Neste estudo, investigou-se pela primeira vez o tamanho e as tendências populacionais, além de outros parâmetros demográficos de *Asthenes luizae* ao longo de seis anos de monitoramento na Serra do Cipó. Especificamente, foram estimados: densidade, tamanho populacional,

sobrevivência, emigração, ocupação de territórios e estado de pareamento, além de suas mudanças ao longo do tempo. Por fim, a densidade foi combinada com estimativas de áreas de habitat favorável com provável ocupação para se projetar o tamanho populacional da espécie dentro das Unidades de Conservação federais que abrangem as áreas de estudo e ao longo de toda a sua distribuição geográfica.

## MATERIAL E MÉTODOS

Para estimar os parâmetros demográficos, foram utilizados dois métodos complementares simultâneos: monitoramento de indivíduos marcados e do estado de ocupação de territórios em duas áreas de estudo próximas (Alto da Boa Vista: ABV; Alto do Palácio: AP), localizadas na Serra do Cipó, Minas Gerais. Esses dois procedimentos, em conjunto, aumentam a confiabilidade das estimativas de parâmetros demográficos. Por exemplo, o monitoramento de indivíduos marcados permitiu que um mesmo indivíduo não fosse contabilizado mais de uma vez e nem deixasse de ser contabilizado caso estivesse em território não habitual, enquanto o monitoramento de territórios mapeados permitiu avaliar se um indivíduo perdido foi substituído por um novo indivíduo, além de possibilitar estimativas de capacidade suporte. O monitoramento foi realizado em duas etapas: (1) um monitoramento inicial intenso (entre março de 2009 e novembro de 2010), com o auxílio da radiotelemetria e (2) um monitoramento de longa duração com visitas menos frequentes nos anos subsequentes (até 2015).

Cada indivíduo observado foi categorizado como adulto ou jovem (filhotes dependentes dos pais ou independentes em territórios próprios). Indivíduos anilhados enquanto ninhegos (antes de deixarem os ninhos) somente foram considerados no monitoramento após deixarem o ninho com sucesso, quando foram considerados da classe etária de jovens. Os jovens apresentam esparsas manchas marrom-claro no ventre e comissura amarelada que desaparecem gradualmente ao longo do desenvolvimento, mas são distinguíveis até por volta do quarto mês fora do ninho (descrito em Costa 2011). Eles deixam o território natal por volta do segundo mês fora do ninho, quando passam a ocupar temporariamente territórios limítrofes ou próximos do natal, e, na estação seguinte à do nascimento, realizam um movimento dispersivo maior, possivelmente já tentando formar pares e se reproduzir (Costa 2011, Freitas 2011). Por isso, indivíduos sem características de jovens foram considerados como adultos, salvo se sabidamente tinham menos de um ano de vida (*i.e.*, marcados enquanto jovens e antes de atingir 1 ano de idade).

Como não existe dimorfismo sexual aparente na espécie (Vasconcelos *et al.* 2008a), sempre que possível o sexo dos indivíduos foi determinado por meio da sexagem molecular (em todos, exceto quatro, dos indivíduos marcados) ou inferido a partir do sexo do indivíduo com o qual

formava par. Quando nenhum dos membros do par tinha o sexo determinado, um macho e uma fêmea foram contabilizados na contagem do número de indivíduos por sexo.

Os procedimentos de captura, marcação, coleta de tecido sanguíneo e radiotelemetria, esforço de amostragem e descrição das áreas de estudo encontram-se na seção de Material e Métodos gerais desta tese.

### **Monitoramento de territórios e indivíduos**

As áreas de estudo foram percorridas procurando-se por todos os indivíduos de *A. luizae* presentes. Inicialmente, visitou-se as regiões onde os indivíduos foram previamente marcados para detectar sua permanência no local e as regiões adjacentes para buscar por indivíduos ainda não marcados. Ao encontrar algum indivíduo desprovido de marcação, eram armadas as redes de neblina no local, no mesmo dia ou em visitas subsequentes, para efetuar a marcação. A localização dos indivíduos reavistados era georreferenciada com o auxílio de aparelhos portáteis GPS. Após o mapeamento dos territórios de cada indivíduo ou casal (tamanho médio  $\pm$  desvio-padrão sob três métodos:  $3,5 \pm 2,2$  ha [MCP95%];  $4,0 \pm 2,6$  ha [Kernel95%];  $6,2 \pm 5,1$  ha [MCP100%]; Freitas 2011), os mesmos passaram a ser vistoriados para registrar o seu estado de ocupação (*i.e.*, se algum indivíduo de *A. luizae* estava presente), o número e a identidade (combinação de anilhas) dos indivíduos. Para a identificação das anilhas foi empregado o uso de binóculos e máquinas fotográficas reflex acoplada a lentes teleobjetivas.

Para a detecção dos indivíduos em campo, além do rastreamento dos sinais dos radiotransmissores, utilizou-se das estratégias de busca visual e auditiva, realizadas a partir de uma posição estática selecionada de modo a maximizar a eficiência de detecção, dada a topografia da área, ou caminhando-se pelos afloramentos rochosos no intuito de provocar o deslocamento da ave (que frequentemente permanece oculta em fendas ou lapas formadas pelas rochas). Quando os indivíduos não eram localizados num primeiro momento, foi empregada a técnica de *playback* (reprodução de uma vocalização coespecífica previamente gravada) para induzir resposta vocal ou de deslocamento dos indivíduos. Na maioria das vezes, ao menos dois observadores simultâneos participavam da busca, de modo que, posicionados em diferentes locais do território, elevava-se a eficiência da detecção de indivíduos e identificação da anilha. Quando não era detectado nenhum indivíduo em um território ocupado na visita anterior, ao menos uma hora era despendida na busca dentro da mesma área e a ausência de ocupação era confirmada em visitas subsequentes. Ademais, indivíduos não localizados em suas áreas habituais eram procurados em territórios adjacentes e, regularmente, foram realizadas buscas no entorno da área de estudo incluindo áreas de habitat favorável sem registro da espécie. Buscas mais frequentes foram realizadas no entorno imediato das

áreas de estudo (distâncias equivalendo a cerca de 1-2 territórios) e, com menor frequência, em distâncias maiores, totalizando até cerca de 340 ha no ABV e 230 ha no AP de área total percorrida. Com tais procedimentos assume-se com confiabilidade que indivíduos marcados presentes na área de estudo foram reavistados.

### **Estimativas de parâmetros demográficos**

Embora as visitas às áreas de estudo tenham sido realizadas em intervalos e frequências irregulares, os parâmetros foram estimados a cada ano. Considerou-se um ano como o intervalo compreendido entre o primeiro dia do mês de março de um ano do monitoramento e o último dia do mês de fevereiro do ano seguinte. Adotou-se essa divisão por considerar que esse intervalo tem maior significado biológico do que a divisão conforme o calendário (*i.e.*, entre 1º de janeiro e 31 de dezembro), pois agrupa em um mesmo ano uma estação não reprodutiva (março a julho) e uma estação reprodutiva (agosto a fevereiro; *vide* Capítulo 2) completas, sem que ocorra mudança de ano durante a estação reprodutiva. Ademais, coincide com o início das amostragens, que ocorreu em março de 2009. Quando os parâmetros demográficos variaram dentro de um mesmo ano de monitoramento considerou-se o observado durante a estação reprodutiva. Nos casos em que esses variaram dentro de uma mesma estação reprodutiva, adotou-se a estimativa mais otimista (por exemplo, um território foi considerado ocupado em um ano se foi assim observado em algum momento da estação reprodutiva, mesmo que tenha sido desocupado ainda no decorrer da estação).

À exceção da sobrevivência e emigração, que foram estimadas com base apenas nos indivíduos marcados, os cálculos dos demais parâmetros também levaram em consideração os indivíduos não marcados. A densidade foi estimada com base no número total de indivíduos adultos territoriais e também com base apenas naqueles pareados, visando corresponder ao número de “indivíduos maduros” (*mature individuals*) conforme definido pela IUCN (2014) para estimar o tamanho populacional global (detalhado adiante). Ademais, cada uma dessas densidades foram estimadas de duas formas: em relação a toda a área de estudo e em relação à área do tipo de hábitat ao qual a espécie restringe-se (afloramentos rochosos) contida na área de estudo. Os afloramentos rochosos presentes nas áreas de estudo foram previamente mapeados) a partir da imagem de satélite fornecida pelo Google Earth, que foi geoprocessada no programa Quantum GIS versão 1.6 pelo complemento Google Layers, e os limites dos afloramentos foram refinados com a observação em campo (Freitas 2011). A partir de 2011 o tamanho das áreas de estudo foi aumentado, incluindo territórios e indivíduos adicionais no monitoramento, totalizando (ABV+AP) 165,9 ha até 2010, sendo 76,7 ha de afloramentos rochosos, e 177,0 ha a partir de 2011, sendo 82,5 ha de afloramentos. A capacidade suporte ( $k$ ) foi estimada como sendo o equivalente ao número inferido de indivíduos

adultos que estariam presentes nas áreas se todos os territórios mapeados até o final do estudo estivessem ocupados com indivíduos pareados.

As estimativas de sobrevivência foram calculadas com base no monitoramento de indivíduos marcados por reavistamentos intensivos (marcação-reavistamento; *capture-resighting*). Dado que a espécie é territorial de longa duração, esse método aliado ao mapeamento de territórios é mais apropriado do que uma abordagem de captura-recaptura (Greenberg & Gradwohl 1997). Os indivíduos foram incluídos no monitoramento a partir do momento da marcação ou, se marcados enquanto ninhegos, a partir do momento em que deixaram os ninhos, e foram monitorados até seu desaparecimento, morte confirmada, ou término do estudo. Em estudos do tipo marcação-reavistamento (ou marcação-recaptura), um indivíduo “desaparecido” pode ter morrido, deixado a área de estudo, ou estar presente mas não detectado na área de estudo. A probabilidade de reavistamento (ou recaptura) de indivíduos marcados, portanto, é uma função de três probabilidades: de sobrevivência “real”, de residência (não-emigração) e de detecção (Anders & Marshall 2005). Aqui, foi considerado que a probabilidade de detecção é igual à 1, dadas as características da espécie (sedentária, territorialista, monogâmica de longa duração, baixa capacidade de voo), do habitat (aberto, com elevações no relevo que permitem visão de ampla área), combinadas com os métodos empregados (“busca ativa” por cada um dos indivíduos, aliada ao monitoramento de territórios, uso de radiotelemetria). Sem a influência da detecção, o parâmetro resultante - denominado “sobrevivência aparente” ou “sobrevivência local” ( $\Phi$ ) - é uma estimativa útil em vários estudos, permitindo investigar como a população se comporta em diferentes tratamentos ou avaliar diferentes opções de manejo, por exemplo (Marshall *et al.* 2004). No entanto, em outros estudos, somente uma estimativa de sobrevivência real será relevante e, nestes casos, é necessário assumir ou demonstrar que a emigração permanente não ocorre, ou estimá-la separadamente (Marshall *et al.* 2004, Anders & Marshall 2005). Muitas espécies tropicais são residentes e com alta fidelidade de sítio, mantendo os limites de seus territórios estáveis por longos períodos, e exibem movimentação de adultos para além dos limites de seus territórios apenas raramente e a curta distância, frequentemente para áreas adjacentes; nestas situações a sobrevivência aparente é frequentemente considerada equivalente à ou, ao menos, uma boa aproximação da sobrevivência “real” (Greenberg & Gradwohl 1997, Morton & Stutchbury 2000, Sandercock *et al.* 2000, Zimmerman *et al.* 2007, França & Marini 2010). Embora *A. luizae* apresente tais características, a existência de emigração foi tentativamente avaliada e quantificada visando aproximar a estimativa de sobrevivência aparente da sobrevivência “real”.

A existência de emigração foi avaliada baseando-se na ocorrência de mudanças de território dentre indivíduos marcados que foram reavistados em, pelo menos, duas estações reprodutivas

seguidas. A mudança de território foi considerada quando um indivíduo marcado foi observado ocupando um território diferente daquele que ocupava no ano anterior. Caso o território ocupado no segundo ano da observação fosse previamente ocupado por outro indivíduo e a mudança tenha ocasionado o deslocamento desse, uma mudança adicional foi contabilizada. No entanto, mudanças nos limites dos territórios, mesmo quando ocasionaram sobreposição com territórios adjacentes previamente desocupados, não foram consideradas como uma mudança de território. Considerou-se como amostragem independente cada observação correspondente a um indivíduo monitorado em cada par de anos consecutivos (por exemplo, um indivíduo observado entre 2009 e 2011 permite duas observações: entre 2009 e 2010, e entre 2010 e 2011). Desse modo, a cada indivíduo persistente foi atribuído um valor de uma variável binária (emigrante vs. residente) entre anos  $t$  e  $t+1$  (Parejo *et al.* 2007), que geraram uma taxa de troca de território por indivíduo-ano (Greenberg & Gradwohl 1997), utilizada como um índice para a probabilidade de emigração. Uma vez que a movimentação de adultos tende a ocorrer exclusiva ou predominantemente em curtas distâncias (Greenberg & Gradwohl 1997), espera-se que a taxa real de emigração de adultos para fora da área de estudo seja menor do que a taxa observada de mudança de territórios dentro da área de estudo e adjacências. Desse modo, foi aqui considerado que a estimativa reflete uma probabilidade máxima de emigração, que ocorreria caso a emigração para longas distâncias fosse equivalente à emigração para curtas distâncias.

A probabilidade de emigração foi utilizada, portanto, para gerar uma probabilidade de sobrevivência máxima ( $S_{m\acute{a}x}$ ) a partir da sobrevivência aparente ( $\Phi$ ), por meio da fórmula:  $S_{m\acute{a}x} = \Phi/r$ ; onde  $r$  é a probabilidade de residência (1- probabilidade de emigração). Desse modo, espera-se que a sobrevivência “real” situe-se entre a  $S_{m\acute{a}x}$  e  $\Phi$ .

Para estimar a sobrevivência de indivíduos, utilizou-se de uma modificação do método de Mayfield (1961, 1975), originalmente proposto para calcular taxas de sobrevivência de ninhos (veja descrição do método no Capítulo 2). Métodos semelhantes, derivados explicitamente ou não de Mayfield, foram propostos para calcular a sobrevivência de animais com o uso da radiotelemetria (*e.g.*, Trent & Rongstad 1974, Heisey & Fuller 1985; Sutherland 2000, Williams *et al.* 2002). O método de Mayfield baseia-se no tempo em que cada elemento (ninhos, originalmente; indivíduos, neste estudo) permanece sob observação e sabidamente sem ter ocorrido o evento de mortalidade. Esse “tempo de exposição” inclui, portanto, os períodos em que o elemento de interesse não esteve em observação, desde que compreendidos entre duas observações que confirmem que a morte não ocorreu ao longo dos períodos. No caso da morte ter ocorrido entre duas observações consecutivas, Mayfield (1961, 1975) propôs que seja assumido que o momento da morte ocorreu no meio do intervalo (*midpoint assumption*) e, portanto, que 50% desse seja incluído no tempo de exposição



total. Miller & Johnson (1978) consideraram que essa prática pode gerar erros de modo a sobrestimar a sobrevivência caso os intervalos entre as observações sejam muito longos, e propuseram que seja adotado a proporção de 40%, o que ficou conhecido como o método de Mayfield-40%. Johnson (1979) realizou uma série de comparações entre diferentes métodos, e encontrou que o método Mayfield tradicional (50%) ou Mayfield-40%, este usado em intervalos longos (>15 dias), geram resultados extremamente próximos aos do método da máxima verossimilhança, e possuem ainda a vantagem de serem mais fáceis de calcular. Dessa forma, foi adotado neste estudo o método de Mayfield-40% para aqueles intervalos que ultrapassaram 15 dias de duração, e o Mayfield tradicional (50%) para intervalos menores.

Esse método foi escolhido em detrimento de outros mais populares, como, por exemplo, o método Kaplan-Meier (Kaplan & Meier 1958), pelo fato desses requererem um tamanho amostral inicial (simultâneo) de pelo menos 25, preferivelmente 50 indivíduos (Winterstein *et al.* 2001), o que não foi possível no presente estudo. Algumas vantagens do método de Mayfield são: (1) o cálculo é simples; (2) não é necessário conhecer o momento (dia) exato da ocorrência da morte, aumentando a viabilidade de estudos de longo prazo por permitir reduzir o número de amostragens em campo; (3) permite acomodar facilmente a “entrada escalonada” (*staggered entry*) de indivíduos adicionais no monitoramento após o início do estudo; (4) permite incorporar os tempos de exposição de indivíduos cujo “destino” (*fate*) é incerto, o que é denominado “censura à direita” (*right censoring*) (Vangilder & Sheriff 1990, Winterstein *et al.* 2001).

A “censura à direita” foi aplicada nos indivíduos que foram observados por menos de dois meses (60 dias) antes de desaparecerem. O destino desses indivíduos foi considerado incerto porque há possibilidade de que não tenham se estabelecido dentro da área de estudo, podendo tratar-se de indivíduos vagantes ou jovens já indistinguíveis dos adultos em processo de dispersão. Na “censura à direita” contabilizou-se como tempo de exposição apenas os dias em que os indivíduos permaneceram sob observação (sem adicionar os dias estimados pelo método de Mayfield 40% ou 50%), abordagem considerada a mais adequada nos casos em que o “destino” dos indivíduos é desconhecido (Vangilder & Sheriff 1990).

A sobrevivência foi calculada separadamente para cada ano, classe de idade (jovem = até 1 ano; adultos = acima de 1 ano de vida) e sexo. Devido ao baixo tamanho amostral, especialmente em relação ao número de jovens e fêmeas observados por ano, os dados foram agrupados para gerar as seguintes estimativas: sobrevivência de jovens (anos e sexos agrupados), sobrevivência de adultos machos e de adultos fêmeas (anos agrupados; incluídos apenas os indivíduos com sexo determinado) e sobrevivência de adultos (sexos agrupados; incluídos indivíduos com sexo

indeterminado).

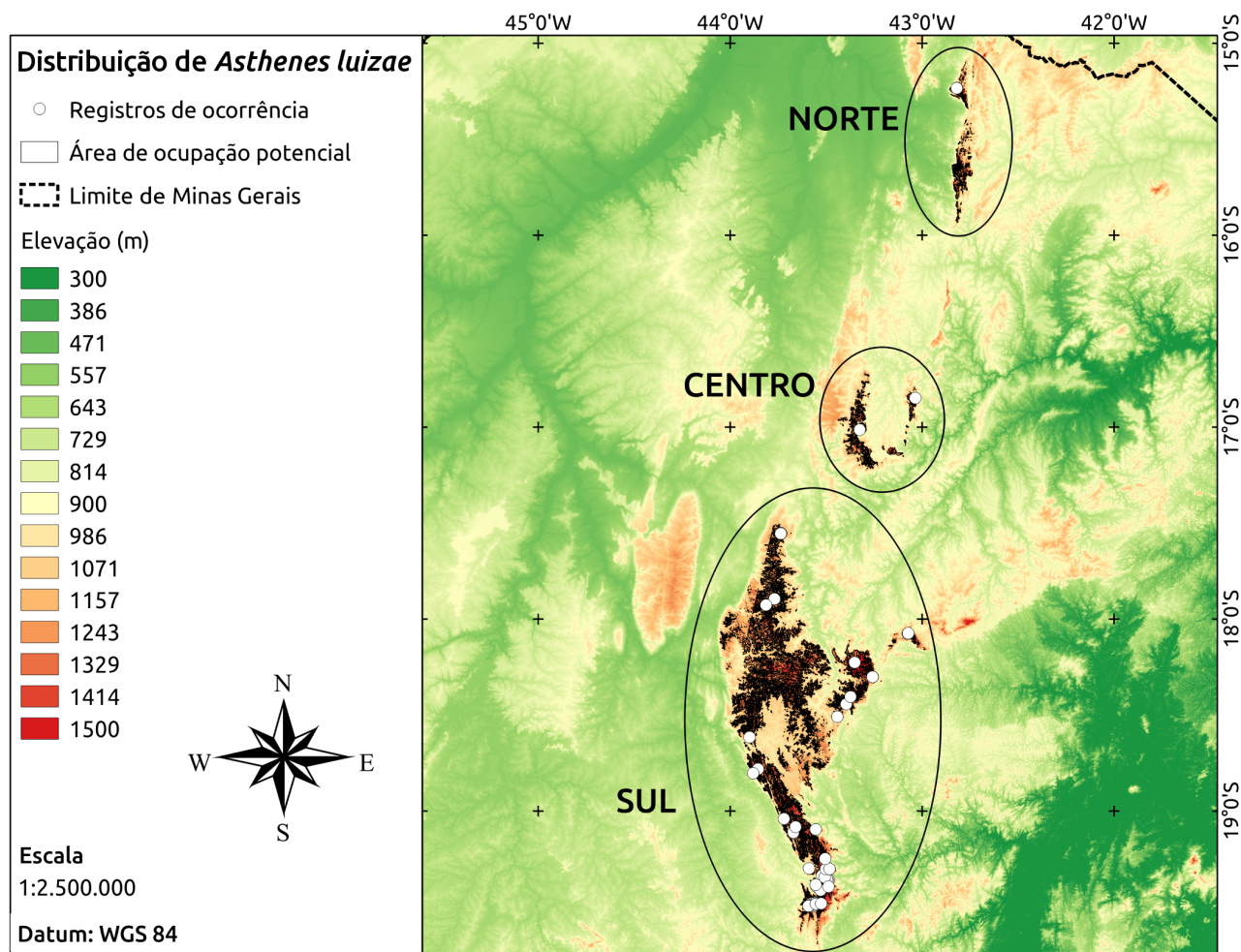
### Projeção do tamanho populacional

Por razões funcionais conservacionistas, a IUCN (2014) define o tamanho populacional dos táxons como o número total de indivíduos “maduros” (*mature individuals*), sendo estes definidos como aqueles capazes de se reproduzir e, portanto, contribuir para a taxa de crescimento populacional pela produção de descendentes. É estabelecido que indivíduos adultos que não produzirão descendentes não sejam contabilizados, incluindo-se as situações onde as densidades são muito baixas para permitir fertilização, e, que no caso de populações com razão sexual desviada, seja utilizada uma estimativa menor do número total de indivíduos fisiologicamente aptos a reproduzir, de modo a levar este fator em consideração. Embora não seja sugerido nenhum procedimento específico a ser adotado nessas situações, há uma recomendação da IUCN (2014) para espécies que são capazes de mudar de sexo ao longo do desenvolvimento e por isso apresentam razão sexual fortemente desviada para o sexo menor: o número de indivíduos maduros pode ser calculado dobrando-se o número de indivíduos do sexo menos numeroso (maior). Dessa forma, a estimativa utilizada no presente estudo baseou-se no número de adultos pareados (tal qual outros estudos; *e.g.* Faria *et al.* 2012), que deve ser mais relevante em termos conservacionistas do que o número de adultos totais.

A estimativa local de densidade de adultos pareados por afloramento rochoso foi utilizada para se projetar o tamanho populacional *sensu* IUCN (2014), multiplicando-as pela área de hábitat favorável com provável ocupação estimada para a espécie noutras regiões. Para tal, assumiu-se que a densidade local observada nas áreas de estudo na Serra do Cipó é similar à densidade exibida ao longo da distribuição da espécie. Como representativo da área de hábitat favorável foi calculada a área de ocorrência de afloramentos rochosos compreendidos ao longo da distribuição conhecida da espécie (Freitas, Costa & Rodrigues *in prep.*), conforme estimado por G. H. S. Freitas em 2013 [relatório técnico não publicado à Fundação Grupo Boticário de Proteção à Natureza do projeto “Ecologia de populações e conservação de dois furnariídeos (Aves: Furnariidae) endêmicos da porção sul da Cadeia do Espinhaço”; R.T.: Marcos Rodrigues]. Imagens com resolução de 20 m obtidas pelo satélite CBERS 2B ([www.dgi.inpe.br/CDSR](http://www.dgi.inpe.br/CDSR)) foram processadas com o programa Spring v. 5.2 ([www.dpi.inpe.br/spring](http://www.dpi.inpe.br/spring)). As bandas de frequência 3 (vermelho) e 4 (infravermelho próximo) dessas imagens foram utilizadas para calcular o índice de vegetação de diferença normalizada (NDVI), pela fórmula  $(\text{banda } 4 - \text{banda } 3)/(\text{banda } 4 + \text{banda } 3)$ . Esse índice varia entre -1 a +1, sendo que valores negativos correspondem a áreas sem vegetação, dado o comportamento de absorção e reflexão da luz pelas folhas (Myneni *et al.* 1995, Pettorelli *et al.*

2005). Por inspeção visual da camada raster resultante, os afloramentos rochosos foram melhor delimitados com os valores de *NDVI* entre -1 e -0,14. Por fim, a área resultante foi delimitada com o programa Quantum Gis v. 1.8 ([www.qgis.org](http://www.qgis.org)) de modo a restringir-se às regiões da Cadeia Espinhaço do estado de Minas Gerais com altitude acima de 1.150 m, definidas pelo modelo digital de elevação a partir de dados do projeto SRTM ([www.relevobr.cnpm.embrapa.br/index.htm](http://www.relevobr.cnpm.embrapa.br/index.htm)), incluindo as áreas com registros da espécie e excluindo grandes regiões de não ocorrência da espécie, como Quadrilátero Ferrífero, Serra do Cabral e Grão Mogol. Os registros de ocorrência e locais de ausência foram baseados em informações publicadas (compiladas por Vasconcelos & Rodrigues 2010) e em dados recentes obtidos em campo provenientes de um projeto de pesquisa mais abrangente acerca das aves endêmicas da Cadeia do Espinhaço (com a participação de A. V. Chaves, G. H. S. Freitas e M. F. Vasconcelos; *vide* Chaves 2014, Chaves *et al.* 2014, Freitas 2015). A área resultante (304.143,3 ha) é uma aproximação, embora superestimada, da “área de ocupação” (*area of occupancy – AOO*), conforme definida pela (IUCN 2014). Levando-se em consideração duas grandes discontinuidades do Espinhaço mineiro, projetou-se o tamanho populacional em três “blocos”: norte (9.485,6 ha de afloramentos rochosos), centro (26.412,8 ha) e sul (268.244,8 ha; Figura 1). Adicionalmente, foram utilizadas as estimativas de áreas de afloramentos dentro das Unidades de Conservação que abrangem as áreas de estudo para se estimar o tamanho populacional da espécie dentro dessas unidades: a Área de Proteção Ambiental Morro da Pedreira (APA Pedreira: 31.852,8 ha de afloramentos rochosos) e, contido nessa APA, o Parque Nacional da Serra do Cipó (PARNA Cipó: 11.205,4 ha),

Para comparação, utilizou-se também de uma área de distribuição recentemente estimada por Pena *et al.* (2014) por meio de modelagem de nicho pelo algoritmo de Máxima Entropia (MaxEnt; 972.400 ha). Essa aproxima-se da área gerada pelo método de  $\alpha$ -hull ( $\alpha = 2$ ; 933.500 ha), que é um método recomendado pela IUCN (2014) para estimar a “extensão de ocorrência” (*extent of occurrence – EOO*), também utilizado por esses autores. Como essas áreas englobam habitats favoráveis e não favoráveis à espécie, utilizou-se das estimativas locais de densidade com base em toda a área de estudo (e não somente nos afloramentos rochosos) para se projetar o tamanho populacional global. No entanto, estas ainda levarão à superestimativas, pois as áreas de estudo foram sendo delimitadas conforme indivíduos da espécie foram sendo encontrados, não incluindo as extensas áreas próximas sem ocorrência da espécie.



**Figura 1.** Área de habitats favoráveis (afloramentos rochosos acima de 1150 m) com potencial ocupação (com registros de ocorrência próximos; círculos brancos) estimada para *Asthenes luizae* (em preto), indicando-se os três grandes blocos considerados nesse estudo (norte, centro e sul) na Cadeia do Espinhaço do estado de Minas Gerais. Foram desconsideradas as regiões supostamente favoráveis mas que não há registros de ocorrência da espécie (aferido em campo). Produzido por G. H. S. Freitas a partir de modelo digital de elevação de terreno disponibilizado pela EMBRAPA (Miranda 2005).

### Análises estatísticas

As probabilidades de sobrevivência de adultos foram avaliadas, primeiramente, se variaram entre as áreas de estudo e anos de monitoramento, utilizando-se das taxas calculadas para cada ano e área separadamente. Para testar a variação entre áreas de estudo foi desconsiderada a estimativa referente ao ano de 2009 do ABV, uma vez que o início da marcação nessa área foi mais tardio, resultando em poucos dias-indivíduos. Como não houve diferença entre as áreas de estudo (veja resultados), foram utilizadas as taxas de sobrevivência calculadas para cada ano com as áreas de estudo agrupadas para avaliar se as probabilidades de sobrevivência variaram entre os anos. Como também não houve diferença estatística significativa, as taxas calculadas agrupando-se os anos, mas separadamente para machos e fêmeas, foram utilizadas para avaliar se as probabilidades de sobrevivência variaram entre os sexos.

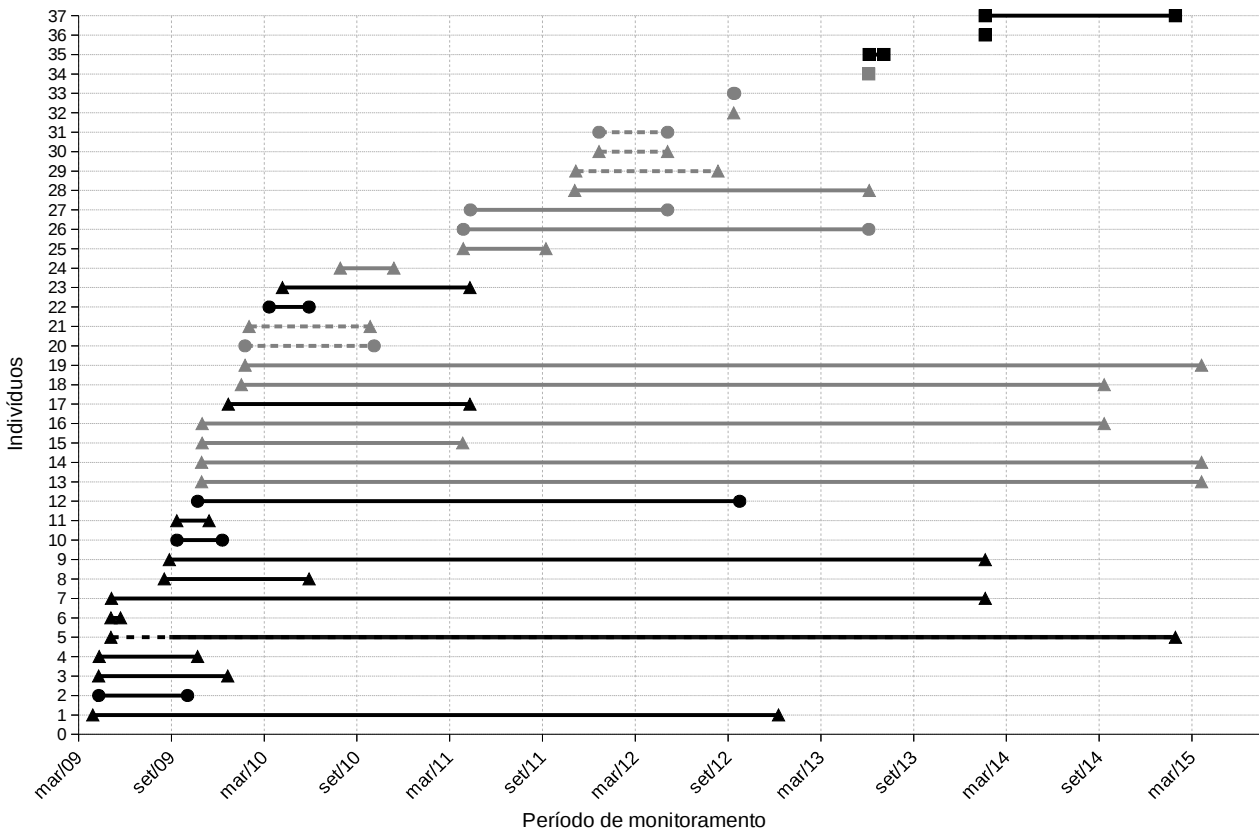
Comparações entre mais de duas taxas de sobrevivência foram realizadas com o programa Contrast, que utiliza das variâncias e covariâncias associadas por meio da estatística do qui-quadrado (Sauer & Williams 1989). Comparações entre apenas duas taxas de sobrevivência (entre sexos) foram realizadas pelo cálculo do valor de Z, conforme descrito Johnson (1979), Hensler & Nichols (1981) e Williams *et al.* (2002). O nível de significância adotado foi de 5% ( $\alpha = 0,05$ ).

## RESULTADOS

### Indivíduos marcados e territórios mapeados

Ao longo de todo o estudo, foram marcados com anilhas 37 indivíduos, sendo 28 adultos e nove jovens (no momento da marcação), nas duas áreas de estudo (19 indivíduos no ABV e 18 no AP; Figura 2). Durante o período de monitoramento intensivo, 22 indivíduos foram acompanhados por meio da radiotelemetria, o que corresponde a 92% dos 24 indivíduos marcados com anilhas no período; outros dois indivíduos receberam radiotransmissores nos anos posteriores (entre novembro de 2011 e fevereiro de 2012). Dentre os jovens, cinco foram marcados enquanto ninhegos (antes de deixarem os ninhos), um enquanto filhote dependente (idade estimada: ~30 dias após deixar o ninho) e três como jovens independentes (idade estimada: ~50, 60 e 90 dias após deixar o ninho).

Apenas um dos jovens foi observado após o período de dispersão, quando continuou a ser acompanhado como adulto. Os demais filhotes desapareceram em diferentes períodos: em algum momento entre a saída do ninho e o período de dependência de cuidado parental fora do ninho dentro do território natal ( $n = 2$ ); durante o período independência com estabelecimento de um território temporário próximo ao natal ( $n = 2$ ); no momento de dispersão para um território “definitivo”, que ocorre no início da estação reprodutiva seguinte a do nascimento ( $n = 3$ ); ou entre estes dois últimos períodos ( $n = 1$ ). Dois dos filhotes acompanhados durante o movimento dispersivo no início da estação reprodutiva seguinte a do nascimento estavam marcados com radiotransmissores, mas apenas um deles foi observado aparentemente tentando se estabelecer em um novo território e formando par com outro indivíduo; no entanto logo em seguida foi detectada a sua morte, possivelmente por predação.



**Figura 2.** História de observação de cada um dos 37 indivíduos anilhados de *Asthenes luizae* entre 2009 e 2015 em duas áreas de estudo (Alto da Boa Vista: cinza; Alto Palácio: preto) na Serra do Cipó, Minas Gerais. Para cada indivíduo monitorado a localização dos símbolos indicam as datas do anilhamento e da última observação ao longo do período de monitoramento. Os sexos são indicados por triângulos (machos), círculos (fêmeas) ou quadrados (sexo não definido) e a classe de idade por linhas contínuas (adultos) ou pontilhadas (jovens; inclui indivíduos 32, 33 e 36).

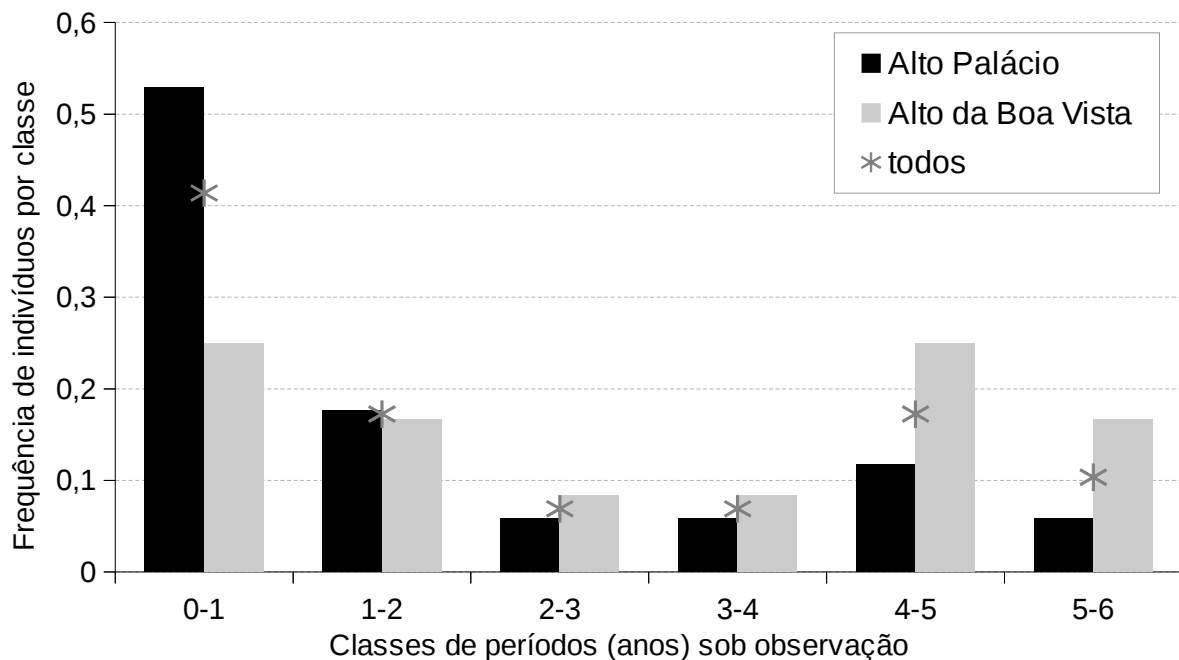
O único jovem acompanhado após o seu recrutamento (estabelecimento em território “definitivo” como adulto) foi o indivíduo que permaneceu sob o maior tempo de observação (*i.e.*, desde seu anilhamento até o último dia em que foi observado), por 2111 dias (5,8 anos; *vide* indivíduo nº 5 na Figura 2). Outros sete (de 21) indivíduos marcados no primeiro ano de monitoramento (2009) estiveram sob observação até o último ano (2015). Seis indivíduos marcados (sendo 3 jovens) foram observados por menos de 60 dias (considerados como censurados nos cálculos de sobrevivência). Os adultos marcados foram observados por um período médio  $\pm$  d.p. de  $777,3 \pm 768,2$  dias ( $2,1 \pm 2,1$  anos), sendo que 41% foi observado por menos de um ano, 21% entre 1 e 2 anos e 28% entre 4 e 6 anos (Figura 3).

Entre 2009 e 2011 houve adultos não marcados na população. Durante esse período, a proporção de adultos marcados em relação ao total de adultos ocupando os territórios variou entre 77% (em 2009) e 94% (em 2011); entre 2012 e 2014, 100% dos adultos presentes na área estavam marcados (*vide* Tabela 1).

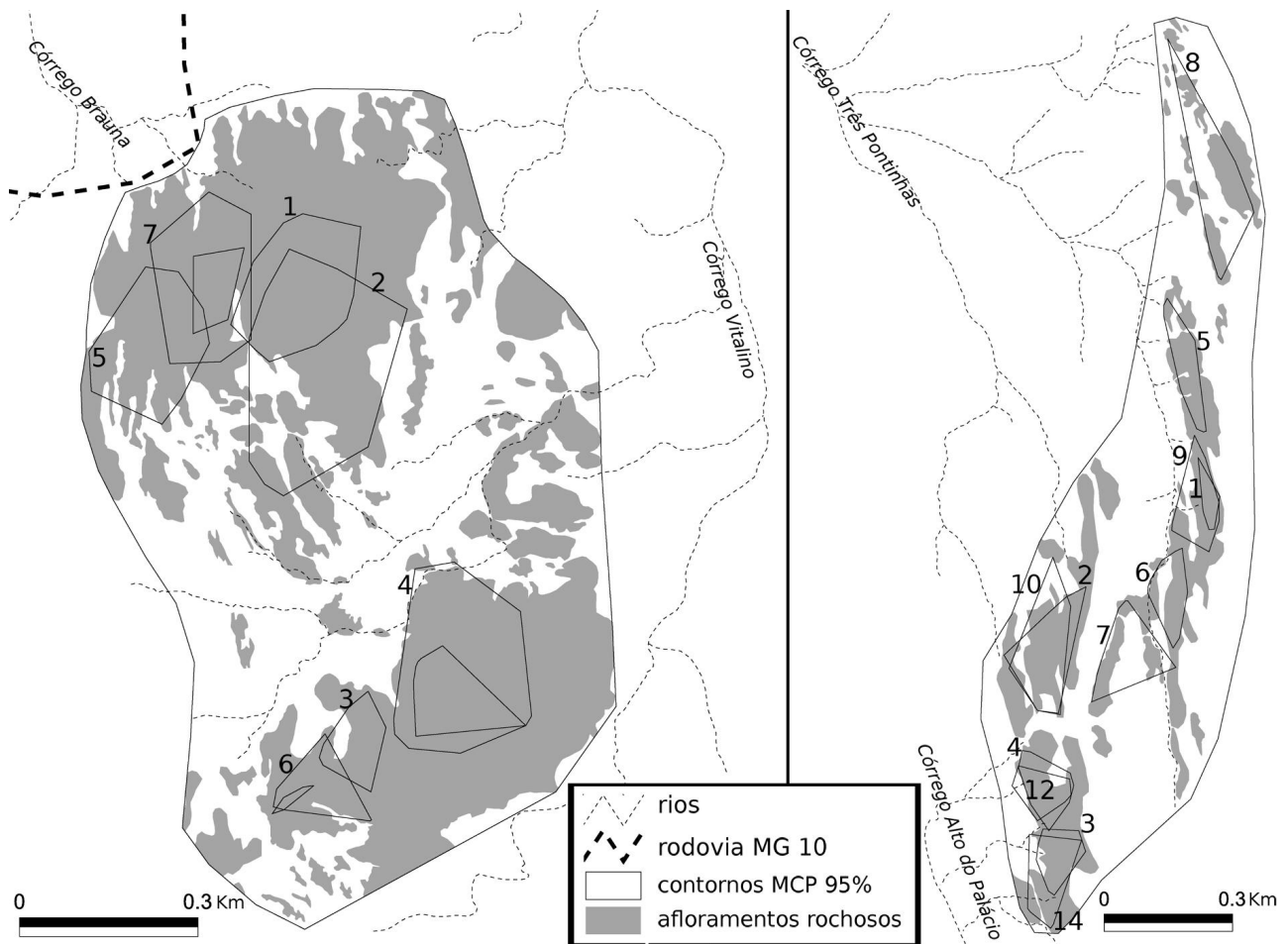
Dentre os indivíduos marcados que tiveram o sexo determinado por método molecular

(todos, exceto quatro), nove eram fêmeas (27%) e 24 eram machos (73%), gerando uma razão sexual (M/F) de 2,7. Considerando-se apenas os adultos, a razão sexual dentre os indivíduos marcados foi de 3,3 machos por fêmea.

Monitorou-se 22 territórios em algum momento ocupados por indivíduos de *A. luizae*. Porém, 4 destes (18%) foram ocupados apenas temporariamente, por filhotes independentes antes de atingirem um ano de idade. Nove territórios em cada uma das áreas de estudo estiveram ocupados por adultos ao menos em algum momento de alguma estação reprodutiva. A figura 4 mostra a distribuição dos territórios ocupados por adultos de *A. luizae* durante a estação reprodutiva de 2009-2010 (Freitas 2011). A partir de 2011, com a ampliação das áreas de estudo, três novos territórios ocupados por adultos foram incluídos no monitoramento, dois no ABV e um no AP.



**Figura 3.** Proporção de adultos anilhados de *Asthenes luizae* por classes de períodos (em anos) sob observação entre 2009 e 2015 em duas áreas de estudo (Alto da Boa Vista e Alto Palácio) na Serra do Cipó, Minas Gerais. \*duas áreas de estudo consideradas juntas.



