

Universidade Federal de Minas Gerais

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre

**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**



Lílian Mariana Costa

Belo Horizonte

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

Lílian Mariana Costa

Dissertação 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 mestre.

Orientador: Dr. Marcos Rodrigues

Belo Horizonte

2011

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, gostaria de agradecer ao Marcos Rodrigues e ao Guilherme Henrique Silva de Freitas, por terem me convidado e incentivado a participar do projeto de ecologia comportamental de *Asthenes luizae* com radiotelemetria, do qual derivou esta dissertação. Ao Marcos, agradeço também pela orientação e amizade. Ao Guilherme, pelo companheirismo e parceria na coleta de dados em campo deste projeto, e por toda a força e carinho que tem me concedido.

À Maria Alice dos Santos Alves e Adriano Pereira Paglia, membros da banca examinadora desta dissertação, pelas sugestões e questionamentos que contribuíram para a melhoria deste trabalho. Também à Marcelo Ferreira de Vasconcelos, por ter aceitado participar como membro suplente da banca examinadora e por também ter contribuído com sugestões e indicações de bibliografia.

Este estudo recebeu apoio financeiro da Fundação O Boticário de Proteção à Natureza, da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG), do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e da US Fish and Wildlife Service. A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) me concedeu uma bolsa de mestrado. O Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre (ECMVS) da UFMG forneceu todo o apoio necessário.

A Henri Collet, Edward Elias, Kátia Torres, João Madeira, Lecínio e todos os funcionários do Parque Nacional da Serra do Cipó, agradeço por todo o apoio à pesquisa na região. Ao Prof. Geraldo Wilson Fernandes e aos demais proprietários das terras, por permitirem o acesso a algumas regiões do Alto da Boa Vista e Alto do Palácio.

Ao pessoal do Laboratório de Sistemática Vegetal da UFMG, especialmente à Pedro Lage Viana e Nara Furtado de Oliveira Mota, pela ajuda na identificação das plantas e na obtenção de bibliografia necessária para analisá-las.

À equipe do Laboratório de Biodiversidade e Evolução Molecular da UFMG, especialmente à Anderson Vieira Chaves e ao Prof. Fabrício Rodrigues dos Santos, pelo recebimento e processamento das amostras de *Asthenes luizae* e por todo o apoio às pesquisas do Laboratório de Ornitologia.

A Larkin Powell, Oyvind Hammer, entre outros, pela ajuda nas análises estatísticas.

Aos meus pais, Clóvis Costa e Maria da Consolação Costa, que não mediram esforços em um longo período de cuidado parental e sempre me apoiaram e me

incentivaram. Obrigada por compreenderem minha ausência devido às pesquisas no Cipó. Ao meu irmão e demais familiares, por todo o carinho.

A todos aqueles que auxiliaram na coleta de dados em campo desse projeto, principalmente na difícil tarefa de se capturar o joão-cipó: Pedro Henrique, Marina Grossi, Letícia Garcia, Túlio Batitucci, Marina Cavalcanti, Edgar, Renan Milagres, Fernando Goulart, Vinícius Cerqueira, Bernardo Leopoldo, Paulo Durães "Callithrix", Nara, "Pedrão" Taucce, João Carlos Pena, Leonardo Cotta, Daniela de Filippo, Cotinha, Aleci, Vilmar, Patrícia Rodrigues, César Cestari, Lecínio, Leonardo Lopes, Luiz Pedreira Gonzaga, Nara Mota, Rodrigo Guerra, Leonardo Freitas, Laura Leite, Uschi Wischhoff, Fernando Marques, Elisa Mesquita, Francis, Marcelo Dias, e, especialmente, Guilherme Freitas pela ajuda fundamental.

A todos os amigos, pelos essenciais intervalos de descontração, em especial aos companheiros da Serra do Cipó, Dani e Leo, pelos bons momentos gastronômicos e importantes trocas de ideias e bibliografias.