**Figura 4.** Mapeamento da distribuição dos territórios (contornos estimados pelo método do mínimo polígono convexo – MCP - 95%) ocupados por adultos de *Asthenes luizae* durante a estação reprodutiva de 2009-2010 nas duas áreas de estudo, Alto da Boa Vista (à esquerda) e Alto do Palácio (à direita), separadas por uma distância de c. de 7 km, na Serra do Cipó, Minas Gerais. Os afloramentos rochosos (em cinza) estão indicados apenas no interior dos limites das áreas de estudo. Diferentes números em cada área de estudo indicam diferentes indivíduos marcados, e polígonos não numerados correspondem a indivíduos não marcados pareados com o indivíduo do polígono sobreposto. No Alto da Boa Vista: 1-3 e 5 são machos solitários; 4, 6 e 7, indivíduos pareados. No Alto do Palácio: 5- 8 são machos solitários; 1-4, 9, 10, 12 e 14, indivíduos pareado; 11 e 13 não estão indicados por não terem sido monitorados ao longo da estação reprodutiva. Extraído de Freitas (2011), onde constam detalhes dos métodos.

### Tamanho, estrutura e tendências populacionais

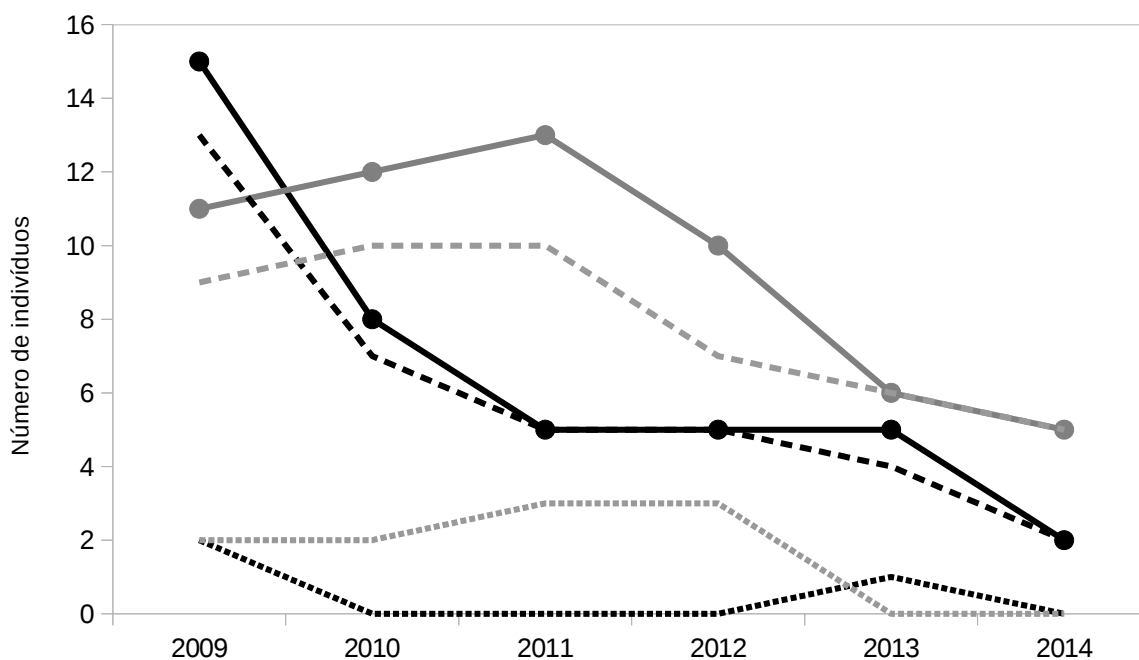
Ao longo dos anos, o tamanho populacional declinou, de 26 em 2009 para sete em 2014 (ABV: de 11-12 à 5; AP: de 15 à 2). Essa variação é reflexo principalmente da diminuição do número de adultos, que representaram entre 80 a 100% da população (Figura 5, Tabela 1).

A razão-sexual da população manteve-se sempre desviada para machos. O número de adultos de ambos os sexos diminuiu (Figura 6), embora a proporção de machos aumentou ao longo dos anos, de 73% em 2009 até 100% em 2014, quando o número de fêmeas se reduziu a zero (Figura 7).

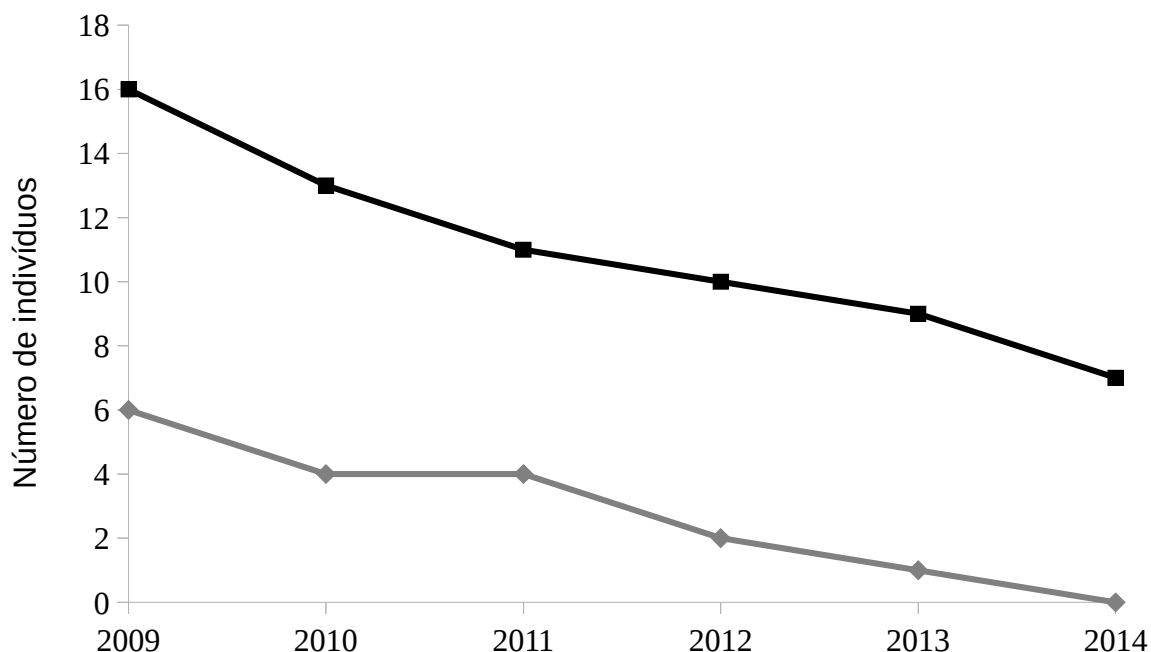


**Tabela 1.** Número de indivíduos monitorados, proporção de indivíduos marcados, número e representatividade de adultos, número de machos e fêmeas e razão sexual (M:F) de *Asthenes luizae* totais (em negrito) e por área de estudo (ABV: Alto da Boa Vista; AP: Alto Palácio) entre 2009 e 2014 na Serra do Cipó, Minas Gerais.

	2009	2010	2011	2012	2013	2014
<b>Nº de indivíduos monitorados</b>	<b>26 (77%)</b>	<b>19 (84%)</b>	<b>18 (94%)</b>	<b>15 (100%)</b>	<b>11 (100%)</b>	<b>7 (100%)</b>
<b>(% anilhados)</b>						
ABV	11	12	13	10	6	5
AP	15	8	5	5	5	2
<b>Nº (%) adultos</b>	<b>22 (85%)</b>	<b>17 (89%)</b>	<b>15 (83%)</b>	<b>12 (80%)</b>	<b>10 (91%)</b>	<b>7 (100%)</b>
ABV	9 (82%)	10 (83%)	10 (77%)	7 (70%)	6 (100%)	5 (100%)
AP	13 (87%)	7 (88%)	5 (100%)	5 (100%)	4 (80%)	2 (100%)
<b>Nº machos; fêmeas (M:F) adultos</b>	<b>16; 6 (2,7)</b>	<b>13; 4 (3,3)</b>	<b>11; 4 (2,8)</b>	<b>10; 2 (5)</b>	<b>9; 1 (9)</b>	<b>7; 0 (-)</b>
ABV	7; 2 (3,5)	7; 3 (2,3)	7; 3 (2,3)	6; 1 (6)	5; 1 (5)	5; 0 (-)
AP	9; 4 (2,3)	6; 1 (6)	4; 1 (4)	4; 1 (4)	4; 0 (-)	2; 0 (-)



**Figura 5.** Variação do número de indivíduos totais (linha contínua), adultos (linha tracejada) e jovens (linha pontilhada) de *Asthenes luizae* monitorados em cada área de estudo (Alto da Boa Vista: cinza; Alto Palácio: preto) entre 2009 e 2014 na Serra do Cipó, Minas Gerais. O número inclui indivíduos anilhados e não anilhados observados durante a estação reprodutiva de cada ano. O aumento do número de indivíduos no ABV deve-se ao aumento da área de estudo e inclusão de novos territórios no monitoramento (em 2010-2011).

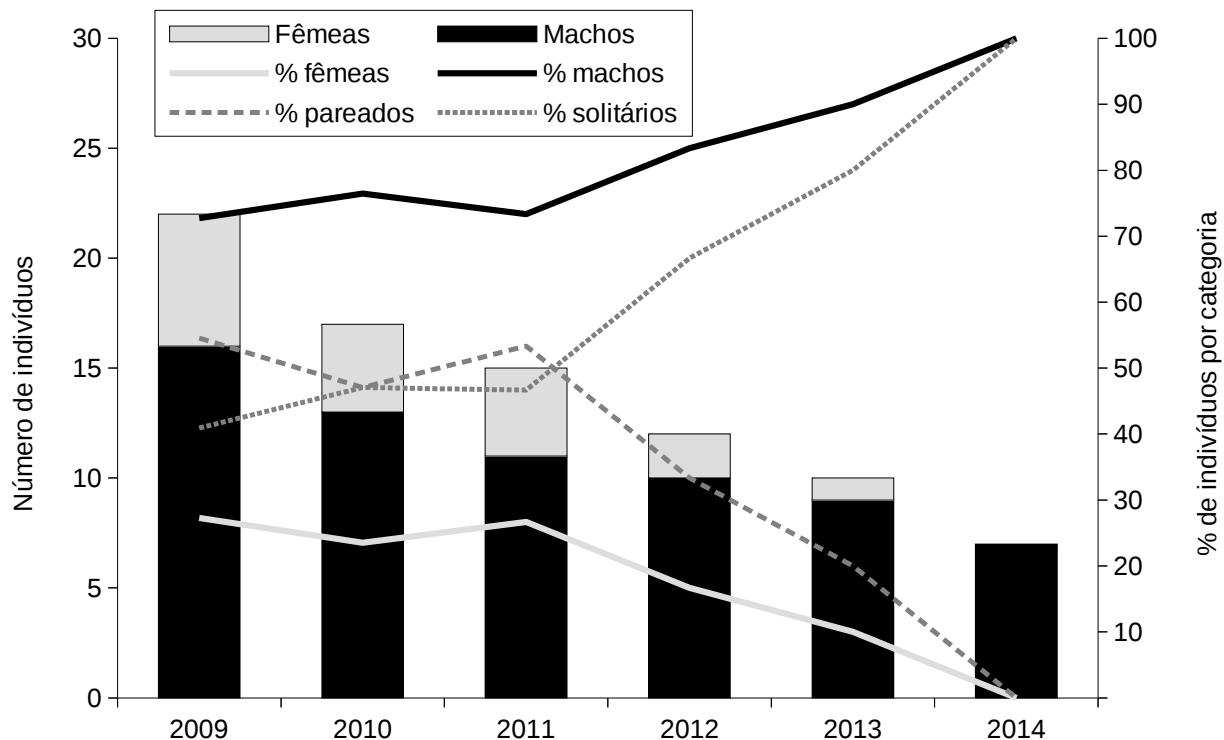


**Figura 6.** Variação do número de adultos machos (preto) e fêmeas (cinza) de *Asthenes luizae* entre 2009 e 2014 em duas áreas na Serra do Cipó, Minas Gerais. O número inclui indivíduos anilhados e não anilhados observados durante a estação reprodutiva de cada ano.

### Pareamento

Uma vez que as fêmeas sempre estiveram pareadas, a diminuição do número de fêmeas levou a uma redução na proporção de indivíduos pareados e consequente aumento na proporção de indivíduos solitários (Figura 7). As maiores proporções de indivíduos pareados ocorreram entre 2009 e 2011, quando aproximadamente metade (47-55%) dos indivíduos formava pares, enquanto em 2013 e 2014 ocorreram as menores proporções de indivíduos pareados (20 e 0%, respectivamente).

Houve poucas mudanças de estado de pareamento de cada indivíduo ao longo dos anos, sendo que 79% dos indivíduos nunca mudaram de estado de pareamento desde o momento em que foram marcados até o seu desaparecimento ou término do estudo (incluindo indivíduos que desapareceram em menos de um ano). Cerca de 38% dos indivíduos sempre foram solitários e 38% sempre estiveram pareados; cinco indivíduos (17%) mudaram do estado pareado para solitário e apenas um mudou do estado solitário para pareado, mas voltando ao estado solitário no ano seguinte.



**Figura 7.** Número (barras) e porcentagem (linhas contínuas) de adultos machos (preto) e fêmeas (cinza) monitorados e porcentagem de cada estado de pareamento (solitários: linha pontilhada; pareados: linha tracejada) dos indivíduos de *Asthenes luizae* entre 2009 e 2014 em duas áreas na Serra do Cipó, Minas Gerais.

### Ocupação de territórios

Mais da metade (56%) do total de 18 territórios de adultos monitorados só estiveram ocupados por indivíduos solitários, 39% estiveram inicialmente ocupados por indivíduos pareados e posteriormente por solitários e apenas um (6%) esteve ocupado somente por indivíduos pareados.

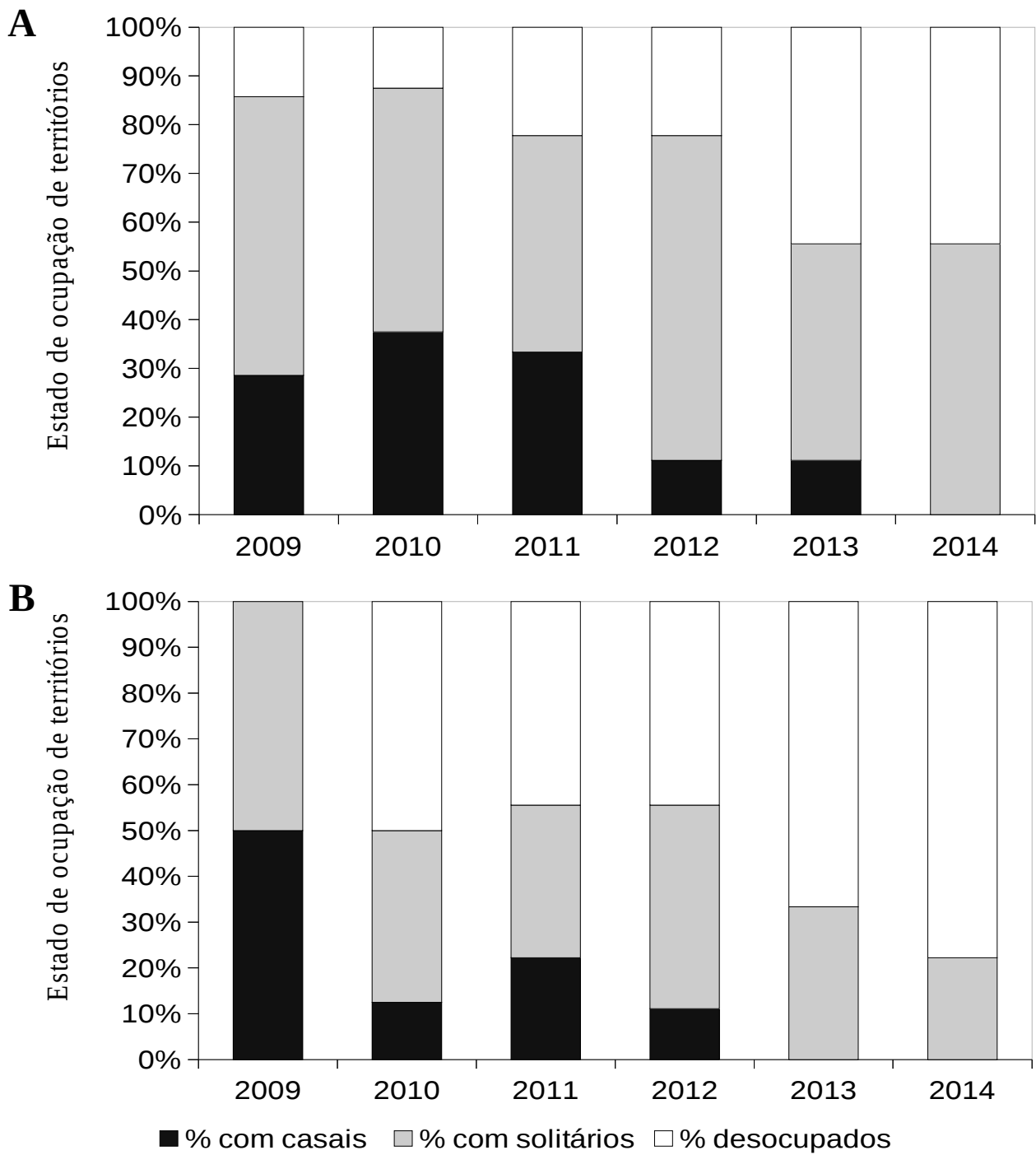
Em ambas as áreas de estudo houve um aumento na proporção de territórios desocupados (taxa de desocupação média  $\pm$  erro-padrão de  $0,156 \pm 0,045$  ao ano) e uma diminuição na proporção daqueles ocupados por casais, enquanto a proporção de territórios ocupados por indivíduos solitários (machos) se manteve relativamente estável ao longo dos anos de monitoramento. Dentre os territórios ocupados, a representatividade daqueles com indivíduos solitários nunca caiu abaixo de 50%, aumentando até 100% na estação 2014-15 (Tabela 2; Figuras 8 e 9).

Dentre 51 observações de adultos entre anos consecutivos, houve apenas quatro trocas de territórios realizadas por três indivíduos, o que gera uma taxa média ( $\pm$  erro-padrão) de troca de território igual a  $0,078 (\pm 0,038)$ . Duas dessas trocas ocorreram entre três territórios, quando um indivíduo mudou para um território anteriormente ocupado e, simultaneamente, o indivíduo que o

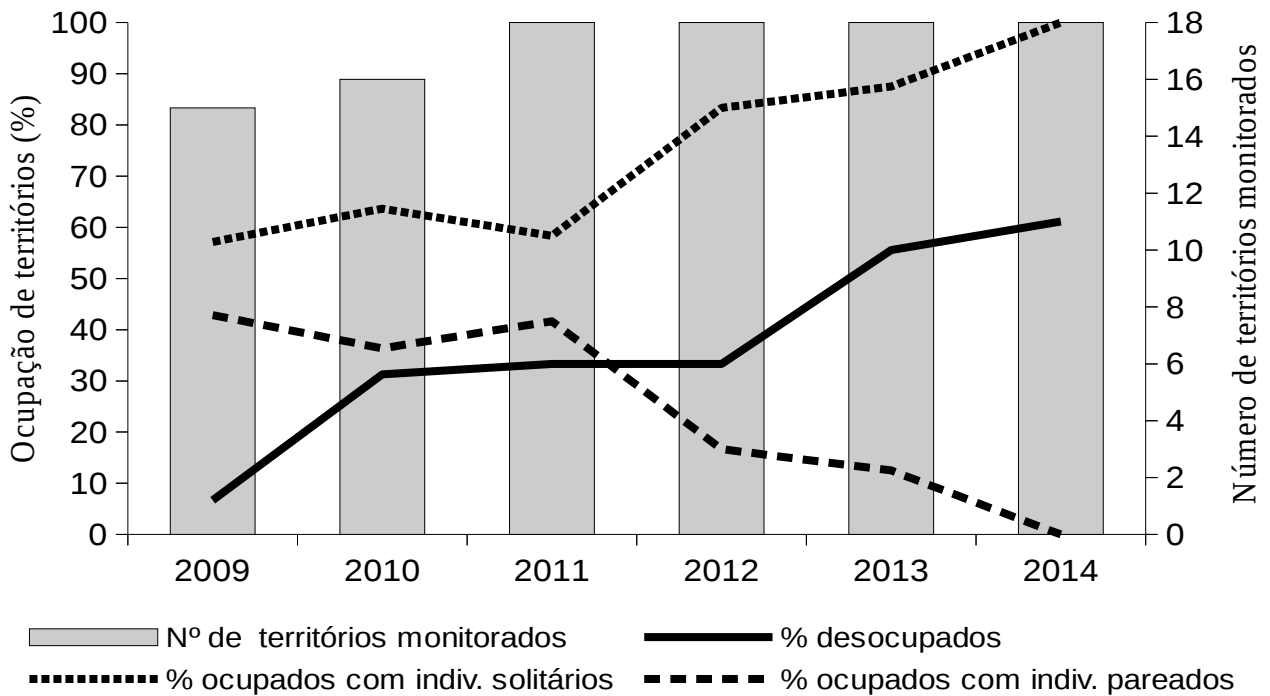
ocupava anteriormente mudou para um território adjacente. Duas dessas trocas também foram executadas por um mesmo indivíduo, que mudou duas vezes em dois pares de anos consecutivos. A maior distância entre pontos extremos em que cada um desses indivíduos foram observados foi de aproximadamente 1,3 km.

**Tabela 2.** Número de territórios monitorados, proporção de territórios ocupados por adultos, número e representatividade de territórios ocupados por adultos pareados de *Asthenes luizae*, totais (em negrito) e por área de estudo (ABV: Alto da Boa Vista; AP: Alto Palácio) entre 2009 e 2014 na Serra do Cipó, Minas Gerais.

	2009	2010	2011	2012	2013	2014
<b>Nº de territórios monitorados</b>						
<b>(% ocupados)</b>	<b>15 (93%)</b>	<b>16 (69%)</b>	<b>18 (67%)</b>	<b>18 (67%)</b>	<b>18 (44%)</b>	<b>18 (39%)</b>
ABV	7 (86%)	8 (88%)	9 (78%)	9 (78%)	9 (56%)	9 (56%)
AP	8 (100%)	8 (50%)	9 (56%)	9 (56%)	9 (33%)	9 (22%)
<b>Nº territórios com casais</b>						
<b>(% dentre ocupados)</b>	<b>6 (43%)</b>	<b>4 (36%)</b>	<b>5 (42%)</b>	<b>2 (17%)</b>	<b>1 (13%)</b>	<b>0 (0%)</b>
ABV	2 (33%)	3 (43%)	3 (43%)	1 (14%)	1 (20%)	0 (0%)
AP	4 (50%)	1 (25%)	2 (40%)	1 (20%)	0 (0%)	0 (0%)



**Figura 8.** Estado de ocupação de territórios monitorados de *Asthenes luizae* entre 2009 e 2014 em duas área de estudo (**A**: Alto da Boa Vista; **B**: Alto Palácio) na Serra do Cipó, Minas Gerais.



**Figura 9.** Número de territórios monitorados (barras), proporção destes que estavam desocupados (linha contínua) e proporção, dentre os ocupados, daqueles com indivíduos solitários (linha pontilhada) e pareados (linha tracejada) de *Asthenes luizae* entre 2009 e 2014 na Serra do Cipó, Minas Gerais.

### Densidade e Capacidade suporte

As densidades médias (ao longo dos anos) de adultos por área de estudo foram iguais no ABV e no AP, embora as densidades máximas observadas e a capacidade suporte estimada tenham sido maiores no AP, assim como as densidades por área de afloramento rochoso (Tabela 3). As densidades de adultos pareados foram sempre menores do que a densidade de adultos territoriais (representando entre 0 e 55% desses, com média de 35% entre os anos), refletindo a menor proporção de fêmeas em relação a machos. A densidade estimada para a capacidade suporte foi de 2,3 (AP) a 3 (ABV) vezes a maior densidade de indivíduos pareados observada.

**Tabela 3.** Densidades (indivíduos/ha) de adultos territoriais (total) e de adultos territoriais pareados de *Asthenes luizae* observadas e densidade estimada como equivalente à capacidade suporte (K) por área de estudo e por área de afloramento rochoso (habitat favorável) compreendida dentro dos limites das áreas de estudo, na Serra do Cipó, Minas Gerais. Média  $\pm$  desvio-padrão (mínimo – máximo) observados no período entre 2009 e 2015, ao longo do qual a densidade diminuiu. As densidades mínimas de adultos pareados referem-se às menores densidades  $> 0$  observadas. ABV: Alto da Boa Vista; AP: Alto Palácio; ABV+AP: indivíduos e áreas somadas. K refere-se a estimativa de densidade na situação hipotética em que todos os territórios estivessem ocupados por indivíduos pareados.

	Área de estudo			Afloramento		
	ABV	AP	ABV+AP	ABV	AP	ABV+AP
<b>total</b>	0,08 $\pm$ 0,02	0,08 $\pm$ 0,05	0,08 $\pm$ 0,03	0,14 $\pm$ 0,04	0,26 $\pm$ 0,16	0,17 $\pm$ 0,07
	(0,05 – 0,11)	(0,03 – 0,18)	(0,04 – 0,13)	(0,08 – 0,19)	(0,08 – 0,56)	(0,08 – 0,29)
<b>pareados</b>	0,03 $\pm$ 0,03	0,03 $\pm$ 0,04	0,03 $\pm$ 0,03	0,06 $\pm$ 0,04	0,10 $\pm$ 0,13	0,07 $\pm$ 0,06
	(0,02 – 0,07)	(0,03 – 0,11)	(0,01 – 0,07)	(0,03 – 0,11)	(0,08 – 0,35)	(0,02 – 0,16)
<b>K</b>	0,20	0,24	0,20	0,34	0,78	0,44

### Sobrevivência

As estimativas de sobrevivência de adultos foram, em geral, um pouco mais elevadas no ABV, porém apresentando maior declínio ao longo dos anos, em relação ao AP (Tabela 4, Figura 10). No entanto, essas diferenças não foram significativas ( $\chi^2_{10} = 6,729$ ;  $P = 0,751$ ). Agrupando-se as áreas de estudo, as estimativas de sobrevivência de adultos por ano aumentaram entre 2009 e 2010, e em seguida mantiveram-se relativamente estáveis, apresentando leve declínio a partir de 2012. No entanto, não houve diferenças estatísticas significativas da sobrevivência entre anos ( $\chi^2_5 = 3,324$ ;  $P = 0,651$ ).

Agrupando-se os anos, a sobrevivência anual de adultos foi 0,72 (IC 95%: 0,61-0,82), sendo 0,76 (IC 95%: 0,64-0,86) para machos e 0,46 (IC 95%: 0,17-0,74) para fêmeas (Tabela 5, Figura 11). A diferença da sobrevivência entre sexos foi marginalmente significativa ( $Z = 1,9217$ ;  $P = 0,0546$ ). Mesmo com áreas de estudo, anos e sexos agrupados, houve um altíssimo grau de incerteza acerca da sobrevivência anual de jovens, estimada em 0,29 (IC 95%: -0,03-0,60), devido ao baixo tamanho amostral. Apesar da incerteza, a diferença na sobrevivência entre jovens e adultos foi significativa ( $Z = 2,5437$ ;  $P = 0,0110$ ).

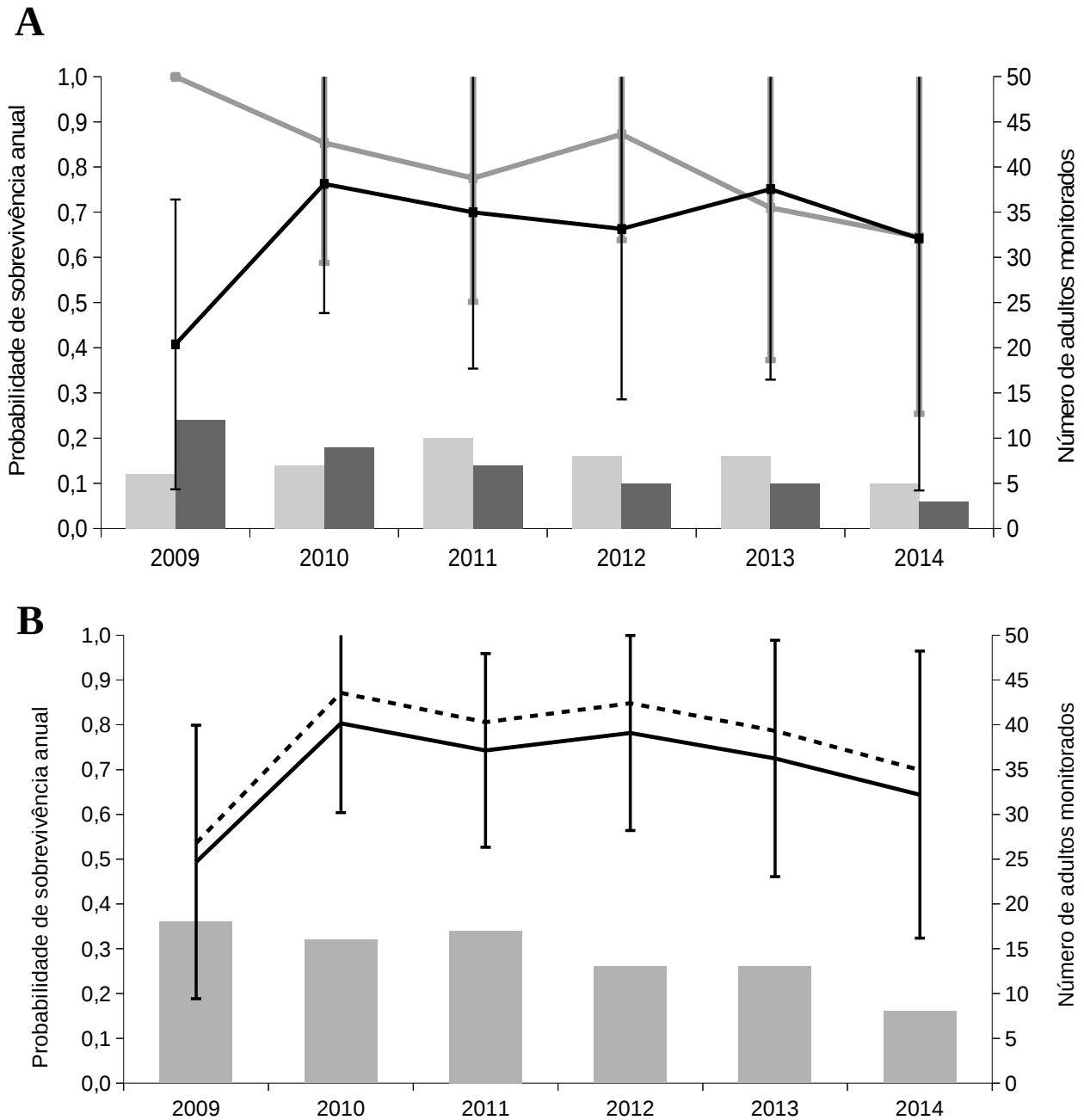
**Tabela 4.** Número de indivíduos, de eventos de morte e de censura e de dias-indivíduos considerados para estimar as probabilidades de sobrevivência anuais de adultos de *Asthenes luizae* entre 2009 e 2014 na Serra do Cipó, Minas Gerais. São indicados os valores correspondentes às duas áreas de estudo consideradas juntas (em negrito) e separadamente (ABV: Alto da Boa Vista; AP: Alto Palácio). A sobrevivência 'real' máxima elimina os efeitos de uma emigração máxima da sobrevivência aparente.

	2009	2010	2011	2012	2013	2014
<b>Adultos (machos; fêmeas)</b>	<b>18 (16; 3)</b>	<b>16 (14; 2)</b>	<b>17 (14; 3)</b>	<b>13 (10; 3)</b>	<b>13 (9; 1)</b>	<b>8 (7; 0)</b>
ABV	6	7	10	8	8	5
AP	12	9	7	5	5	3
<b>Eventos de mortalidade</b>						
<b>(censura) totais</b>	<b>5 (1)</b>	<b>3 (0)</b>	<b>4 (0)</b>	<b>3 (0)</b>	<b>3 (2)</b>	<b>3 (0)</b>
ABV	0 (0)	1 (0)	2 (0)	1 (0)	2 (1)	2 (0)
AP	5 (1)	2 (0)	2 (0)	2 (0)	1 (1)	1 (0)
<b>Dias-indivíduo</b>	<b>2588,0</b>	<b>4997,5</b>	<b>4912,8</b>	<b>4448,0</b>	<b>3404,8</b>	<b>2491,2</b>
ABV	553,0	2301,5	2867,2	2669,2	2130,0	1667,4
AP	2035,0	2696,0	2045,6	1778,8	1274,8	823,8
<b>Sobrevivência aparente ±</b>	<b>0,4937 ±</b>	<b>0,8032 ±</b>	<b>0,7428 ±</b>	<b>0,7817 ±</b>	<b>0,7249 ±</b>	<b>0,6442 ±</b>
<b>e.p.</b>	<b>0,1558</b>	<b>0,1016</b>	<b>0,1104</b>	<b>0,1111</b>	<b>0,1347</b>	<b>0,1636</b>
ABV	1 ± 0	0,8533 ±	0,7752 ±	0,8722 ±	0,7097 ±	0,6453 ±
AP	0,4074 ±	0,1354	0,1396	0,1193	0,1721	0,1999
<b>Sobrevivência real</b>	0,1636	0,7627 ±	0,6997 ±	0,6632 ±	0,7509 ±	0,6419 ±
<b>máxima</b>	<b>0,5357</b>	0,1461	0,1767	0,1926	0,2151	0,2846
<b>Sobrevivência real</b>	<b>0,5357</b>	<b>0,8715</b>	<b>0,8060</b>	<b>0,8482</b>	<b>0,7866</b>	<b>0,6990</b>

**Tabela 5.** Número de indivíduos, de eventos de morte e de censura e de dias-indivíduos considerados para estimar as probabilidades de sobrevivência anuais de jovens, todos os adultos considerados juntos, e separados em machos e fêmeas de *Asthenes luizae* entre 2009 e 2015 na Serra do Cipó, Minas Gerais. A sobrevivência 'real' máxima elimina os efeitos das emigrações da sobrevivência aparente.

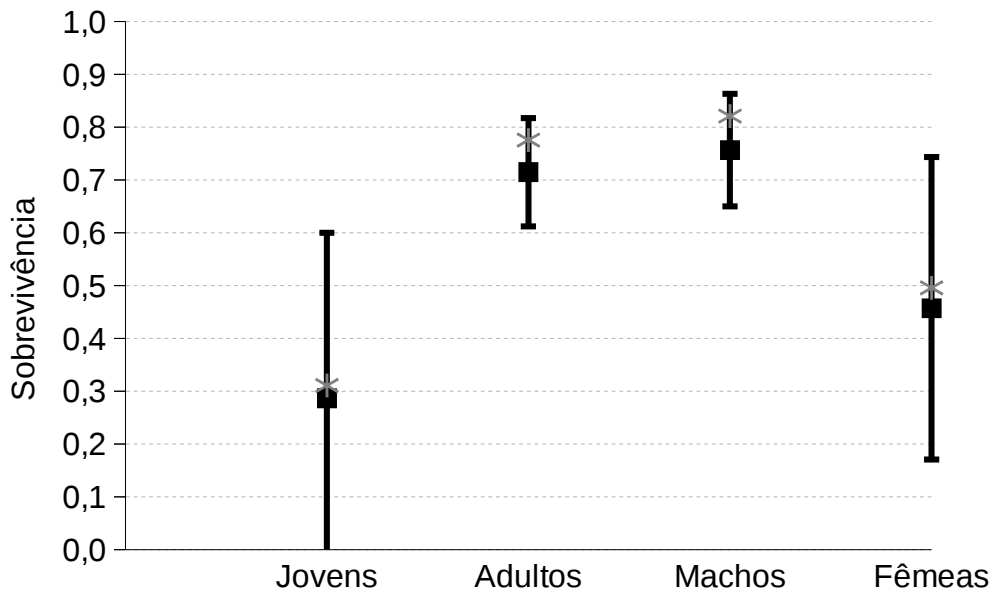
	Jovens	Adultos	Machos adultos	Fêmeas adultas
<b>Indivíduos monitorados</b>	7	29	20	6
<b>Indivíduos mortos (censurados)</b>	5 (3)	21 (3)	15 (1)	6 (0)
<b>Dias-indivíduo</b>	1461,5	22842,3	19636,1	2799,2
<b>Sobrevivência aparente</b>	0,2863 ± 0,1601	0,7148 ± 0,0524	0,7566 ± 0,0545	0,4569 ± 0,1461
<b>Sobrevivência real máxima</b>	0,3106	0,7757	0,821	0,4958





**Figura 10.** Variação das probabilidades de sobrevivência anuais de adultos (linhas) e número de indivíduos monitorados (barras; inclui somente indivíduos anilhados) de *Asthenes luizae* entre 2009 e 2014 na Serra do Cipó, Minas Gerais, indicando-se o intervalo de confiança de 95%. **(A)** as duas áreas de estudo consideradas separadamente (Alto da Boa Vista: cinza claro; Alto Palácio: cinza escuro); **(B)** as áreas foram agrupadas e é indicado a variação da sobrevivência 'real' máxima (linha pontilhada), que elimina os efeitos das emigrações.

A partir da taxa de troca de territórios, estimou-se que a probabilidade de residência anual ( $\pm$  erro-padrão) foi igual à 0,922 ( $\pm$  0,001). As estimativas de sobrevivência “reais” máximas (corrigidas pela probabilidade de residência) não ultrapassaram o limite superior do intervalo de confiança 95% das sobrevivências aparentes e, portanto, as taxas de emigração podem ser consideradas desprezíveis, não influenciando nas estimativas de sobrevivência.



**Figura 11.** Probabilidades de sobrevivência aparente anual de jovens, todos os adultos, e de machos e fêmeas adultos de *Asthenes luizae*, monitorados entre 2009 e 2015 na Serra do Cipó, Minas Gerais, indicando-se o intervalo de confiança de 95%. \* indicam as probabilidades de sobrevivência 'reais' máxima, que eliminam os efeitos de emigrações.

### Projeção do tamanho populacional

Com base na densidade de indivíduos por afloramento rochoso observada na área de estudo, a população global da espécie foi estimada em cerca de 21.800 indivíduos reprodutores (“maduros”). Cerca de 800 indivíduos reprodutores (“maduros”) são esperados para o PARNA Cipó e 2.300 para a APA Pedreira. Tamanhos ainda menores são esperados para a região norte e central do Espinhaço mineiro, cabendo à porção sul abrigar a maior parcela (88%) da população global da espécie (Tabela 6).

**Tabela 6.** Tamanhos populacionais em milhares de indivíduos reprodutores (*mature individuals*, sensu IUCN 2014) de *Asthenes luizae* projetados para as Unidades de Conservação federais da região da Serra do Cipó e para regiões da Cadeia do Espinhaço de Minas Gerais. Os tamanhos foram obtidos a partir das densidades médias ( $\pm$  desvio-padrão), mínimas e máximas de adultos territoriais pareados observadas na Serra do Cipó entre 2009 e 2015 multiplicadas pelas áreas estimadas de habitat favorável (afloramentos rochosos) com potencial ocupação da espécie em cada região. K refere-se ao tamanho populacional estimado para a capacidade suporte (densidade na situação hipotética em que todos os territórios estivessem ocupados por indivíduos pareados).

	Média $\pm$ d.p.	Mín. – máx.	k
<b>Unidades de Conservação</b>			
PARNA Cipó	0,8 $\pm$ 0,6	0,3 – 1,8	4,8
APA Pedreira	2,3 $\pm$ 1,8	0,8 – 5,0	13,6
<b>Espinhaço Mineiro</b>			
Bloco Norte	0,7 $\pm$ 0,5	0,2 – 1,5	4
Bloco Central	1,9 $\pm$ 1,5	0,6 – 4,1	11,2
Bloco Sul	19,2 $\pm$ 15,5	6,5 – 41,9	114,1
<b>Total</b> <b>(tamanho populacional global)</b>	21,8 $\pm$ 17,6	7,4 – 47,6	129,4

Baseando-se na extensão de ocorrência, que engloba também habitats não favoráveis e não ocupados pela espécie, o tamanho populacional global é superestimado em  $32.400 \pm 26.100$  indivíduos reprodutores.

## DISCUSSÃO

No campo da Biologia da Conservação, mesmo estimativas grosseiras de tamanho e tendências populacionais são muito mais úteis do que meras suposições vagas (Sutherland 2000). Apesar das reconhecidas limitações deste estudo (baseado em um baixo número de indivíduos, em apenas duas localidades de ocorrência próximas, e por tempo relativamente curto), foi possível avaliar pela primeira vez parâmetros demográficos de *A. luizae*, com métodos replicáveis e com confiabilidade (à exceção das incertezas associadas às estimativas de sobrevivência), dados os procedimentos adotados de modo a aliar o monitoramento de indivíduos marcados com o de territórios mapeados.

### Tamanho, estrutura e tendências populacionais

A população de *Asthenes luizae* estudada na região da localidade-tipo, na Serra do Cipó, declinou significativamente ao longo dos seis anos de monitoramento, confirmando suspeitas prévias (BirdLife International 2015). Uma série de condições demográficas desfavoráveis ocorriam já no primeiro ano de monitoramento, que foram se tornando cada vez mais intensas ao longo dos anos.

A razão sexual estava desviada para machos desde o início do estudo e se pronunciou ao longo dos anos até a ausência total de fêmeas dentro das áreas monitoradas. Em aves, é comum que o número de machos supere o de fêmeas, em 10-20% para Passeriformes, segundo Mayr (1939), e em até 30-35% para todo o clado das Aves (Donald 2007). No entanto, na população estudada de *A. luizae*, o número de machos superou em no mínimo 167% o de fêmeas. A ocorrência e intensidade de razão sexual enviesada para machos é fortemente associada com o grau de ameaça de extinção das espécies (Donald 2007), podendo tanto ocasionar como ser consequência (ou ambos, em um processo de retroalimentação) de outros problemas demográficos que ameaçam as populações (Stephens *et al.* 1999, Dale 2001, Donald 2007).

Razões sexuais desviadas podem ocorrer no momento da fertilização (razão sexual primária), no momento do nascimento (secundária) ou na fase adulta (terciária), e podem ser causada por fatores genéticos, fisiológicos ou ambientais (Mayr 1939). Em *A. luizae*, não há indícios de desvios na razão sexual primária ou secundária, uma vez que os poucos dados

disponíveis indicaram razão sexual (M:F) de 1:1 (dois pares de filhotes que deixaram com sucesso dois ninhos). Portanto, a razão sexual observada durante a fase adulta provavelmente deve-se à uma maior perda de fêmeas - por emigração ou morte - em relação aos machos após o momento em que os ninhos deixam os ninhos, seja na faixa etária de jovens (*i.e.*, entre a saída do ninho e o estabelecimento em um território na estação seguinte) ou na de adultos.

Diferenças intersexuais na taxa de movimentos dispersivos de jovens e adultos podem levar a desvios na razão sexual ao menos em certas condições, como populações isoladas, restritas a fragmentos pequenos, ou localizadas na periferia da distribuição da espécie (Dale 2011). Nessas situações, os emigrantes podem não ter sucesso em encontrar novas populações e as imigrações podem não compensar as emigrações. O baixo número de jovens monitorados não permite chegar a conclusões sobre a existência de desvios sexuais na dispersão (ou na mortalidade) nessa faixa etária. Os únicos filhotes cujos recrutamentos bem-sucedidos foram testemunhados pertenciam cada um a um sexo, mas apenas o macho sobreviveu até a fase adulta (a morte da fêmea foi confirmada com o auxílio da radiotelemetria). As distâncias percorridas durante o movimento dispersivo de dois filhotes acompanhados por radiotelemetria (1.055 m pela fêmea supracitada e 1.238 m por um macho que desapareceu logo em seguida; Costa 2011, Freitas 2011) também não suportam grande variação entre os sexos. Essas escassas observações, ao contrário, tendem ao oposto do padrão geral em aves de dispersão desviada para fêmeas e que poderia explicar uma razão sexual desviada para machos (Dale 2001). Também não há razões para acreditar que os desvios na razão sexual de *A. luizae* sejam devido a emigração maior de fêmeas na fase adulta. Os movimentos de adultos dentro da área de estudo foram executados somente por machos e extremamente raros (7,8%; equivalente a uma vez a cada 12,8 anos por indivíduo). Essa taxa é ainda menor que o estimado para *Myrmotherula fulviventris* (11%), também um Passeriforme suboscine neotropical insetívoro e territorialista (Greenberg & Gradwohl 1997). Os movimentos na fase adulta, especialmente em aves neotropicais territoriais, são considerados muito menos pronunciados – tanto em frequência quanto em distância – do que a dispersão de jovens (Greenberg & Gradwohl 1997, Sandercock *et al.* 2000, Zimmerman *et al.* 2007). Por essa razão, combinada com a baixa capacidade de voo da espécie e natureza desconectada do hábitat, a taxa de emigração de adultos em *A. luizae* deve ser ainda menor do que a taxa de troca de territórios observada e provavelmente não deve ser um fator determinante na razão sexual desviada.

Em contrapartida, a diferença sexual na mortalidade de adultos como observada em *A. luizae* é forte candidata como causa direta no desvio da razão sexual (ver abaixo). De fato, desvios significativos em aves são mais comuns na razão sexual terciária do que na primária ou secundária e

em direção a machos do que a fêmeas, sendo a principal causa atribuída a uma maior mortalidade do sexo mais raro (Mayr 1939, Donald 2007). Adicionalmente, foi recentemente corroborado que uma mortalidade sexo-dependente em adultos – e não em jovens – é o principal preditor dos desvios em aves (Székely *et al.* 2014).

### **Pareamento e ocupação de territórios**

Mais de um terço (38%) dos indivíduos nunca chegaram a pairar, incluindo dois dentre os indivíduos acompanhados por mais tempo, que permaneceram solitários ao longo dos seis anos de monitoramento. Mesmo em 2009, quando as condições eram as mais favoráveis em relação aos demais anos do monitoramento, a maioria dos machos (56%) era solitária. Uma vez que a espécie é sedentária, territorialista e monogâmica de longa-duração (Costa 2011, Freitas 2011), era de se esperar que um desvio na razão sexual refletisse na existência de indivíduos não pareados. No entanto, as altas proporções de territórios ocupados por machos solteiros (56% nunca chegaram a ser ocupados por casais ao longo do monitoramento) indica que na população houve uma escassez de fêmeas, e não um excesso de machos. No caso de excesso de machos esses tendem a não ocupar territórios estabelecidos, mas a ficar vagando entre os territórios ocupados por pares na espera por uma oportunidade de pairar (caracterizando os chamados indivíduos ‘flutuantes’ - *floaters*), como ocorre em outros estudos (*e.g.* Fraga 1980). Desse modo, não só a proporção de adultos capazes de realizar tentativas reprodutivas foi afetado, mas também o número de pares reprodutores por área, interferindo possivelmente na fecundidade e provavelmente na produtividade populacional absoluta de filhotes (Diaz *et al.* 2006; *vide* Capítulo 2) e, conseqüentemente, no crescimento populacional (*vide* Capítulo 4).

Habitats mais fragmentados podem promover um menor sucesso de pareamento em relação a fragmentos maiores ou conectados (Dale 2001, Diaz *et al.* 2006). De fato, ao revisar diversos estudos com aves, Dale (2001) encontrou que a proporção de machos não pareados em populações isoladas pode variar de 29 a 87% (mediana = 44%), enquanto em populações nada ou pouco isoladas essa proporção não ultrapassa 30% (mínimo = 0%; mediana = 13%). Embora as populações de *A. luizae* sejam naturalmente fragmentadas, há razões para acreditar que a dinâmica populacional observada durante o período de estudo é excepcional. No artigo de descrição de *A. luizae*, Vielliard (1990) reportou para a localidade-tipo (ABV), em 1988, também nove territórios, mas aparentemente todos ocupados por casais (embora cinco “observados brevemente ou simplesmente ouvidos”). O aumento de territórios vagos ao longo do presente estudo, indica que houve baixo recrutamento por natalidade ou imigração, em níveis que não compensaram as perdas por mortalidade (ou pelas supostamente raras emigrações).

### Densidade e Capacidade suporte

Tanto a densidade média (0,08 indivíduos/ha) quanto a máxima (0,13 indivíduos/ha) observada, e mesmo a equivalente à capacidade suporte (0,20 indivíduos/ha) de adultos de *A. luizae* na área de estudo, foram menores do que as de outras aves endêmicas de topos de montanha: 0,25 indivíduos/ha para *Embernagra longicauda* (Freitas & Rodrigues 2012) e 0,44 indivíduos/ha para *Polystictus superciliaris* (Hoffmann 2011). No entanto, as densidades média e máxima foram intermediárias à de outros Passeriformes brasileiros não florestais (Braz 2008, Silva 2008, Kanegae 2011), assemelhando-se às densidades de *Saltator atricollis*, *Cypsnagra hirundinacea* e *Culicivora caudacuta*, embora as mesmas espécies apresentem grandes variações entre os estudos e em diferentes locais. Para uma população estudada na Serra do Cipó de *Hylocryptus rectirostris*, um furnarídeo endêmico de matas de galeria do Cerrado, foi encontrado uma densidade de adultos não muito divergente da densidade de adultos pareados (0,09 e 0,08 indivíduos/ha de mata de galeria). Ambas são semelhantes à densidade de adultos pareados de *A. luizae* por afloramento rochoso (0,07), mas menores do que a densidade total de adultos territoriais (0,17).

### Sobrevivência

A probabilidade média de sobrevivência anual das fêmeas (46%) foi bastante menor do que a dos machos (76%), embora com grande grau de incerteza devido ao baixo tamanho amostral, o que provavelmente levou a diferença entre os sexos a ser apenas marginalmente significativa. Fêmeas são geralmente consideradas como mais vulneráveis a certas fontes de mortalidade, especialmente aquelas relacionadas à reprodução, como os custos de um maior cuidado parental ou da produção de ovos (Donald 2007). Em *A. luizae* ambos participam das diversas atividades reprodutivas (construção de ninhos, incubação, alimentação de ninhegos e de filhotes dependente), embora a participação do macho possa ser menor e os custos para as fêmeas, maior: um evento de predação de ninho causou a morte da fêmea junto com o conteúdo do ninho enquanto o macho permaneceu vivo (Costa 2011). Ao longo de uma extensa estação reprodutiva, são realizadas repetidas tentativas reprodutivas devido às altas taxas de fracasso por predação ou nidoparasitismo (Capítulo 2), o que pode estar impactando negativamente de modo mais intenso a sobrevivência das fêmeas. A própria existência de desvio na razão sexual, quando fortemente enviesado para machos, pode elevar a mortalidade de fêmeas devido a, por exemplo, maior coerção sexual dos machos para evitar cópulas extra-par, amplificando ainda mais o desvio na razão sexual e podendo levar a população a um rápido colapso, sob um potencial efeito Allee (Donald 2007).

Embora a sobrevivência anual estimada para fêmeas de *A. luizae* tenha sido baixa, a estimada para machos (76%) e também para adultos sem distinção de sexos (72%) são superiores à

média de 67% reportada para Furnariidae (Bennet & Owens 2002) e similares a exibida por diversas espécies de aves tropicais, que tende a ser entre 60 e 80% (Johnston *et al.* 1997, Fraga 1980, Morton & Stutchbury 2000, Stutchbury & Morton 2001, Blake & Loiselle 2008, França & Marini 2010, Duca & Marini 2014). Nos trópicos, as aves tendem a ter altas taxas de sobrevivência anual, associadas à alta longevidade e, em contrapartida, baixas taxas reprodutivas, metabólicas e de desenvolvimento, o que caracteriza um “ritmo de vida lento” (*slow pace-of-life*) dentro da teoria de histórias de vida (Stutchbury & Morton 2001, Bennet & Owens 2002). De maneira geral, a sobrevivência de adultos tende a influenciar mais na taxa de crescimento populacional do que a fecundidade, sobretudo em espécies com ritmo de vida lento (Sæther & Bakke 2000, Stahl & Oli 2006). Por outro lado, a fecundidade é mais associada com o risco de extinção, uma vez que populações com baixa fecundidade levam mais tempo para se recuperar de uma redução de tamanho que seja causada por forças extrínsecas que perturbem o balanço natural entre fecundidade e sobrevivência, por exemplo aumentando rapidamente a taxa de mortalidade (Bennet & Owens 2002). A fecundidade da população estudada de *A. luizae* parece ser mais reduzida do que de outras aves tropicais (Capítulo 2), o que pode justificar a existência de declínio populacional mesmo com sobrevivência relativamente alta, a exemplo de *Suiriri islerorum* (França & Marini 2010).

Embora estimada com elevado grau de incerteza, a sobrevivência de jovens (29%) foi significativamente menor do que a de adultos, equivalendo a 40% dessa. Foram razoavelmente similares à de outras espécies, tanto a taxa de sobrevivência estimada para jovens (Russell 2000, Anders & Marshall 2005), quanto sua proporção em relação a sobrevivência de adultos (Woodworth *et al.* 1999, Gill 2007). A sobrevivência média de jovens em aves tropicais é de 37% e, em aves temperadas, 28% (Russell 2000). De modo geral, a sobrevivência de jovens é menor do que a de adultos (e.g, Morton & Stutchbury 2000, Duca & Marini 2014), havendo generalizações de que, em aves, é tipicamente a metade da de adultos (Gill 2007), principalmente devido à inexperiência e à necessidade de se dispersar, deslocando-se por áreas desconhecidas e enfrentando o desafio de se estabelecer em um novo território e defendê-lo.

Baseando-se na raridade de trocas de territórios observadas e em outras características anteriormente mencionadas de *A. luizae*, acredita-se que desaparecimento dos adultos deve refletir com confiabilidade a mortalidade, assim como assumido em diversos estudos (Greenberg & Gradwohl 1997, Morton & Stutchbury 2000, Sandercock *et al.* 2000, Zimmerman *et al.* 2007, França & Marini 2010). Por outro lado, o conhecimento da dispersão de jovens ainda é muito incipiente, não permitindo assumir o mesmo. Desse modo, a maior tendência à dispersão em jovens, além de ser atribuída como causa de menor sobrevivência (pois dispersores têm maior mortalidade),

também pode ser fonte de viés no cálculo da sobrevivência (Morton & Stutchbury 2000, Anders & Marshall 2005).

### Projeção do tamanho populacional

Há duas incertezas a respeito das estimativas de tamanho populacional global de *A. luizae*, mas que são também comuns a outros estudos que utilizam de estimativas de densidade locais para se projetar o tamanho populacional global (Vale *et al.* 2007, Mattos *et al.* 2009, Faria *et al.* 2012). Uma é se as densidades e proporções de indivíduos pareados observadas localmente são similares às que de fato ocorrem ao longo de toda a distribuição da espécie. Outra incerteza é quanto à fidedignidade das estimativas da área de ocorrência da espécie para o uso na estimativa de tamanho populacional, pois a área não deve omitir regiões de ocorrência da espécie e nem incluir extensas regiões onde é ausente, idealmente apresentando proporções de habitats ocupados e não-ocupados similares às da região onde a densidade foi estimada. As áreas estimadas por Pena *et al.* (2014) referem-se à “extensão de ocorrência” (*extent of occurrence – EOO*; *sensu* IUCN 2014), englobando também habitats desfavoráveis e regiões onde a espécie não ocorre. Uma medida que melhor se relaciona com o tamanho populacional é a “área de ocupação” (*area of occupancy – AOO*), definida como a área contida na *EOO* que é de fato ocupada pela espécie (IUCN 2014). A área estimada pelo mapeamento dos afloramentos rochosos é uma medida mais próxima da *AOO* de *A. luizae*, pois visa restringir-se ao tipo de habitat favorável à espécie, apesar de certamente englobar afloramentos não ocupados, seja por extinção local ou não colonização devido ao acaso, pela configuração e distribuição espacial (tamanho, isolamento, topografia), ou por outras características que os tornem sub-ótimos ou mesmo desfavoráveis (estrutura da vegetação, disponibilidade de alimento, local de nidificação). Dentro dos limites das áreas de estudo houve afloramentos rochosos que não foram ocupados por indivíduos de *A. luizae* em nenhum momento ao longo dos anos de monitoramento e outros que foram ocupados apenas temporariamente por indivíduos jovens, o que pode ser devido à inexperiência em se estabelecerem em áreas de melhor qualidade. Enquanto não houver uma medida mais acurada, a área mapeada dos afloramentos rochosos, embora ainda superestimada, é a que mais se aproxima da *AOO* da espécie e, por consequência, a estimativa de tamanho populacional global com base nessa área (~22.000 indivíduos reprodutores) pode ser a mais próxima da realidade.

A BirdLife International (2015) reportou uma estimativa bastante mais elevada de tamanho populacional para *A. luizae*, igual a 100.000 indivíduos, mas reconhecendo que esta pode ser superestimada, categorizou-o na faixa de 50.000 – 99.999 indivíduos. Esse tamanho populacional baseia-se na estimativa de densidade de 10 indivíduos/km<sup>2</sup> e 10.000 km<sup>2</sup> de habitat, apesar de ser



reportado o valor de 4.190 km<sup>2</sup> para a *EOO* (BirdLife International 2015). Essa densidade (equivalente a 0,10 indivíduos/ha) é superior ao número médio de indivíduos maduros por área de estudo (0,03 indivíduos pareados/ha) e por área de habitat favorável (0,07 indivíduos pareados/ha), embora aproxime-se de seus respectivos valores máximos (0,13 e 0,16) encontrados neste estudo. No entanto, a área de habitat estimada pela BirdLife International (2015), equivalente a 1.000.000 ha, é aproximadamente o triplo da área estimada de afloramentos rochosos (304.143 ha), aproximando-se mais da *EOO* estimada por Pena *et al.* (2014; 972.400 ha). Dado o mínimo e máximo de indivíduos reprodutores projetados no presente estudo (~7.000 e ~48.000), sugere-se que o tamanho populacional global da espécie seja categorizado na faixa 10.000-49.999 indivíduos, mas que mantenha-se o alerta para a possibilidade de ser < 10.000 indivíduos, que corresponderia a parte dos requerimentos para a categoria de ameaça Vulnerável sob o critério C (IUCN 2012).

Além do número de indivíduos, o número e tamanho relativo das subpopulações também interferem na vulnerabilidade das espécies à extinção (IUCN 2012). A IUCN (2014) define subpopulações como unidades entre as quais há pouca troca demográfica ou genética, tipicamente um indivíduo ou gameta por ano, ou menos. A divisão do Espinhaço mineiro em três grandes blocos, aqui adotada, é bastante grosseira, pois certamente barreiras mais estreitas devem definir um número maior de subpopulações, com um número menor de indivíduos em cada, principalmente dentro do extenso bloco sul. As distâncias dos afloramentos rochosos entre a região sul e central, e entre a central e a norte são de aproximadamente 50 e 100 km, respectivamente, enquanto distâncias de cerca de 10 km ainda ocorrem comumente entre diversos afloramentos dentro dessas regiões, as vezes isoladas por baixadas (700 m de altitude). Tais discontinuidades dentro dos blocos formam barreiras geográficas que são capazes de definir subáreas de endemismo para plantas (Echternacht *et al.* 2011) e limitar a área de ocorrência de espécies de aves endêmicas dos topos de montanha (Freitas *et al.* 2012, Chaves *et al.* 2014), podendo ser responsáveis por promover a diferenciação de vocalizações entre populações de *Polystictus superciliaris* (Freitas 2015). Embora não exista uma estimativa da capacidade de dispersão de *A. luizae*, suspeita-se que essa deva ser comparativamente baixa devido aos seus hábitos mais rasteiros, voos curtos, alta fidelidade de sítio e especificidade de habitat, somados à baixa fecundidade. As maiores distâncias entre os pontos mais extremos de registros de indivíduos anilhados ocorreram em dois adultos que mudaram de território (~1,3 km) e em jovens que se dispersaram (~1,2 km). No entanto, a relação dessas distâncias com o máximo que um indivíduo poderia percorrer de habitat não favorável é desconhecida.

Para melhor entendimento da distribuição e abundância *A. luizae* sugere-se, principalmente, um melhor refinamento da estimativa de sua área de ocupação e estimativas de densidade de indivíduos reprodutores (baseados em fêmeas ou indivíduos pareados, mas não somente em machos

ou indivíduos territoriais) em outras localidades de ocorrência da espécie.

### **Possíveis causas e consequências da dinâmica populacional observada**

Existe a possibilidade de que o declínio populacional observado ao longo do estudo faça parte de processos naturais de flutuações populacionais ou mesmo de extinções e colonizações locais em uma dinâmica de metapopulações. No entanto, uma série de atividades antrópicas que ocorrem na Serra do Cipó pode ser a causa direta ou indireta de processos determinísticos que levaram ao declínio populacional local. Ademais, por serem naturalmente pequenas e fragmentadas, as populações de *A. luizae* são sujeitas a certos fatores que as submetem a um maior risco de extinção, particularmente por processos estocásticos, de natureza demográfica, genética e ambiental. Abaixo de certos limites de tamanho populacional, forças aleatórias, não-adaptativas, começam a prevalecer sobre forças determinísticas, adaptativas, nas populações, podendo levá-las a um rápido e acelerado declínio em um efeito de vórtice de extinção (Shaffer 1981, Soulé 1985, Lindenmayer *et al.* 1993, Primack 1993).

Dentre os fatores genéticos, incluem-se a depressão endogâmica e perda de variabilidade genética e, dentre os demográficos, a estocasticidade demográfica, o efeito Allee e efeito de borda (Lande 1988, Primack 1993). A estocasticidade demográfica atua não somente sobre as taxas vitais (i.e, natalidade e mortalidade), mas também na razão sexual da população (Stephens *et al.* 1999). Dale (2001) argumentou que um desvio sexual não adaptativo pode ocorrer também quando a quantidade e distribuição de habitat favorável muda rapidamente, o que deve-se principalmente a causas antrópicas. Na população estudada de *A. luizae*, o decréscimo da abundância de adultos foi acompanhado pelo aumento do desvio da razão sexual, refletindo diretamente na probabilidade de pareamento que, em última análise, deve reduzir o sucesso reprodutivo individual (*fitness*). Por essa razão, é possível assumir que o efeito Allee (1931) esteja atuando. Sob este efeito, há um limite na densidade ou abundância de indivíduos (ponto de equilíbrio instável) abaixo do qual a população não consegue se recuperar (Lande 1988, Stephens *et al.* 1999).

Dois tipos de efeito de borda podem impactar populações reduzidas em tamanho ou continuidade. O primeiro refere-se a menor qualidade nas bordas de manchas de habitat favorável (efeito de borda ecológico), enquanto o segundo refere-se ao cruzamento de bordas de habitat favorável, por dispersão de indivíduos, em direção a habitats desfavoráveis onde podem não conseguir sobreviver ou se reproduzir (efeito de borda demográfico; Lande 1988). Se esse tipo de dispersão ocorrer em taxas relativamente altas, haverá tamanhos de manchas críticos, que definem uma área mínima em que populações são capazes de persistir. Se desvios na razão sexual implicam em redução da probabilidade de pareamento, essa área mínima é aumentada (Lande 1987). Em

metapopulações, nas quais a persistência de populações mais amplamente distribuídas depende do balanço entre extinções e colonizações locais, flutuações ambientais podem tornar certas manchas temporariamente não favoráveis, influenciando nessa dinâmica (Lande 1988). Flutuações ambientais, seja por estocasticidade ambiental, catástrofes ou antropogênicas, portanto, embora independam do tamanho das populações, também ameaçam particularmente as populações pequenas e isoladas (Primack 1993), como *A. luizae*.

Uma série de fatores antrópicos que atuam sobre os campos rupestres da Cadeia do Espinhaço, como fogo, pastagens para gado, turismo desordenado, especulação imobiliária, introdução de espécies exóticas, construção de estradas, extração de recursos minerais e vegetais - madeireiros e não madeireiros -, potencialmente alteram o hábitat de *A. luizae* (Vielliard 1990, Giulietti *et al.* 1997, Viana *et al.* 2005, Rodrigues & Costa 2006, Kolbeck & Alves 2008, ICMBio 2009, Vasconcelos & Rodrigues 2010, Fernandes *et al.* 2014, Silveira *et al.* 2015). Dentre esses, o fogo e o gado (Figura 12) se destacam na região da Serra do Cipó, ocorrendo mesmo dentro do PARNA Cipó (França & Ribeiro 2008, ICMBio 2009, Ribeiro & Figueira 2011). Nos campos rupestres, embora o gado habite principalmente as áreas campestres entre os afloramentos rochosos, evidências de sua presença podem ser notadas também sobre alguns deles. Similarmente, embora as áreas desnudas dos afloramentos rochosos possam barrar a propagação do fogo em algumas situações, os ventos intensos das altas altitudes muitas vezes eliminam essa potencial barreira, de modo que evidências de queimadas podem ser notadas em todos os afloramentos rochosos das áreas de estudo (incluindo plantas-suporte e materiais de ninhos de *A. luizae*, *vide* Capítulo 1).

Dentro do PARNA Cipó, a retirada obrigatória do gado se iniciou em 2002 na sua porção de baixa altitude (vale do rio Cipó) e em 2004 na porção de alta altitude (incluindo adjacências às áreas de estudo – ABV e AP; França & Ribeiro 2008), mas ainda atualmente são registradas manadas de bovinos e equinos no interior da UC (obs. pess.). A presença de gado pode alterar o solo por pisoteio e danificar a vegetação rasteira e arbustiva, além de estar intimamente relacionada ao fogo e à introdução de gramíneas exóticas invasoras (ICMBio 2009, Kolbeck & Alves 2008). As queimadas antrópicas ocorrem anualmente na Serra do Cipó durante a estação seca há décadas, com a finalidade principal de promover pastagem para o gado (estimulando a rebrota do capim para torná-lo mais palatável e removendo arbustos e touceiras impalatáveis ao gado) e, em menor escala, decorrem do descontrole do uso do fogo em lavouras, limpeza de áreas de uso e queima de lixo (ICMBio 2009). Estima-se que a quantidade e a abrangência das queimadas anuais dentro do PARNA Cipó diminuíram após a implementação de uma brigada anti-incêndios a partir de 2001 (associada com a determinação de retirada do gado a partir de 2002) e que os incêndios antrópicos

atualmente são acidentais, provindos de descontrole de queimadas nas áreas circundantes, ou intencionais, seja para posterior inserção ilegal de gado ou até para agredir à UC em resposta a conflitos com a comunidade (França & Ribeiro 2008, ICMBio 2009, Ribeiro & Figueira 2011). Na última década ocorreram ao menos três incêndios de grandes proporções na Serra do Cipó - em 2007, 2011 e 2014 - que atingiram extensas áreas no interior da APA Morro da Pedreira e do PARNA Cipó (c. de 17.000 ha em 2007 e 15.000 ha em 2014; França & Ribeiro 2008, ICMBio 2014b). Por atingirem diversos locais em um curto período de tempo, esses vastos incêndios devem ser particularmente impactantes para as populações. Por outro lado, certos locais específicos devem ser também severamente impactados pela alta frequência de incêndios localizados (*vide* mapas de queimadas em França & Ribeiro 2008). Nas áreas de estudo, o AP teve menor frequência de incêndios, que o atingiram em 2007 e 2014. Por outro lado, a região do ABV sofre queimadas anualmente, sendo que os afloramentos rochosos da área de estudo foram no mínimo parcialmente atingidos ao menos em 2006, 2007, 2011, 2012, 2014. Apesar dessas diferenças na frequência de incêndios, não foi possível notar diferença no tamanho ou declínio populacionais, nem na sobrevivência de adultos entre as áreas ao longo do período de estudo.



**Figura 12.** Gado em área recém queimada no Alto da Boa Vista, Serra do Cipó, em 2006. O afloramento ao fundo corresponde à área do território 6 da figura 4.

A frequência atual de incêndios na Serra do Cipó, uma vez que ainda é muito maior do que o regime natural que supostamente ocorria antes da ocupação humana, submete a biota à uma dinâmica de pressões seletivas distinta da que foram evoluídas (ICMBio 2009, Ribeiro & Figueira 2011). Assim, mesmo que muitas espécies, sobretudo de plantas, possam ser adaptadas ou mesmo serem de certa forma dependentes do fogo, fatores não naturais das queimadas antrópicas (ocorrência em época seca, alta frequência, abrangência e intensidade) podem levar as populações ao declínio, por exemplo pela exaustão do banco de sementes e maior mortalidade de plântulas e adultos (Kolbeck & Alves 2008, Alves & Silva 2011, Neves *et al.* 2011). Para *A. luizae*, embora não tenha sido mensurado, as queimadas devem alterar a estrutura da vegetação, o que por si só pode afetar os locais de nidificação (*vide* Capítulo 1) e a composição e abundância da comunidade de presas e de predadores, além de poder causar a mortalidade direta de ovos, ninhegos e adultos. Em adição, principalmente o gado, mas também as queimadas e a ocupação humana de modo geral, têm potencial de favorecer a ocorrência e abundância de *Molothrus* spp., que são espécies bastante associadas à pastagens, áreas agrícolas, currais, gramados, áreas de *camping*, áreas urbanas e rurais, frequentemente associando-se ao gado para forragear (Chace *et al.* 2005).

## CAPÍTULO 4 - AVALIAÇÃO DE IMPACTOS E DO GRAU DE AMEAÇA DE *ASTHENES LUIZAE* POR MEIO DE UMA ANÁLISE DE VIABILIDADE POPULACIONAL (AVP)

### INTRODUÇÃO

A extinção de espécies é o aspecto mais grave da perda de biodiversidade e evitá-la, portanto, é um dos objetivos centrais da biologia da conservação (Soulé 1985, Primack 1993). Assim, a detecção de espécies particularmente ameaçadas de extinção é de extrema importância para direcionar esforços conservacionistas (Sutherland 2000, O'Grady *et al.* 2004).

Certas espécies possuem características intrínsecas que potencialmente as tornam mais propensas à extinção, como distribuição restrita ou fragmentada, baixa abundância, especificidade de habitat ou nicho e baixa habilidade de dispersão (Primack 1993). Outras espécies podem passar a apresentar algumas de tais características por pressões externas, como a redução direta do número de indivíduos, de habitat favorável, ou outras alterações ambientais por ações antrópicas. As espécies estão sujeitas tanto a fatores de ameaça determinísticos, como esses, quanto a fatores estocásticos de natureza demográfica, genética e ambiental. A diminuição do tamanho e/ou aumento da fragmentação das populações as submetem a um maior risco de extinção, particularmente, por processos estocásticos (Shaffer 1981, Soulé 1985, Primack 1993).

A União Internacional para Conservação da Natureza (*International Union for Conservation of Nature* - IUCN) é uma organização que desenvolveu o sistema de categorização do grau de ameaça das espécies mais amplamente utilizado (O'Grady *et al.* 2004). Esse sistema inclui três graus de ameaças de espécies – “criticamente ameaçadas” (*critically endangered*; CR), “em perigo” (*endangered*; EN) e “vulneráveis” (*vulnerable*; VU) –, além de um grau de espécies “quase-ameaçadas” (*near-threatened*; NT), que são definidos por cinco conjuntos de critérios quantitativos (denominados de A à E). Espécies que apresentam níveis extremos de fatores com potencial de aumentar sua propensão à extinção, como baixo número de indivíduos, populações restritas numericamente ou espacialmente, fragmentadas ou flutuantes, podem ser consideradas ameaçadas sob os critérios de A à D; enquanto o critério E é o único que baseia-se em riscos quantitativos específicos de extinção (IUCN 2012).

Uma maneira de analisar quantitativamente o risco (probabilidade) de extinção de populações é por meio de modelagens, como as Análises de Viabilidade Populacional (AVP's), que projetam as dinâmicas populacionais futuras (Shaffer 1981, Boyce 1992; Burgman *et al.* 1993). As AVP's baseiam-se em dados demográficos, de história de vida, ecológicos, ambientais e genéticos

para simular populações, permitindo estimar sua viabilidade em um dado tempo, seja esta medida em risco de extinção, de *quasi-extinção*, de declínio populacional, tempo esperado para extinção ou outros (Lindenmayer *et al.* 1993, Akçakaya & Sjögren-Gulve 2000, Brook *et al.* 2002, Brito 2009). Podem ser incorporados diferentes fatores intrínsecos e extrínsecos e distintas intensidades de mudanças nas taxas demográficas causadas pelos eventos estocásticos, incluindo catástrofes. Em adição, é possível avaliar como pequenas variações nos parâmetros médios das taxas vitais, seja representando incertezas das estimativas ou possíveis efeitos de estratégias de manejo, alteram as taxas de crescimento e dinâmicas populacionais (Lacy 1993, Akçakaya & Sjögren-Gulve 2000, Caswell 2000, Brito 2009). Desse modo, as AVP's permitem detectar espécies ameaçadas de extinção mesmo que estas não expressem atualmente os níveis extremos de fatores com potencial de aumentar sua propensão à extinção que a enquadrariam sob os critérios A-D da IUCN (Gärdenfors 2000). Ainda, possibilitam avaliar se esforços destinados à conservação já existentes (como a proteção de espécies em Unidades de Conservação) ou a serem implementados (como a criação de novas unidades ou estratégias de manejo populacionais) são mesmo eficientes em termos de garantir a viabilidade das populações.

O furnariídeo *Asthenes luizae* apresenta algumas características intrínsecas com potencial de torná-lo mais vulnerável à extinção, tais como: distribuição naturalmente restrita e fragmentada (em topos de montanha nos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço de Minas Gerais), alta especificidade de hábitat (em afloramentos rochosos), baixa capacidade de voo e pequeno tamanho de ninhada (= 2 ovos). Em adição, estudos ecológicos realizados na região de sua localidade-tipo, na Serra do Cipó, indicam altas taxas de predação ninhos e de nidoparasitismo pelo icterídeo *Molothrus bonariensis*, além de baixa densidade e escassez de fêmeas na população (*vide* Capítulos 2 e 3). Apesar disso, seu grau de ameaça sofreu subseqüentes ‘rebaixamentos’, indo de “em perigo” (em 1994) até “quase-ameaçado” (a partir de 2011) globalmente, principalmente devido ao aumento do conhecimento sobre sua distribuição (não mais considerada restrita a 10 ou menos localidades) e à suspeita de que seu hábitat possa ser mais estável do que se pressupunha (BirdLife International 2015). No entanto, muitas das informações que baseiam a avaliação de seu grau de ameaça são anedóticas e por vezes questionáveis, e não baseadas em estudos sistemáticos da espécie. Uma recente análise da sua extensão de ocorrência sugeriu que essa é pequena o suficiente para que a espécie seja considerada, no mínimo, como “Vulnerável” (Pena *et al.* 2014). Em adição, não existem estudos que avaliem se as populações existentes, mesmo aquelas teoricamente protegidas em Unidades de Conservação, são viáveis.

*Molothrus bonariensis* é um nidoparasita obrigatório generalista (Lowter 2015) que frequentemente reduz o sucesso reprodutivo de diversos de seus hospedeiros (Payne 1977, Post &

Wiley 1977, Fraga 1978, Reboreda *et al.* 2003). Em *A. luizae*, a frequência de parasitismo é alta (60%) e o impacto no sucesso de ninhos é extremo, uma vez que não é capaz de produzir nem um filhote legítimo em ninhos que são parasitados (Capítulo 2). Tais características são suficientes para que um manejo do parasita seja considerado (Rothstein & Peer 2005). Planos de manejo tem sido propostos e executados para recuperar populações de diversas espécies que sofrem com o nidoparasitismo pelos chamados *cowbirds* (*Molothrus* spp.), principalmente na América do Norte com o controle de *M. ater* (Ortega *et al.* 2005). Os métodos de controle direto mais comuns são a captura de indivíduos em armadilhas, o abatimento com carabinas e a remoção manual de ovos e ninhos parasitados dos ninhos dos hospedeiros (Cruz *et al.* 2005, Summers *et al.* 2006). No entanto, o controle direto de nidoparasitas é um processo custoso e nem sempre eficiente em recuperar uma população em declínio, mesmo quando eleva a produção de filhotes (Rothstein & Peer 2005). Desse modo, é desejável que sejam avaliadas, entre outros aspectos, as possíveis consequências demográficas para o hospedeiro dessa estratégia de manejo antes que seja implementada.

No presente estudo, foi conduzida a primeira AVP de *A. luizae*. Utilizou-se de modelos populacionais alimentados com taxas demográficas coletadas empiricamente ao longo de seis anos na Serra do Cipó, com o objetivo principal de se responder às seguintes perguntas: se mantidas as condições atuais, (1) a população que ocorre na Serra do Cipó é viável?; (2) o nidoparasitismo causa impactos na dinâmica populacional e sua remoção aumentaria a viabilidade da população?; e, (3) se todos os indivíduos ao longo da distribuição da espécie estiverem sujeitos às mesmas condições, a população global da espécie seria viável ou a espécie deveria ser considerada ameaçada de extinção? As hipóteses, baseadas no conhecimento da ecologia da espécie (dados desta tese e referências apresentadas na Introdução geral dessa tese) são de que a população foco do estudo não está estável, o nidoparasitismo por *Molothrus bonariensis* causa impactos na dinâmica populacional e o grau de ameaça da espécie difere do atualmente indicado pela IUCN.

## MATERIAL E MÉTODOS

A AVP foi realizada utilizando-se o programa Vortex, versão 10.1.4.0 (Lacy & Pollak 2015), que modela populações por meio de simulações baseadas no indivíduo e inclui os efeitos das estocasticidades ambientais, genéticas e demográficas. O programa foi especialmente desenvolvido para modelar populações de espécies com grande longevidade e baixa fecundidade, como mamíferos, aves e répteis (Lacy 1993). Assim, os eventos demográficos (reprodução, mortalidade) ocorrem a uma taxa sorteada, conforme as probabilidades e definições informadas pelo usuário. Dessa forma, sob um mesmo modelo, cada simulação (iteração) traça um caminho diferente para a população e o conjunto de iterações revela uma distribuição de probabilidades das possíveis



trajetórias e destinos da população conforme os parâmetros informados. Detalhes da estrutura e funcionamento do programa encontram-se descritos em Lacy (1993, 2000) e Lacy *et al.* (2015).

Os modelos populacionais foram parametrizados utilizando-se principalmente das estimativas das taxas vitais geradas de estudos em campo de indivíduos de *A. luizae* monitoradas entre 2009 e 2015 em duas áreas na Serra do Cipó (capítulos desta tese, Costa 2011, Freitas 2011). Considerou-se diferentes métodos para estimar os parâmetros requeridos na modelagem a partir dos dados disponíveis, bem como incertezas associadas aos valores dos parâmetros estimados, para a construção de modelos que melhor representassem a população monitorada. Dentre esses modelos (candidatos) foram selecionados três a serem utilizados como cenários-base para as demais análises: um cujo comportamento das populações simuladas mais se aproximou da dinâmica populacional observada em campo (cenário-base neutro) e duas alternativas, pessimista e otimista (ver adiante). A tabela 1 sumariza os valores utilizados para a construção de todos os modelos candidatos e no anexo I podem ser encontrados detalhes do significado de cada parâmetro, dos cálculos envolvidos para estimá-los a partir dos dados disponíveis e justificativas das escolhas tomadas na parametrização.

Em todas as simulações foram rodadas 500 iterações em um horizonte temporal de 100 anos e os resultados representam os valores médio  $\pm$  erro-padrão entre as iterações. Os resultados apresentados encontram-se descritos a seguir, indicando-se entre parênteses o nome correspondente ao parâmetro na versão utilizada do Vortex (Lacy *et al.* 2015; note que nem todos os resultados foram avaliados em todas as análises).

- *Probabilidade de extinção*: proporção de populações extintas; calculado a partir da probabilidade de sobrevivência ( $P[\text{survive}]$ ), que é a proporção de iterações de uma simulação nas quais a população não foi extinta, com a fórmula  $1 - P[\text{survive}]$ .

- *Taxas de crescimento intrínseco* –  $r$  – determinístico (Det  $r$ ) e estocástico (Stoch  $r$ ): geradas pelo Vortex por meio da resolução da equação de Euler [ $1 = \sum(l_x * m_x) * e^{-rx}$ ], onde  $l_x$  é a sobrevivência até a classe de idade  $x$  e  $m_x$  é a fecundidade (número médio de filhotes produzidos anualmente) por indivíduos da classe de idade  $x$ .

- *Taxas de crescimento finito* –  $\lambda$  – determinístico e estocástico: calculados como  $e^{[Det r]}$  e  $e^{[Stoch r]}$ , respectivamente.

- *Taxa reprodutiva líquida* –  $R_0$  – determinística, que é gerada pelo Vortex pela fórmula  $\sum(l_x * m_x)$ .

- *Probabilidade de extinção no ano*: proporção de iterações que são extintas em um dado ano ( $P[\text{extinction}]$ ).

- *Tempo para extinção*: tempo médio em anos de extinção dentre as populações que se extinguíram (TE).

- *Tamanho populacional*: número médio de indivíduos entre as populações que não se extinguíram (N[extant]).

- *Diversidade genética*: a heterozigosidade média esperada remanescente dentre as populações que não se extinguíram (GeneDiv).

As probabilidades de extinção e tamanho populacional foram avaliadas após 12, 20, 50 e 100 anos. À exceção do horizonte de 50 anos, os demais correspondem aos utilizados para avaliação do grau de ameaça das espécies pela IUCN (2012) sob o critério E: 10 anos ou 3 gerações (o que for mais longo) para CR; 20 anos ou 5 gerações para EN; e 100 anos para VU). O tempo de uma geração (T) de *A. luizae* foi calculado por meio de uma planilha eletrônica disponibilizada pela própria IUCN ([www.iucnredlist.org/documents/Generation\\_Length.xls](http://www.iucnredlist.org/documents/Generation_Length.xls)), que estima a idade média com que uma coorte de indivíduos produz filhotes por meio da fórmula:  $[T = \sum(x * l_x * m_x) / \sum(l_x * m_x)]$ ; onde  $x$  corresponde às classes de idades,  $l_x$  é a sobrevivência até a classe de idade  $x$  e  $m_x$  é a fecundidade (número médio de filhotes produzidos anualmente) por indivíduos da idade de classe  $x$ . Como não existe informações sobre senescência ou outras variações na sobrevivência e na fecundidade ao longo das idades pós-maturidade na espécie, foram utilizados valores fixos para os parâmetros das idades acima de 1 ano (adultos): fecundidade igual a 0,58 e sobrevivência igual a 0,71; e fecundidade e sobrevivência para idade entre 0 e 1 ano (jovens) iguais a 0 e 0,29, respectivamente (Capítulos 2 e 3). Assim, o tempo de geração foi estimado em 4 anos, resultado que se manteve mesmo empregando-se valores alternativos para os parâmetros: fecundidade igual a 1,06 (equivalente à fecundidade potencial sem nidoparasitismo; *vide* Capítulo 2) e uma ampla gama de valores (entre 0,1 e 0,9) para a sobrevivência de indivíduos na primeira classe de idade. O tempo de geração estimado aproxima-se do informado pela própria IUCN (2015; 3,8 anos).

**Tabela 1.** Parâmetros utilizados (*inputs*) para construir modelos demográficos de *Asthenes luizae* para análises de viabilidade populacional no programa Vortex. Valores alternativos usados em diferentes modelos estão separados por barras (/); valores usados no cenário-base neutro estão sublinhados. Veja texto e anexo I para detalhes.

Parâmetro	Valor	Observações e referências
<b>Definições gerais</b>		
Número de iterações	500	
Horizonte temporal (anos)	100	
Duração de cada "ano" (dias)	365	Monitoramento (a) <sup>1*</sup>
Definição de extinção	ausência de indivíduos de um dos sexos	
Depressão endogâmica	Presente (valores padrões do Vortex)	Ausente em cenário de manejo específico, durante seleção de modelos candidatos e nas simulações da população global.
Correlação da variação ambiental entre reprodução e mortalidade	0	Monitoramento (a) <sup>1*</sup>
<b>Reprodução</b>		
Sistema Reprodutivo	monogâmico de longa duração	Monitoramento (a, b) <sup>1</sup>
Idade da primeira reprodução (M e F)	1	Monitoramento (b, c, d) <sup>1*</sup> ; dados de espécies de Furnariidae <sup>2</sup>
Idade máxima de reprodução (M e F)	10	Assumido como igual à longevidade
Longevidade máxima (M e F)	10	Dados de espécies de Passeriformes neotropicais <sup>2</sup>
Nº máximo de ninhadas por ano	2	Monitoramento (a) <sup>1</sup>
Nº máximo de filhotes com sucesso por ninhada	2	Monitoramento (a) <sup>1</sup>
Razão sexual no nascimento (%M)	50	Monitoramento (a, b) <sup>1</sup>
Reprodução dependente da densidade	não	Não modelado
Fêmeas adultas reproduzindo (%)	Rm: <u>41</u> / Ro: 38 <sup>3</sup>	Considerado como fêmeas com sucesso reprodutivo. Monitoramento (a) <sup>1</sup> . Alterado em cenários de manejo.
d.p. devido à variação ambiental	10	Monitoramento (a) <sup>1*</sup>
Machos no <i>pool</i> reprodutivo (%)	100	Monitoramento (a, b) <sup>1</sup>
Distribuição de ninhadas por ano (%):		Monitoramento (a) <sup>1</sup>
0 ninhadas	0	
1 ninhada	83	Alterado em cenários de manejo
2 ninhadas	17	Alterado em cenários de manejo
Distribuição de filhotes por fêmea, por ninhada:	distribuição exata (%) especificada:	Monitoramento (a) <sup>1</sup>
1 filhote	Rm: <u>39</u> / Ro: 33 <sup>3</sup>	Alterado em cenários de manejo
2 filhotes	Rm: <u>61</u> / Ro: 67 <sup>3</sup>	Alterado em cenários de manejo
<b>Mortalidade anual (%)</b>		
Jovens (idade: 0-1 ano) (M e F)	Jj: 71 / Ji: <u>55</u> / Ja: 29 <sup>3</sup>	Monitoramento (b) <sup>1</sup>
d.p. devido à variação ambiental	5	Assumido como igual ao de machos adultos

Adultos (idade: > 1 ano):

Fêmeas	Ac: 29 / As: <u>54</u> <sup>3</sup>	Monitoramento (b) <sup>1</sup>
d.p. devido à variação ambiental	5	Assumido como igual ao de machos adultos
Machos	Ac: 29 / As: <u>24</u> <sup>3</sup>	Monitoramento (b) <sup>1</sup>
d.p. devido à variação ambiental	5	Monitoramento (b) <sup>1</sup>
<b>População</b>		
Tamanho inicial da população	800	Monitoramento (b) <sup>1</sup> . Usado 30 durante seleção de modelos candidatos e 21.800 para simular a população global.
Estrutura etária da população inicial (idades 1; 2; ...10)	Valores proporcionais: 14,1; 10,3; 7,5; 5,5; 4,0; 2,9; 2,2; 1,5; 1,2; 0,8	Porcentagens equivalentes à estrutura etária estável calculada automaticamente pelo Vortex para o modelo RmAcJi <sup>3</sup>
Capacidade suporte (K)	2.900	Monitoramento (b) <sup>1</sup> . Usado 500 durante seleção de modelos candidatos e 132.800 para simular a população global.
d.p. devido à variação ambiental	0	Não modelado

<sup>1</sup>Dados provenientes do monitoramento de uma população de *A. luizae* na Serra do Cipó, entre 2009 e 2015; referências: Capítulo 2 (a), Capítulo 3 (b), Costa 2011 (c), Freitas 2011 (d); \*assumido com base no monitoramento, mas não medido.