SUMÁRIO

RESUMO.....	1
ABSTRACT.....	3
INTRODUÇÃO GERAL.....	5
A espécie: <i>Asthenes luizae</i> Vielliard, 1990.....	6
Objetivo geral.....	9
MATERIAL E MÉTODOS GERAIS.....	9
Áreas de estudo.....	9
Captura, marcação e morfometria de indivíduos.....	14
Radiotelemetria.....	14
CAPÍTULO 1 - Biologia reprodutiva de <i>Asthenes luizae</i> : história natural e parâmetros da história de vida de uma ave ameaçada e endêmica da Cadeia do Espinhaço.....	17
INTRODUÇÃO.....	17
MATERIAL E MÉTODOS.....	19
Encontro e monitoramento dos ninhos.....	19
Características dos ninhos e locais de nidificação.....	19
Ninhos.....	19
Local de nidificação.....	20
Características dos ovos, ninhegos e jovens.....	21
Acompanhamento dos períodos reprodutivos.....	21
Estação reprodutiva.....	22
Múltiplas tentativas reprodutivas.....	23
RESULTADOS.....	23
Encontro dos ninhos.....	23
Características dos ninhos e locais de nidificação.....	25
Ninhos.....	25
Local de nidificação.....	30
Características dos ovos, ninhegos e jovens.....	33

Ovos.....	33
Ninhegos.....	34
Jovens.....	37
Acompanhamento dos períodos reprodutivos.....	39
<i>Período de construção.....</i>	<i>39</i>
<i>Período de incubação.....</i>	<i>41</i>
<i>Período de ninhegos.....</i>	<i>41</i>
<i>Período de filhotes dependentes.....</i>	<i>42</i>
<i>Estação reprodutiva.....</i>	<i>46</i>
<i>Múltiplas tentativas reprodutivas.....</i>	<i>48</i>
DISCUSSÃO.....	48
Características dos ninhos e locais de nidificação.....	49
<i>Ninhos.....</i>	<i>49</i>
<i>Local de nidificação.....</i>	<i>52</i>
Características dos ovos, ninhegos e jovens.....	53
<i>Ovos.....</i>	<i>53</i>
<i>Ninhegos.....</i>	<i>54</i>
<i>Jovens.....</i>	<i>55</i>
Acompanhamento dos períodos reprodutivos.....	56
<i>Cuidado parental.....</i>	<i>56</i>
<i>Período de construção.....</i>	<i>59</i>
<i>Períodos de incubação e de ninhegos.....</i>	<i>60</i>
<i>Período de filhotes dependentes.....</i>	<i>61</i>
<i>Estação reprodutiva.....</i>	<i>63</i>
<i>Múltiplas tentativas reprodutivas.....</i>	<i>65</i>
CAPÍTULO 2 - Sucesso reprodutivo de <i>Asthenes luizae</i> e a relação de nidoparasitismo com <i>Molothrus bonariensis</i>.....	67
INTRODUÇÃO.....	67
MATERIAL E MÉTODOS.....	69
Encontro e monitoramento dos ninhos.....	70
Sucesso reprodutivo de <i>Asthenes luizae</i>.....	70
Avaliação geral da relação de nidoparasitismo entre <i>Asthenes luizae</i> e <i>Molothrus bonariensis</i>.....	72