<sup>2</sup>Estudos com outras espécies de Passeriformes neotropicais (Snow & Lill 1974, Willis 1983, Woodworth *et al.* 1999, Morton & Stutchbury 2000) ou especificamente da família Furnariidae (Bennet & Owens 2002).

<sup>3</sup>Códigos referem-se a diferentes modelos candidatos que variam em relação a combinação de alternativas para parâmetros reprodutivos (Rm e Ro), de mortalidade de adultos (Ac, As) e de jovens (Jj, Ji e Ja); valores usados no cenário-base neutro (RmAsJi) estão sublinhados.

**Outras abreviações:** M: machos; F: Fêmeas; d.p.: desvio-padrão.

Como medida de viabilidade foi considerado que populações viáveis são aquelas com probabilidade de extinção menor do que 10% (ou, seu equivalente: probabilidade de persistência maior que 90%) em 100 anos. Esse conceito corresponde a uma espécie que não atinge o menor grau de ameaça (vulnerável) pelo critério E da IUCN. Essa é uma medida mais conservadora do que uma das propostas de Shaffer (1981) para se definir tamanhos populacionais mínimos viáveis (99% de persistência por 1.000 anos) ou a tradicional probabilidade de persistência de 95% por 100 anos (Soulé 1987).

Em todos os modelos, a extinção foi definida como a ausência de indivíduos de um dos sexos na população, o “nascimento” foi definido como o momento em que ninhegos deixam o ninho com sucesso e o sistema de acasalamento foi definido como monogâmico de longa duração. A sequência de eventos em cada ciclo anual e demais parâmetros não aqui mencionados foram mantidos conforme o padrão do Vortex.

### Modelos candidatos

Foram construídos 12 modelos iniciais para serem avaliados quanto a melhor correspondência com as dinâmicas populacionais observadas em campo, a fim de se selecionar um

modelo básico (modelo-base neutro) e duas alternativas (pessimista e otimista) como cenários-base para as demais análises. Os parâmetros que variaram entre os modelos candidatos são aqueles em que há maior grau de incerteza a respeito de suas estimativas. O parâmetro de maior incerteza é a mortalidade de jovens (classe etária entre 0 e 1 ano), uma vez que a estimativa gerada a partir da população monitorada foi baseada em poucos indivíduos, apresentando grande variabilidade estatística (Capítulo 3). Recomenda-se que na ausência de dados confiáveis da sobrevivência de jovens é mais apropriado o uso de uma gama de valores em vez de taxas ou proporções pré-determinadas baseadas em outras espécies (Anders & Marshall 2005). Uma vez que a sobrevivência de jovens em aves é geralmente menor do que a de aves adultas (Gill 2007), uma mortalidade de jovens igual à de adultos pode ser considerada como uma subestimativa do parâmetro. Desse modo, três possibilidades foram consideradas para o parâmetro: 1) de que a mortalidade de jovens é tal qual a média estimada a partir dos indivíduos jovens monitorados (codificada com 'Jj'); 2) de que a mortalidade de jovens não difere da de adultos, sendo empregada nas simulações a mesma estimativa gerada para adultos ('Ja'); e 3) uma possibilidade intermediária ('Ji'), na qual foi assumido o valor médio menos um desvio-padrão do estimado a partir dos indivíduos jovens monitorados.

Outra incerteza é se a mortalidade dos adultos difere entre os sexos. Na população monitorada foi observado uma crescente escassez de fêmeas e a mortalidade estimada para fêmeas foi maior do que para machos. No entanto, devido ao baixo número de indivíduos monitorados de cada sexo, especialmente o de fêmeas, a diferença das mortalidades sexo-específicas foi apenas marginalmente significativa (Capítulo 3). Desse modo, foram consideradas as duas possibilidades: 1) de que a mortalidade de adultos difere entre os sexos ('As'); 2) de que a mortalidade de adultos é constante entre os sexos ('Ac').

Duas possibilidades de cálculo de dois parâmetros reprodutivos (a *proporção de fêmeas reproduzindo* e a *distribuição do número de filhotes por ninhada com sucesso*) também foram consideradas: 1) a partir das proporções observadas diretamente em campo ('Ro') e 2) a partir de estatísticas derivadas de taxas de sucesso de ninhos pelo método de Mayfield ('Rm') e adaptações de modelos de fecundidade (veja Anexo I para métodos detalhados). Embora os métodos usados nesta última sejam considerados provavelmente os mais acurados (*vide* Capítulo 2), as duas possibilidades foram consideradas na construção dos modelos candidatos para verificar se essa incerteza seria relevante para o comportamento dos modelos.

Os 12 modelos candidatos representam combinações desses três pares de possibilidades (*e.g.*, RmAcJa, RmAcJj, RoAsJi etc), sendo aqueles cujas taxas reprodutivas derivam de sucesso de ninhos, a mortalidade de jovens é maior do que a de adultos, e a mortalidade de adultos é sexo-específica (*i.e.* RmAsJj e RmAsJi) considerados *a priori* como os modelos que mais devem se

aproximar da realidade observada. O tamanho populacional inicial nas simulações dos modelos candidatos foi de 30 indivíduos, de modo a se aproximar ao observado no primeiro ano do monitoramento em campo, e as tendências populacionais ao longo dos seis primeiros anos das simulações foram comparadas ao observado ao longo dos anos de monitoramento (Capítulo 3).

Como não há informação a respeito da distribuição etária da população, foram empregados para o início das simulações os valores proporcionais a uma distribuição etária estável correspondente a uma população com mortalidade constante entre sexos e mortalidade de jovens intermediária (*i.e.*,  $R_{mAcJi}$ ). Esse procedimento foi adotado porque caso fosse assumido uma distribuição etária estável calculada automaticamente pelo Vortex para cada modelo, seriam geradas diferentes distribuições entre os modelos, algumas com um número muito baixo (em relação à população inicial observada em campo) de fêmeas nas populações iniciais de 30 indivíduos.

### ***Cenários alternativos a partir dos modelos-base***

Uma vez selecionados os modelos dos cenários-base, esses foram utilizados para simular populações com tamanhos iniciais equivalentes ao número de indivíduos reprodutores estimado para o Parque Nacional da Serra do Cipó (PARNA Cipó), que é a Unidade de Conservação limítrofe às áreas onde os indivíduos foram monitorados (*vide* Material e Métodos gerais dessa tese). O tamanho populacional inicial para o PARNA Cipó (800 indivíduos) baseou-se na densidade média de indivíduos por afloramento rochoso observada ao longo dos seis anos de monitoramento da espécie em campo, que foi multiplicada pelas áreas estimadas de afloramento rochoso em cada região. Como capacidade-suporte ( $k$ ) de cada região, considerou-se o número de indivíduos estimado com base na densidade que seria exibida caso todos os territórios estivessem ocupados por pares de adultos reprodutores (*vide* Capítulo 3).

A partir dos cenários-base foram criadas duas variações de modo a avaliar dois tipos de possíveis impactos e consequências de possíveis estratégias de manejo que os eliminassem, descritos a seguir.

#### ***Cenário sem depressão endogâmica***

A ocorrência de depressão endogâmica foi desconsiderada para permitir avaliar seu impacto nos cenários-base. Dessa forma, pôde-se simular uma estratégia de manejo que removesse esse impacto, por exemplo, por meio da translocação de indivíduos de *A. luizae* provenientes de outras populações.

#### ***Cenário sem nidoparasitismo***

Três parâmetros reprodutivos (*distribuição do número de filhotes por ninhadas por fêmea, distribuição de ninhadas por ano e proporção de fêmeas reproduzindo*) foram alterados a partir dos cenários-base para representar cenários hipotéticos na ausência do parasitismo, simulando uma estratégia de manejo que removesse esse impacto, por exemplo, por meio do controle da população de *M. bonariensis*. O cálculo dos valores desses parâmetros seguiu o descrito no Anexo I para os cenários-base, porém foram considerados como legítimos todos os filhotes produzidos em ninhos de *A. luizae* (legítimos ou parasitas) na população monitorada. Desse modo, simulou-se a ausência do parasitismo mantendo-se as taxas naturais de perda de ninhos por outros fatores (*e.g.*, predação) observadas para a espécie (*vide* Capítulo 2). Os valores assumidos para os parâmetros na ausência de nidoparasitismo foram, então: 55% de fêmeas reproduzindo com sucesso; 70% das fêmeas com uma ninhada e 30% com duas; 38% dos ninhos produzindo um filhote e 62%, dois filhotes.

### **Análises de perturbação**

Análises de perturbação demográfica foram conduzidas para explorar como a taxa de crescimento e a vulnerabilidade à extinção das populações modeladas respondem a variações das taxas vitais (sobrevivência e reprodução). Os parâmetros com maior impacto podem ser interpretados tanto como possíveis focos de estratégias de manejo quanto como aqueles cuja redução de sua incerteza é mais importante ser diminuída, priorizando pesquisas e coleta de dados futuras (Akçakaya & Sjögren-Gulve 2000, Caswell 2000). Em adição, as análises de perturbação têm importante contribuição para a teoria das histórias de vida (Saether & Bakke 2000, Stahl & Oli 2006).

As análises de perturbação foram realizadas a partir de mudanças tanto absolutas (análise de sensibilidade) quanto proporcionais (análise de elasticidade, ou “sensibilidade proporcional”; Caswell 2000) dos parâmetros demográficos, e as respostas foram medidas tanto em  $\lambda$  quanto no tempo médio para extinção. Os parâmetros perturbados foram a mortalidade anual de machos adultos, de fêmeas adultas e de jovens, e a proporção de fêmeas reproduzindo com sucesso anualmente. Perturbou-se um parâmetro por vez enquanto os demais mantiveram-se inalterados (na mortalidade de jovens, machos e fêmeas foram alterados juntos).

As análises foram realizadas com populações de tamanho inicial equivalente ao PARNA Cipó (800 indivíduos) sob os modelos-base pessimista e otimista definidos na seleção dos modelos candidatos, de modo a contemplar dois extremos de dinâmicas populacionais possíveis conforme parâmetros derivados do monitoramento em campo.

As análises de perturbação foram implementadas utilizando-se o módulo de criação de cenários de sensibilidade do Vortex com a opção “*Single-Factor*”. Na análise de sensibilidade foram

definidos no Vortex valores mínimos, máximos e de incrementos em que valores discretos dos parâmetros foram amostrados. Mínimos e máximos foram previamente calculados para cada parâmetro como o correspondente aos valores dos cenários-base -15 e +15, respectivamente, enquanto o incremento foi o valor fixo de 5. Por exemplo, mínimo e máximo da mortalidade de machos sob o modelo pessimista (valor-base = 24) foram definidos como 9 e 39, respectivamente. Na análise de elasticidade foram informados ao Vortex as listas de valores discretos a serem testados para cada parâmetro, calculados previamente de modo a corresponderem a 10, 20, 30 e 50% na direção mais provável de causar um aumento na taxa de crescimento e em 10 e 20% na direção oposta. Assim, para as mortalidades considerou-se uma redução de até 50% e um aumento de até 20%, enquanto que para o parâmetro reprodutivo foi o oposto. Para o cálculo da mortalidade de machos sob o modelo pessimista, por exemplo, foram utilizados como decréscimo e aumento de 20% os valores 19,2 (= 0,8\*24) e 28,8 (= 1,2\*24), respectivamente.

Os valores da sensibilidade ( $s$ ) e da elasticidade ( $e$ ) foram calculados com as fórmulas [ $s = \Delta X/\Delta\theta$ ] e [ $e = (\theta/X)*(\Delta X/\Delta\theta)$ ], respectivamente, onde  $X$  representa a variável resposta,  $\theta$  representa o parâmetro que foi alterado na análise e  $\Delta$  representa a diferença entre os novos valores de  $X$  ou  $\theta$  em relação aos seus valores originais, sob os cenários-base (Caswell 2000, Williams *et al.* 2002). Para facilitar a comparação entre os parâmetros, os valores de sensibilidade e elasticidade foram calculados em módulo e, posteriormente, adicionou-se o sinal resultante de  $\Delta X$ , ou seja, negativo quando  $X$  diminuiu e positivo quando  $X$  aumentou.

Vários dos procedimentos aqui empregados - por exemplo, a escolha dos parâmetros perturbados (*e.g.*, mortalidades ao invés de sobrevivências) e das variáveis-resposta (*e.g.*, relacionadas à probabilidade de extinção, em adição à taxa de crescimento), embora difiram dos descritos por Caswell (2000), concordam com os que têm sido empregados em AVP's por meio de modelos estocásticos com finalidade conservacionista (*e.g.* Zhang & Zheng 2007, Duca *et al.* 2009, López-López *et al.* 2012).

### **Projeção da dinâmica populacional global**

Os cenários-bases foram utilizados para simular populações com tamanhos equivalentes à população global *sensu* IUCN (2014), ou seja, ao número de indivíduos reprodutores (“maduros” - *mature individuals*) estimado para toda a área de distribuição da espécie. Para tal, considerou-se a mínima divisão da população global em três grandes subpopulações (norte, centro e sul), separadas por *c.* de 50-100 km de habitats desfavoráveis, entre as quais a dispersão de indivíduos deve ser nula (*vide* Figura 1 do Capítulo 3). As três subpopulações foram simuladas simultaneamente em um modelo metapopulacional no Vortex, mas sem dispersão entre elas, permitindo avaliá-las



separadamente e também o desempenho da população global (equivalente à metapopulação, no modelo). Os tamanhos populacionais iniciais utilizados foram: 700 (Norte), 1.900 (Centro) e 19.200 (Sul) indivíduos (Capítulo 3).

As probabilidades de extinção da população global foram utilizadas para avaliar o grau de ameaça da espécie segundo o critério E da IUCN (2012, 2014):  $\geq 50\%$  dentro de 10 anos ou três gerações (CR),  $\geq 20\%$  dentro de 20 anos ou cinco gerações (EN),  $\geq 10\%$  dentro de 100 anos (VU).

## RESULTADOS

### Seleção dentre modelos candidatos

Os 12 modelos candidatos geraram taxas de crescimento determinístico negativas (*i.e.*,  $r < 0$ ;  $\lambda$  e  $R_0 < 1$ ; Tabela 2) e as populações simuladas também geraram taxas médias de crescimento estocástico negativas (Tabela 3). As duas possibilidades de se calcular os parâmetros reprodutivos ( $R_0$  e  $R_m$ ) geraram modelos muito similares tanto em relação às estatísticas determinísticas quanto às estocásticas, incluindo o comportamento médio das populações simuladas em termos de variação do tamanho populacional (Figura 1). Modelos com mortalidade de adultos sexo-específica apresentaram taxas de crescimento menores do que seus correspondentes com mortalidade de adultos constante entre sexos. O aumento da mortalidade de jovens (*i.e.*,  $J_a < J_i < J_j$ ), levou à diminuição das taxas de crescimento e ao aumento da variabilidade ( $E.P.(r)$ ) das taxas de crescimento e do tempo de geração em todos os modelos, além do aumento do desvio da razão sexual para machos dentre os modelos com mortalidade sexo-específica.

Os modelos que geraram populações menos similares entre si em relação aos métodos de se calcular os parâmetros reprodutivos foram aqueles em que a mortalidade de jovens é igual à de adultos e a mortalidade de adultos não varia entre os sexos (*i.e.*,  $R_{mAcJa}$  e  $R_{oAcJa}$ ). Tais modelos foram também os que geraram tendências mais distintas da população monitorada, sob os quais o declínio no número de indivíduos foi menos acentuado (Figura 1). Por outro lado, os modelos nos quais a mortalidade de jovens é igual ao estimado para a classe e a mortalidade de adultos é sexo-específica ( $R_{mAsJj}$  e  $R_{oAsJj}$ ) geraram populações com declínio no número de indivíduos um pouco mais acentuado do que o observado na população monitorada.

Em todos os modelos candidatos a probabilidade de persistências das populações com tamanho inicial de 30 indivíduos foi nula (0%) ou menor do que 1% ao final de 100 anos (Figura 2). Os modelos com maior desvio da população monitorada ( $R_{mAcJa}$  e  $R_{oAcJa}$ ) apresentaram probabilidade de persistência  $< 90\%$  (*i.e.*, populações inviáveis) a partir do 11º ano e os demais logo a partir do 3º ao 7º ano. O tempo médio para extinção em todos os modelos candidatos foi estimado

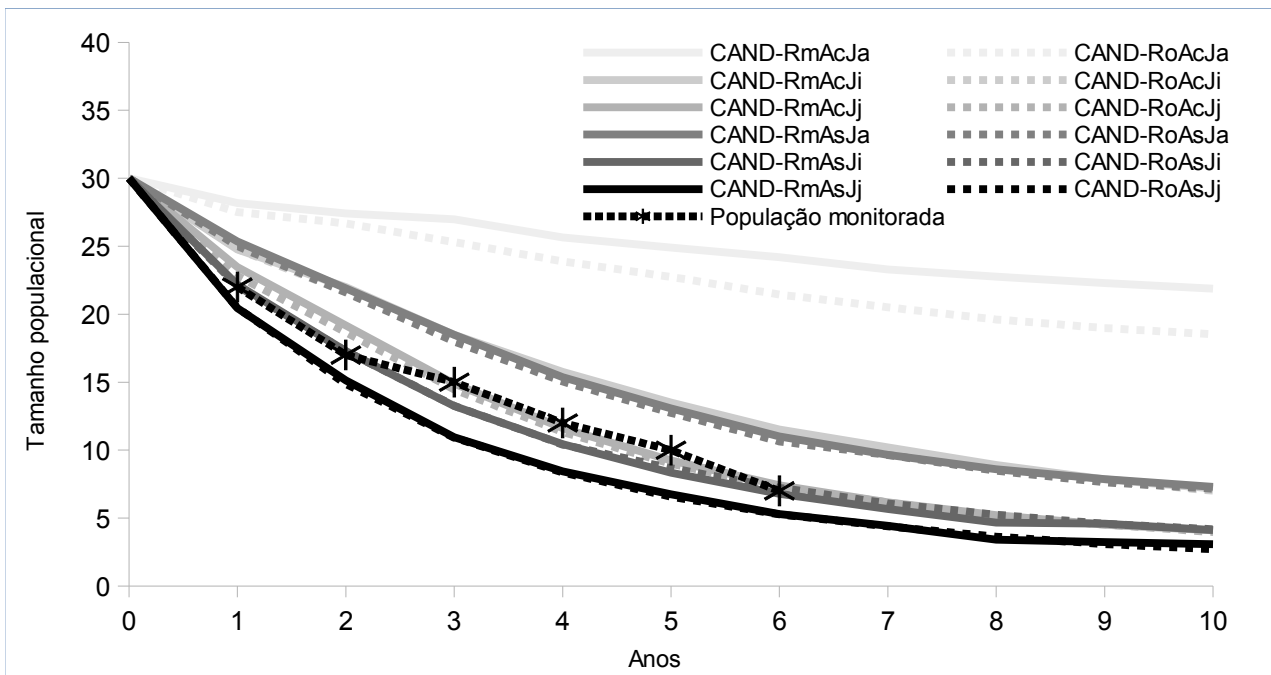
entre 5,6 e 30,5 anos (Tabela 3).

**Tabela 2.** Estatísticas determinísticas dos modelos populacionais sob os diferentes modelos candidatos para *Asthenes luizae*: taxas de crescimento determinístico intrínseco ( $r$ ) e finito ( $\lambda$ ), taxa reprodutiva líquida ( $R_0$ ), tempo de geração em anos para fêmeas (F) e machos (M) e razão-sexual entre adultos (M:F). Os modelos diferem entre si quanto aos parâmetros reprodutivos ( $R_m$ : taxas derivadas de sucesso de ninhos pelo método de Mayfield e modelos de fecundidade;  $R_o$ : taxas derivadas das proporções observadas), de mortalidade de adultos (Ac: mortalidade constante entre os sexos; As: mortalidade sexo-específica) e de mortalidade de jovens (Ja: mortalidade igual à de adultos; Ji: mortalidade intermediária entre a de adultos e a estimada para jovens; Jj: mortalidade tal qual estimada para jovens).

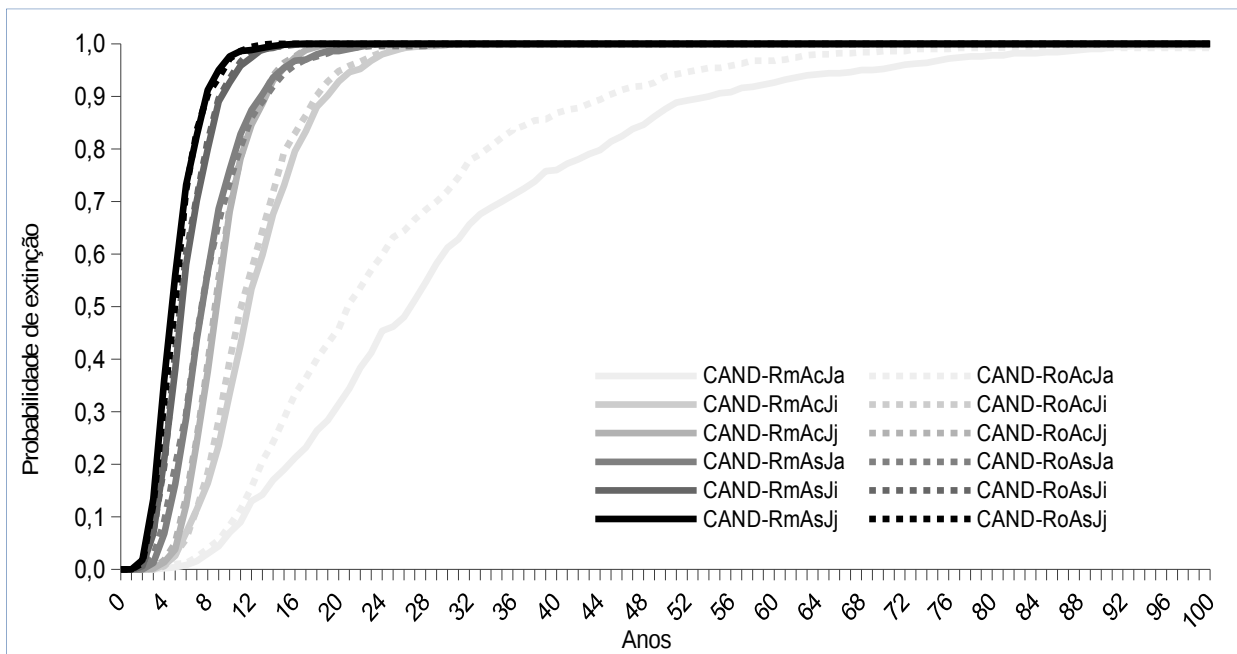
	$r$		$\lambda$		$R_0$		Tempo de geração		Razão-sexual	
	$R_m$	$R_o$	$R_m$	$R_o$	$R_m$	$R_o$	$R_m$	$R_o$	$R_m$	$R_o$
<b>Ja</b>	-0,0280	-0,0400	0,9724	0,9608	0,9146	0,8793	F: 3,18; M: 3,18	F: 3,21; M: 3,21	1	1
<b>Ac Ji</b>	-0,1538	-0,1635	0,8574	0,8492	0,5797	0,5573	F: 3,54; M: 3,54	F: 3,58; M: 3,58	1	1
<b>Jj</b>	-0,2538	-0,2620	0,7758	0,7695	0,3736	0,3592	F: 3,88; M: 3,88	F: 3,91; M: 3,91	1	1
<b>Ja</b>	-0,3126	-0,3276	0,7315	0,7207	0,5075	0,4879	F: 2,17; M: 4,58	F: 2,19; M: 4,64	4,5	4,7
<b>As Ji</b>	-0,4688	-0,4806	0,6258	0,6184	0,3217	0,3092	F: 2,42; M: 5,2	F: 2,44; M: 5,24	7,7	8,1
<b>Jj</b>	-0,5892	-0,5988	0,5548	0,5495	0,2073	0,1993	F: 2,67; M: 5,65	F: 2,69; M: 5,68	12,2	12,6

**Tabela 3.** Estatísticas resultantes das simulações dos modelos populacionais sob os diferentes modelos candidatos para *Asthenes luizae*: taxas de crescimento intrínseco estocástico ( $r$ ), tamanho populacional ao final do 6º ano, probabilidade de extinção (PE) ao final do 100º ano e tempo médio para extinção. Os modelos diferem entre si quanto aos parâmetros reprodutivos ( $R_m$ : taxas derivadas de sucesso de ninhos pelo método de Mayfield e modelos de fecundidade;  $R_o$ : taxas derivadas das proporções observadas), de mortalidade de adultos (Ac: mortalidade constante entre os sexos; As: mortalidade sexo-específica) e de mortalidade de jovens (Ja: mortalidade igual à de adultos; Ji: mortalidade intermediária entre a de adultos e a estimada para jovens; Jj: mortalidade tal qual estimada para jovens).

	$r$ (estocástico)		Tam. pop (6º ano)		PE (100º ano)		Tempo médio para extinção	
	$R_m$	$R_o$	$R_m$	$R_o$	$R_m$	$R_o$	$R_m$	$R_o$
<b>Ja</b>	-0,0678 ± 0,0019	-0,0834 ± 0,0022	24,2 ± 0,5	21,5 ± 0,5	0,996 ± 0,0028	0,992 ± 0,004	30,5 ± 0,78	24,6 ± 0,6
<b>Ac Ji</b>	-0,1771 ± 0,0032	-0,1840 ± 0,0033	11,5 ± 0,3	11,1 ± 0,3	1 ± 0	1 ± 0	12,9 ± 0,21	12,4 ± 0,21
<b>Jj</b>	-0,2474 ± 0,0037	-0,2538 ± 0,0037	7,4 ± 0,2	7,3 ± 0,2	1 ± 0	1 ± 0	9,6 ± 0,13	9,5 ± 0,13
<b>Ja</b>	-0,1958 ± 0,0038	-0,1987 ± 0,004	11 ± 0,3	10,6 ± 0,3	1 ± 0	1 ± 0	8,7 ± 0,16	8,7 ± 0,17
<b>As Ji</b>	-0,2831 ± 0,0045	-0,2840 ± 0,0044	6,8 ± 0,2	7,2 ± 0,2	1 ± 0	1 ± 0	6,5 ± 0,11	6,4 ± 0,11
<b>Jj</b>	-0,3408 ± 0,005	-0,3367 ± 0,0048	5,3 ± 0,2	5,3 ± 0,2	1 ± 0	1 ± 0	5,6 ± 0,1	5,7 ± 0,09



**Figura 1.** Variação do tamanho populacional ao longo de 10 anos sob os diferentes modelos populacionais candidatos (CAND) para *Asthenes luizae*. Os modelos diferem entre si quanto aos parâmetros reprodutivos (Rm: taxas derivadas de sucesso de ninhos pelo método de Mayfield e modelos de fecundidade [linhas contínuas]; Ro: taxas derivadas das proporções observadas [linhas tracejadas]), de mortalidade de adultos (Ac: mortalidade constante entre os sexos [tons mais claros]; As: mortalidade sexo-específica [tons mais escuros]) e de mortalidade de jovens (Ja: mortalidade igual à de adultos; Ji: mortalidade intermediária entre a de adultos e a estimada para jovens; Jj: mortalidade tal qual estimada para jovens). Os tamanhos populacionais observados na população monitorada em campo entre 2009 e 2015 na Serra do Cipó, Minas Gerais (Capítulo 3), estão apresentados por asteriscos ligados por linha pontilhada.



**Figura 2.** Probabilidade de extinção das populações simuladas ao longo de 100 anos sob os diferentes modelos populacionais candidatos (CAND) para *Asthenes luizae*. Os modelos diferem entre si quanto aos parâmetros reprodutivos (Rm: taxas derivadas de sucesso de ninhos pelo método de Mayfield e modelos de fecundidade [linhas contínuas]; Ro: taxas derivadas das proporções observadas [linhas tracejadas]), de mortalidade de adultos (Ac: mortalidade constante entre os sexos [tons mais claros]; As: mortalidade sexo-específica [tons mais escuros]) e de mortalidade de jovens (Ja: mortalidade igual à de adultos; Ji: mortalidade intermediária entre a de adultos e a estimada para jovens; Jj: mortalidade tal qual estimada para jovens).

Dentre os modelos candidatos considerados *a priori* como aqueles que mais deveriam se aproximar da realidade observada, RmAsJj e RmAsJi, o último apresentou melhor correspondência, sendo elencado como modelo-base neutro. Para incorporar as incertezas nos parâmetros, foram também selecionados os modelos com menor e maior taxa de crescimento ( $r$ ) dentre aqueles com parâmetros reprodutivos baseados nas taxas de sucesso de ninhos ( $R_m$ ) que geraram populações simuladas que se comportaram de modo semelhante à população monitorada em campo em relação à variação do tamanho populacional ao longo dos anos. Desse modo, definiu-se como possibilidades pessimistas e otimistas os modelos RmAsJj e RmAcJi, respectivamente. Ressalta-se que o modelo-base pessimista é o que apresenta as estimativas médias exatamente como calculadas com base na população monitorada, enquanto o modelo-base neutro assume uma mortalidade de jovens menor do que o estimado e o modelo-base otimista, além disso, assume também que a mortalidade de adultos não varia entre os sexos.

### **Viabilidade das populações do PARNA Cipó com e sem manejo**

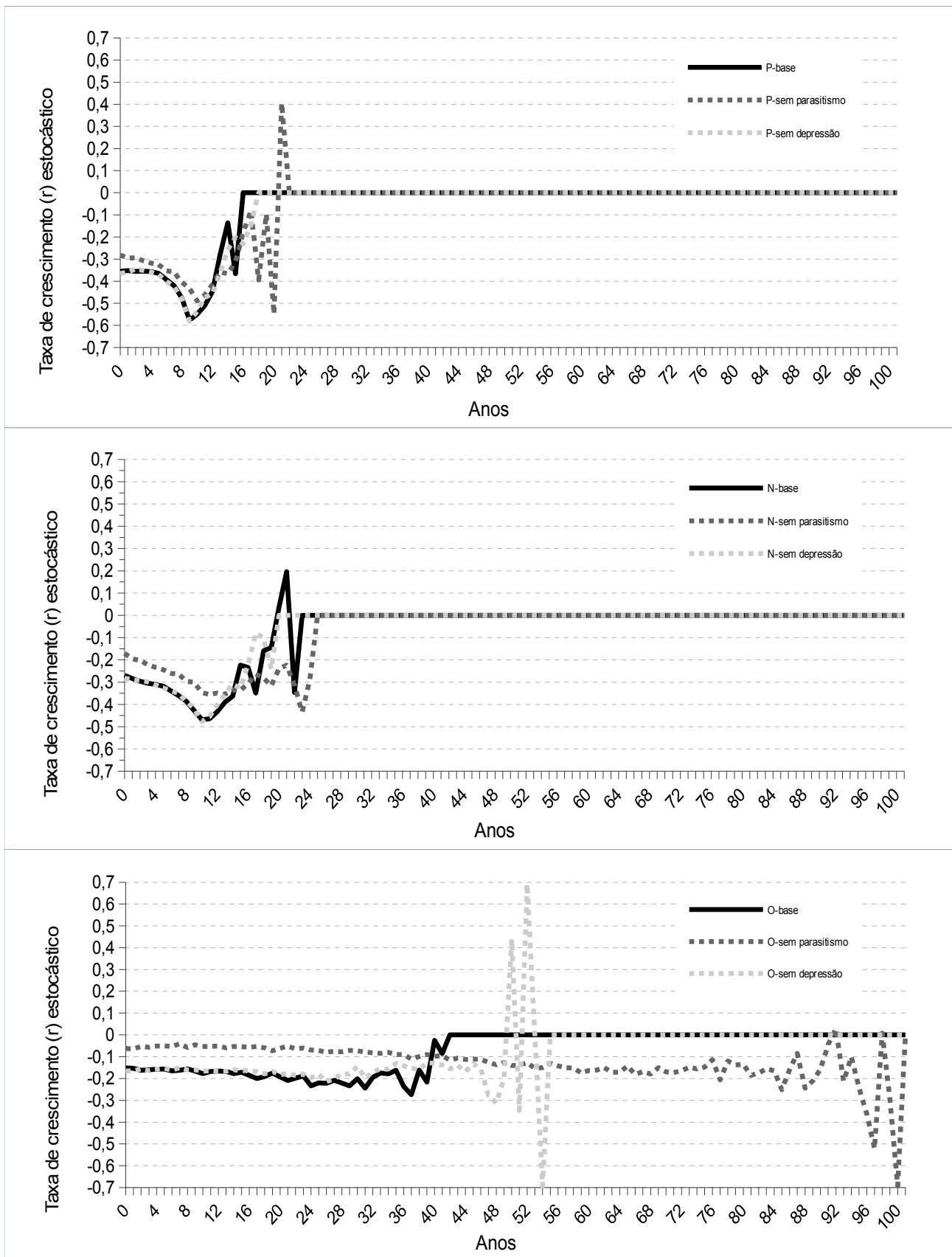
As simulações da população de *A. luizae* do PARNA Cipó indicaram que provavelmente esta não é viável ao longo de 100 anos, sob todos os modelos do cenário-base – pessimista, neutro e otimista – e também sob os cenários alternativos – sem os efeitos da depressão endogâmica e do nidoparasitismo de ninho. As taxas de crescimento ( $r$ ) determinístico e as médias entre anos e iterações do  $r$  estocástico foram todas negativas (Tabela 4) e as variações do  $r$  estocástico médio entre iterações ao longo dos anos também mantiveram-se predominantemente abaixo de zero, raramente atingindo valores positivos (Figura 3).

Os cenários alternativos diferenciaram-se dos cenários-base principalmente sob o modelo otimista. No entanto, a remoção da depressão endogâmica não causou grandes alterações no comportamento médio das populações simuladas (Figura 4), sendo seu pequeno efeito notado apenas nas probabilidades de extinção por volta do 35º ano no modelo otimista (elevação do  $r$  estocástico de  $-0,1817 \pm 0,0014$  para apenas  $0,1690 \pm 0,001$ ; variação de 7%; Figura 5). Por outro lado, a remoção dos efeitos do nidoparasitismo foi mais notável, sobretudo sob o modelo otimista, em que houve uma diferença de até 95 pontos percentuais na probabilidade de extinção por volta do 39º ano das simulações (elevação do  $r$  estocástico para  $-0,0895 \pm 0,0009$ ; variação de 51%). No entanto, a ausência de nidoparasitismo apenas atrasou a extinção das populações simuladas, sem ser capaz de evitá-las, em todos os modelos. Apenas 0,4% das iterações (2 de 500) do modelo otimista sem nidoparasitismo não se extinguiram, mas essas apresentaram apenas  $6,5 \pm 2,5$  indivíduos e mantiveram apenas 37,5% da diversidade genética original ao final de 100 anos (Figura 6).

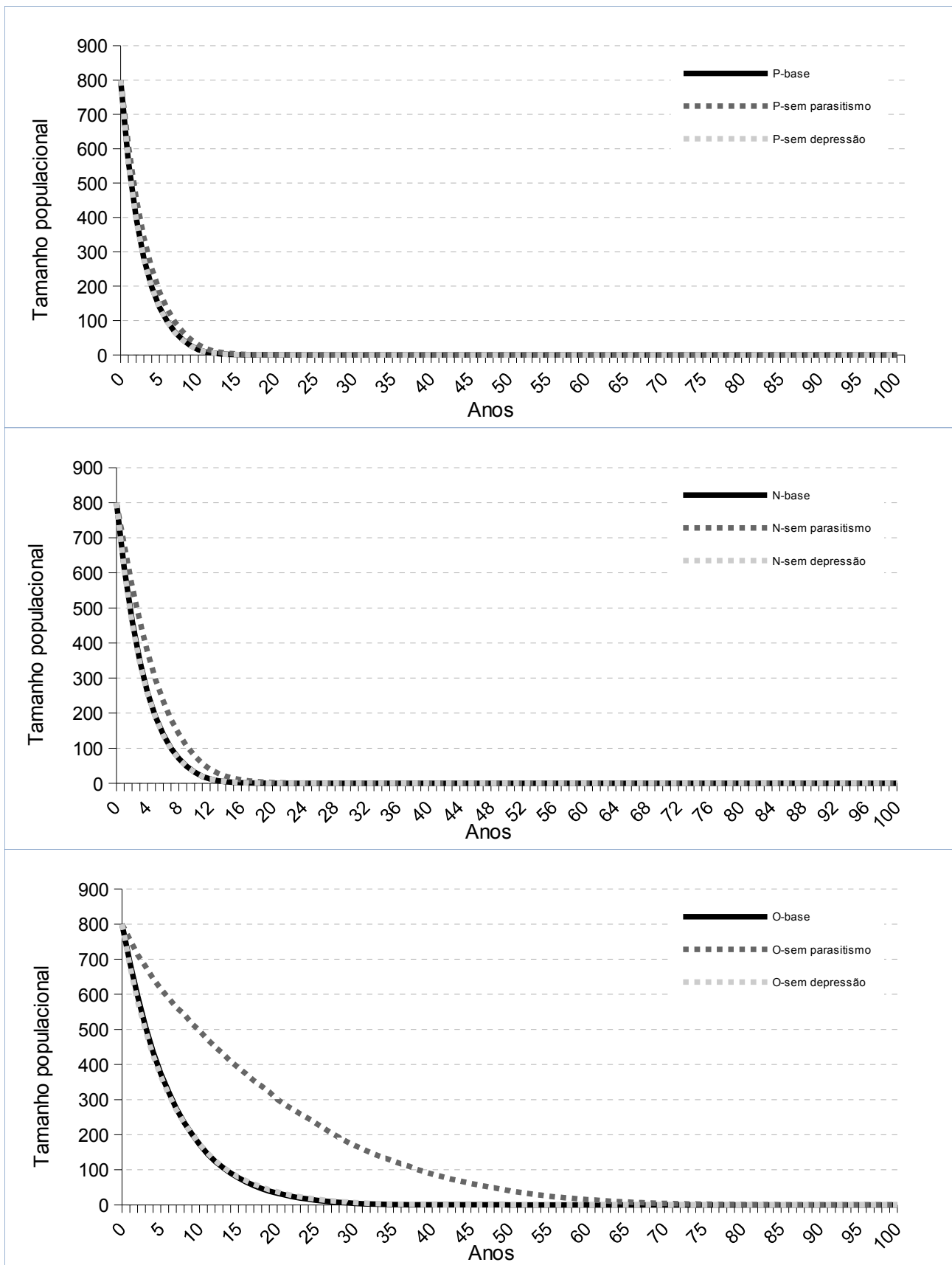
Sob o modelo pessimista, as populações simuladas se extinguíram principalmente por volta do 11º ao 13º ano, com pouca variação entre as iterações e os cenários. Sob o modelo neutro, as extinções ocorreram, em média, por volta do 13 ao 19º ano e, na ausência do parasitismo, quatro anos após. Por outro lado, sob o modelo otimista, o tempo médio para a extinção na ausência de parasitismo (61 anos) é quase o dobro do tempo com parasitismo (31-33 anos), embora com maior variação (Figura 7).

**Tabela 4.** Sumário dos resultados da Análise de Viabilidade Populacional da população de *Asthenes luizae* do PARNA Cipó, Minas Gerais, simulada por 100 anos sob os modelos pessimistas, neutros e otimistas, utilizando os parâmetros dos cenários-base (em negrito) e os parâmetros alternativos que simulam a ausência dos efeitos da depressão endogâmica e do nidoparasitismo.

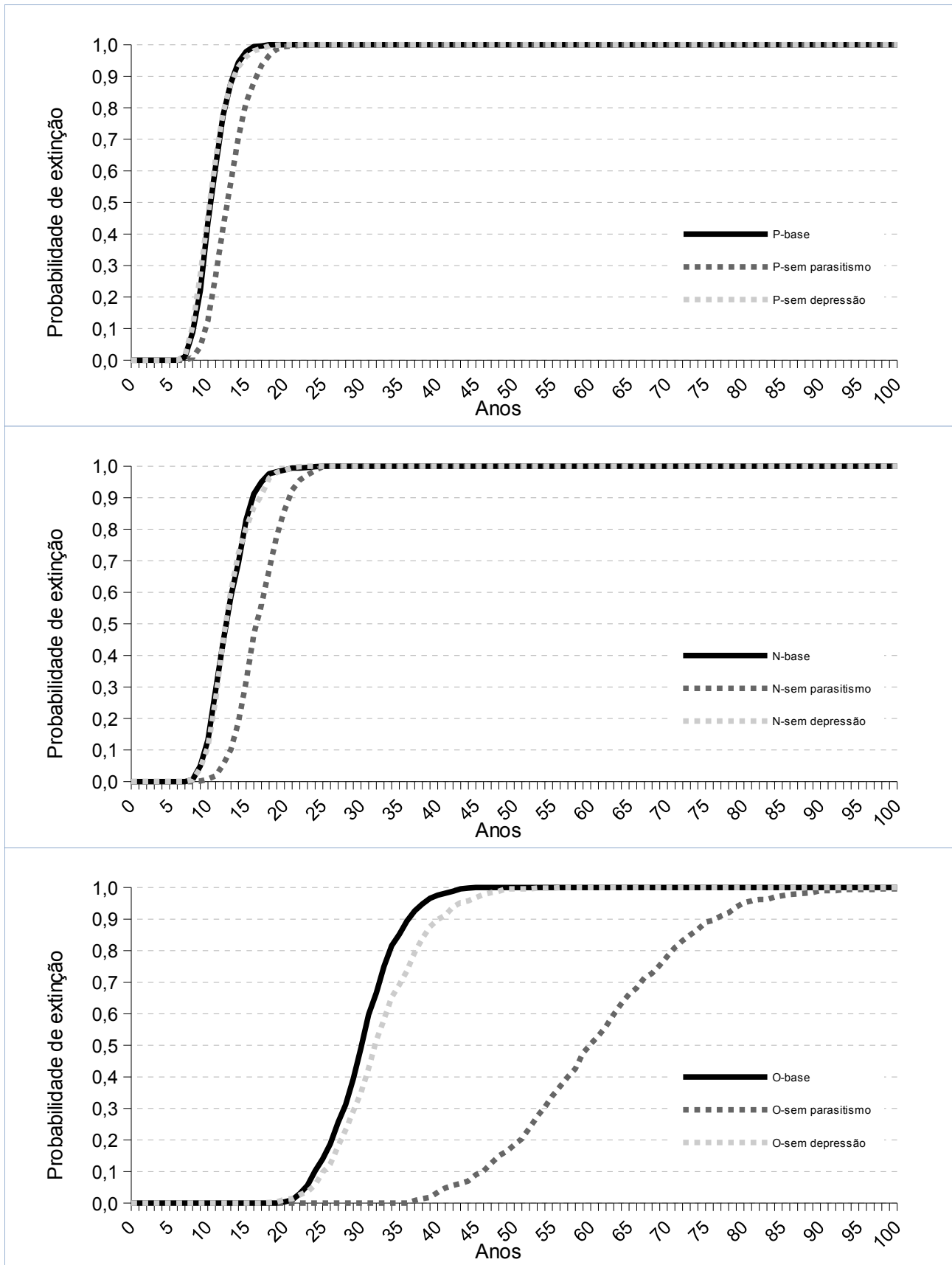
Modelo	Taxa de crescimento (r)		Probabilidade de extinção ao final de:				Anos para extinção
	Determinístico	Estocástico	12 anos	20 anos	50 anos	100 anos	
<b>Neutro</b>	<b>-0,4688</b>	<b>-0,3458 ± 0,002</b>	<b>0,446 ± 0,022</b>	<b>0,988 ± 0,005</b>	<b>1 ± 0</b>	<b>1 ± 0</b>	<b>13,2 ± 0,12</b>
sem depressão	-0,4688	-0,3433 ± 0,002	0,45 ± 0,022	0,986 ± 0,005	1 ± 0	1 ± 0	13,3 ± 0,12
sem parasitismo	-0,3319	-0,2754 ± 0,0018	0,054 ± 0,01	0,86 ± 0,016	1 ± 0	1 ± 0	17,1 ± 0,14
<b>Pessimista</b>	<b>-0,5892</b>	<b>-0,3981 ± 0,0021</b>	<b>0,776 ± 0,019</b>	<b>1 ± 0</b>	<b>1 ± 0</b>	<b>1 ± 0</b>	<b>11,1 ± 0,09</b>
sem depressão	-0,5892	-0,3982 ± 0,0021	0,786 ± 0,018	1 ± 0	1 ± 0	1 ± 0	11,0 ± 0,1
sem parasitismo	-0,4790	-0,3524 ± 0,002	0,422 ± 0,022	0,994 ± 0,004	1 ± 0	1 ± 0	13,3 ± 0,11
<b>Otimista</b>	<b>-0,1538</b>	<b>-0,1817 ± 0,0014</b>	<b>0 ± 0</b>	<b>0,004 ± 0,003</b>	<b>1 ± 0</b>	<b>1 ± 0</b>	<b>30,7 ± 0,21</b>
sem depressão	-0,1538	-0,1690 ± 0,001	0 ± 0	0,012 ± 0,005	0,996 ± 0,003	1 ± 0	32,9 ± 0,27
sem parasitismo	-0,0434	-0,0895 ± 0,0009	0 ± 0	0 ± 0	0,184 ± 0,017	0,996 ± 0,003	61,0 ± 0,52



**Figura 3.** Taxa de crescimento ( $r$ ) estocástico da população de *Asthenes luizae* do PARNA Cipó, Minas Gerais, simulada por 100 anos sob os modelos pessimista (P; gráfico superior), neutro (N; central) e otimista (O; inferior). Linhas contínuas correspondem aos cenários-base (preto) e linhas pontilhadas aos cenários alternativos: sem os efeitos da depressão endogâmica (cinza-claro) e do nidoparasitismo (cinza-escuro).

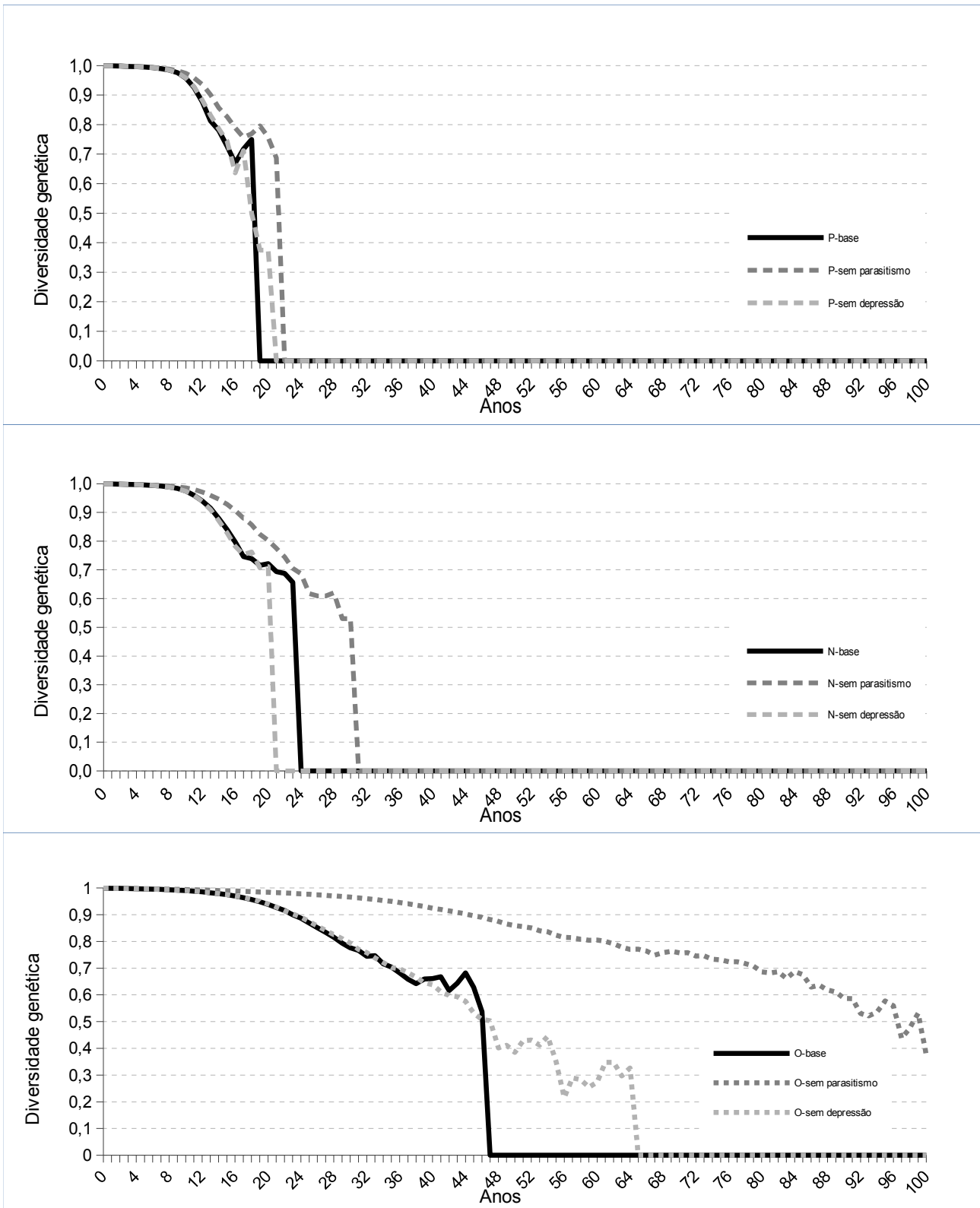


**Figura 4.** Tamanho da população de *Asthenes luizae* do PARNA Cipó, Minas Gerais, simulada por 100 anos sob os modelos pessimista (P; gráfico superior), neutro (N; central) e otimista (O; inferior). Linhas contínuas correspondem aos cenários-base (preto) e linhas pontilhadas aos cenários alternativos: sem os efeitos da depressão endogâmica (cinza-claro) e do nidoparasitismo (cinza-escuro).

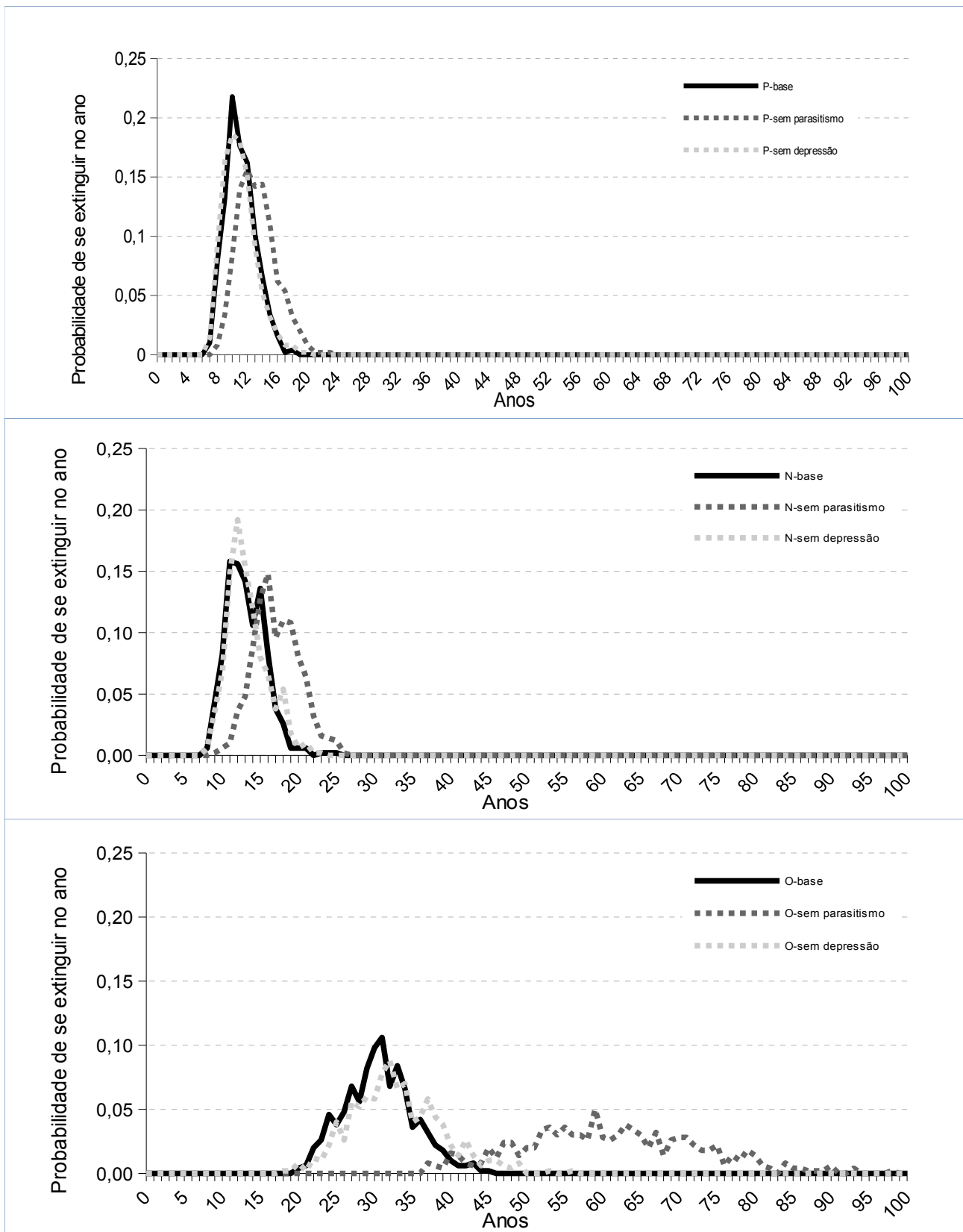


**Figura 5.** Probabilidade de extinção da população de *Asthenes luizae* do PARNA Cipó, Minas Gerais, simulada por 100 anos sob os modelos pessimista (P; gráfico superior), neutro (N; central) e otimista (O; inferior). Linhas contínuas correspondem aos cenários-base (preto) e linhas pontilhadas aos cenários alternativos: sem os efeitos da depressão endogâmica (cinza-claro) e do nidoparasitismo (cinza-escuro).





**Figura 6.** Diversidade genética (heterozigosidade esperada) retida na população de *Asthenes luizae* do PARNA Cipó, Minas Gerais, simulada por 100 anos sob os modelos pessimista (P; gráfico superior), neutro (N; central) e otimista (O; inferior). Linhas contínuas correspondem aos cenários-base (preto) e linhas pontilhadas aos cenários alternativos: sem os efeitos da depressão endogâmica (cinza-claro) e do nidoparasitismo (cinza-escuro).



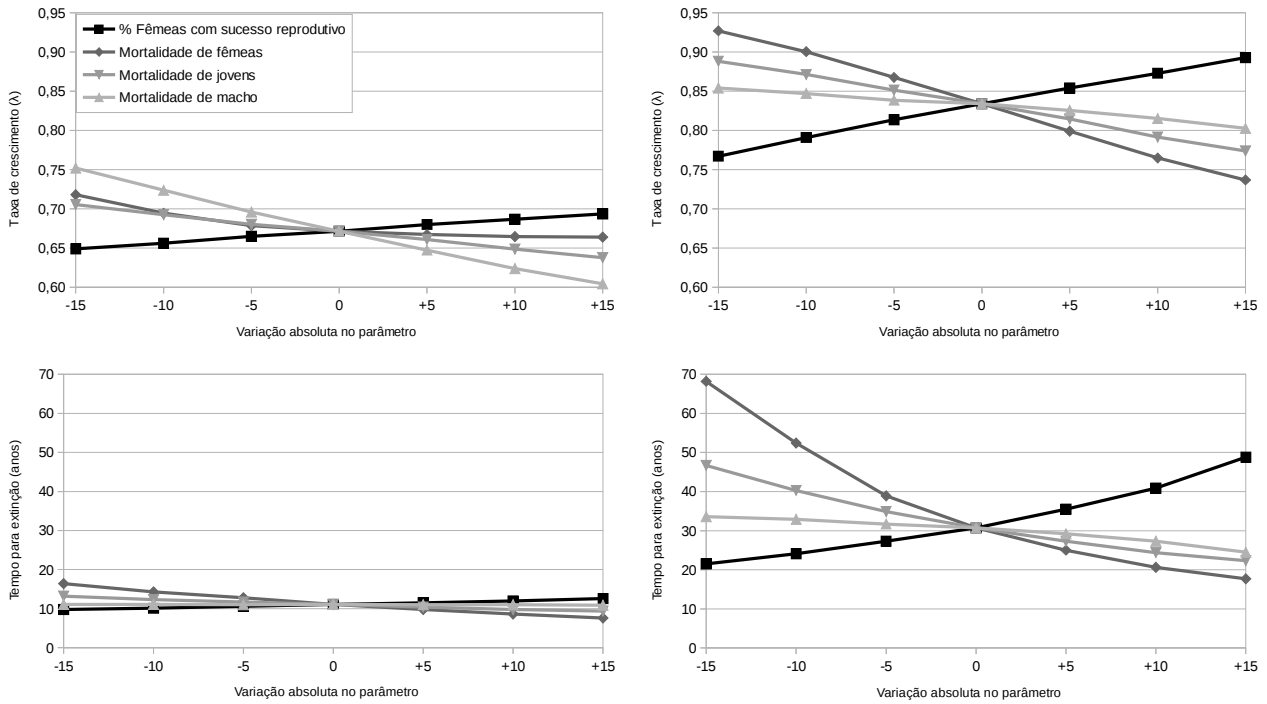
**Figura 7.** Probabilidade de extinção a cada ano da população de *Asthenes luizae* do PARNA Cipó, Minas Gerais, simulada por 100 anos sob os modelos pessimista (P; gráfico superior), neutro (N; central) e otimista (O; inferior). Linhas contínuas correspondem aos cenários-base (preto) e linhas pontilhadas aos cenários alternativos: sem os efeitos da depressão endogâmica (cinza-claro) e do nidoparasitismo (cinza-escuro).

## Análises de perturbação

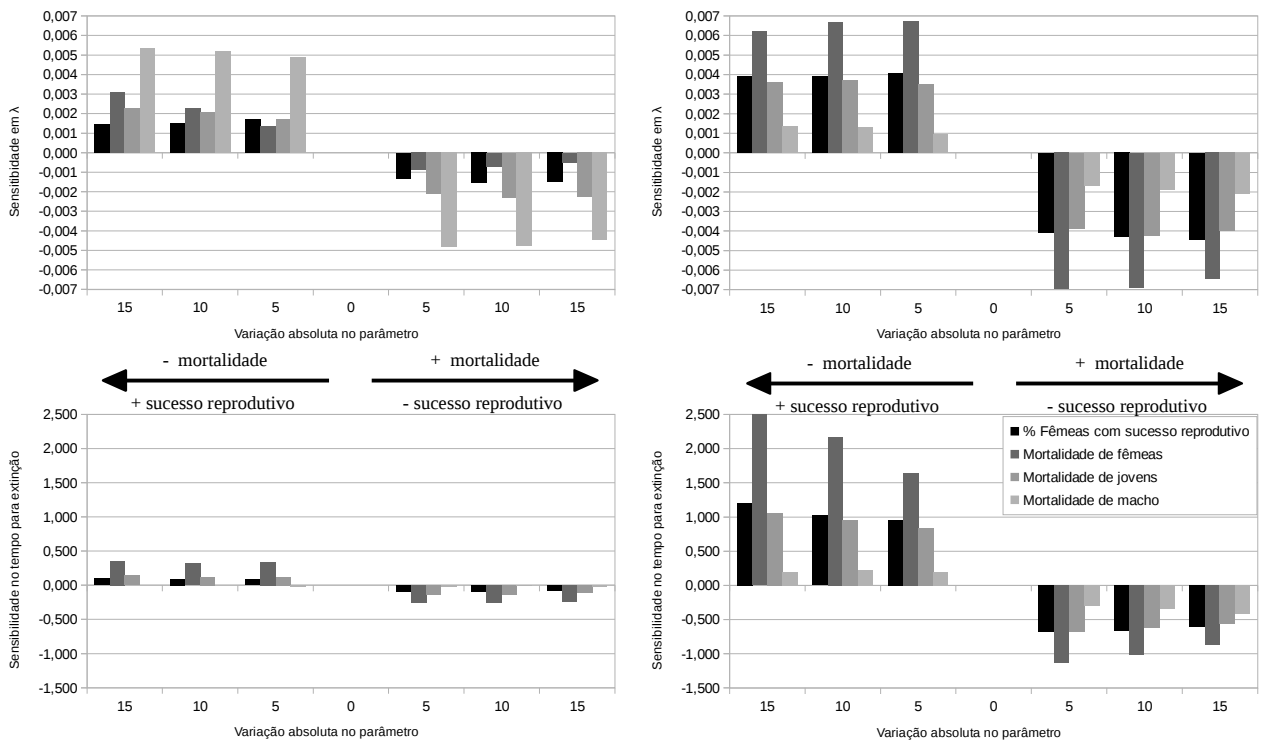
Na maioria das análises de perturbação, a mortalidade de fêmeas foi o parâmetro capaz de causar maiores alterações, tanto na taxa de crescimento finito ( $\lambda$ ) estocástico quanto no tempo médio para extinção (Figuras 8-11). Exceções foram a elasticidade sob o modelo otimista, onde a mortalidade de jovens foi o parâmetro de maior influência nas variáveis resposta (Figuras 10-11), e a sensibilidade em  $\lambda$  sob o modelo pessimista, onde a mortalidade de machos teve a maior influência (Figuras 8-9). À exceção desta última, e da elasticidade em  $\lambda$  também sob o modelo pessimista, onde a proporção de fêmeas reproduzindo foi a variável de menor influência, o parâmetro que menos afetou as variáveis resposta foi a mortalidade de machos.

Sob o modelo otimista, houve total correspondência dos parâmetros em relação à ordem de suas influências nas variáveis resposta dentro de cada análise (elasticidade e sensibilidade). O mesmo não ocorreu sob o modelo pessimista, notadamente na análise de sensibilidade, onde a mortalidade de machos foi a variável com maior influência na taxa de crescimento enquanto apresentou efeito praticamente nulo no tempo médio de extinção. A mortalidade de machos também foi o parâmetro de menor efeito em ambas as variáveis respostas e análises sob o modelo otimista.

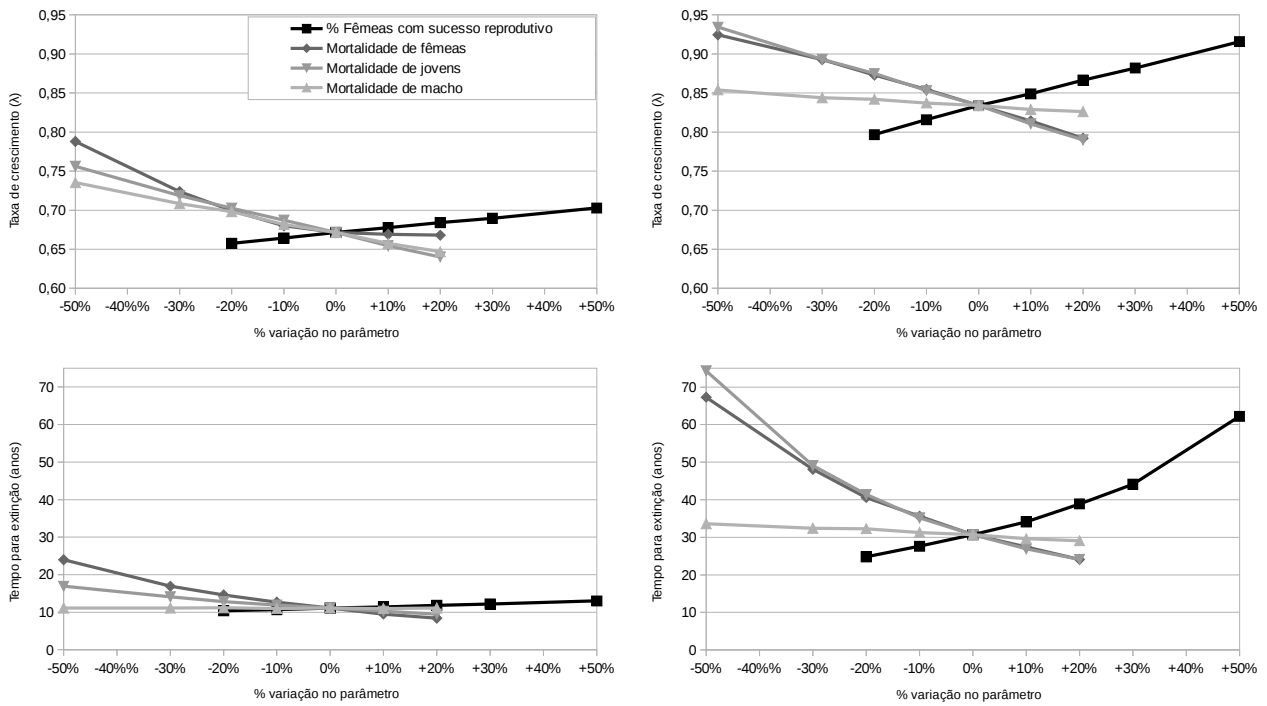
Os níveis de variação utilizados nas análises não foram suficientes para causar uma tendência de aumento populacional (*i.e.*,  $\lambda \geq 1$ ) em nenhuma das análises (Figuras 8 e 10) e nem para gerar populações viáveis (*i.e.*, probabilidades de extinção  $< 10\%$ , ou mesmo  $< 5\%$ , ao final de 100 anos). A única exceção ocorreu quando reduziu-se a mortalidade de jovens em 50% sob o modelo otimista, o que elevou esse parâmetro ao valor de 27,5%; nesse caso, a probabilidade de extinção ao final de 100 anos foi igual a 87% ( $\lambda = 0,934$ ; tempo médio para extinção = 74,3 anos). As outras três únicas situações em que a probabilidade de extinção ao final de 100 anos foi menor do que 100%, também sob o modelo otimista, foram quando a mortalidade de fêmeas foi reduzida para 14% (-15 pontos percentuais) e 14,5% (- 50%) e quando a proporção de fêmeas reproduzindo foi aumentada para 61,5% (+50%), que geraram probabilidades de extinção iguais a 98,2, 99,4 e 99,6%, respectivamente.



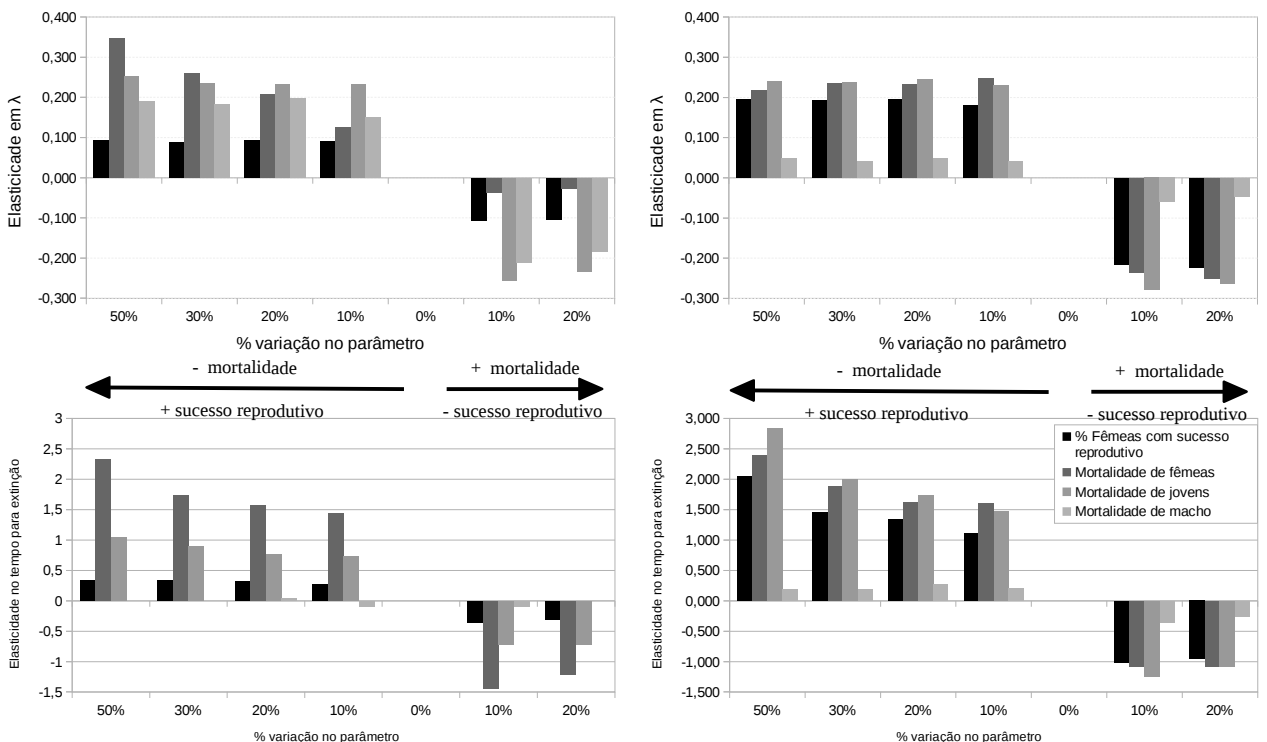
**Figura 8.** Análises de sensibilidade dos modelos populacionais pessimista (coluna da esquerda) e otimista (coluna da direita) de *Asthenes luizae* no PARNA Cipó, Minas Gerais, mostrando os efeitos absolutos na taxa de crescimento finito ( $\lambda$ ) estocástico média (acima) e no tempo médio para extinção em anos (abaixo) da população, a partir de diferentes níveis de variação absoluta dos parâmetros: porcentagem de fêmeas reproduzindo com sucesso, mortalidade de fêmeas e machos adultos e de jovens.



**Figura 9.** Valores de sensibilidade ( $s = \Delta X/\Delta\theta$ ) na taxa de crescimento finito ( $\lambda$ ) estocástico média (acima) e no tempo médio para extinção em anos (abaixo) dos modelos populacionais pessimista (coluna da esquerda) e otimista (coluna da direita) de *Asthenes luizae* no PARNA Cipó, Minas Gerais, a partir de diferentes níveis de variação absoluta dos parâmetros: porcentagem de fêmeas com sucesso reprodutivo, mortalidade de fêmeas e machos adultos e de jovens. Valores calculados em módulo e sinais adicionados para indicar a direção da variação nas variáveis-resposta (acréscimo ou decréscimo).



**Figura 10.** Análises de elasticidade dos modelos populacionais pessimista (coluna da esquerda) e otimista (coluna da direita) de *Asthenes luizae* no PARNA Cipó, Minas Gerais, mostrando os efeitos absolutos na taxa de crescimento finito ( $\lambda$ ) estocástico média (acima) e no tempo médio para extinção em anos (abaixo), a partir de diferentes níveis de variação proporcional dos parâmetros: porcentagem de fêmeas reproduzindo com sucesso, mortalidade de fêmeas e machos adultos e de jovens.



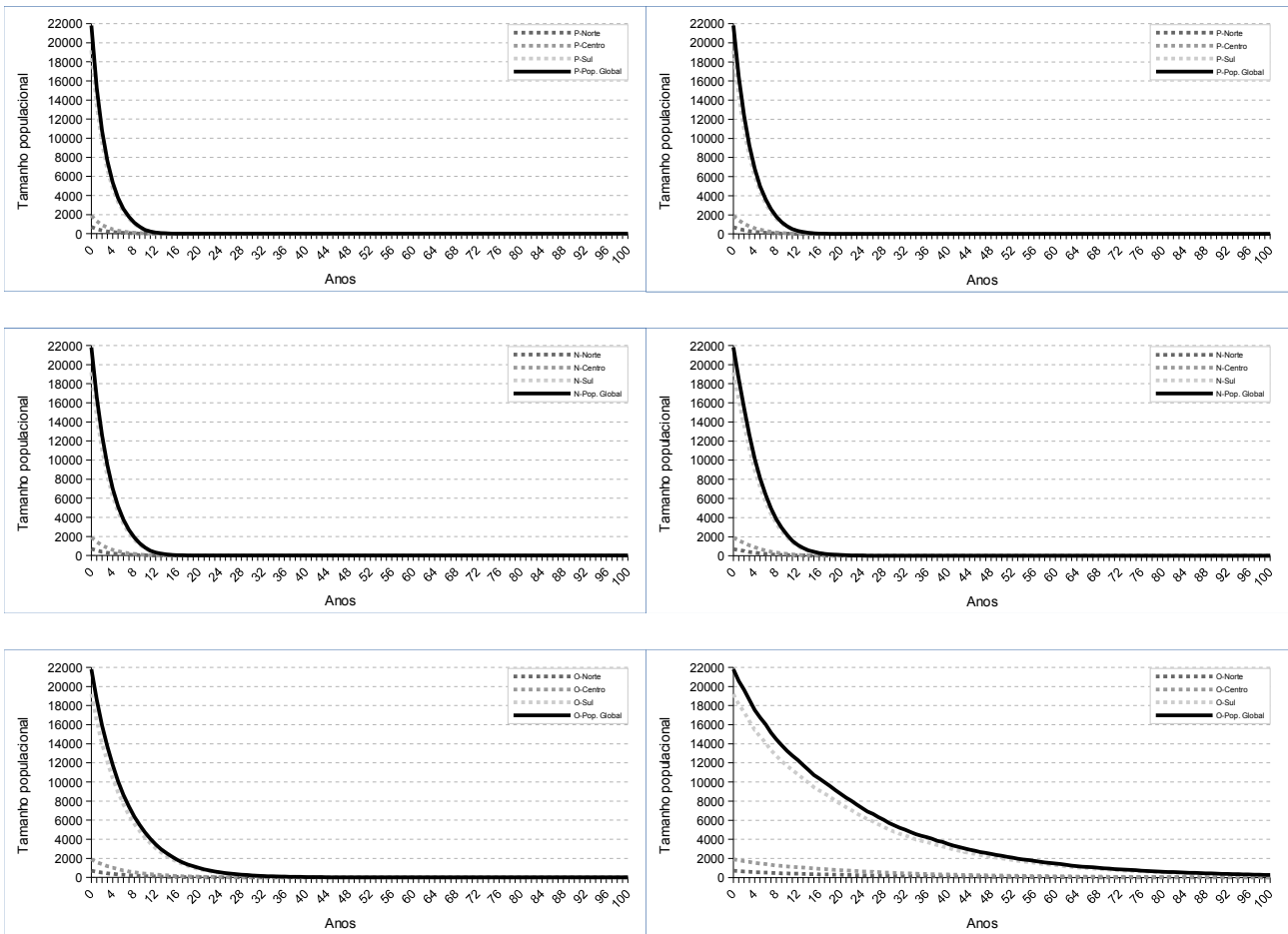
**Figura 11.** Valores de elasticidade ( $e = [\theta/X]*[\Delta X/\Delta \theta]$ ) na taxa de crescimento finito ( $\lambda$ ) estocástico média (acima) e no tempo médio para extinção em anos (abaixo) dos modelos populacionais pessimista (coluna da esquerda) e otimista (coluna da direita) de *Asthenes luizae* no PARNA Cipó, Minas Gerais, a partir de diferentes níveis de variação proporcional dos parâmetros: porcentagem de fêmeas com sucesso reprodutivo, mortalidade de fêmeas e machos adultos e de jovens. Valores calculados em módulo e sinais adicionados para indicar a direção da variação nas variáveis-resposta (acréscimo ou decréscimo).

### Projeção da dinâmica populacional global

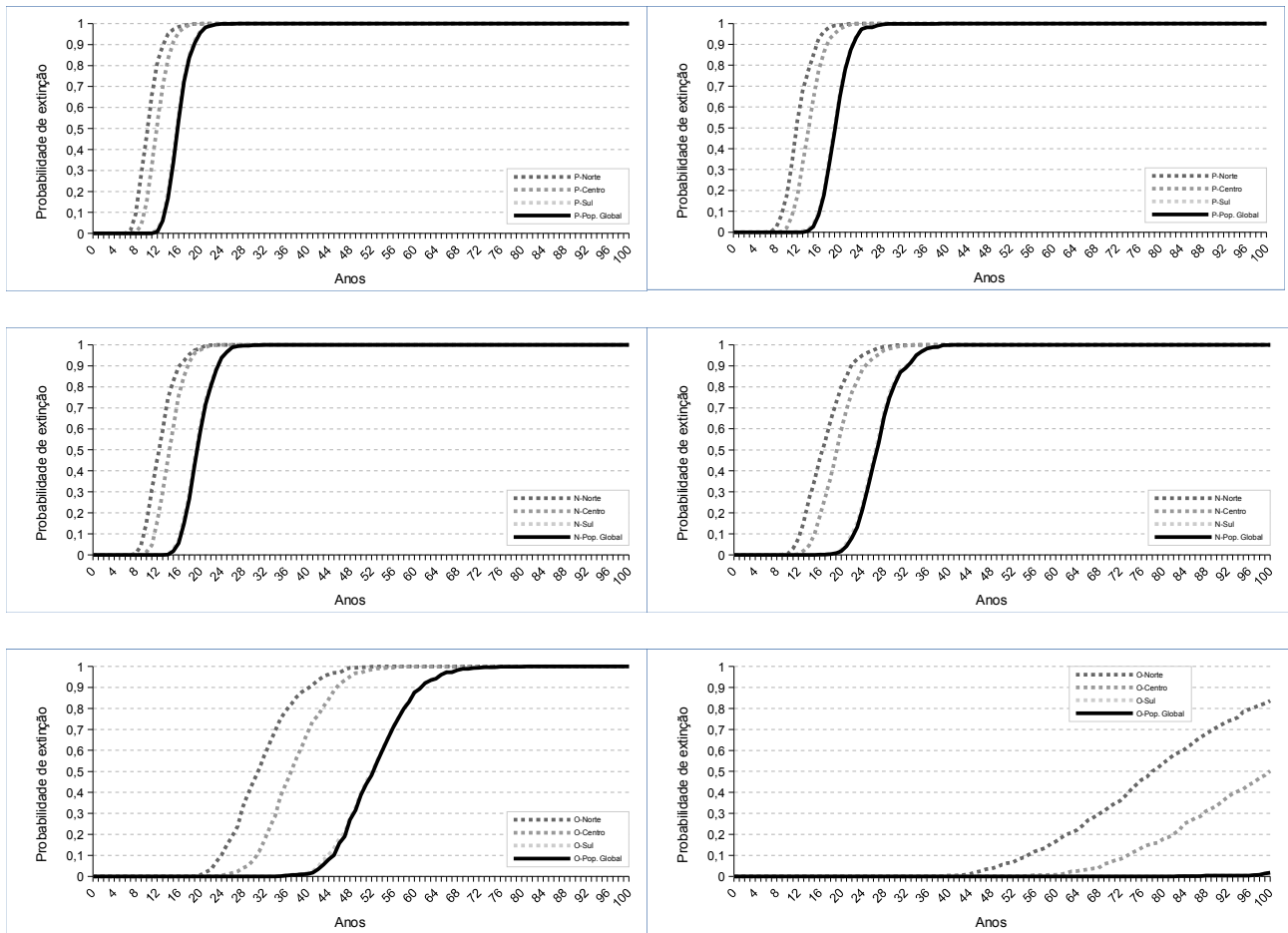
As simulações de populações com tamanhos iniciais iguais aos projetados para a população global de *A. luizae* resultaram em populações em declínio ( $r < 0$ ) com probabilidades de extinção iguais a 100% ao final de 100 anos e tempo médio para extinção variando entre 17,5 e 54,1 anos sob os diferentes modelos dos cenários-base (Figuras 12-14; Tabela 5). As subpopulações nos blocos Norte e Centro se extinguíram mais rapidamente (entre 10,9 e 38,1 anos), enquanto a subpopulação do bloco Sul se comportou de modo similar à população global.

No cenário alternativo de ausência do nidoparasitismo, maiores diferenças nas dinâmicas populacionais ocorreram sob o modelo otimista, único que projetou uma população global viável ao final de 100 anos (probabilidade de extinção =  $1,8 \pm 0,6\%$ ; diversidade genética retida =  $94,2 \pm 0,3\%$ ), mas com um tamanho populacional final de somente  $266,3 \pm 21,5$  indivíduos, sendo cerca de apenas quatro indivíduos no bloco Norte (diversidade genética =  $58,9 \pm 2,7\%$ ), 24 no bloco Centro (diversidade genética =  $74,3 \pm 1,0\%$ ), e 239 no bloco Sul (diversidade genética =  $94,0 \pm 0,3\%$ ; Figura 15).

Sob os cenários-base a espécie foi considerada ameaçada, se enquadrando ao menos na categoria 'vulnerável' (modelo otimista), mas como 'em perigo' pelos modelos pessimista ou neutro. Na ausência do nidoparasitismo, a espécie atingiu o grau 'em perigo' pelo modelo pessimista, 'vulnerável' pelo modelo neutro e não estaria ameaçada pelo modelo otimista (Tabela 5).

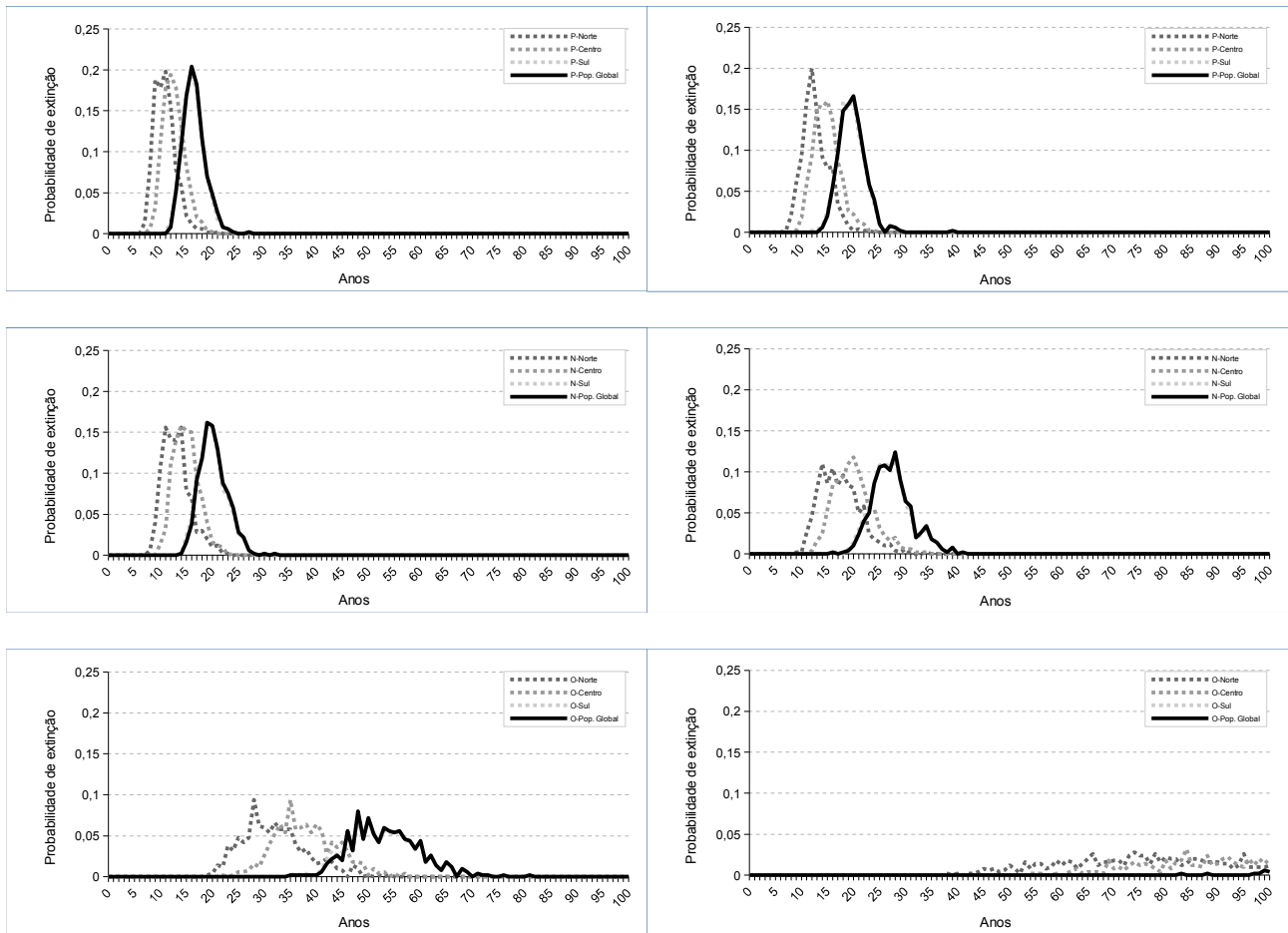


**Figura 12.** Tamanho da população global (linha preta contínua) de *Asthenes luizae* e das três subpopulações que a compõem (linhas tracejadas) – Norte (cinza-escuro), Centro (cinza-médio) e Sul (cinza-claro) – simuladas por 100 anos com os modelos pessimista (gráficos superiores), neutro (centrais) e otimista (inferiores), sob os cenários-base (coluna da esquerda) e cenários alternativos na ausência de nidoparasitismo (coluna da direita).