<i>Grau de parasitismo</i>	72
<i>Biologia reprodutiva de Molothrus bonariensis nos ninhos de Asthenes luizae</i>	73
Impacto do nidoparasitismo por <i>Molothrus bonariensis</i>	73
Análises estatísticas	74
RESULTADOS	74
Sucesso reprodutivo de <i>Asthenes luizae</i>	74
<i>Causas de fracasso</i>	76
<i>Produtividade</i>	78
Avaliação geral da relação de nidoparasitismo entre <i>Asthenes luizae</i> e	
<i>Molothrus bonariensis</i>	78
<i>Grau de parasitismo</i>	78
<i>Biologia reprodutiva de Molothrus bonariensis nos ninhos de Asthenes luizae</i>	79
DISCUSSÃO	88
Sucesso reprodutivo de <i>Asthenes luizae</i>	88
<i>Causas de fracasso</i>	93
<i>Produtividade</i>	94
Avaliação geral da relação de nidoparasitismo entre <i>Asthenes luizae</i> e	
<i>Molothrus bonariensis</i>	96
<i>Grau de parasitismo</i>	96
<i>Biologia reprodutiva de Molothrus bonariensis nos ninhos de Asthenes luizae</i>	98
<i>Outras adaptações pró- e contra-parasitismo (ou a ausência delas)</i>	102
Impacto do nidoparasitismo por <i>Molothrus bonariensis</i>	107
 CONSIDERAÇÕES FINAIS	 113
 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	 115

ÍNDICE DE FIGURAS, TABELAS E ANEXOS

INTRODUÇÃO GERAL

- Figura 1.** Indivíduo de *Asthenes luizae* sobre pedras em afloramentos rochosos, nos campos rupestres da Serra do Cipó, Minas Gerais.....7
- Figura 2.** Localização das duas áreas de estudo próximas ao limite do Parque Nacional (PARNA) da Serra do Cipó: Alto da Boa Vista (ABV) e Alto do Palácio (AP). O vale a sul das áreas de estudo é a região conhecida como Travessão. Acima e à esquerda, é situada a localização da Serra do Cipó no estado de Minas Gerais; áreas em preto estão acima de 1000 m a.n.m. Mapa produzido por G.H.S. Freitas.....10
- Figura 3.** Região do “Alto do Palácio”, Serra do Cipó, Minas Gerais. Visão geral da Serra do Palácio ao fundo, a partir do Alto da Boa Vista (A); detalhe desta serra, cuja porção mais elevada engloba parte da área de estudo, mostrando na sua face oeste o grande paredão rochoso e a “Pedra do Elefante” à direita (B); visão da “Pedra do Elefante” a partir da área de estudo (C); detalhe de afloramentos rochosos da área (D); e visão geral da área de estudo, evidenciando os afloramentos e campos limpos (E).....12
- Figura 4.** Região do “Alto da Boa Vista”, Serra do Cipó, Minas Gerais. Visão geral da área (A); detalhe de afloramentos rochosos (B-C); detalhe de campos limpos entremeando os afloramentos (D.); e presença de gado em campos limpos recém queimados, entre os afloramentos rochosos (E.; fotografia tirada em setembro de 2006).....13
- Figura 5.** Indivíduos de *Asthenes luizae* capturados na Serra do Cipó, Minas Gerais. Acima, indivíduos apresentando rêmige em muda (A) e placa de incubação (B). Abaixo, um mesmo indivíduo no momento da captura, evidenciando-se o radiotransmissor (C) e com as penas em posição normal, sendo visível apenas a antena direcionada para a cauda (D).....16

CAPÍTULO 1 - Biologia reprodutiva de *Asthenes luizae*: história natural e parâmetros da história de vida uma ave ameaçada e endêmica da Cadeia do Espinhaço

- Figura 1.** Mapeamento da distribuição (limites das áreas de vida, pelo método do mínimo polígono convexo 95%; Freitas 2011) dos indivíduos adultos de *Asthenes luizae* presentes durante a estação reprodutiva de 2009-2010 nas duas áreas de estudo, Alto da Boa Vista (à esquerda) e Alto Do Palácio (à direita), na Serra do Cipó. Diferentes números em cada área de estudo indicam diferentes indivíduos marcados, e polígonos não numerados correspondem à indivíduos não marcados pareados com o indivíduo do polígono sobreposto. No Alto da Boa Vista: 1 e 2 indicam os indivíduos em que não foi possível determinar seu estado de pareamento (um jovem foi detectado na área 2); 3 e 5 são indivíduos solteiros; 4, 6 e 7, indivíduos pareados com registro de ninho ativo. No Alto do Palácio: 5-8 são indivíduos solteiros; 1-4, 9, 10, 12 e 14 formam quatro pares entre si, com registros de ninhos ativos; 11 e 13 não estão indicados por não terem sido monitorados ao longo da estação reprodutiva. Mapa produzido por G.H.S. Freitas. Extraído de Freitas (2011), onde constam detalhes metodológicos.....24-25
- Figura 2.** Exemplos de tipos de sustentação de ninhos segundo classificação de Simon & Pacheco (2005), tentativamente empregado em ninhos de *Asthenes luizae* encontrados entre 2009 e 2010 na

Serra do Cipó. A) ninho considerado apoiado pelas laterais em <i>Diplusodon</i> sp., <i>Cuphea</i> cf. <i>acinos</i> (Lythraceae), <i>L. pulcherrima</i> (Melastomataceae) e uma espécie não identificada (Lamiaceae). B) ninho considerado apoiado em forquilha, sobre uma <i>Vellozia</i> cf. <i>compacta</i> (Velloziaceae) queimada. C) ninho apoiado pela base em <i>Apochloa euprepes</i> (Poaceae). D) ninho cujo tipo de sustentação não pode ser classificado, construído sobre <i>Coccoloba acrostichoides</i> (Polygonaceae).....	26
Figura 3. Tipos de materiais empregados no delineamento da abertura lateral (A-B) e na forração interna (C-D) dos ninhos de <i>Asthenes luizae</i> encontrados entre 2009 e 2010 na Serra do Cipó, Minas Gerais. Pode-se notar na abertura “palhas” finas constituídas de folhas de monocotiledôneas e inflorescências de Eriocaulaceae. Na forração ocorrem fibras vegetais brancas e vermelhas, “palhas” e musgos, entre outros. Fibras vegetais vermelhas (C) são exclusivas de ninhos encontrados no “Alto da Boa Vista”. As penas observadas (D) são provavelmente provenientes de um evento de predação neste ninho, mas foram registradas como forração em outros ninhos.....	27
Figura 4. Detalhes de alguns materiais empregados em ninhos de <i>Asthenes luizae</i> , principalmente em sua forração interna, encontrados entre 2009 e 2010 na Serra do Cipó, Minas Gerais: fibra vegetal branca (A), provavelmente proveniente de uma Cactaceae (B); fibra vegetal ferrugínea (C), provavelmente proveniente de uma galha pilosa produzida por <i>Myrciariamyia admirabilis</i> (Diptera) (D); penas de outra espécie de ave (E.) e fragmentos – raízes e folhas – de <i>Vellozia</i> sp. (Velloziaceae) (F).....	28
Tabela 1. Medidas lineares (cm) e volume (cm ³) dos ninhos de <i>Asthenes luizae</i> encontrados entre 2009 e 2010 na Serra do Cipó. *Refere-se a medidas relacionadas às extremidades distais do material mais externo do ninho; as demais medidas foram tomadas a partir do aglomerado mais concentrado de material (“corpo” do ninho).....	29
Figura 5. Altura sobre o solo, em classes de 15 cm, dos ninhos (n = 35) de <i>Asthenes luizae</i> encontrados entre 2009 e 2010 na Serra do Cipó.....	29
Figura 6. Análise circular da direção da abertura dos ninhos (n = 17) de <i>Asthenes luizae</i> encontrados entre 2009 e 2010 na Serra do Cipó. Os números e o tamanho da área ocupada em cada seção cinza indica o número de ninhos em cada grupo. As linhas em cinza-claro ultrapassando o círculo externo representam a média angular (304,9°) e seu intervalo de confiança de 95% (266,5 – 343,4°). As aberturas são significativamente mais direcionadas para o noroeste (R = 0,4632; p < 0,05).....	29
Tabela 2. Espécies vegetais utilizadas como planta-suporte dos ninhos de <i>Asthenes luizae</i> e número de vezes que estas plantas foram utilizadas ao todo (n = 46 ninhos), por área de estudo (ABV = Alto da Boa Vista; AP = Alto Palácio) e por ninhos ativos (n = 14 ninhos), durante o período de 2009 a 2010 na Serra do Cipó. Situação de endemismo: MG = endêmica do estado de Minas Gerais (segundo Forzza et al. 2010); Esp. = endêmica da Cadeia do Espinhaço (fontes listadas no final da tabela); *indica espécies ocorrentes apenas nos estados de Minas Gerais e Bahia; ? indica a impossibilidade de avaliação da situação de endemismo pela falta de identificação da espécie ou por não terem sido encontradas informações bibliográficas conclusivas). Classificação taxonômica segundo Souza & Lorenzi (2005).....	31
Figura 7. Algumas das espécies de planta-suporte utilizadas para a construção de ninhos de <i>Asthenes</i>	