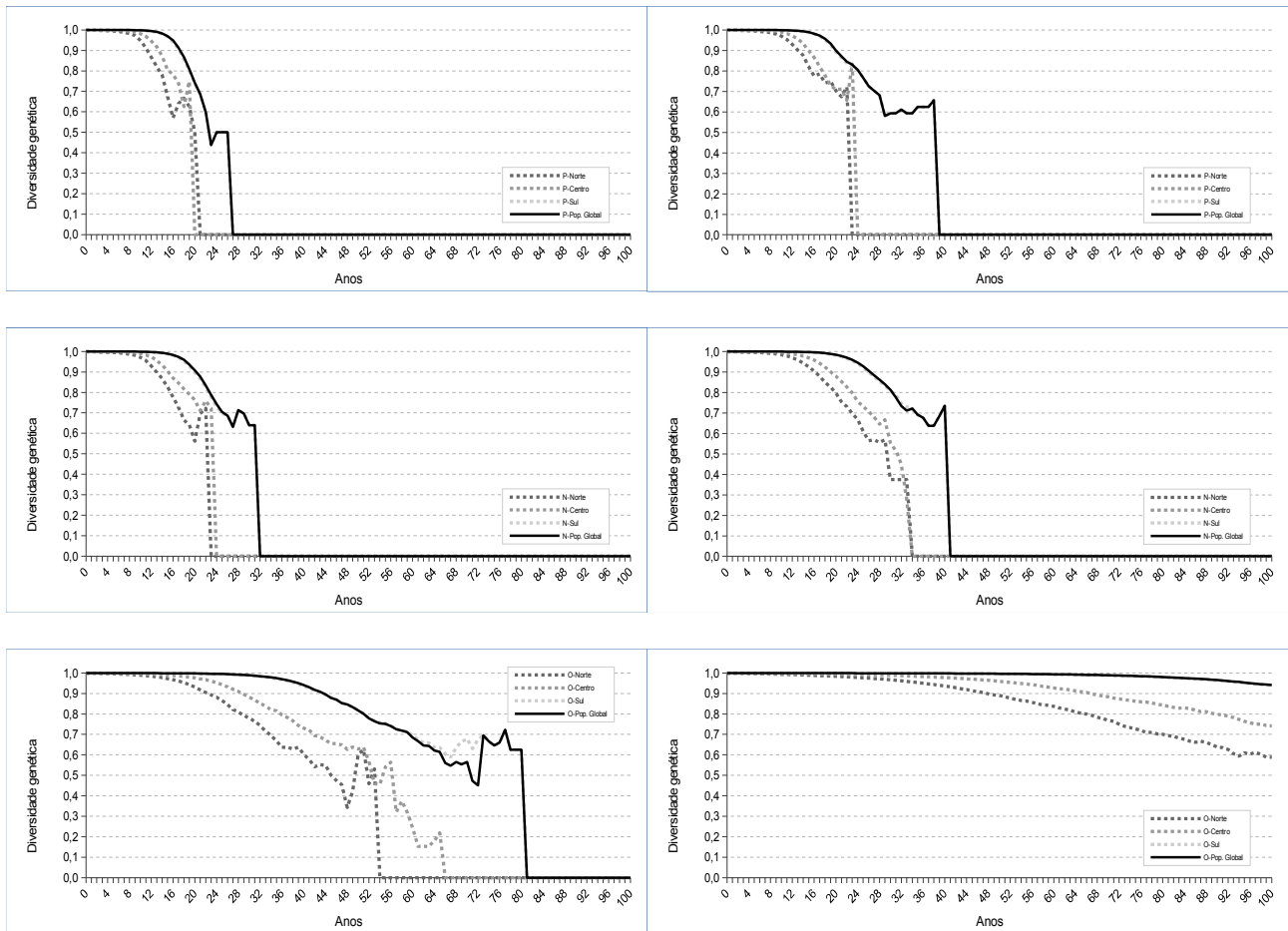


**Figura 13.** Probabilidade de extinção da população global (linha preta contínua) de *Asthenes luizae* e das três subpopulações que a compõem (linhas tracejadas) – Norte (cinza-escuro), Centro (cinza-médio) e Sul (cinza-claro) – simuladas por 100 anos com os modelos pessimista (gráficos superiores), neutro (centrais) e otimista (inferiores), sob os cenários-base (coluna da esquerda) e cenários alternativos na ausência de nidoparasitismo (coluna da direita).





**Figura 14.** Probabilidade da extinção ocorrer a cada ano da simulação da população global (linha preta contínua) de *Asthenes luizae* e das três subpopulações que a compõem (linhas tracejadas) – Norte (cinza-escuro), Centro (cinza-médio) e Sul (cinza-claro) – simuladas por 100 anos com os modelos pessimista (gráficos superiores), neutro (centrais) e otimista (inferiores), sob os cenários-base (coluna da esquerda) e cenários alternativos na ausência de nidoparasitismo (coluna da direita).



**Figura 15.** Diversidade genética (heterozigiosidade esperada) de *Asthenes luizae* retida na população global (linha preta contínua) e nas três subpopulações que a compõem (linhas tracejadas) – Norte (cinza-escuro), Centro (cinza-médio) e Sul (cinza-claro) – simuladas por 100 anos com os modelos pessimista (gráficos superiores), neutro (centrais) e otimista (inferiores), sob os cenários-base (coluna da esquerda) e cenários alternativos na ausência de nidoparasitismo (coluna da direita).

**Tabela 5.** Sumário dos resultados (média ± erro-padrão) da Análise de Viabilidade Populacional da população global de *Asthenes luizae* simulada por 100 anos sob os modelos pessimistas (P), neutros (N) e otimistas (O), utilizando os parâmetros dos cenários-base e os parâmetros alternativos que simulam a ausência dos efeitos do nidoparasitismo. São apresentados os resultados referentes às subpopulações distribuídas nos três grandes blocos de hábitat ao longo da distribuição da espécie (Norte, Centro e Sul) na Cadeia de Espinhaço de Minas Gerais, bem como os resultados da população global formada por estas (Pop. Global; em negrito). O grau de ameaça (G.A.) da espécie é inferido para cada cenário, com base no critério E da IUCN (2012): em perigo (EN), vulnerável (VU), não ameaçado (LC).

Cenários	r estocástico	Tamanho populacional ao final de:				Anos para extinção	Probabilidade de extinção ao final de:				G.A.
		12 anos	20 anos	50 anos	100 anos		12 anos	20 anos	50 anos	100 anos	
<b>CENÁRIOS-BASE</b>											
P-Norte	-0,3969 ± 0,0022	3,8 ± 0,1	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	10,9 ± 0,09	0,814 ± 0,017	0,998 ± 0,002	1 ± 0	1 ± 0	
P-Centro	-0,4202 ± 0,002	10,7 ± 0,2	0,1 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	12,6 ± 0,09	0,52 ± 0,022	1 ± 0	1 ± 0	1 ± 0	
P-Sul	-0,464 ± 0,0019	108,9 ± 2	0,9 ± 0,1	0 ± 0	0 ± 0	16,3 ± 0,1	0,018 ± 0,006	0,964 ± 0,008	1 ± 0	1 ± 0	
<b>P- Pop. Global</b>	<b>-0,466 ± 0,0019</b>	<b>123,4 ± 2,1</b>	<b>1 ± 0,1</b>	<b>0 ± 0</b>	<b>0 ± 0</b>	<b>17,5 ± 0,1</b>	<b>0,008 ± 0,004</b>	<b>0,956 ± 0,009</b>	<b>1 ± 0</b>	<b>1 ± 0</b>	<b>EN</b>
N-Norte	-0,3439 ± 0,0021	10,5 ± 0,3	0,2 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	13,1 ± 0,12	0,452 ± 0,022	0,984 ± 0,006	1 ± 0	1 ± 0	
N-Centro	-0,3664 ± 0,0019	28,1 ± 0,6	0,6 ± 0,1	0 ± 0	0 ± 0	15 ± 0,11	0,158 ± 0,016	0,976 ± 0,007	1 ± 0	1 ± 0	
N-Sul	-0,3926 ± 0,0016	287,8 ± 5	6,5 ± 0,2	0 ± 0	0 ± 0	20,1 ± 0,12	0 ± 0	0,612 ± 0,022	1 ± 0	1 ± 0	
<b>N-Pop. Global</b>	<b>-0,394 ± 0,0016</b>	<b>326,3 ± 5,5</b>	<b>7,3 ± 0,2</b>	<b>0 ± 0</b>	<b>0 ± 0</b>	<b>21,2 ± 0,12</b>	<b>0 ± 0</b>	<b>0,586 ± 0,022</b>	<b>1 ± 0</b>	<b>1 ± 0</b>	<b>EN</b>
O-Norte	-0,1702 ± 0,0015	110,4 ± 1,9	30,3 ± 0,8	0,1 ± 0	0 ± 0	31,9 ± 0,28	0 ± 0	0,006 ± 0,004	0,996 ± 0,003	1 ± 0	
O-Centro	-0,1683 ± 0,0012	300,9 ± 5,1	86,6 ± 2	0,2 ± 0,1	0 ± 0	38,1 ± 0,27	0 ± 0	0 ± 0	0,97 ± 0,008	1 ± 0	
O-Sul	-0,1656 ± 0,0009	3070 ± 46,5	884,6 ± 17,5	8,2 ± 0,5	0 ± 0	52,9 ± 0,3	0 ± 0	0 ± 0	0,398 ± 0,022	1 ± 0	
<b>O-Pop. Global</b>	<b>-0,1672 ± 0,0009</b>	<b>3481,2 ± 50,8</b>	<b>1001,4 ± 19</b>	<b>8,5 ± 0,5</b>	<b>0 ± 0</b>	<b>54,1 ± 0,3</b>	<b>0 ± 0</b>	<b>0 ± 0</b>	<b>0,388 ± 0,022</b>	<b>1 ± 0</b>	<b>VU</b>
											(...)

**CENÁRIOS SEM NIDOPARASITISMO**

P-Norte	-0,3481 ± 0,002	9,8 ± 0,3	0,2 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	12,7 ± 0,11	0,534 ± 0,022	0,992 ± 0,004	1 ± 0	1 ± 0	
P-Centro	-0,368 ± 0,0019	26,8 ± 0,6	0,6 ± 0,1	0 ± 0	0 ± 0	14,8 ± 0,11	0,174 ± 0,017	0,974 ± 0,007	1 ± 0	1 ± 0	
P-Sul	-0,3977 ± 0,0016	270,9 ± 5,1	5,8 ± 0,2	0 ± 0	0 ± 0	19,6 ± 0,12	0,002 ± 0,002	0,672 ± 0,021	1 ± 0	1 ± 0	
<b>P-Pop. Global</b>	<b>-0,4 ± 0,0016</b>	<b>307,4 ± 5,8</b>	<b>6,6 ± 0,2</b>	<b>0 ± 0</b>	<b>0 ± 0</b>	<b>20,8 ± 0,12</b>	<b>0 ± 0</b>	<b>0,648 ± 0,021</b>	<b>1 ± 0</b>	<b>1 ± 0</b>	<b>EN</b>
N-Norte	-0,2645 ± 0,0018	35,9 ± 0,8	2,6 ± 0,1	0 ± 0	0 ± 0	17,4 ± 0,17	0,076 ± 0,012	0,8 ± 0,018	1 ± 0	1 ± 0	
N-Centro	-0,2771 ± 0,0016	98 ± 2	6,5 ± 0,3	0 ± 0	0 ± 0	20 ± 0,17	0,004 ± 0,003	0,594 ± 0,022	1 ± 0	1 ± 0	
N-Sul	-0,2936 ± 0,0013	999,3 ± 18,6	69,5 ± 1,9	0 ± 0	0 ± 0	27,2 ± 0,17	0 ± 0	0,024 ± 0,007	1 ± 0	1 ± 0	
<b>N-Pop. Global</b>	<b>-0,295 ± 0,0013</b>	<b>1133,2 ± 21</b>	<b>78,6 ± 2,1</b>	<b>0 ± 0</b>	<b>0 ± 0</b>	<b>28,4 ± 0,17</b>	<b>0 ± 0</b>	<b>0,018 ± 0,006</b>	<b>1 ± 0</b>	<b>1 ± 0</b>	<b>VU</b>
O-Norte	-0,0646 ± 0,0008	396,1 ± 6,8	280,6 ± 6,1	69,7 ± 3	3,8 ± 0,7	74,1 ± 0,71	0 ± 0	0 ± 0	0,056 ± 0,01	0,836 ± 0,017	
O-Centro	-0,0578 ± 0,0006	1076,3 ± 16,7	767,3 ± 15,2	200 ± 7,1	23,7 ± 3,9	83,9 ± 0,68	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0,502 ± 0,022	
O-Sul	-0,0504 ± 0,0005	10824 ± 165,4	7686,3 ± 148,4	1996,9 ± 65,9	238,8 ± 17,5	95,9 ± 2,03	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0,018 ± 0,006	
<b>O-Pop. Global</b>	<b>-0,051 ± 0,0005</b>	<b>12296,4 ± 187,8</b>	<b>8734,2 ± 168,3</b>	<b>2266,6 ± 74,8</b>	<b>266,3 ± 21,5</b>	<b>96,9 ± 2,03</b>	<b>0 ± 0</b>	<b>0 ± 0</b>	<b>0 ± 0</b>	<b>0,018 ± 0,006</b>	<b>LC</b>

## DISCUSSÃO

Este estudo conduziu a primeira AVP de *Asthenes luizae*, uma rara ave neotropical que apresenta características de história de vida, distribuição e ecologia com potencial de torná-la mais vulnerável à extinção. Embora uma grande quantidade de informações, tomadas por séries temporais longas, e adequado número de réplicas são necessários para construir modelos populacionais fiéis à realidade, dificilmente estes estarão disponíveis para espécies raras e ameaçadas (Shaffer 1981, Boyce 1992). No entanto, mesmo com dados relativamente limitados, foi possível sintetizar o máximo de informações sobre a espécie e desenvolver os melhores modelos possíveis dadas as informações disponíveis (Boyce 1992) para responder às questões propostas nesse estudo.

### Seleção dentre modelos candidatos

O procedimento de avaliar modelos candidatos possivelmente aumentou a fidedignidade dos cenários selecionados em relação observado empiricamente na população monitorada na Serra do Cipó, onde os parâmetros populacionais desse estudo foram coletados. Dentre os modelos candidatos, somente um par apresentou tendências mais próximas da estabilidade populacional (*i.e.*, valores de  $r$  mais próximos de 0 e de  $\lambda$  e  $R_0$  mais próximos de 1), que foi o que apresentou menor correspondência da variação do número de indivíduos ao longo do tempo em relação à população monitorada. Esses modelos (RmAcJa e RoAcJa) assumem que a mortalidade é constante entre os sexos e idades. Existem diversas razões para assumir que a mortalidade de fêmeas adultas é maior do que a de machos, ao menos na população monitorada (*vide* Capítulo 3). Em adição, também há razões para acreditar que a mortalidade de jovens na espécie seja maior do que a dos adultos, correspondendo ao padrão geral em aves (Morton & Stutchbury 2000, Gill 2007). Embora a mortalidade atual de jovens possa ser maior do que a estimada empiricamente, essa aproxima-se dos valores médios ou proporcionais (em relação a de adultos) estimados em outros estudos (Woodworth *et al.* 1999, Russell 2000, Anders & Marshall 2005, Gill 2007). Dessa forma, acredita-se que os modelos selecionados, que incluem tanto os valores tais quais estimados para a população monitorada (modelo-base pessimista), quanto as possibilidades de menor taxa de mortalidade de jovens (modelo-base neutro) e também de taxa de mortalidade de adultos igual entre sexos (modelo-base otimista), consistem em boas simplificações de possibilidades representativas das condições observadas em campo na Serra do Cipó.

### Viabilidade das populações do PARNA Cipó com e sem manejo

Mantidas as “condições atuais” (*i.e.*, o observado ao longo de seis anos na Serra do Cipó), os modelos populacionais projetaram altíssimas probabilidades de extinção para a população de *A. luizae* no PARNA Cipó, indicando que estas são inviáveis ao longo de 100 anos na ausência de imigração. Mesmo sob o modelo otimista, a probabilidade de extinção foi maior do que 90% a partir do 37º ano das simulações.

Por meio dos cenários alternativos foi possível concluir que a depressão endogâmica não causou grandes impactos na taxa de crescimento populacional (variação de apenas 7% sob o modelo otimista) e não teve nenhum efeito sobre o tempo médio para extinção das populações simuladas. Esse baixo impacto pode estar relacionado ao fato de que fatores genéticos podem ter menor importância imediata do que os demográficos na determinação da viabilidade da população (Lande 1998). O impacto da depressão endogâmica tende a ser menor em populações com taxas de crescimento negativas, pois o rápido declínio devido a outras pressões determinísticas pode restringir o tempo ao longo do qual os efeitos da depressão endogâmica atuam e seriam notados (Brook *et al.* 2002). Outra possível explicação é que os efeitos da depressão endogâmica são modelados no Vortex como redução da sobrevivência no primeiro ano de vida (Lacy *et al.* 2015). Assim, seu pequeno efeito foi notado apenas nas populações sob o modelo otimista, cuja elasticidade da taxa de crescimento foi maior para esse parâmetro, conforme evidenciado pelas análises de perturbação.

Ao contrário, o nidoparasitismo por *M. bonariensis* demonstrou-se como causador de impacto negativo na dinâmica populacional, elevando as taxas de crescimento estocásticas quando ausente em 12-50% sob os diferentes modelos. Porém, um manejo que eliminasse da pressão do nidoparasitismo na fecundidade não seria capaz de tornar a população do PARNA Cipó viável, mas adiaria a extinção em apenas alguns (2-4) anos ou até dobraria o tempo médio para extinção (adiando-o 31 anos sob o modelo otimista).

No entanto, é possível que outros benefícios da remoção do nidoparasitismo não modelados diretamente neste estudo ocorram a curto ou longo prazo. Por exemplo, há evidências de que adultos de *M. bonariensis* podem causar o fracasso de ovos de espécies hospedeiras (furando-os) mesmo em ninhos que não chegam a ser parasitados (Astié & Reboresda 2006) e supõe-se que hospedeiros que experimentam o nidoparasitismo podem ter um sucesso reprodutivo futuro ou mesmo a sobrevivência (em especial das fêmeas) reduzidos (Payne & Payne 1997). O modelo otimista, que simulou mortalidades iguais entre os sexos, de certa forma pode ter amenizado esse último efeito, mas, mesmo assim, não foi capaz de projetar populações viáveis. De fato, as análises de perturbação indicaram que a taxa de crescimento e o tempo médio para extinção não são muito

sensíveis a variações do parâmetro reprodutivo testado (*proporção de fêmeas com sucesso reprodutivo*). Um aumento de 50% nesse parâmetro (elevando-o a 61,5% de fêmeas com sucesso) traz resultados similares ao da eliminação do impacto do nidoparasitismo, embora esse acrescente apenas 34% ao parâmetro (elevando-o a 55% de fêmeas com sucesso). Isso ocorreu provavelmente porque, segundo as estimativas prévias (Capítulo 2; métodos), a remoção do parasitismo também elevaria a proporção de fêmeas com duas ninhadas bem-sucedidas e a proporção de ninhadas produzindo dois filhotes com sucesso, parâmetros não avaliados nas análises de perturbação. Uma análise conduzida *a posteriori*, na qual modificou-se manualmente a proporção de fêmeas reproduzindo, demonstrou que seria necessário que 80% das fêmeas reproduzissem com sucesso para que o  $\lambda$  determinístico ultrapassasse o valor 1 sob o modelo otimista, mas que nem mesmo se 100% das fêmeas reproduzissem com sucesso a população sob o modelo pessimista atingiria a estabilidade ( $\lambda = 0,7305$ ).

Desse modo, a AVP indicou que, por si só, um manejo de controle de *M. bonariensis* possivelmente não seria suficiente para levar à recuperação da população. Esse é um problema que foi constatado empiricamente para algumas espécies em que o manejo de controle de *Molothrus* spp. foi implementado: ocorreu aumento na produtividade de filhotes, mas não o suficiente para elevar o tamanho da população do hospedeiro (Rothstein & Peer 2005). Talvez o maior empecilho para a implementação de um manejo de *M. bonariensis* seja a falta de conhecimento sobre seu controle e mesmo sobre a sua história natural, uma vez que a maior parte dos estudos e programas de manejo são realizados com *M. ater* na América do Norte, onde o primeiro programa de controle foi implementado ainda na década de 70, enquanto que no Brasil são raras mesmo as informações mais básicas, o que é evidente pela escassez de registros de nidoparasitismo publicados (Sick 1958, 1997, Sick & Ottow 1958, Cavalcanti & Pimentel 1988, Maurício 2011, Costa 2013). Mesmo com a experiência de quase meio século de controle e mais de um século de conhecimento de história natural de *M. ater* na América do Norte, ainda há uma série de controvérsias acerca do manejo desse parasita que vão além da garantia de eficiência, que é muitas vezes questionável. Dentre os problemas e controvérsias do controle letal de *Molothrus*, destaca-se: é custoso, esbarra em questões éticas e legais, pode servir de justificativa a favor da manutenção de práticas nocivas ao ambiente por parte de proprietários rurais que participam do controle, pode levar à morte acidental de outras aves nas armadilhas, pode ser parcialmente dirigido por interesses monetários e, talvez como principais controvérsias, pode causar desconhecidos efeitos em cascata na biodiversidade e funcionalidade do ecossistema (por exemplo, levar a um aumento da população de outro hospedeiro melhor competidor do que o hospedeiro foco do manejo ou, ainda, relaxar as pressões seletivas que promovam defesas em espécies que rejeitam o parasitismo) e geralmente não contribui para a

autossustentabilidade das populações de hospedeiros caso não sejam aliados a outras práticas de manejo (Ortega *et al.* 2005, Rothstein & Peer 2005).

Além do nidoparasitismo, a predação de ninhos também afeta significativamente a população monitorada (*vide* Capítulos 2). Assim, estratégias de manejo alternativas ou complementares poderiam auxiliar a elevar a fecundidade da população. Algumas dessas estratégias envolvem o controle da abundância de predadores de ninhos, o uso de protetores de ninho artificiais que excluam o acesso de grandes predadores aos ninhos ou esforços que melhorem o hábitat de nidificação de modo a tornar o ninho mais difícil de ser encontrado por um predador (Dinsmore *et al.* 2014). No entanto, ainda não existem informações suficientes sobre quais seriam os principais predadores de ninhos de *A. luizae*, o que é necessário para a aplicação da primeira estratégia, mas evidências apontam que predadores de grande porte devam ser raros (Capítulo 2), indicando a ineficiência da segunda estratégia.

Por outro lado, esforços que melhorem o hábitat podem constituir uma estratégia de manejo viável com potencial de aumentar a fecundidade e também a sobrevivência de jovens e adultos. As análises de perturbação permitiram detectar que a taxa média de crescimento populacional e o tempo médio para extinção são mais sensíveis à mortalidade de fêmeas, sendo a mortalidade de jovens também importante no caso do modelo otimista. Sob esse modelo, uma redução de 50% na mortalidade de fêmeas ainda não tornaria a população viável (probabilidade de extinção igual a 99,4% ao final de 100 anos), mas na mortalidade de jovens sim (probabilidade de extinção igual a 87,0% ao final de 100 anos). De modo geral, a sobrevivência de adultos é o parâmetro que tem a maior influência relativa na taxa de crescimento populacional, especialmente em espécies com alta sobrevivência de adultos e baixa taxa reprodutiva (ritmo de vida lento, como em *A. luizae*), enquanto a elasticidade da taxa de crescimento à fecundidade tende a ser maior em espécies com baixa sobrevivência de adultos e alta taxa reprodutiva (ritmo de vida rápido; Saether & Bakke 2000, Stahl & Oli 2006). É possível que o melhoramento do hábitat aumente a proteção anti-predação para jovens, adultos e ninhos (Dinsmore *et al.* 2014), eleve a disponibilidade de alimento (artrópodes) e ainda reduza a incidência de nidoparasitismo.

Uma das formas de promover o melhoramento do hábitat é reduzir as pressões antrópicas que atuam potencialmente reduzindo sua qualidade. Fogo, pastagens para gado, turismo desordenado, especulação imobiliária, introdução de espécies exóticas, construção de estradas, extração de recursos minerais, madeireiros e não madeireiros, plantação de eucalipto, são pressões antrópicas que atuam cada vez mais sobre os campos rupestres da Cadeia do Espinhaço (Vielliard 1990, Giulietti *et al.* 1997, Viana *et al.* 2005, Rodrigues & Costa 2006, Kolbeck & Alves 2008, ICMBio 2009, Vasconcelos & Rodrigues 2010, Fernandes *et al.* 2014, Silveira *et al.* 2015). Dentre



estes, as queimadas antrópicas anuais e o gado, de ocorrência muitas vezes relacionada, são particularmente notáveis na região da Serra do Cipó, incluindo no interior do PARNA Cipó, mas especialmente nos campos rupestres situados fora de Unidades de Conservação de proteção integral (França & Ribeiro 2008, ICMBio 2009, Ribeiro & Figueira 2011; *vide* discussão no Capítulo 3). Ademais, diversas atividades antrópicas têm potencial de favorecer a ocorrência e abundância de *Molothrus* spp., que são espécies bastante associadas à pastagens, áreas agrícolas, currais, gramados, áreas de *camping*, áreas urbanas e rurais, frequentemente associando-se ao gado para forragear (Chace *et al.* 2005). Dessa forma, estratégias mais eficientes que controlem esses impactos têm potencial de favorecer simultaneamente a sobrevivência de indivíduos e a fecundidade da população.

### **Projeção da dinâmica populacional global**

As simulações da população global de *A. luizae* indicaram probabilidades de extinção suficientemente altas para a espécie ser classificada como Vulnerável ou Em perigo de extinção sob o critério E da IUCN (2012). Atualmente, raríssimas são as espécies consideradas ameaçadas de extinção sob o critério E (nenhuma ave, e nenhuma espécie brasileira), e aquelas o são, também atingem a categoria de ameaça por outros critérios (IUCN 2015). Algumas das principais razões para isso são a falta de familiaridade dos assessores com AVP's e técnicas relacionadas e a suspeita (incorreta ou real) de que não existem dados adequados para empregá-las (Gärdenfors 2000). Essa última pode ser superada utilizando-se de técnicas que incorporem as incertezas dos dados na modelagem, como, por exemplo, construindo modelos pessimistas e otimistas (Akçakaya & Sjögren-Gulve 2000), conforme recomendado pela própria IUCN (2014) e aqui empregado. Mesmo sob o modelo otimista, *A. luizae* seria classificada como Vulnerável no cenário básico e somente no cenário alternativo que simula ausência total de nidoparasitismo para toda a população da espécie, o que é irreal, a espécie não seria ameaçada de extinção.

Deve se ressaltar, no entanto, que existe a possibilidade de que as “condições atuais” que basearam a construção dos modelos sejam apenas temporárias ou locais, podendo ser mais favoráveis em outras populações da espécie. Por exemplo, a BirdLife International (2015) reporta suspeitas de que *A. luizae* possa ser mais abundante na parte norte de sua distribuição, que *M. bonariensis* possa ser uma espécie rara e não representar uma ameaça em outras regiões da Cadeia do Espinhaço, bem como seu hábitat possa ser mais estável em outros locais. No entanto, todas essas suspeitas carecem de verificação. O baixo número de localidades de registros de *M. bonariensis* ao longo do Espinhaço (Vasconcelos & Rodrigues 2010) pode decorrer da ausência temporal da espécie em parte do ano ou ao longo do dia devido aos movimentos diários entre áreas

de reprodução, de alimentação, e de pernoite, que são distintas espacialmente (Curson *et al.* 2000, Chace *et al.* 2005). Por exemplo, uma investigação anterior da comunidade de aves de uma das áreas de estudo (ABV) com dois anos de duração (Costa & Rodrigues 2012) revelou *M. bonariensis* como uma espécie de baixa frequência de ocorrência e localmente migratória, sendo registrada em apenas alguns meses do ano. Deslocamentos diários com distâncias superiores à 20 km foram detectados em um estudo com radiotelemetria do congênere *M. ater* (Curson *et al.* 2000), mas não existem dados semelhantes para *M. bonariensis*. Tal capacidade de deslocamento implica em um efeito de borda de longa distância, que deve ser levado em consideração ao utilizar o argumento de ausência de registros ou de condições favoráveis ao parasita (como ausência de gado, agricultura ou locais de alimentação) em regiões mais remotas do Espinhaço (BirdLife International 2015).

Da mesma forma que os modelos usados na AVP podem representar condições mais pessimistas em relação às que de fato a maioria da população global está submetida, eles também podem ser considerados provavelmente mais otimistas quanto a outros aspectos. Por exemplo, os modelos assumem que todos os indivíduos da população têm potencial total de se dispersar para habitats favoráveis, de se encontrarem e reproduzirem, o que reduz as chances de endogamia, e desconsidera o efeito Allee, os efeitos de borda ecológicos e demográficos, além de outras limitações impostas pela distribuição espacial de territórios e de habitats favoráveis (Lande 1987, 1988). A divisão da população global em três subpopulações isoladas (Norte, Centro e Sul) aqui utilizada apenas minimiza grosseiramente esse problema, mas permite ter ideias sobre o quanto a fragmentação das populações pode influenciar na dinâmica populacional global, *vide* as probabilidades de extinção bastante mais altas no bloco Norte, onde há menor área de habitat favorável (Tabela 5). No entanto, especialmente dentro do extenso bloco Sul, é evidente a possibilidade de ocorrerem várias subpopulações, dado o isolamento dos topos de montanhas por áreas de baixadas, que atuam como possíveis barreiras para outras aves e plantas endêmicas dos topos de montanha (Echternacht *et al.* 2011, Freitas *et al.* 2012, Chaves *et al.* 2014). A extinção de uma dessas subpopulações pode não só aumentar a vulnerabilidade à extinção da espécie (por redução do número total de indivíduos, da área de ocupação e, possivelmente, da extensão de ocorrência da população global), mas também significar a perda de unidades evolutivas distintas. Em um estudo genético preliminar de *A. luizae* (utilizando amostras de indivíduos da população monitorada e de outras populações ao longo da distribuição da espécie) foram encontrados, além de baixa diversidade genética, haplótipos exclusivos de certos topos de montanhas, indicando populações geneticamente estruturadas (Xavier *et al.* 2013, Chaves *et al. in prep.*). Outro possível viés positivo da AVP do presente estudo refere-se à provável superestimação da área de ocupação estimada para a espécie e, por consequência, do tamanho populacional global que nela se baseou

(vide Capítulo 3), o que deve ter levado à projeção de resultados mais otimistas.

Além desses fatores, existem indícios de que as categorizações de ameaça baseadas no critério E da IUCN subestimem o grau de ameaça em relação aos outros critérios (Gärdenfors 2000), apesar de haver correlação positiva entre eles (O'Grady *et al.* 2004). Desse modo, espécies com 100% de risco de extinção ao final de 100 anos de acordo com a AVP podem ainda assim atingir “somente” a categoria de vulnerável, como observado em dois modelos neste estudo. Isso ocorre porque a probabilidade de extinção não é tão alta em períodos de tempo mais curtos para que sejam enquadradas em graus mais elevados, devido à natureza sigmoide de certas trajetórias do risco de extinção em função do tempo (Gärdenfors 2000). Relacionado a esse fato, existe a incerteza em relação ao tempo de geração da espécie, que define os anos em que as probabilidades de extinção são medidas para as categorias de ameaça mais elevadas sob o critério E (o que for mais longo: 10 anos ou 3 gerações para CR e 20 anos ou 5 gerações para EN; IUCN 2012). Por exemplo, se a mortalidade de adultos for menor em 15 pontos percentuais, talvez relativamente pouca diferença seria notada na taxa de crescimento ou tempo médio para extinção, como demonstrado pela análise de sensibilidade sob o modelo pessimista; no entanto, essa maior sobrevivência elevaria a estimativa do tempo de geração da espécie em 1 ano (para 5 anos), adiando os pontos sobre os quais as probabilidades de extinção devem ser estimadas pelo critério E. Com as probabilidades de extinção calculadas neste estudo para a população global, essa diferença no tempo de geração (mantendo-se tudo o mais constante) seria suficiente para elevar a categoria de ameaça do modelo neutro sob o cenário sem nidoparasitismo para EN (probabilidade de extinção igual a 1,8% em 20 anos, mas 32,4% em 25 anos).

Uma possibilidade adicional da AVP predizer resultados mais otimistas deve-se ao fato de que os modelos assumem que os parâmetros têm uma média constante ao longo do tempo (além das flutuações definidas pela estocasticidade ambiental, ou eventuais catástrofes não abordadas nesse estudo), enquanto, na realidade, as condições podem estar se tornando cada vez mais desfavoráveis (Gärdenfors 2000), as vezes de modo irreversível. Um exemplo aplicado à *A. luizae* é quanto à perda de hábitat devido ao aquecimento global, que tem potencial de afetar principalmente espécies com especificidade de altitude (Şekercioğlu *et al.* 2012). Modelagens indicam que as mudanças climáticas podem causar até o final deste século a perda de até 95% da área dos ambientes de campos rupestres atualmente disponíveis (Fernandes *et al.* 2014). Para *Polystictus superciliaris*, ave também endêmica dos topos de montanha do leste do Brasil, estima-se que as mudanças climáticas previstas podem ocasionar uma redução de até 77% na distribuição da espécie dentro de 65 anos, causando seu deslocamento para a direção sudoeste (Hoffmann *et al.* 2015). Por ocorrer em um menor número de topos de montanhas e apresentar maior especificidade de hábitat, *A. luizae* poderá

ser ainda mais vulnerável às mudanças das condições climáticas futuras.

Em suma, o que baseiam as AVP's são modelos matemáticos e, como tais, simplificam a maior parte da complexidade ecológica que atua sobre os organismos influenciando as dinâmicas populacionais reais (Boyce 1992). Dadas suas limitações práticas e filosóficas, em muitos casos os modelos podem servir principalmente como veículos para melhor entender e refletir sobre a realidade de modo mais robusto do que na ausência deles, permitindo integrar conhecimentos de várias fontes, ressaltar componentes mais pertinentes às questões mais críticas, testar as propriedades de ideias e explorar as consequências lógicas de suposições (Soulé 1987, Boyce 1992, Burgman *et al.* 1993, Lindenmayer *et al.* 1993, Akçakaya & Sjögren-Gulve 2000). Apesar de suas limitações, no entanto, existem evidências empíricas de que as AVP's podem prever acuradamente as dinâmicas populacionais reais (Brook *et al.* 2000).

Levando-se em conta as incertezas dos modelos e tudo o mais aqui exposto, recomenda-se que *A. luizae* seja considerada uma espécie ameaçada de extinção, na categoria Vulnerável, ficando pendente futuros estudos que avaliem outras populações e a eficiência de estratégias de manejo, preferencialmente incorporando os custos econômicos (Soulé 1987, Duca *et al.* 2009). Essa categoria também corresponde à mínima sugerida recentemente por Pena *et al.* (2014), baseando-se na extensão de ocorrência da espécie (critério B1). O grau de ameaça Vulnerável, embora conservador, ao menos permite que a espécie volte a ser uma prioridade de conservação em relação às espécies não ameaçadas, merecendo atenção na tomada de decisões que possam impactá-la ou auxiliar a conservá-la.

## ANEXO I – DETALHAMENTO DOS PARÂMETROS DE ENTRADA NO PROGRAMA VORTEX USADOS NOS MODELOS POPULACIONAIS PARA *ASTHENES LUIZAE*

Neste anexo são informados o significado dos parâmetros na modelagem da Análise de Viabilidade Populacional segundo o manual do programa Vortex (Lacy *et al.* 2015), os cálculos realizados na tradução dos dados extraídos do monitoramento em campo de *Asthenes luizae* em parâmetros a serem adequadamente interpretados pelo programa, bem como justificativas das escolhas tomadas na parametrização. Para alguns parâmetros, mais de um valor foi considerado e diferentes combinações dessas variações resultaram em 12 modelos candidatos que foram avaliados para a seleção dos modelos-base para outras análises.

Embora não seja um parâmetro de entrada no programa Vortex, é importante destacar que a definição de “nascimento” (início da classe de idade 0) que se teve em mente para a parametrização foi o momento de saída do ninho pelos ninhegos com sucesso (em vez de, por exemplo, a postura ou a eclosão de ovos ou o momento de independência do filhote). Desse modo, a mortalidade “pré-nascimento” (perdas individuais de ovos e ninhegos ou perda total de um ninho com mais de um ovo ou ninhego) foi embutida em parâmetros relacionados à reprodução enquanto que a mortalidade referente à classe de idade pré-reprodutiva (entre 0 e 1 ano, no caso) refere-se à probabilidade de sobrevivência ao longo dos diversos estágios fora do ninho (filhotes dependentes dos pais, filhotes independentes fora do território natal e jovens em processo de dispersão na estação seguinte à do nascimento).

### Correlação da variação ambiental entre reprodução e sobrevivência

A variação ambiental anual nas probabilidades relacionadas à reprodução e sobrevivência afeta todos os indivíduos da população simultaneamente. O Vortex permite indicar a correlação (entre 0 e 1) dessa variação nesses dois tipos de parâmetros. Foi selecionado o valor 0 (sem concordância), devido a existente relação de nidoparasitismo com *M. bonariensis* (Capítulo 2). Suspeitou-se que 1) anos “bons” para a sobrevivência do hospedeiro também podem ser “bons” para a sobrevivência do parasita, o que poderia causar um ano “ruim” para a reprodução do hospedeiro; 2) a ocorrência de nidoparasitismo, que deve variar em frequência e intensidade com a variação ambiental, provavelmente influencia distintamente a reprodução e a sobrevivência do hospedeiro.

### Sistema reprodutivo

O Vortex permite indicar um de cinco tipos de sistemas reprodutivos para a espécie:

monogamia, poligamia, hermafroditismo, monogamia de longa-duração e poligamia de longa-duração. Na monogamia, é necessário haver um macho para cada fêmea reproduzindo no ano (podendo os machos, portanto, tornarem-se um recurso limitado), enquanto que na poligamia bastaria um macho para todas as fêmeas. Nos sistemas de longa-duração os pares formados são mantidos ao longo dos anos, gerando um pequeno efeito na taxa de perda de diversidade genética da população. Nas simulações, optou-se pelo sistema monogâmico de longo prazo, pois foi observado em campo a permanência de pares ao longo dos anos (Capítulo 3).

### **Idade da primeira reprodução**

Esse parâmetro é definido no Vortex como a idade em que o adulto produz o primeiro filhote, e não quando atinge a maturidade sexual. Na população monitorada observou-se jovens realizando movimentos dispersivos mais pronunciados na estação reprodutiva seguinte à do nascimento e um aparente pareamento e defesa de território por um deles (Capítulo 3, Costa 2011, Freitas 2011). Baseando-se também no padrão geral para espécies de Furnariidae (Bennet & Owens 2002), assumiu-se que a idade da primeira reprodução é 1 ano de vida.

### **Idade máxima de reprodução**

Como não existem informações sobre senescência na fecundidade para a espécie, a idade máxima de reprodução correspondeu à *longevidade*.

### **Longevidade máxima**

Informações provenientes de indivíduos monitorados indicam uma longevidade mínima de seis anos para *A. luizae* (Capítulo 3); no entanto esse é o limite superior do que poderia ser observado no estudo, pois corresponde ao tempo de monitoramento. Snow & Lill (1974) reportaram a longevidade mínima de 18 espécies de Passeriformes neotropicais, que variaram entre cinco e 11 anos (com média de 7,5 anos e moda de 10,5 anos). Outros estudos apresentam recordes de 13 (Woodworth *et al.* 1999, Morton & Stutchbury 2000) ou até 14 anos (Willis 1983). Nas simulações optou-se por considerar a longevidade máxima como 10 anos, correspondendo a outras AVP's de Passeriformes no Brasil (*e.g.* Duca *et al.* 2009, Hoffmann 2011).

### **Número máximo de ninhadas (*broods*) por ano**

Refere-se ao número máximo de ninhadas produzidas, ou seja, de ninhos com sucesso. Em *A. luizae*, embora três tentativas com sucesso poderiam ocorrer em uma mesma estação reprodutiva, apenas duas foram observadas (Capítulo 2), e esse o valor considerado para o parâmetro.

### **Número máximo de filhotes (*progeny*) por ninhada**

Refere-se ao número máximo de filhotes produzidos por ninhada com sucesso. O tamanho de ninhada em *A. luizae* foi invariavelmente de dois ovos postos, que chegaram a produzir dois filhotes com sucesso em alguns casos (Capítulo 2).

### **Razão sexual no nascimento**

Embora tenha sido observado na fase adulta um forte desvio na razão sexual direcionado para machos, não há indícios de que este desvio aconteça no nascimento, sendo provavelmente causado por uma mortalidade maior das fêmeas (Capítulo 3). Pelo contrário, nas duas únicas ocasiões em que dois filhotes deixaram um mesmo ninho com sucesso, a sexagem molecular revelou razão sexual de 1:1 em ambos os casos. Por isso foi utilizado o valor 50 como a porcentagem de machos nascidos.

### **Reprodução dependente da densidade**

O Vortex permite especificar se a reprodução na espécie é dependente da densidade, por exemplo, reduzindo-se em densidades muito baixas ou muito altas, devido às dificuldades de encontrar parceiros ou à limitações de recursos, respectivamente. Para *A. luizae*, não há informações dos efeitos de altas densidades porque estas não ocorreram na população monitorada, mas foi observado (mas não quantificado) efeitos negativos de baixas densidades. Houve machos não pareados devido ao desvio na razão sexual de adultos, processo que, por sua vez, pode ser decorrente de baixas densidades (caracterizando um efeito Allee; Capítulo 3). No entanto, como o desvio foi direcionado para machos, estes não foram limitantes para as fêmeas, uma vez que todas as fêmeas estiveram pareadas e aparentemente tentando reproduzir. Dessa forma, como o efeito da reprodução dependente da densidade é expressado no Vortex em termos de redução da *proporção de fêmeas reproduzindo* (Lacy *et al.* 2015), esse não foi considerado nas simulações.

### **Proporção de fêmeas reproduzindo; variação ambiental**

Este parâmetro refere-se à probabilidade de uma fêmea reproduzir em um dado ano, e pode ser calculado automaticamente pelo Vortex quando a reprodução é dependente da densidade. Do contrário, pode ser ajustado de modo a incorporar situações de algumas espécies que apresentam intervalos entre nascimentos maiores do que um ano (Lacy *et al.* 2015). Como em *A. luizae* todas as fêmeas permaneceram pareadas e tentando reproduzir a cada ano, o valor desse parâmetro poderia ser equivalente a  $100 \pm 0\%$ . A informação da proporção de fêmeas que tentaram, mas fracassam em produzir algum filhote no ano pode ser incluída no próximo parâmetro (proporção produzindo 0, 1 ou 2 ninhadas; *vide distribuição de ninhadas por ano*). Mas, alternativamente, a proporção de

fêmeas reproduzindo pode ser definida como a proporção daquelas que reproduzem com sucesso, desse modo, já incorporando a probabilidade de uma fêmea fracassar em todas as tentativas de uma estação reprodutiva. Essa alternativa é vantajosa porque neste parâmetro (*proporção de fêmeas reproduzindo*), mas não no próximo, é possível informar (e portanto, incorporar na modelagem) a variabilidade ambiental no número de fêmeas que reproduzem com sucesso por ano. A escolha entre uma dessas duas opções não altera a dinâmica demográfica das modelagens; apenas influenciaria caso a espécie tivesse uma razão sexual fortemente desviada para fêmeas (Robert C. Lacy 2013, *in litt.*), o que é o oposto do observado em *A. luizae* (Capítulo 3) e improvável de ocorrer nas populações simuladas dados os parâmetros informados. Assim, foi estabelecido que a *proporção de fêmeas reproduzindo* refere-se à proporção de fêmeas que reproduzem com sucesso, o que foi calculado de duas formas, a partir do monitoramento (Capítulo 2):

**1) Diretamente**, a partir da proporção observada do número de fêmeas com sucesso no ano em relação a todas as fêmeas presentes no ano, agrupando-se os dados provenientes de cinco estações reprodutivas. Nesse caso (codificado como 'Ro'), o valor do parâmetro utilizado foi 38%.

**2) Indiretamente**, com base na probabilidade de sucesso de ninhos calculada pelo método de Mayfield (1961, 1975) e no número de tentativas por ano, por meio de uma adaptação de modelos utilizados para se estimar a fecundidade. O modelo de Anders & Marshall (2005) utiliza a fórmula  $\beta = (n)(1-[1-m]^a)$  para calcular a fecundidade ( $\beta$ ), a partir do número de filhotes fêmeas produzidos por ninho com sucesso ( $n$ ), da estimativa de sucesso de ninhos pelo método de Mayfield ( $m$ ) e do número médio de tentativas reprodutivas por fêmea por estação ( $a$ ). No entanto, aqui foi suprimido o termo “ $n$ ” (que será incorporado na modelagem populacional por meio de outro parâmetro de entrada do Vortex - *filhotes por ninhadas por fêmea*), resultando em uma estimativa da probabilidade de uma fêmea não fracassar em todas as tentativas, ou seja, ter sucesso em ao menos um ninho (*vide* discussão do Capítulo 2). O sucesso reprodutivo pelo método de Mayfield utilizado corresponde ao estimado no Capítulo 2 (taxa de sobrevivência por período; TSP = 10,25 ± 6,48 E.P.). O número de tentativas reprodutivas foi estimado segundo os mesmos procedimentos utilizados para se modelar a fecundidade no Capítulo 2 (em suma, utilizando-se de parte das equações de Ricklefs & Bloom 1977: multiplicando-se a taxa de iniciação de ninhos por par pela duração da estação reprodutiva em dias corrigida), o que resultou em 4,86 tentativas por fêmea. Esse método ('Rm') resultou no valor de 41% de fêmeas reproduzindo com sucesso. A variância do parâmetro foi derivada da variância da TSP, pelo método delta (conforme Powell 2007), resultando em um erro-padrão igual a ± 20,7%. No entanto, como esse valor de variabilidade representa uma grande proporção (ultrapassa 50%) do valor do parâmetro, optou-se por utilizar um valor mais moderado para representar a flutuação anual devido à variação ambiental.



O valor escolhido como variação ambiental no parâmetro para os dois métodos (Ro e Rm) foi 10%, aproximando-se mais da variabilidade associada à probabilidade no sucesso de ninhos.

### **Distribuição de ninhadas por ano**

Esse parâmetro refere-se à proporção (%) de fêmeas exibindo cada número de ninhada. As proporções basearam-se nas observações de ninhos e de filhotes encontrados já fora do ninho, agrupando-se os dados provenientes de cinco estações reprodutivas (Capítulo 2): 0% produzindo 0 ninhadas (proporção de fracasso já embutida no parâmetro anterior); 83,7 e 16,7% (equivalentes a 5 e a 1 de 6 fêmeas com sucesso-ano) produzindo 1 e 2 ninhadas, respectivamente.

### **Distribuição do número de filhotes por ninhadas por fêmea**

Há duas alternativas no Vortex para especificar esse parâmetro: pela média e desvio-padrão do número de filhotes produzidos por ninhadas bem-sucedidas por fêmea ou pela proporção de fêmeas exibindo cada número de filhotes por ninhada. A segunda alternativa é considerada mais acurada, especialmente quando o número máximo de filhotes não é alto (Lacy *et al.* 2015), e foi a considerada nesta modelagem. Assim, foram estimadas as proporções de fêmeas produzindo 1 e 2 filhotes, a partir do monitoramento (Capítulo 2), de duas formas:

**1) Diretamente (Ro)**, com base nos dados agrupados de observações de ninhos com sucesso: 33% das fêmeas produzindo 1 e 67% produzindo 2 filhotes.

**2) Indiretamente (Rm)**, com base na probabilidade, pelo método de Mayfield, de um ninhego sobreviver a perdas parciais (referido como ' $TSP(pp)_{unidades}$ ' no capítulo 2). Essa estimativa é adequada porque o tamanho da ninhada de *A. luizae* é dois; portanto, a probabilidade de produzir dois filhotes em um ninho com sucesso é igual à probabilidade de um ninhego sobreviver a perdas parciais (61%). Da mesma forma, a probabilidade de produzir apenas um filhote é igual à probabilidade de um filhote não sobreviver a perdas parciais ( $100 - TSP(pp)_{unidades} = 39\%$ ).

### **Mortalidade de indivíduos, por sexo e classes de idade; variação ambiental**

O Vortex permite inserir as probabilidades de mortalidade para cada sexo e classe de idade, sendo pré-definida uma classe de idade por ano até a idade em que se atinge a maturidade sexual, quando a mortalidade permanece constante até o final da vida do indivíduo. No caso das simulações com *A. luizae*, portanto, estava pré-definido suas classes de idade: de 0 a 1 ano (jovens), e acima de 1 ano (adultos).

Para a população monitorada foram estimadas taxas de sobrevivência de jovens, de machos e de fêmeas adultas, e de adultos considerados juntos. No entanto, dado o baixo número de fêmeas e, especialmente, de jovens, a mortalidade calculada para esses grupos apresentou alto grau de

incerteza (Capítulo 3).

### ***Mortalidade de jovens***

Dentre os parâmetros utilizados nesta modelagem, a sobrevivência de jovens é um dos com maior grau de incerteza. Na ausência de estimativas empíricas para as espécies cuja população se quer modelar, alguns autores têm utilizado como sobrevivência de jovens o equivalente a uma porcentagem pré-determinada (*e.g.*, 50%) da sobrevivência de adultos, ou uma probabilidade de sobrevivência fixa estimada para outras espécies (*e.g.*, sobrevivência de 31% assumida para aves migratórias neotropicais; Woodworth 1999, Anders & Marshall 2005). Contrariando o consenso de que a sobrevivência de jovens é menor do que a de aves adultas (Gill 2007), o contrário tem sido assumido em alguns estudos recentes (Duca *et al.* 2009, Hoffmann 2011) com base na relação negativa da sobrevivência com a idade com uma inclinação estimada em -6,2 reportada por para um *Thamnophilidae* no Panamá. No entanto, é recomendado que nas situações em que não haja dados confiáveis da sobrevivência de jovens é mais apropriado o uso de uma gama de valores em vez de taxas ou proporções pré-determinadas (Anders & Marshall 2005; *e.g.* Woodworth 1999). Ademais, Greenberg & Gradwohl (1997) calcularam essa relação com base em indivíduos adultos (a partir do final do primeiro ano de vida), o que provavelmente não pode ser estendido para jovens com menos de um ano de idade. Desse modo, três possibilidades foram consideradas para o parâmetro para a avaliação de modelos candidatos:

- 1) de que a mortalidade de jovens é tal qual a estimada a partir dos indivíduos jovens monitorados (Jj): 71%;
- 2) de que a mortalidade de jovens não difere da de adultos, sendo empregada nas simulações a mesma estimativa gerada para adultos (Ja): 29%;
- 3) uma possibilidade intermediária (Ji), na qual foi assumido o valor médio menos um desvio-padrão do estimado a partir dos indivíduos jovens monitorados: 55%.

### ***Mortalidade de adultos***

Apesar de haverem razões para considerar que a mortalidade de fêmeas adultas seja maior do que a de machos adultos (*vide* discussão do Capítulo 3), foram consideradas duas possibilidades:

- 1) de que a mortalidade de adultos difere entre os sexos (As), sendo utilizadas as taxas estimadas separadamente para machos e fêmeas com base apenas nos indivíduos com sexo determinado molecularmente: 24% para machos e 54% para fêmeas;
- 2) de que a mortalidade de adultos é constante entre os sexos (Ac), sendo utilizada a mortalidade estimada para todos os adultos combinados, incluindo aqueles com sexo indeterminado: 29%.

Como variabilidade ambiental para todas as mortalidades foi considerado o erro-padrão da estimativa de mortalidade mais acurada, que é a referente à mortalidade de adultos constante entre sexos, e que foi idêntica ao referente à mortalidade de machos: 5%.

### **Monopolização de parceiro**

Esse parâmetro refere-se à proporção (%) de machos que estão disponíveis para reprodução, que pode ser reduzida em espécies que apresentam estruturas sociais de acasalamento mais complexas. Nas simulações, considerou-se que a totalidade de machos está disponível para reprodução (100%).

### **Tamanho inicial da população e capacidade suporte (k)**

Durante a seleção de modelos candidatos, o tamanho inicial da população foi de 30 indivíduos, de modo a corresponder ao número de indivíduos presentes na população estudada em campo no primeiro ano de monitoramento. Nessa etapa, a capacidade suporte foi estabelecida arbitrariamente como 500 indivíduos visando não influenciar na dinâmica populacional.

Nos cenários-bases, o tamanho inicial da população foi o equivalente ao número de indivíduos projetado para a área do Parque Nacional da Serra do Cipó (800 indivíduos), a Unidade de Conservação limítrofe às áreas onde os indivíduos foram monitorados (*vide* Material e Métodos gerais dessa tese), enquanto que para a avaliação do grau de ameaça de *A. luizae* foi o equivalente ao número de indivíduos projetado para toda a área de distribuição da espécie (21.800 indivíduos). Tais tamanhos foram calculados com base na densidade média de indivíduos reprodutores por afloramento rochoso observada ao longo dos seis anos de monitoramento que foi multiplicada pelas áreas estimadas de afloramento rochoso em cada região. Como capacidade-suporte de cada região considerou-se o número de indivíduos estimado com base na densidade que seria exibida caso todos os territórios estivessem ocupados por pares de adultos reprodutores (*vide* Capítulo 3): 4.900 e 132.700.

Em todos os modelos não foi considerado o efeito da variação ambiental na capacidade suporte, sendo assumido o valor 0.

### **Distribuição etária**

O Vortex permite especificar a distribuição etária (sexo-específica) da população em valores absolutos ou proporcionais, ou ainda escolher uma distribuição etária estável, que é calculada automaticamente pelo programa.

Uma vez que não é possível determinar a idade de todos os indivíduos monitorados, inicialmente optou-se por escolher uma distribuição etária estável calculada automaticamente. No

entanto, nos modelos em que a mortalidade de adultos é diferente entre os sexos, essa opção determinava uma proporção muito baixa de fêmeas nas populações iniciais, o que poderia ocasionar uma extinção mais rápida do que se a razão-sexual estivesse equilibrada. Isso foi notável durante a etapa de seleção de modelos candidatos, quando o tamanho inicial das populações era de 30 indivíduos, e pouquíssimos indivíduos foram alocados para o sexo feminino. Dessa forma, optou-se por assumir uma distribuição etária inicial igual para todos os cenários, sendo escolhido como referência um cenário onde a mortalidade de adultos era constante entre os sexos e a mortalidade de jovens apresentava um valor intermediário (modelo 'RmAcJi'). Primeiramente, selecionou-se para esse modelo um tamanho inicial de 1.000 indivíduos e uma distribuição etária estável calculada automaticamente. Em seguida, utilizou-se do número de indivíduos calculados por classe de idade como parâmetros de entrada para os demais modelos (Tabela I.1), especificando-se ao programa que referem-se a valores proporcionais.

**Tabela I.1.** Distribuição etária de indivíduos usada para cada sexo em todas as simulações (em %)

<b>Idade</b>	<b>% indivíduos</b>
<b>1</b>	10,1
<b>2</b>	8,4
<b>3</b>	7,0
<b>4</b>	5,7
<b>5</b>	4,8
<b>6</b>	3,9
<b>7</b>	3,3
<b>8</b>	2,7
<b>9</b>	2,2
<b>10</b>	1,9

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo aprimorou o conhecimento da história natural de *Asthenes luizae* por meio do acompanhamento de indivíduos em campo, além de integrá-lo em contextos teóricos mais amplos, derivando hipóteses evolutivas, ecológicas e conservacionistas. Revelou-se características inéditas acerca dos hábitos de nidificação, incluindo arquitetura, composição e localização dos ninhos; dos vários componentes do sucesso reprodutivo, incluindo sucesso de ninhos, sobrevivência de ovos, ninhegos, produtividade de filhotes por ninho e fecundidade de filhotes por fêmea; e da demografia, incluindo densidade, estrutura social, sobrevivência de jovens e adultos.

Encontrou-se que seus ninhos fechados correspondem ao padrão da família Furnariidae, e a composição de gravetos é predominante no clado Synallaxini, mas não em *Asthenes*. Os locais de nidificação foram mais variados do que supunha-se, possivelmente os mais diversos do gênero. Além de pelo menos 29 espécies de plantas, a maioria das quais endêmicas da Cadeia do Espinhaço, os ninhos podem também ser construídos diretamente sobre os afloramentos rochosos. A tendência de nidificar em baixas alturas do solo pode tornar os ninhos e os indivíduos dessa espécie mais vulneráveis à predação e ao fogo, que são uma das principais ameaças a seu habitat.

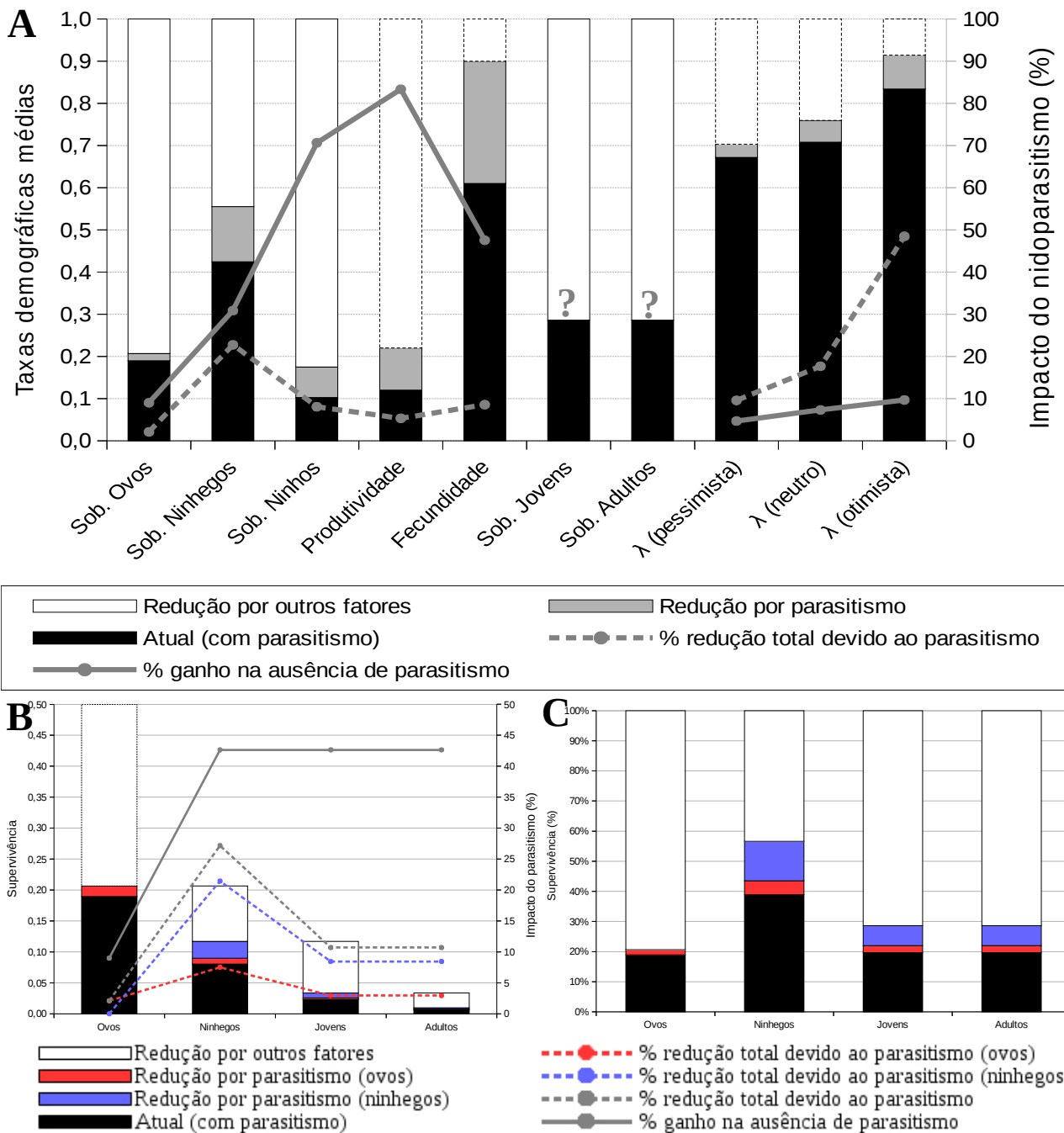
Alguns dos atributos da história de vida de *A. luizae*, como longa estação reprodutiva, baixa fecundidade e alta sobrevivência de adultos condizem com o padrão de ritmo de vida lento de aves tropicais. No entanto, a duração da estação reprodutiva parece ser mais longa do que de outras espécies, permitindo múltiplas tentativas reprodutivas, o que pode ser uma forma de compensar as baixas taxas dos componentes do sucesso reprodutivo, que foram menores do que o esperado. O sucesso de ninhos de *A. luizae* um dos mais baixos dentre Passeriformes neotropicais. A principal causa de insucesso de ninhos para *A. luizae* foi o nidoparasitismo por *Molothrus bonariensis*, que acomete a maioria dos ninhos, impossibilitando a produção de filhotes legítimos nesses ninhos. No entanto, a predação também atinge mais da metade dos ninhos, parasitados ou não, impedindo a produção de filhotes legítimos ou parasitas.

Apesar de alta sobrevivência de adultos, a população monitorada de *A. luizae* na Serra do Cipó declinou substancialmente ao longo dos seis anos de monitoramento, apresentando aumento no número de territórios desocupados, crescente desvio na razão sexual em direção a machos e diminuição do número de pares reprodutores, possivelmente sob um efeito Allee. Uma maior mortalidade de fêmeas pode ter sido a causa da escassez desse sexo na população, e a alta pressão de parasitismo e predação de ninhos pode ter impactado mais severamente as fêmeas. Por outro lado, eventos estocásticos que atuam particularmente em populações pequenas e fragmentadas podem ser tanto a causa como a consequência desses diversos problemas demográficos, em um processo de retroalimentação negativa de “vórtice de extinção”.

A análise de viabilidade populacional (AVP) projetou populações inviáveis para o Parque Nacional da Serra do Cipó e para a população global da espécie, com probabilidades de extinção suficientemente altas para que *A. luizae* seja considerada, no mínimo, como Vulnerável pelo critério E da IUCN. Apesar dos impactos do nidoparasitismo na reprodução, as simulações populacionais sob cenários alternativos hipotéticos sem parasitismo continuaram projetando populações em declínio, com elevadas probabilidades de extinção (à exceção da simulação da população global sob o modelo otimista, única projeção de população viável).

Em uma análise mais geral (Figura 1), pode-se notar que o nidoparasitismo teve impacto nas diversas taxas demográficas, em especial no sucesso de ninhos, produtividade de filhotes por ninhos e fecundidade de filhotes por fêmea. Estima-se que a ausência de parasitismo elevaria as taxas reprodutivas em quase 50% (fecundidade) à até mais de 80% (produtividade). Por outro lado, uma série de outros fatores, como predação, falhas na eclosão, longevidade e outros, provocam a mortalidade de indivíduos em seus vários estágios de desenvolvimento, prevenindo taxas máximas de sobrevivência, produtividade e fecundidade e a estabilidade das populações ( $\lambda = 1$ ), sendo o nidoparasitismo responsável por uma parcela relativamente pequena dessa redução. Como as taxas de crescimento populacionais das populações simuladas sob o modelo otimista foram mais próximas da estabilidade, mesmo um ganho pequeno (10%) da ausência de parasitismo representa metade do desvio de  $\lambda$  do valor 1.

Mesmo que o impacto direto do nidoparasitismo não tenha sido medido na sobrevivência de indivíduos após os estágios de desenvolvimento que ocorrem nos ninhos, seus efeitos originados na fase de ovos e de ninhegos são propagados pela sobrevivência acumulada (supervivência) ao longo do desenvolvimento de cada indivíduo. Aproximadamente 11% da redução da supervivência de jovens e adultos devem-se ao impacto do parasitismo nos ninhos, sendo *c.* de 3% originado na fase de ovos e *c.* de 8% na fase de ninhegos. Apesar dessa representatividade relativamente pequena, a eliminação do impacto do parasitismo nas fases de desenvolvimento dentro do ninho poderia elevar em pouco mais de 40% a supervivência dos indivíduos nas fases pós-ninho (Figura 1). No entanto, com base na AVP, mesmo a remoção total do impacto do nidoparasitismo na reprodução não seria suficiente para levar a população a aumentar de tamanho ou parar de declinar.



**Figura 1.** Efeito do nidoparasitismo por *Molothrus bonariensis* nos diversos parâmetros demográficos de *Asthenes luizae* reportados nesta tese: sobrevivência (sob.) de ovos e de ninhegos ao longo de seus períodos de desenvolvimento, produtividade de filhotes por ninho, fecundidade de filhotes por fêmea, sobrevivência anual de jovens (< 1 ano de idade) e de adultos ( $\geq 1$  ano de idade), e taxas de crescimento estocástica ( $\lambda$ ) projetadas em 100 anos sob diferentes cenários (pessimista, neutro e otimista). As barras indicam as taxas exibidas atualmente (sob parasitismo) e a redução atribuída ao parasitismo e a outros fatores (predação, falhas na eclosão, longevidade etc). As linhas indicam a proporção das taxas atuais que poderia ser elevada na ausência de parasitismo (linhas contínuas) e a proporção da redução do valor máximo\* de cada taxa que deve-se ao parasitismo (linhas pontilhadas). (A) estimativas médias de cada parâmetro; (B-C), sobrevivência acumulada (supervivência; probabilidade de sobreviver da postura do ovo até a classe indicada) e propagação dos efeitos do parasitismo originados na fase de ovos e de ninhegos ao longo das classes, em termos totais (B) e percentuais (C). \*Valores máximos assumidos: sobrevivência = 1, produtividade = 2, fecundidade = 4, taxa de crescimento = 0 (equivalente a uma população em equilíbrio), e supervivência igual ao definido pela classe anterior (= 1 para ovos). ? indica o desconhecimento dos efeitos na sobrevivência de jovens e adultos. Barras pontilhadas indicam que seus valores máximos prolongam-se além do eixo y.

Desconhece-se a fundo a complexidade das relações de nidoparasitismo, em especial desse sistema entre *A. luizae* e *M. bonariensis*. Do ponto de vista dos ovos e ninhos de *A. luizae*, o parasitismo tem efeitos semelhantes ao da predação, mas do ponto de vista dos adultos, é mais danoso do que a predação de ninhos. Sendo um parasita generalista, *M. bonariensis* não depende particularmente de *A. luizae*, de modo que o declínio populacional do hospedeiro não impacta necessariamente o parasita, e alterações da população do parasita potencialmente afetam e são afetadas por populações de diversos outros hospedeiros, de maneiras de difícil previsão.

Dado o desconhecimento da complexa interação de nidoparasitismo, a incerteza da eficiência e uma série de controvérsias acerca de controle direto letal de *M. bonariensis*, sugere-se como possível estratégia de manejo de *A. luizae* o controle de impactos antrópicos provenientes principalmente de queimadas e criação de gado. A redução desse impactos tem o potencial de favorecer a sobrevivência e a reprodução de *A. luizae*, além de controlar indiretamente o nidoparasitismo, uma vez que *M. bonariensis* supostamente se beneficia desses impactos.

Sugere-se, em conjunção com outros fatores, que *A. luizae* seja considerada ameaçada de extinção (Vulnerável) e recomenda-se futuros estudos que possam refinar o entendimento do estado da população global. Seriam especialmente interessantes as seguintes investigações:

- Continuidade do monitoramento da população na Serra do Cipó, por meio de avaliações breves e pouco intensas (e.g. uma vez a cada um, ou dois anos), que permitam verificar se a população será recuperada por imigrações.

- Implementação de monitoramentos intensos, mesmo que curtos (e.g. ao longo de uma ou duas estações reprodutivas), em outras populações ao longo da distribuição da espécie com a marcação dos indivíduos, de modo que seja possível avaliar taxas demográficas, principalmente: o estado de pareamento dos adultos, a densidade de indivíduos maduros, taxas reprodutivas e a ocorrência, frequência e intensidade do nidoparasitismo e seus impactos. Áreas prioritárias para esses estudos seriam na região de maior extensão longitudinal de sua distribuição, localizada na porção norte do bloco Sul do Espinhaço mineiro, além de áreas nos isolados blocos Centro e Norte do Espinhaço de Minas Gerais.

- Estimativas de abundância, mesmo que superficiais, mas que sejam tomadas com rigor e métodos replicáveis, em diversas populações ao longo da distribuição da espécie. Preferencialmente devem ser baseadas no número de indivíduos pareados, não somente em indivíduos territoriais; mas, na impossibilidade, somente a abundância total de adultos pode ser útil, podendo ser corrigida com estimativas médias da proporção de indivíduos pareados provenientes de outras populações.

- Refinamento da estimativa da área de ocupação da espécie, aferindo sua ocorrência em regiões pouco investigada onde não há registros da espécie.



- Estudos relativos à ecologia de paisagem, tanto na escala local de percepção do ambiente pelos indivíduos, refinando o entendimento da dinâmica de ocupação das manchas de afloramentos rochosos (capacidades de dispersão, deslocamento em habitats não-favoráveis), quanto na escala mais ampla de ocupação e manutenção de populações em grupos de habitats favoráveis nos topos de montanha. Esses contribuiriam não somente para o melhor entendimento das dinâmicas populacionais locais, como também para o melhor refinamento das estimativas da área de ocupação, número e tamanho das subpopulações (*sensu* IUCN 2014) da espécie.

- Estudos genéticos intra e interpopulacionais, permitindo acessar níveis de cópulas extra-par, endogamia, variabilidade genética e isolamento de populações.

Em adição, dada a carência de conhecimento da história natural das aves tropicais, sobretudo nos ambientes brasileiros, estudos básicos de outras espécies podem auxiliar o entendimento de padrões e processos ecológicos e evolutivos mais amplos, teóricos ou aplicados à conservação. Por exemplo, estudos de *M. bonariensis* em outros hospedeiros, do impacto do fogo em outras aves, e de outros impactos nos habitats tão particulares que constituem os campos rupestres, são todos relevantes para a construção de arcabouços teóricos pertinentes à conservação de *A. luizae* e outras espécies.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ackerman, J.T., J.M. Eadie, D.L. Loughman, G.S. Yarris & M.R. McLandress (2003) The influence of partial clutch depredation on duckling production. **Journal of Wildlife Management** 67: 576–587.
- Aguilar, T.M. (2001) Biologia reprodutiva e seleção de habitat por *Leptopogon amaurocephalus* (Aves, Tyrannidae), em fragmentos de Mata Atlântica em Minas Gerais. **Dissertação de mestrado**. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Aguilar, T.M., L.O. Leite & M.Â. Marini (1999) Biologia da nidificação de *Lathrotriccus euleri* (Cabanis, 1968 [sic]) (Tyrannidae) em fragmentos de mata de Minas Gerais. **Ararajuba** 7: 125–133.
- Aguilar, T.M., M. Maldonado-Coelho & M.Â. Marini (2000) Nesting biology of the Gray-hooded Flycatcher (*Mionectes rufiventris*). **Ornitología Neotropical** 11: 223–230.
- Akçakaya, H.R. & P. Sjögren-Gulve (2000) Population viability analyses in conservation planning: an overview. **Ecological Bulletins** 48: 9–21.
- Allee, W.C. (1931) **Animal Aggregations: a study in general sociology**. Chicago: University of Chicago Press.
- Alves, R.J.V. & N.G. Silva (2011) O Fogo é sempre um vilão nos Campos Rupestres? **Biodiversidade Brasileira** 2: 120–127.
- Amaral, M.F. & R.H.F. Macedo (2003) Breeding patterns and habitat use in the endemic Curl-crested Jay of central Brazil. **Journal of Field Ornithology** 74: 331–340.
- Anders, A.D. & M.R. Marshall (2005) Increasing the accuracy of productivity and survival estimates in assessing landbird population status. **Conservation Biology** 19: 66–74.
- Andrade, M.A., M.V.G. Andrade, R.G.R. Gontijo & P.O. Souza (1998) Ocorrência do Cipó-canastero (*Asthenes luizae*) e do Gavião-pernilongo (*Geranospiza caerulescens*) no interior do Parque Nacional da Serra do Cipó, Minas Gerais. **Atualidades Ornitológicas** 82: 10.
- Araujo, A.O., A. Chautems & V.C. Souza (2004) Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Gesneriaceae. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo** 22: 43–51.
- Astié, A.A. & J.C. Reboreda (2006) Costs of egg punctures and parasitism by shiny cowbirds (*Molothrus bonariensis*) at Creamy-bellied Thrush (*Turdus amaurochalinus*) nests. **Auk** 123: 23–32.
- Astié, A.A. & J.C. Reboreda (2009) Shiny Cowbird parasitism of a low quality host: effect of host traits on a parasite's reproductive success. **Journal of Field Ornithology** 80: 224–233.
- Badyaev, A.V. (1997) Avian life history variation along altitudinal gradients: an example with cardueline finches. **Oecologia** 111: 365–374.

- Begon, M., M. Mortimer & D.J. Thompson (1996) **Population Ecology: A unify study of animals and plants**. Oxford: Blackwell Science.
- Behn, F., A.W. Johnson & G.R. Millie (1957) Expedición ornitológica a la cordilleras del norte de Chile (Enero-Febrero 1957). **Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción** 32: 95–131.
- Belton, W. (1984) Birds of Rio Grande do Sul, Brazil. Part 1. Rheidae through Furnariidae. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 178: 369–636.
- Benites, V.M., A.N. Caiafa, E.S. Mendonça, C.E. Schaefer & J.C. Ker (2003) Solos e vegetação nos Complexos Rupestres de Altitude da Mantiqueira e do Espinhaço. **Floresta e Ambiente** 10: 76–85.
- Bennett, P.M. & I.P.F. Owens (2002) **Evolutionary Ecology of Birds**, Oxford Series in Ecology and Evolution. New York: Oxford University Press.
- Best, L.B. & D.F. Stauffer (1980) Factors affecting nesting success in riparian bird communities. **Condor** 82: 149–158.
- Birdlife International (2015) **Species factsheet: *Asthenes luizae***, <[www.birdlife.org](http://www.birdlife.org)>.
- Blake, J.G. & B.A. Loiselle (2008) Estimates of apparent survival rates for forest birds in eastern Ecuador. **Biotropica** 40: 485–493.
- Borges, F.J.A. & M.Â. Marini (2010) Birds nesting survival in disturbed and protected Neotropical savannas. **Biodiversity and Conservation** 19: 223–236.
- Boyce, M.S. (1992) Population viability analysis. **Annual Review of Ecology and Systematics** 23: 481–506.
- Braz, V.S. (2008) Ecologia e conservação das aves campestres do bioma cerrado. **Tese de doutorado**. Universidade de Brasília, Brasília.
- Brito, D. (2009) Análise da viabilidade de populações: uma ferramenta para a conservação da biodiversidade no Brasil. **Oecologia brasiliensis** 13: 452–469.
- Brook, B.W., J.J. O’Grady, A.P. Chapman, M.A. Burgman, H.R. Akçakaya & R. Frankham (2000) Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology. **Nature** 404: 385–387.
- Brook, B.W., D.W. Tonkyn, J.J. O’Grady & R. Frankham (2002) Contribution of inbreeding to extinction risk in threatened species. **Conservation Ecology** 6: 16.
- Brooks, T.M., N.J. Collar, R.E. Green, S.J. Marsden & D.J. Pain (2008) The science of bird conservation. **Bird Conservation International** 18: S2–S12.
- Brooks, T.M., R.A. Mittermeier, G.A.B. Fonseca, J. Gerlach, M. Hoffmann, J.F. Lamoreux, C.G. Mittermeier, J.D. Pilgrim & A.S.L. Rodrigues (2006) Global biodiversity conservation priorities. **Science** 313: 58–61.

- Brussard, P.F. (1991) The role of ecology in biological conservation. **Ecological Applications** 1: 6–12.
- Burgman, M.A., S. Ferson & H.R. Akçakaya (1993) **Risk assessment in Conservation Biology**. London: Chapman & Hall.
- Butchart, S.H.M., M. Walpole, B. Collen, A. van Strien, J.P.W. Scharlemann, R.E.A. Almond, J.E.M. Baillie, B. Bomhard, C. Brown, J. Bruno, K.E. Carpenter, G.M. Carr, J. Chanson, A.M. Chenery, J. Csirke, N.C. Davidson, F. Dentener, M. Foster, A. Galli, J.N. Galloway, P. Genovesi, R.D. Gregory, M. Hockings, V. Kapos, J.-F. Lamarque, F. Leverington, J. Loh, M.A. McGeoch, L. McRae, A. Minasyan, M.H. Morcillo, T.E.E. Oldfield, D. Pauly, S. Quader, C. Revenga, J.R. Sauer, B. Skolnik, D. Spear, D. Stanwell-Smith, S.N. Stuart, A. Symes, M. Tierney, T.D. Tyrrell, J.-C. Vié & R. Watson (2010) Global biodiversity: indicators of recent declines. **Science** 328: 1164–1168.
- Carvalho, C.B. V, R.H.F. Macedo & J.A. Graves (2007) Reproduction of Blue-black Grassquits in central Brazil. **Brazilian Journal of Biology** 67: 275–281.
- Caswell, H. (2000) Prospective and Retrospective Perturbation Analyses: Their Roles in Conservation Biology. **Ecology** 81: 619–627.
- Cavalcanti, R.B. & T.M. Pimentel (1988) Shiny cowbird parasitism in central Brazil. **Condor** 90: 40–43.
- Cavalcanti, T.B. (1990) Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Lythraceae. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo** 12: 67–93.
- CBRO - Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (2014) **Lista de aves do Brasil, 11ª edição**, <[www.cbro.org.br](http://www.cbro.org.br)>.
- Ceballos, G., P.R. Ehrlich, A.D. Barnosky, A. Garcia, R.M. Pringle & T.M. Palmer (2015) Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. **Science Advances** 1: e1400253.
- Chace, J.F., C. Farmer, R. Winfree, D.R. Curson, W.E. Jensen, C.B. Goguen & S.K. Robinson (2005) Cowbird (*Molothrus* spp.) ecology: a review of factors influencing distribution and abundance of cowbirds across spatial scales. **Ornithological Monographs** 57: 45–70.
- Chaves, A.V. (2014) Biogeografia histórica e sistemática das aves endêmicas dos topos de montanha do leste do Brasil. **Tese de doutorado**. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Chaves, A.V., G.H.S. Freitas, M.F. Vasconcelos & F.R. Santos (2014) Biogeographic patterns, origin and speciation of the endemic birds from eastern Brazilian mountaintops: a review. **Systematics and Biodiversity** 13: 1–16.

- Chiarani, E. & C.S. Fontana (2015) Breeding biology of the Lesser Grass-Finch (*Emberizoides ypiranganus*) in southern Brazilian upland grasslands. **Wilson Journal Of Ornithology** 127: 441–456.
- Collias, N.E. (1997) On the Origin and Evolution of Nest Building by Passerine Birds. **Condor** 99: 253–270.
- Contreras, J.R. (1980) Furnariidae Argentinos. I. Nuevos datos sobre *Tripophaga modesta navasi* y algunas consideraciones sobre *Tripophaga modesta* en la Argentina. **Historia Natural** 1: 49–68.
- COPAM - Conselho Estadual de Política Ambiental (2010) **Lista de espécies da fauna ameaçadas de extinção no Estado de Minas Gerais**, Deliberação Normativa COPAM nº 147, de 30 de abril de 2010. Diário Oficial do Estado de Minas Gerais (DOEMG) de 04 de maio de 2010, Caderno Executivo.
- Cordeiro, P.H.C., T.A. Melo-Júnior & M.F. Vasconcelos (1998) A range extension for Cipó Canastero *Asthenes luizae* in Brazil. **Cotinga** 10: 64–65.
- Cornelius, C. (2008) Spatial variation in nest-site selection by a secondary cavity-nesting bird in a human-altered landscape. **Condor** 110: 615–626.
- Costa, L.M. (2011) História de vida de *Asthenes luizae*: biologia reprodutiva, sucesso reprodutivo e o impacto de *Molothrus bonariensis* em uma ave ameaçada e endêmica dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço. **Dissertação de mestrado**. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Costa, L.M. (2013) A novel host of the shiny cowbird (*Molothrus bonariensis*): the Near-threatened Pale-throated serra-finch (*Embernagra longicauda*). **Ornitología Neotropical** 24: 95–99.
- Costa, L.M. & M. Rodrigues (2007) Novo registro de nidificação do beija-flor-de-gravata-verde *Augastes scutatus* estende período reprodutivo da espécie. **Revista Brasileira de Ornitologia** 15: 131–134.
- Costa, L.M. & M. Rodrigues (2012) Bird community structure and dynamics in the campos rupestres of southern Espinhaço Range, Brazil: diversity, phenology and conservation. **Revista Brasileira de Ornitologia** 20: 132–147.
- Courchamp, F., J.A. Dunne, Y. Le Maho, R.M. May, C. Thébaud & M.E. Hochberg (2015) Fundamental ecology is fundamental. **Trends in Ecology & Evolution** 30: 9–16.
- Cruz, A., R. López-Ortiz, E.A. Ventosa-Febles, J.W. Wiley, T.K. Nakamura, K.R. Ramos-Alvarez & W. Post (2005) Ecology and management of Shiny Cowbirds (*Molothrus bonariensis*) and endangered Yellow-shouldered Blackbirds (*Agelaius xanthomus*) in Puerto Rico. **Ornithological Monographs** 57: 38–44.

- Curson, D.R., C.B. Goguen & N.E. Mathews (2000) Long-distance commuting by brown-headed cowbirds in New Mexico. **Auk** 117: 795–802.
- Dale, S. (2001) Female-biased dispersal, low female recruitment, unpaired males, and the extinction of small and isolated bird populations. **Oikos** 92: 344–356.
- Dayton, P.K. & E. Sala (2001) Natural History: the sense of wonder, creativity and progress in ecology. **Scientia Marina** 65: 199–206.
- Dearborn, D.C. (1999) Brown-headed cowbird nestling vocalizations and risk of predation. **Auk** 116: 448–457.
- Dececco, J.A., M.R. Marshall, A.B. Williams, G.A. Gale & R.J. Cooper (2000) Comparative seasonal fecundity of four Neotropical migrants in middle Appalachia. **Condor** 102: 653–663.
- Delhey, K., M. Carrizo, L.C. Verniere, B. Mahler & A. Peters (2010) Seasonal variation in reproductive output of a neotropical temperate suboscine, the firewood-gatherer (*Anumbius annumbi*). **Auk** 127: 222–231.
- Delhey, K. & C.H.F. Pérez (2013) Observations on breeding of two Furnariidae in Patagonia: White-throated Cacholote *Pseudoseisura gutturalis* and Patagonian Canastero *Pseudasthenes patagonica*. **Cotinga** 35: OL 43–47.
- Derryberry, E., S. Claramunt, K.E. O’Quin, A. Aleixo, R.T. Chesser, J. V. Remsen Jr & R.T. Brumfield (2010) *Pseudasthenes*, a new genus of ovenbird (Aves: Passeriformes: Furnariidae). **Zootaxa** 2416: 61–68.
- Derryberry, E.P., S. Claramunt, G. Derryberry, R.T. Chesser, J. Cracraft, A. Aleixo, J. Pérez-Emán, J. V. Remsen Jr & R.T. Brumfield (2011) Lineage diversification and morphological evolution in a large-scale continental radiation: the neotropical ovenbirds and woodcreepers (Aves: Furnariidae). **Evolution** 65: 2973–2986.
- de la Peña, M.R. (1987) **Nidos y huevos de las aves Argentinas**. Santa Fe: Edição do autor.
- Dias, R.A., M.S.S. Gonçalves & V.A.G. Bastazini (2009) First nesting record of the Bay-Capped Wren-Spinetail *Sparthonoica maluroides* (Aves, Furnariidae) in Brazil, with nest and nestling descriptions and notes on breeding behavior. **Iheringia, Série Zoologia** 99: 449–455.
- Diaz, I.A., J.J. Armesto & M.F. Willson (2006) Mating success of the endemic Des Murs’ Wiretail (*Sylviorthorhynchus desmursii*, Furnariidae) in fragmented Chilean rainforests. **Austral Ecology** 31: 13–21.
- Dinsmore, S.J., D.J. Lauten, K.A. Castelein, E.P. Gaines & M.A. Stern (2014) Predator exclosures, predator removal, and habitat improvement increase nest success of Snowy Plovers in Oregon, USA. **Condor** 116: 619–628.
- Donald, P.F. (2007) Adult sex ratios in wild bird populations. **Ibis** 149: 671–692.

- Dorst, J. (1957) The Puya stands of the Peruvian high plateaux as a bird habitat. **Ibis** 99: 594–599.
- Duca, C. & M.Â. Marini (2014) High survival and low fecundity of a neotropical savanna tanager. **Emu** 114: 121–128.
- Duca, C., H. Yokomizo, M.Â. Marini & H.P. Possingham (2009) Cost-efficient conservation for the white-banded tanager (*Neothraupis fasciata*) in the Cerrado, central Brazil. **Biological Conservation** 142: 563–574.
- Echternacht, L., M. Trovó, C.T. Oliveira & J.R. Pirani (2011) Areas of endemism in the Espinhaço Range in Minas Gerais, Brazil. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants** 206: 782–791.
- Errington, P.L. (1942) On the analysis of productivity in populations of higher vertebrates. **Journal of Wildlife Management** 6: 165–181.
- Etterson, M.A., S.N. Ellis-Felege, D. Evers, G. Gauthier, J.A. Grzybowski, B.J. Mattsson, L.R. Nagy, B.J. Olsen, C.M. Pease, M.P. van der Burg & A. Potvien (2011) Modeling fecundity in birds: conceptual overview, current models, and considerations for future developments. **Ecological Modelling** 222: 2178–2190.
- Fantinati, M.R., A.F. Pontes, F.B. Mendonça & A.D.C. Costa (2004) Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Humiriaceae. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo** 22: 29–33.
- Faria, L.C.P., L.A. Carrara & M. Rodrigues (2008) Biologia reprodutiva do fura-barreira *Hylocryptus rectirostris* (Aves: Furnariidae). **Revista Brasileira de Zoologia** 25: 172–181.
- Faria, L., L.A. Carrara, F.I. Garcia & M. Rodrigues (2012) Assessing population size of the Chestnut-Capped Foliage-Gleaner. **Papéis Avulsos de Zoologia** 52: 281–290.
- Fernandes, G.W., N.P.U. Barbosa, D. Negreiros & A.P. Paglia (2014) Challenges for the conservation of vanishing megadiverse rupestrian grasslands. **Natureza & Conservação** 12: 162–165.
- Fiorini, V.D., A.A. Astié, D.T. Tuero & J.C. Rebores (2005) Éxito reproductivo del Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) en hospedadores de distinto tamaño corporal. **Hornero** 20: 173–182.
- Fjeldsâ, J. & N. Krabbe (1990) **Birds of the High Andes**. Copenhagen: Zoological Museum, University of Copenhagen.
- Forzza, R.C. (2005) Revisão taxonômica de *Encholirium* Mart. ex Schult. & Schult. F (Pitcairnioideae - Bromeliaceae). **Boletim de botânica da Universidade de São Paulo** 23: 1–49.
- Fraga, R.M. (1978) The Rufous-collared Sparrow as a host of the Shiny Cowbird. **Wilson Bulletin** 90: 271–284.