<i>luizae</i> na Serra do Cipó: <i>Vellozia nivea</i> (Velloziaceae) (A), <i>Encholirium subsecundum</i> (Bromeliaceae) (B), simultaneamente em <i>Coccoloba acrostichoides</i> (Polygonaceae) e <i>Achyrocline satureioides</i> (Asteraceae) (C), e em <i>Vochysia</i> sp. (Vochysiaceae), a única espécie de planta-suporte com forma de vida arbórea.....	32
Figura 8. Formatos de ovos de <i>Asthenes luizae</i> encontrados na Serra do Cipó, Minas Gerais. O ovo mais à esquerda foi o que apresentou maior índice de circularidade (87,3%), e o ovo mais à direita, a menor circularidade (77,4%).....	34
Figura 9. Proporção do desenvolvimento de ninhegos (n = 5) em relação a média de adultos de <i>Asthenes luizae</i> ao longo do período de permanência nos ninhos (19 dias), acompanhados na Serra do Cipó. Curvas ligando símbolos representam os valores médios e símbolos os valores absolutos por indivíduo. As retas horizontal e vertical representam o equivalente a metade do crescimento (50% do adulto) e metade da idade máxima dos ninhegos (9 dias de vida), respectivamente.....	35
Figura 10. Ninhegos de <i>Asthenes luizae</i> encontrados na Serra do Cipó, Minas Gerais, no dia da eclosão (A), com três (B), cinco (C), sete (D), 12 (E) e 18 (F) dias de vida.....	36
Figura 11. Filhote de <i>Asthenes luizae</i> proveniente de um ninho monitorado e acompanhado por radiotelemetria na Serra do Cipó, com diferentes idades: 38 (A-B), 73 (C), 92 (D) dias após ter deixado o ninho.....	38
Figura 12. Etapas da construção de um ninho de <i>Asthenes luizae</i> sobre uma touceira de <i>Apochloa molinioides</i> , na Serra do Cipó: no dia em que foi encontrado (A), quatro (B), nove (C), 17 (D) e 19 (E) dias após ter sido encontrado.....	40
Figura 13. Localizações onde foram observadas dois indivíduos jovens de <i>A. luizae</i> , acompanhado por radiotelemetria no Alto da Boa Vista, Serra do Cipó. Símbolos diferentes indicam agrupamentos temporais distintos (ver legenda). Acima, jovem acompanhado desde novembro de 2009, quando estava entre o segundo e terceiro mês (estimados) fora do ninho, até dezembro de 2010, detectado falecido na localidade mais a sul do mapa. Abaixo, jovem acompanhado desde quando saiu do ninho em fevereiro de 2010, até setembro do mesmo ano, quando foi localizado pela última vez no ponto mais à norte do mapa, tendo desaparecido posteriormente. Mapas produzidos por G.H.S. Freitas. Extraído de Freitas (2011), onde encontram-se detalhes dos métodos.....	43
Figura 14. Local onde foi encontrado um jovem de <i>Asthenes luizae</i> aparentemente predado (A), após um movimento dispersivo em outubro de 2010, no Alto da Boa Vista, Serra do Cipó. Abaixo, restos ósseos e a anilha colorida da forma como encontrados (B) e o radiotransmissor ainda emitindo sinal (C).....	44
Figura 15. Comportamento do filhote de <i>Asthenes luizae</i> de se ocultar sobre lapas de pedras dos afloramentos rochosos, poucos dias após deixar o ninho, observado na Serra do Cipó, Minas Gerais.....	45
Figura 16. Número de ninhos ativos de <i>Asthenes luizae</i> observados (linha pontilhada) e estimados em cada período reprodutivo (barras; ver legenda), ao longo da estação reprodutiva de 2010-2011, na Serra do Cipó.....	47
Figura 17. Ciclo anual de <i>Asthenes luizae</i> observado na Serra do Cipó. Atividades anuais (barras horizontais) (de cima para baixo): registros de adultos com muda de penas, com placa de incubação,	

registros de ninhos ativos, e ocorrência observada e estimada de ninhos em construção, com ovos, com ninhegos, e de filhotes dependentes fora dos ninhos. Variáveis climáticas: precipitação (barras verticais brancas), temperaturas mensais máximas, mínimas (linhas tracejadas) e médias (linha contínua), e temperatura média anual (linha pontilhada). Variáveis climáticas referem-se à média de dados mensais obtidos entre os anos de 2006 e 2008 na região do Alto Palácio (Parque Nacional da Serra do Cipó).....47

CAPÍTULO 2 - Sucesso reprodutivo de *Asthenes luizae* e a relação de nidoparasitismo com *Molothrus bonariensis*

Tabela 1. Sucesso de ninhos e dos “descendentes” no ninho (ovos e ninhegos) 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 foram calculados pelo método de Mayfield (1961, 1975), e pela porcentagem simples (sucesso aparente). É fornecido o número de ninhos e descendentes observados e perdidos. O número entre parênteses indica as perdas parciais.....75

Figura 1. Ninho de *Asthenes luizae* com sinais evidentes de predação, tendo sua abertura de entrada alargada (A), encontrado na Serra do Cipó, Minas Gerais. Próximo ao ninho foram encontrados fragmentos de um ovo não eclodido que estava no ninho junto a um ninhego desenvolvido (B), além de penas e o radiotransmissor do adulto que incubava (C).....77

Tabela 2. Causas de insucesso de ninhos (perdas totais) de *Asthenes luizae* e proporção de ninhos fracassados por período, na Serra do Cipó. Entre parênteses está indicada a proporção de ovos e ninhegos perdidos em cada situação correspondente. A última célula contém o número total de ninhos fracassados e de ovos e ninhegos que estavam nestes ninhos.....77

Figura 2. Número de ninhos ativos e parasitados de *Asthenes luizae* e a frequência de parasitismo (ver legenda) ao longo da estação reprodutiva de 2009-2010 na Serra do Cipó.....80

Tabela 3. Comparação das durações dos períodos reprodutivos (dias) de *Asthenes luizae* (A) e de *Molothrus bonariensis* (M), considerando os ninhos de *A. luizae* encontrados na Serra do Cipó, Minas Gerais. É indicada a razão entre a duração dos períodos de *M. bonariensis* e *A. luizae*. *A duração do período de filhotes dependentes de *M. bonariensis* é subestimada (detalhes no texto).....81

Figura 3. Ovos e ninhegos de *Molothrus bonariensis* encontrados em ninhos de *Asthenes luizae* na Serra do Cipó: Conteúdo de um dos ninhos, com 2 ovos de *A. luizae* e 5 de *M. bonariensis*, evidenciando a variação de coloração (A); dois ovos de cada espécie, evidenciando a diferença de tamanho de coloração (B); ovo mais diferenciado em termos de tamanho e coloração (C); ninhegos com um (D), oito (E), 11 (F) e 13 (G) dias de vida.....83