- Fraga, R.M. (1980) The breeding of rufous horneros (*Furnarius rufus*). **Condor** 82: 58–68.
- França, H. & K.T. Ribeiro (2008) **Mapeamento de queimadas no Parque Nacional da Serra do Cipó e na Área de Proteção Ambiental Morro da Pedreira, MG: 1984-2007**. Jaboticatubas: ICMBio; MMA.
- França, L.F. & M.Â. Marini (2009) Low and variable reproductive success of a neotropical tyrant-flycatcher, Chapada Flycatcher (*Suiriri islerorum*). **Emu** 109: 265–269.
- França, L.F. & A.M. Miguel (2010) Negative population trend for Chapada Flycatchers (*Suiriri islerorum*) despite high apparent annual survival. **Journal of Field Ornithology** 81: 227–236.
- França, L.F., N.O.M. Sousa, L.R. Santos, C. Duca, D.T. Gressler, F.J.A. Borges, L.E. Lopes, L.T. Manica, L.V. Paiva, R.C.S. Medeiros & M.Â. Marini (2009) Passeriformes: nest predators and prey in a Neotropical Savannah in Central Brazil. **Zoologia** 26: 799–802.
- Freitas, G.H.S. (2011) História natural de dois furnariídeos (Aves : Furnariidae) endêmicos dos campos rupestres da porção meridional da Cadeia do Espinhaço, Minas Gerais. **Dissertação de mestrado**. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Freitas, G.H.S. (2015) Variação geográfica morfológica e vocal de algumas aves endêmicas dos topos de montanha do leste do Brasil. **Tese de doutorado**. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Freitas, G.H.S., A.V. Chaves, L.M. Costa, F.R. Santos & M. Rodrigues (2012) A new species of *Cinclodes* from the Espinhaço Range, southeastern Brazil: Insights into the biogeographical history of the South American highlands. **Ibis** 154: 738–755.
- Freitas, G.H.S. & M. Rodrigues (2012) Territory distribution and habitat selection of the Serra Finch (*Embernagra longicauda*) in Serra do Cipó, Brazil. **Wilson Journal of Ornithology** 124: 57–65.
- Gärdenfors, U. (2000) Population viability analysis in the classification of threatened species: problems and potentials. **Ecological Bulletins** 48: 181–190.
- Gaston, A.J. (1976) Brood Parasitism by the Pied Crested Cuckoo *Clamator jacobinus*. **Journal of Animal Ecology** 45: 331–348.
- Germain, M.F. (1860) Notes upon the mode and place of nidification of some of the birds of Chili. **Proceedings of the Boston Society of Natural History** 7: 308–316.
- Gill, F.B. (2007) **Ornithology**. New York: W. H. Freeman and Company.
- Giulietti, A.M., N.L. De Menezes, J.R. Pirani, M. Meguro & M.G.L. Wanderley (1987) Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: caracterização e lista das espécies. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo** 9: 1–151.
- Giulietti, A.M., J.R. Pirani & R.M. Harley (1997) Espinhaço Range Region eastern Brazil, p. 397–



404. In: S.D. Davis, V.H. Heywood, O. Herrera-MacBryde, J. Villa-Lobos & E.C. Hamilton (eds.). **Centres of Plant Diversity: A Guide and Strategy for Their Conservation. Volume 3: The Americas**. Oxford: Information Press.
- Gomes, H.B. & M. Rodrigues (2010) The nest of the Cipó Canastero (*Asthenes luizae*), an endemic furnariid from the Espinhaço Range, Southeastern Brazil. **Wilson Journal Of Ornithology** 122: 600–603.
- Greenberg, R. & J. Gradwohl (1997) Territoriality, adult survival, and dispersal in the checker-throated Antwren in Panama. **Journal of Avian Biology** 28: 103–110.
- Greeney, H. (2011) Nest of *Asthenes flammulata* (Nest numbers: H04-1718, H05-828, H06-8159). In: **Colaboraciones Americanas Sobre Aves**, <<http://avesamericanas.lifedesks.org>>.
- Greeney, H.F., R.C. Dobbs, P.R. Martin & R.A. Gelis (2008) The breeding biology of *Grallaria* and *Grallaricula antpittas*. **Journal of Field Ornithology** 79: 113–129.
- Greeney, H.F., C. Sánchez, J.E. Sánchez & E. Carman (2013) A review of nest and egg descriptions for the genus *Myrmeciza*, with the first description of nests and eggs of the dull-mantled antbird (*M. laemosticta*). **Journal of Ornithology** 154: 1049–1056.
- Grzybowski, J.A. & C.M. Pease (2005) Renesting determines seasonal fecundity in songbirds: What do we know? What should we assume? **Auk** 122: 280–291.
- Hahn, I.J., P.M. Vergara & U. Römer (2011) Importance of nest attributes in the conservation of endemic birds of the Juan Fernández Archipelago, Chile. **Bird Conservation International** 21: 460–476.
- Hansell, M. (2000) **Bird nests and construction behaviour**. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Hau, M., N. Perfito & I. Moore (2008) Timing of breeding in tropical birds: mechanisms and evolutionary implications. **Ornitología Neotropical** 19: 39–59.
- Heisey, D.M. & T.K. Fuller (1985) Evaluation of survival and cause-specific mortality rates using telemetry data. **Journal of Wildlife Management** 49: 668–674.
- Hensler, G.L. & J.D. Nichols (1981) The Mayfield method of estimating nesting success: a model, estimators and simulation results. **Wilson Bulletin** 93: 42–53.
- Hoffmann, D. (2011) Distribuição potencial e viabilidade de uma população de *Polystictus superciliaris* (Aves, Tyrannidae), no sudeste do Brasil. **Tese de doutorado**. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Hoffmann, D. & M. Rodrigues (2011) Breeding biology and reproductive success of *Polystictus superciliaris* (Aves: Tyrannidae), an uncommon tyrant-flycatcher endemic to the highlands of eastern Brazil. **Zoologia** 28: 305–311.

- Hoffmann, D., M.F. Vasconcelos & R.P. Martins (2015) How climate change can affect the distribution range and conservation status of an endemic bird from the highlands of eastern Brazil: the case of the Gray-backed Tachuri, *Polystictus superciliaris* (Aves, Tyrannidae). **Biota Neotropica** 15: 1–12.
- ICMBio - Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (2009) **Plano de manejo - Parque Nacional da Serra do Cipó - Área de Proteção Ambiental Morro da Pedreira**, Madeira, J. A. (Coord.). Brasília: ICMBio.
- ICMBio - Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (2014a) **Lista de espécies quase ameaçadas e com dados insuficientes**, <[http://www.icmbio.gov.br/portal/images/stories/biodiversidade/fauna-brasileira/quase-ameacadas/Lista\\_NT\\_site.xls](http://www.icmbio.gov.br/portal/images/stories/biodiversidade/fauna-brasileira/quase-ameacadas/Lista_NT_site.xls)>.
- ICMBio - Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (2014b) Incêndio destrói quase 15 mil hectares na Serra do Cipó. **Boletim informativo APA Morro da Pedreira e Parque Nacional da Serra do Cipó** 15: 1.
- Irestedt, M., J. Fjeldså, L. Dalén & P.G.P. Ericson (2009) Convergent evolution, habitat shifts and variable diversification rates in the ovenbird-woodcreeper family (Furnariidae). **BMC Evolutionary Biology** 9: 268.
- Irestedt, M., J. Fjeldså & P.G.P. Ericson (2006) Evolution of the ovenbird-woodcreeper assemblage (Aves: Furnariidae)-major shifts in nest architecture and adaptive radiation. **Journal of Avian Biology** 37: 260–272.
- IUCN - International Union for Conservation of Nature (2012) **IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. Second edition**. Gland & Cambridge: IUCN.
- IUCN - International Union for Conservation of Nature (2014) **Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 11 (February 2014)**. IUCN Standards and Petitions Subcommittee.
- IUCN - International Union for Conservation of Nature (2015) **The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015-3.**, <<http://www.iucnredlist.org>>.
- Johnson, D.H. (1979) Estimating nest success: the Mayfield method and an alternative. **Auk** 96: 651–661.
- Johnson, D.H. (2007a) Estimating nest success: a guide to the methods. **Studies in Avian Biology** 34: 65–72.
- Johnson, D.H. (2007b) Methods of estimating nest success: an historical tour. **Studies in Avian Biology** 34: 1–12.
- Johnston, J.P., W.J. Peach, R.D. Gregory & S.A. White (1997) Survival rates of tropical and temperate passerines: a Trinidadian perspective. **The American Naturalist** 150: 771–789.

- Kaplan, E.L. & P. Meier (1958) Nonparametric estimation from incomplete observations. **Journal of the American Statistical Association** 53: 457–481.
- Koepcke, M. (1958) Die Vögel des Waldes von Zárate (Westhang der Anden in Mittelperu). **Bonner Zoologische Beiträge** 9: 130–193.
- Koepcke, M. (1965) Zur Kenntnis einiger Furnariiden (Aves) der Küste und des westlichen Andenabhanges Perus (mit Beschreibungen neuer Subspezies). **Beiträge zur Neotropischen Fauna** 4: 150–173.
- Kolbek, J. & R.J.V. Alves (2008) Impacts of cattle, fire and wind in Rocky Savannas, Southeastern Brazil. **Acta Universitatis Carolinae Environmentalica** 22: 111–130.
- Krebs, C.J. (2009) **Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance**. San Francisco, California: Benjamin Cummings.
- Lacy, R.C. (1993) Vortex: a computer simulation model for population viability analysis. **Wildlife Research** 20: 45–65.
- Lacy, R.C. (2000) Structure of the VORTEX simulation model for population viability analysis. **Ecological Bulletins** 48: 191–203.
- Lacy, R.C. & J.P. Pollak (2015) **Vortex: A Stochastic Simulation of the Extinction Process. Version 10.1**. Brookfield: Chicago Zoological Society. <<http://www.vortex10.org>>.
- Lacy, R.C., P.S. Miller & K. Traylor-Holzer (2015) **Vortex 10 User's Manual. 15 April 2015 update**. Apple Valley: IUCN SSC Conservation Breeding Specialist Group & Chicago Zoological Society.
- Lande, R. (1987) Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. **The American Naturalist** 130: 624–635.
- Lande, R. (1988) Genetics and demography in biological conservation. **Science** 241: 1455–1460.
- Lima, A.M.X. & J.J. Roper (2009) Population dynamics of the black-cheeked gnateater (*Conopophaga melanops*, Conopophagidae) in southern Brazil. **Journal of Tropical Ecology** 25: 605–613.
- Lindenmayer, D. & M. Hunter (2010) Some guiding concepts for conservation biology. **Conservation Biology** 24: 1459–1468.
- Lindenmayer, D.B., T.W. Clark, R.C. Lacy & V.C. Thomas (1993) Population viability analysis as a tool in wildlife conservation policy: with reference to Australia. **Environmental Management** 17: 745–758.
- Lista de Espécies da Flora do Brasil (2013) **Lista de Espécies da Flora do Brasil**, Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br>>.
- Llambías, P.E., V. Ferretti, D.A. Cardoni & J.E. Maldonado (2009) Breeding success and social

- mating system of the Bay-capped Wren-Spinetail (*Spartonoica maluroides*). **Wilson Journal of Ornithology** 121: 803–807.
- Londoño, G.A. (2014) Parque Nacional del Manu, Cusco, Perú: Anidación de Aves en un Gradiente Altitudinal. **The Field Museum, Rapid Color Guide** 514: 1–36.
- Lopes, L.E., A.M. Fernandes & M.Â. Marini (2005) Predation on vertebrates by Neotropical passerine birds. **Lundiana** 6: 57–66.
- Lopes, L.E. & M.Â. Marini (2005a) Biología reproductiva de *Suiriri affinis* e *S. islerorum* (Aves: Tyrannidae) no cerrado do Brasil central. **Papéis Avulsos de Zoologia** 45: 127–141.
- Lopes, L.E. & M.Â. Marini (2005b) Low reproductive success of Campo Suiriri (*Suiriri affinis*) and Chapada Flycatcher (*S. islerorum*) in the central Brazilian Cerrado. **Bird Conservation International** 15: 337–346.
- López-López, P., M. Sarà & M. di Vittorio (2012) Living on the edge: Assessing the extinction risk of critically endangered Bonelli's eagle in Italy. **PLoS ONE** 7: e37862.
- Lowther, P.E. (2015) **Lists of victims and hosts of the parasitic cowbirds (*Molothrus*). Version 02 Jun 2015**, <[http://www.fieldmuseum.org/sites/default/files/plowther/2015/06/02/cowbird\\_hosts-02jun2015.pdf](http://www.fieldmuseum.org/sites/default/files/plowther/2015/06/02/cowbird_hosts-02jun2015.pdf)>. Chicago: The Field Museum.
- MacArthur, R.H. (1964) Environmental factors affecting bird species diversity. **The American Naturalist** 98: 387–397.
- Maddison, W.P. & D.R. Maddison (2015) **Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.02**, <<http://mesquiteproject.org>>.
- Madeira, J.A. & G.W. Fernandes (1999) Reproductive phenology of sympatric taxa of *Chamaecrista* (Leguminosae) in Serra do Cipó, Brazil. **Journal of Tropical Ecology** 15: 463–479.
- Maia, V.C. & G.W. Fernandes (2007) *Myrciariamyia admirabilis*, a new species of gall midge (Diptera, Cecidomyiidae) associated with *Erythroxylum suberosum* (Erythroxylaceae). **Zootaxa** 1554: 41–48.
- Manolis, J.C., D.E. Andersen & F.J. Cuthbert (2000) Uncertain nest fates in songbird studies and variation in Mayfield estimation. **Auk** 117: 615–626.
- Marinero, N. V & R.O. Cortez (2012) Registro de nidificación del canastero pálido *Asthenes modesta* (Furnariidae) en la ecorregión de los Altos Andes, San Juan (Argentina). **Multequina** 21: 51–54.
- Marini, M.Â. & F.I. Garcia (2005) Conservação de aves no Brasil. **Megadiversidade** 1: 95–102.
- Marini, M.Â., Y. Lobo, L.E. Lopes, L.F. França & L.V. Paiva (2009a) Biología reproductiva de *Tyrannus savana* (Aves, Tyrannidae) em cerrado do Brasil Central. **Biota Neotropica** 9: 55–

- Marini, M.Â., N.O.M. Sousa, F.J.A. Borges & M.B. Silveira (2009b) Biologia reprodutiva de *Elaenia cristata* (Aves: Tyrannidae) em cerrado do Brasil central. **Neotropical Biology and Conservation** 4: 3–12.
- Marini, M.Â., S.S. Rodrigues, M.B. Silveira & H.F. Greeney (2012) Reproductive biology of *Synallaxis albescens* (Aves: Furnariidae) in the cerrado of central Brazil. **Biota Neotropica** 12: 266–269.
- Marshall, M.R., D.R. Diefenbach, L.A. Wood & R.J. Cooper (2004) Annual survival estimation of migratory songbirds confounded by incomplete breeding site-fidelity: study designs that may help. **Animal Biodiversity and Conservation** 27: 59–72.
- 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. (1996) Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? **Journal of Avian Biology** 27: 263–272.
- Martin, T.E. & P. Li (1992) Life history traits of open- vs. cavity-nesting birds. **Ecology** 73: 579–592.
- Martin, T.E. & J.J. Roper (1988) Nest predation and nest-site selection of a western population of the Hermit Thrush. **Condor** 90: 51–57.
- Mattos, J.C.F., M.M. Vale, M.B. Vecchi & M.A.S. Alves (2009) Abundance, distribution and conservation of the Restinga Antwren *Formicivora littoralis*. **Bird Conservation International** 19: 392.
- Mattsson, B.J. & R.J. Cooper (2007) Which life-history components determine breeding productivity for individual songbirds? A case study of the Louisiana waterthrush (*Seiurus motacilla*). **Auk** 124: 1186–1200.
- Maurício, G.N. (2011) The Orange-breasted Thornbird (*Phacellodomus ferrugineigula*) (Furnariidae): a new effective host of Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*) (Icteridae). **Wilson Journal of Ornithology** 123: 416–417.
- Mayfield, H. (1961) Nesting success calculated from exposure. **Wilson Bulletin** 73: 255–261.
- Mayfield, H.F. (1975) Suggestions for calculating nest success. **Wilson Bulletin** 87: 456–466.
- Mayr, E. (1939) The sex ratio in wild birds. **The American Naturalist** 73: 156–179.
- Medeiros, R.C.S. & M.Â. Marini (2007) Biologia reprodutiva de *Elaenia chiriquensis* (Lawrence) (Aves, Tyrannidae) em Cerrado do Brasil Central. **Revista Brasileira de Zoologia** 24: 12–20.
- Melo, E. (2008) Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Polygonaceae. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo** 26: 165–173.

- Mermoz, M.E. & J.C. Rebores (1999) Egg-laying behaviour by shiny cowbirds parasitizing brown-and-yellow marshbirds. **Animal Behaviour** 58: 873–882.
- Miller, H.W. & D.H. Johnson (1978) Interpreting the results of nesting studies. **Journal of Wildlife Management** 42: 471–476.
- Miranda, E.E. (Coord.) (2005) **Brasil em Relevô**. Campinas: Embrapa Monitoramento por Satélite. <<http://www.relevobr.cnpm.embrapa.br>>.
- MMA – Ministério do Meio Ambiente (2014) **Lista Nacional Oficial de Espécies da Fauna Ameaçadas de Extinção**, Portaria nº 444, de 17 de dezembro de 2014. Diário Oficial da União (DOU) de 18 de dezembro de 2014. DOU 245: 121-126.
- Moreno, J., S. Merino, R.A. Vasquez & J.J. Armesto (2005) Breeding biology of the Thorn-tailed Rayadito (Furnariidae) in south-temperate rainforests of Chile. **Condor** 107: 69–77.
- Morrison, A. (1939) The birds of the department of Huancavelica, Peru. **Ibis** 3 (14th se: 453–486.
- Morrison, J.L. (1999) Breeding biology and productivity of Florida's Crested Caracaras. **Condor** 101: 505–517.
- Morton, E.S. & B.J.M. Stutchbury (2000) Demography and reproductive success in the Dusky Antbird, a sedentary tropical passerine. **Journal of Field Ornithology** 71: 493–500.
- Munhoz, M.R. (2015) Biologia reprodutiva de *Pyrocephalus rubinus* (AVES: Tyrannidae) no sul do Brasil. **Dissertação de mestrado**. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Murray, Jr., B.G. (1991) Measuring annual reproductive success, with comments on the evolution of reproductive behavior. **Auk** 108: 942–952.
- Murray, Jr., B.G. (2000) Measuring annual reproductive success in birds. **Condor** 102: 470–473.
- Myers, N., R.A. Mittermeier, C.G. Mittermeier, G.A.B. Fonseca & J. Kent (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature** 403: 853–858.
- Myneni, R.B., F.G. Hall, P.J. Sellers & A.L. Marshak (1995) The interpretation of spectral vegetation indexes. **IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing** 33: 481–486.
- Narosky, S. (1973) Observations on the nesting of *Spartonoica maluroides*. **Ibis** 115: 412–413.
- Narosky, S., R. Fraga & M. de la Peña (1983) **Nidificación de las aves Argentinas (Dendrocolaptidae y Furnariidae)**. Buenos Aires, Argentina: Asociacion Ornitológica del Plata.
- Neves, A.C.D.O., L.C. Bedê & R.P. Martins (2011) Revisão sobre os efeitos do fogo em Eriocaulaceae como subsídio para a sua conservação. **Biodiversidade Brasileira** 1: 50–66.
- Nores, A.I. & M. Nores (1994) Nest building and nesting behavior the brown cacholote. **Wilson Bulletin** 106: 106–120.

- Nores, M. & D. Yzurieta (1975) Sobre aves de la provincia de Córdoba. **Hornero** 11: 312–314.
- Noss, R.F. (1996) The Naturalists are dying off. **Conservation Biology** 10: 1–3.
- O’Grady, J.J., M.A. Burgman, D.A. Keith, L.L. Master, S.J. Andelman, B.W. Brook, G.A. Hammerson, T. Regan & R. Frankham (2004) Correlations among extinction risks assessed by different systems of threatened species categorization. **Conservation Biology** 18: 1624–1635.
- Ochoa de Masramón, D. (1971) Contribucion al estudio de las aves de San Luis. **Hornero** 11: 113–123.
- Ortega, C.P., A. Cruz & M.E. Mermoz (2005) Issues and controversies of cowbird (*Molothrus* spp.) management. **Ornithological Monographs** 57: 6–15.
- Pacheco, J.F., B.M. Whitney & L.P. Gonzaga (1996) A new genus and species of furnariid (Aves: Furnariidae) from the cocoa-growing region of southeastern Bahia, Brazil. **Wilson Bulletin** 108: 397–606.
- Paglia, A.P. & G.A.B. Fonseca (2009) Assessing changes in the conservation status of threatened Brazilian vertebrates. **Biodiversity and Conservation** 18: 3563–3577.
- Parejo, D., J. White, J. Clobert, A. Dreiss & E. Danchin (2007) Blue tits use fledgling quantity and quality as public information in breeding site choice. **Ecology** 88: 2373–2382.
- Pässler, R. (1922) In der Umgebung Coronel’s (Chile) beobachtete Vögel. Beschreibung der Nester und Eier der Brutvögel. **Journal für Ornithologie** 70: 430–482.
- Payne, R.B. (1977) The ecology of brood parasitism in birds. **Annual Review of Ecology and Systematics** 8: 1–28.
- Payne, R.B. & L.L. Payne (1998) Brood parasitism by cowbirds: risks and effects on reproductive success and survival in indigo buntings. **Behavioral Ecology** 9: 64–73.
- Pearman, M. (1990) Behaviour and vocalizations of an undescribed Canastero *Asthenes* sp. from Brazil. **Bulletin of The British Ornithologists’ Club** 110: 145–153.
- Pease, C.M. & J.A. Grzybowski (1995) Assessing the consequences of brood parasitism and nest predation on seasonal fecundity in passerine birds. **Auk** 112: 343–363.
- Peer, B.D., J.W. Rivers & S.I. Rothstein (2013) Cowbirds, conservation, and coevolution: potential misconceptions and directions for future research. **Chinese Birds** 4: 15–30.
- Pena, J.C.C., L.H.Y. Kamino, M. Rodrigues, E. Mariano-Neto & M.F. de Siqueira (2014) Assessing the conservation status of species with limited available data and disjunct distribution. **Biological Conservation** 170: 130–136.
- Pereira, Z.P., M.P. Pereira, C.A. Arantes & C. Melo (2009) Monitoramento de ninhos de aves em um parque urbano. **Revista Brasileira de Zootecias** 11: 39–45.
- Perrins, C.M. & T.R. Birkhead (1983) **Avian ecology**. Glasgow: Blackie.

- Petersen, K.L. & L.B. Best (1985) Nest-site selection by sage sparrows. **Condor** 87: 217–221.
- Pettorelli, N., J.O. Vik, A. Mysterud, J.-M. Gaillard, C.J. Tucker & N.C. Stenseth (2005) Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. **Trends in Ecology & Evolution** 20: 503–510.
- Pimm, S.L., G.J. Russell, J.L. Gittleman & T.M. Brooks (1995) The future of biodiversity. **Science** 269: 347–350.
- Pinho, J.B. & M.Â. Marini (2014) Birds' nesting parameters in four forest types in the Pantanal wetland. **Brazilian Journal of Biology** 74: 890–898.
- Pinho, J.B., L.E. Lopes, D.H. Morais & A.M. Fernandes (2006) Life history of the Mato Grosso Antbird *Cercomacra melanaria* in the Brazilian Pantanal. **Ibis** 148: 321–329.
- Post, W. & J.W. Wiley (1977) Reproductive interactions of the Shiny Cowbird and the Yellow-Shouldered Blackbird. **Condor** 79: 176–184.
- Powell, L.A. (2007) Approximating variance of demographic parameters using the delta method: a reference for avian biologists. **Condor** 109: 949–954.
- Powell, L.A., M.J. Conroy, D.G. Krentz & J.D. Lang (1999) A model to predict breeding-season productivity for multibrooded songbirds. **Auk** 116: 1001–1008.
- Praes, L.C. (2013) Seleção do local de construção de ninhos por *Asthenes luizae* e sua influência sobre o risco de predação. **Dissertação de mestrado**. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Primack, R.B. (1993) **Essentials of conservation biology**. Sunderland: Sinauer Associates, Inc.
- Rabinowitz, D. (1981) Seven forms of rarity, p. 205–217. In: H. Synge (ed.). **The Biological Aspects of Rare Plant Conservation**. Chichester: John Wiley & Sons.
- Rando, J.G., P. Hervencio, V.C. Souza, A.M. Giulietti & J.R. Pirani (2013) Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Leguminosae - "Caesalpinioideae." **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo** 31: 141–198.
- Rappole, J.H. & A.R. Tipton (1991) New harness design for attachment transmitters of radio to small passerines. **Journal of Field Ornithology** 62: 335–337.
- Reboreda, J.C., M.E. Mermoz, V. Massoni, A.A. Astié & F.L. Rabuffetti (2003) Impacto del parasitismo de cría del tordo renegrado (*Molothrus bonariensis*) sobre el éxito reproductivo de sus hospedadores. **Hornero** 18: 77–88.
- Reinert, B.L. (2008) Ecologia e comportamento do bicudinho-do-brejo (*Stymphalornis acutirostris* Bornschein, Reinert & Teixeira, 1995 – Aves, Thamnophilidae). **Tese de doutorado**. Universidade Estadual Paulista "Julio de Mesquita Filho," Rio Claro.
- Reinert, B.L., R. Belmonte-Lopes, M.R. Bornschein, D.D. Sobotka, L. Corrêa, M.R. Pie & M.A.



- Pizo (2012) Nest and eggs of the Marsh Antwren (*Stymphalornis acutirostris*): the only marsh-dwelling thamnophilid. **Wilson Journal of Ornithology** 124: 286–291.
- Remsen, J. V (2003) Family Furnariidae (ovenbirds), p. 162–357. In: J. del Hoyo, A. Elliot & D.A. Christie (eds.). **Handbook of the Birds of the World. Volume 8. Broadbills to Tapaculos**. Barcelona, Spain: Lynx Edicions.
- Ribeiro, J.F. & B.M.T. Walter (1998) Fitofisionomias do bioma Cerrado, p. 87–166. In: S.M. Sano & S.P. Almeida (eds.). **Cerrado: Ambiente E Flora**. Brasília: Embrapa Cerrados.
- Ribeiro, K.T. & G.W. Fernandes (1999) Geographic distribution of *Coccoloba cereifera* Schw. (Polygonaceae), a narrow endemic plant from Serra do Cipó, Brazil. **Bios** 7: 7–12.
- Ribeiro, M.C. & J.E.C. Figueira (2011) Uma abordagem histórica do fogo no Parque Nacional da Serra do Cipó, Minas Gerais – Brasil. **Biodiversidade Brasileira** 1: 212–227.
- Ribeiro, K.T., J.S. Nascimento, J.A. Madeira & L.C. Ribeiro (2009) Aferição dos limites da Mata Atlântica na Serra do Cipó, MG, Brasil, visando maior compreensão e proteção de um mosaico vegetacional fortemente ameaçado. **Natureza & Conservação** 7: 30–49.
- Ricklefs, R.E. (1969) An analysis of nesting mortality in birds. **Smithsonian Contributions to Zoology** 9: 1–48.
- Ricklefs, R.E. (2000) Density dependence, evolutionary optimization, and the diversification of avian life histories. **Condor** 102: 9–22.
- Ricklefs, R.E. & G. Bloom (1977) Components of avian breeding productivity. **Auk** 94: 86–96.
- Robinson, W.D., T.R. Robinson, S.K. Robinson & J.D. Brawn (2000) Nesting success of understory forest birds in central Panama. **Journal of Avian Biology** 31: 151–164.
- Robinson, W.D., M. Hau, K.C. Klasing, M. Wikelski, J.D. Brawn, S.H. Austin, C. Tarwater & R.E. Ricklefs (2010) Diversification of Life Histories in New World Birds. **Auk** 137: 253–262.
- Rodrigues, M. (2005) Corruíra, *Troglodytes musculus* (Troglodytidae) preda ninho de sabiá-barranco, *Turdus leucomelas* (Turdidae). **Revista Brasileira de Ornitologia** 13: 187–189.
- Rodrigues, M. & L.M. Costa (2006) Diversidade e conservação de aves na Serra do Cipó, Minas Gerais. **Atualidades Ornitológicas** 130: 28.
- Rodrigues, M., L.M. Costa, G.H.S. Freitas, M. Cavalcanti & D.F. Dias (2009) Ninhos e ovos de *Emberizoides herbicola*, *Emberizoides ypiranganus* e *Embernagra longicauda* (Passeriformes: Emberizidae) no Parque Nacional da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Ornitologia** 17: 155–160.
- Rodrigues, M., G.H.S. Freitas, L.M. Costa, D.F. Dias & M.L.M. Varela (2011) Avifauna, Alto do Palácio, Serra do Cipó National Park, state of Minas Gerais, southeastern Brazil. **Check List** 7: 151–161.

- Roesler, I., S. Imberti, H.E. Casañas, P.M. Hernández, J.M. Klavins & L.G. Pagano (2014) Noteworthy records and natural history comments on rare and threatened bird species from Santa Cruz province, Patagonia, Argentina. **Revista Brasileira de Ornitologia** 22: 189–200.
- Roper, J.J. (2005) Try and try again: nest predation favors persistence in a neotropical bird. **Ornitología Neotropical** 16: 253–262.
- Rothstein, S.I. (1975) An experimental and teleonomic investigation of avian brood parasitism. **Condor** 77: 250–271.
- Rothstein, S.I. (1990) A model system for coevolution: avian brood parasitism. **Annual Review of Ecology and Systematics** 21: 481–508.
- Rothstein, S.I. & B.D. Peer (2005) Conservation solutions for threatened and endangered Cowbird (*Molothrus* spp.) hosts: separating fact from fiction. **Ornithological Monographs** 98–114.
- Rovedder, C.E. (2011) História natural de *Sporophila melanogaster* (Pelzen 1870) (Aves: Emberizidae) com ênfase em sua biologia reprodutiva. **Dissertação de mestrado**. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Rubio, T.C. & J.B. Pinho (2008) Biologia reprodutiva de *Synallaxis albilora* (Aves: Furnariidae) no Pantanal de Poconé, Mato Grosso. **Papéis Avulsos de Zoologia** 48: 181–197.
- Russell, E.M. (2000) Avian life histories: is extended parental care the southern secret? **Emu** 100: 377–399.
- Sackmann, P. & J.C. Reboreda (2003) A comparative study of shiny cowbird parasitism of two large hosts, the chalk-browed mockingbird and the rufous-bellied thrush. **Condor** 105: 728–736.
- Sæther, B. & Ø. Bakke (2000) Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. **Ecology** 81: 642–653.
- Salvador, S.A. (1992) Notas sobre nidificación de aves andinas, en la Argentina. Parte II. **Hornero** 13: 242–244.
- Salvador, S.A. (2013) Reproducción de la familia Furnariidae en el departamento General San Martín, Córdoba, Argentina. **Historia Natural** 3: 61–85.
- Salvador, S.A. & L.A. Salvador (2012) Reproducción de Aves en Pampa de Achala, Córdoba, Argentina. **Historia Natural** 2: 119–145.
- Sandercock, B.K., S.R. Beissinger, S.H. Stoleson, R.R. Melland & C.R. Hughes (2000) Survival rates of a neotropical parrot: implications for latitudinal comparisons of avian demography. **Ecology** 81: 1351–1370.
- Santos, L.R. & M.Â. Marini (2010) Breeding biology of White-rumped Tanagers in central Brazil. **Journal of Field Ornithology** 81: 252–258.
- Sauer, J.R. & B.K. Williams (1989) Generalized procedures for testing hypotheses about survival or

- recovery rates. **Journal of Wildlife Management** 53: 137–142.
- Scott, D.M., R.E. Lemon & J.A. Darley (1987) Relaying interval after nest failure in Gray Catbirds and Northern Cardinals. **Wilson Bulletin** 99: 708–712.
- Sede, S.M., O. Morrone, L.M. Giussani & F.O. Zuloaga (2008) Phylogenetic studies in the Paniceae (Poaceae): a realignment of section *Lorea* of *Panicum*. **Systematic Botany** 33: 284–300.
- Şekercioğlu, Ç.H., R.B. Primack & J. Wormworth (2012) The effects of climate change on tropical birds. **Biological Conservation** 148: 1–18.
- Shaffer, M.L. (1981) Minimum population sizes for species conservation. **BioScience** 31: 131–134.
- Shimizu, G.H. & K. Yamamoto (2012) Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Vochysiaceae. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo** 30: 63–87.
- Sick, H. (1958) Notas biológicas sobre o gaudério, “*Molothrus bonariensis*” (Gmelin) (Icteridae, Aves). **Revista Brasileira de Biologia** 18: 417–431.
- Sick, H. (1970) Der Strohschwanz, *Oreophylax moreirae*, andiner Furnariidae in Südostbrasilien. **Bonner Zoologische Beiträge** 21: 251–267.
- Sick, H. (1997) **Ornitologia brasileira**. Rio de Janeiro: Nova Fronteira.
- Sick, H. & J. Ottow (1958) Vom brasilianischen Kuhvogel, *Molothrus bonariensis*, und seinen Wirten, besonders dem Ammerfinken, *Zonotrichia capensis*. **Bonner Zoologische Beiträge** 9: 40–62.
- Silva, F.J. (2008) Densidade e tamanho populacional de aves endêmicas e ameaçadas dentro da IBA (Important Bird Area) MG06. **Dissertação de mestrado**. Universidade de Brasília, Brasília.
- Silva-Júnior, M.C. (2005) **100 árvores do Cerrado: guia de campo**. Brasília: Redes de Sementes do Cerrado.
- Silveira, F.A.O., D. Negreiros, N.P.U. Barbosa, E. Buisson, F.F. Carmo, D.W. Carstensen, A.A. Conceição, T.G. Cornelissen, L. Echternacht, G.W. Fernandes, Q.S. Garcia, T.J. Guerra, C.M. Jacobi, J.P. Lemos-Filho, S. Le Stradic, L.P.C. Morellato, F.S. Neves, R.S. Oliveira, C.E. Schaefer, P.L. Viana & H. Lambers (2015) Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. **Plant and Soil**: 1-24.
- Simon, J.E. & S. Pacheco (2005) On the standardization of nest descriptions of neotropical birds. **Revista Brasileira de Ornitologia** 13: 143–154.
- Siniscalchi, C.M. (2012) Dalbergieae sl (Leguminosae Papilionoideae) na Serra do Cipó, Minas Gerais. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Skutch, A.F. (1966) A breeding bird census and nesting success in Central America. **Ibis** 108: 1–16.
- Skutch, A.F. (1969) **Life Histories of Central American birds III: families Cotingidae, Pipridae, Formicariidae, Furnariidae, Dendrocolaptidae, and Picidae**, Pacific Coast Avifauna No.

35. Berkeley, California: Cooper Ornithological Society.
- Skutch, A.F. (1985) Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds, reviewed. **Ornithological Monographs** 36: 575–594.
- Smith, L.B. & E.S. Ayensu (1976) A revision of American Velloziaceae. **Smithsonian Contributions to Botany** 30: 1–172.
- Snow, D.W. & A. Lill (1974) Longevity records for some neotropical land birds. **Condor** 76: 262–267.
- Soares, C.G.D. (2007) Biologia e conservação de *Neothraupis fasciata* (Aves: Emberizidae) no cerrado do Brasil central. **Tese de doutorado**. Universidade de Brasília, Brasília.
- Solano-Ugalde, A., A. Paz & W. Paz (2009) First description of the nest, nest site, egg and young of the Giant Antpitta (*Grallaria gigantea*). **Ornitología Neotropical** 20: 633–638.
- Soulé, M.E. (1985) What is conservation biology? **BioScience** 35: 727–734.
- Soulé, M.E. (1987) **Viable populations for conservation**. Cambridge: Cambridge University Press.
- Souza, V.C. & H. Lorenzi (2005) **Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II**. Nova Odessa, Brazil: Instituto Plantarum.
- Stahl, J.T. & M.K. Oli (2006) Relative importance of avian life-history variables to population growth rate. **Ecological Modelling** 198: 23–39.
- Stephens, P.A., W.J. Sutherland & R.P. Freckleton (1999) What is the Allee effect? **Oikos** 87: 185–190.
- Streby, H.M., J.M. Refsnider & D.E. Andersen (2014) Redefining reproductive success in songbirds: moving beyond the nest success paradigm. **Auk** 131: 718–726.
- Studer, A. & D.M. Teixeira (1993) Notas sobre a biologia reprodutiva de *Asthenes luizae* Vielliard, 1990 (Aves, Furnariidae), p. 44. In: M.P. Cirne (ed.). **Resumos Do III Congresso Brasileiro de Ornitologia**. Pelotas: Editora da Universidade Católica de Pelotas.
- Stutchbury, B.J.M. & E.S. Morton (2001) **Behavioral ecology of tropical birds**. London: Academic Press.
- Summers, S.G., R.M. Kostelke & G.L. Norman (2006) Efficacy of trapping and shooting in removing breeding brown-headed cowbirds. **Wildlife Society Bulletin** 34: 1107–1112.
- Sutherland, W.J. (2000) **The conservation handbook: research, management and policy**. Oxford: Blackwell Science.
- Székely, T., A. Liker, R.P. Freckleton, C. Fichtel & P.M. Kappeler (2014) Sex-biased survival predicts adult sex ratio variation in wild birds. **Proceedings of the Royal Society B** 281: 20140342.

- Thompson, B.C., G.E. Knadle, D.L. Brubaker & K.S. Brubaker (2001) Nest success is not an adequate comparative estimate of avian reproduction. **Journal of Field Ornithology** 72: 527–536.
- Tobias, J. (2011) Ovenbirds (Furnariidae): Scribble-tailed Canastero (*Asthenes maculicauda*), IBC140037. In: **Internet Bird Collection**, <[ibc.lynxeds.com/node/140037](http://ibc.lynxeds.com/node/140037)>.
- Trent, T.T. & O.J. Rongstad (1974) Home range and survival of cottontail rabbits in southwestern Wisconsin. **Journal of Wildlife Management** 38: 459–472.
- Turienzo, P. & O. di Iorio (2013) Insectos en nidos de aves de la Argentina: *Asthenes dorbignyi* (Reichenbach, 1853) [Aves: Furnariidae]. **IDESIA** 31: 87–94.
- Vale, M.M., J.B. Bell, M.A.S. Alves & S.L. Pimm (2007) Abundance, distribution and conservation of Rio Branco Antbird *Cercomacra carbonaria* and Hoary-throated Spinetail *Synallaxis kollari*. **Bird Conservation International** 17: 245–257.
- Vangilder, L.D. & S.L. Sheriff (1990) Survival estimation when fates of some animals are unknown. **Transactions of the Missouri Academy of Science** 24: 57–68.
- Vasconcelos, M.F. (2002) O João-Cipó (*Asthenes luizae*) no Parque Estadual do Pico do Itambé, Minas Gerais, Brasil. **Atualidades Ornitológicas** 107: 10.
- Vasconcelos, M.F. (2008) Mountaintop endemism in eastern Brazil: why some bird species from campos rupestres of the Espinhaço Range are not endemic to the Cerrado region? **Revista Brasileira de Ornitologia** 16: 348–362.
- Vasconcelos, M.F. & M. Rodrigues (2010) Patterns of geographic distribution and conservation of the open-habitat avifauna of southeastern Brazilian mountaintops (campos rupestres and campos de altitude). **Papéis Avulsos de Zoologia** 50: 1–29.
- Vasconcelos, M.F., S. D'Angelo-Neto & M. Rodrigues (2002) A range extension for the Cipó Canastero *Asthenes luizae* and the consequences for its conservation status. **Bulletin of The British Ornithologists' Club** 122: 7–10.
- Vasconcelos, M.F., S. D'Angelo-Neto & J. Fjeldså (2008a) Redescription of Cipó Canastero *Asthenes luizae*, with notes on its systematic relationships. **Bulletin of The British Ornithologists' Club** 128: 179–186.
- Vasconcelos, M.F., F.M.F. Ribeiro & H. Pardini (2008b) Primeiro registro do João-cipó (*Asthenes luizae*) no Parque Nacional das Sempre-Vivas, Minas Gerais. **Atualidades Ornitológicas** 145: 15.
- Vasconcelos, M.F., A.V. Chaves & F.R. Santos (2012) First record of *Augastes scutatus* for Bahia refines the location of a purported barrier promoting speciation in the Espinhaço Range, Brazil. **Revista Brasileira de Ornitologia** 20: 443–446.

- Vaurie, C. (1980) Taxonomy and geographical distribution of the Furnariidae (Aves, Passeriformes). **Bulletin of the American Museum of Natural History** 166: 1–357.
- Viana, L.R., G.W. Wilson & C.A. Silva (2005) “Ecological road” threatens endemic Brazilian plant with extinction. **Plant Talk** 41: 15.
- Vielliard, J. (1990) Uma nova espécie de *Asthenes* da serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. **Ararajuba** 1: 121–122.
- Vuilleumier, F. (1969) Field notes on some birds from the Bolivian Andes. **Ibis** 111: 599–608.
- Vuilleumier, F. (1993) Field study of allopatry, sympatry, parapatry, and reproductive isolation in steppe birds of Patagonia. **Ornitología Neotropical** 4: 1–41.
- Vuilleumier, F., M. LeCroy & E. Mayr (1992) New species of birds described from 1981 to 1990. **Bulletin of the British Ornithologists’ Club, Centenary Supplement**.
- Wesolowski, T. & L. Tomialojc’ (2005) Nest sites, nest depredation, and productivity of avian broods in a primeval temperate forest: do the generalisations hold? **Journal of Avian Biology** 36: 361–367.
- Wetmore, A. (1926) Observations on the birds of Argentina, Paraguay, Uruguay, and Chile. **Bulletin of the United States National Museum** 133: 1–448.
- Whitney, B.M., J.F. Pacheco, P.S.M. Fonseca & R.H. Barth Jr. (1996) The nest and nesting ecology of *Acrobatornis fonsecai* (Furnariidae), with implications for intrafamilial relationships. **Wilson Bulletin** 108: 434–448.
- Wikelski, M., M. Hau & J.C. Wingfield (2000) Seasonality of reproduction in a neotropical rain forest bird. **Ecology** 81: 2458–2472.
- Williams, B.K., J.D. Nichols & M.J. Conroy (2002) **Analysis and management of animal populations**. San Diego: Academic Press.
- Willis, E.O. (1983) Longevities of some Panamanian forest birds, with note of low survivorship in old Spotted Antbirds (*Hylophylax naevioides*). **Journal of Field Ornithology** 54: 413–414.
- Winkler, D.W. & F.H. Sheldon (1993) Evolution of nest construction in Swallows (Hirundinidae): a molecular phylogenetic perspective. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA** 90: 5705–5707.
- Winterstein, S.R., K.H. Pollock & C.M. Bunck (2001) Analysis of survival data from radiotelemetry studies. In: J.J. Millspaugh & J.M. Marzluff (eds.). **Radio Tracking and Animal Populations**. San Diego: Academic Press.
- Woodworth, B.L. (1997) Brood parasitism, nest predation, and season-long reproductive success of a tropical island endemic. **Condor** 99: 605–621.
- Woodworth, B.L. (1999) Modeling population dynamics of a songbird exposed to parasitism and

- predation and evaluating management options. **Conservation Biology** 13: 67–76.
- Woodworth, B.L., J. Faaborg & W.J. Arendt (1999) Survival and longevity of the Puerto Rican Vireo. **Wilson Bulletin** 111: 376–380.
- Xavier, L.S.S., A.V. Chaves, G.H.S. Freitas, L.M. Costa, M.F. Vasconcelos, M. Rodrigues & F.R. Santos (2013) Diversidade genética de *Asthenes luizae* (Aves: Furnariidae) na Serra do Cipó e suas relações filogeográficas na Cadeia do Espinhaço, MG. *In: XXI Semana de Iniciação Científica (UFMG Conhecimento e Cultura)*.
- Zappi, D. (2008) Fitofisionomia da Caatinga associada à Cadeia do Espinhaço. **Megadiversidade** 4: 34–38.
- Zhang, Y. & G. Zheng (2007) A population viability analysis (PVA) for Cabot's Tragopan (*Tragopan caboti*) in Wuyanling, south-east China. **Bird Conservation International** 17: 151–161.
- Zimmerman, G.S., R.J. Gutiérrez & W.S. Lahaye (2007) Finite study areas and vital rates: sampling effects on estimates of spotted owl survival and population trends. **Journal of Applied Ecology** 44: 963–971.
- Zyskowski, K. & R.O. Prum (1999) Phylogenetic analysis of the nest architecture of Neotropical ovenbirds (Furnariidae). **Auk** 116: 891–911.