Figura 4. Proporção do desenvolvimento de ninhegos de *Molothrus bonariensis* em relação a média de adultos, considerando-se aqueles provenientes de ninhos de *Asthenes luizae* monitorados na Serra do Cipó. Curvas ligando símbolos representam os valores médios, e os símbolos, os valores absolutos por indivíduo. As retas horizontal e vertical representam o equivalente a metade do crescimento (50% do adulto) e metade da idade máxima dos ninhegos (7 dias), respectivamente. A seta indica a idade em que deixam o ninho.....84

Tabela 4. Medidas dos ninhegos de *Molothrus bonariensis* (M) comparadas aos de *Asthenes luizae* (A), e

desenvolvimento em relação à média dos adultos de cada espécie, observados na Serra do Cipó. Os ninhegos de *M. bonariensis* deixam o ninho com 14 dias e os de *A. luizae*, com 19 dias de vida.....84

Figura 5. Massa corporal (“peso”) (g) e comprimento total (mm) observado (círculo) e médio (linha) dos ninhegos de *Molothrus bonariensis* (círculo cheio; linha contínua) e de *Asthenes luizae* (círculo vazado; linha tracejada), por idade. As setas indicam a idade estimada em que deixam o ninho. A linha pontilhada indica a evolução hipotética da massa de *M. bonariensis* caso nascesse no mesmo dia que *A. luizae*.....85

Figura 6. Ninhegos de *Molothrus bonariensis*, com cinco dias de vida e de *Asthenes luizae*, com dois dias de vida, provenientes de um mesmo ninho, na Serra do Cipó, Minas Gerais.....86

Tabela 5. Taxas de sobrevivência diárias (TSD), por período (TSP) e finais (TSF) dos ninhos, de *Asthenes luizae* e *Molothrus bonariensis* em ninhos parasitados e não parasitados. *comparação das taxas entre ninhos não parasitados e parasitados; e de *M. bonariensis* com *A. luizae* em ninhos não parasitados e parasitados, apresentados nessa ordem.....87

Figura 7. Taxas de sobrevivência diária (TSD ± erro padrão) ao longo dos períodos de incubação e de ninhegos, referentes a *Asthenes luizae* em ninhos não parasitados (cinza escuro) e em ninhos parasitados (cinza claro), e a *Molothrus bonariensis* (branco), na Serra do Cipó. Taxas calculadas pelo método de Mayfield (1961, 1975).....87

Figura 8. Taxas de sobrevivência por período (TSP ± erro padrão) de incubação e de ninhegos e taxa de sobrevivência final (TSF ± erro padrão) ao longo de todo o ciclo do ninho, referentes a *Asthenes luizae* em ninhos não parasitados (cinza escuro) e em ninhos parasitados (cinza claro), e a *Molothrus bonariensis* (braco), na Serra do Cipó. Taxas calculadas pelo método de Mayfield (1961, 1975).....88

Anexo 1. Sucesso de *Asthenes luizae* e *Molothrus bonariensis* em ninhos parasitados e não parasitados, durante os períodos de incubação e de ninhegos e ao longo de todo o ciclo do ninho, calculado pelo método de Mayfield (1961) e expresso em porcentagens. *Comparação (teste exato de Fisher) do sucesso de *A. luizae* entre ninhos não parasitados e parasitados, e de *M. bonariensis* com *A. luizae* em ninhos não parasitados e parasitados, nesta ordem.....112

RESUMO

O João-cipó, *Asthenes luizae*, é um furnarídeo ameaçado de extinção e endêmico dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço de Minas Gerais, sobre o qual pouco se sabe da história natural. Entre março de 2009 e dezembro de 2010, foram investigados diversos atributos da história de vida desta espécie, com o auxílio da técnica da radiotelemetria, em duas áreas de estudo na Serra do Cipó, Minas Gerais. Descreveu-se a biologia reprodutiva, determinou-se o sucesso reprodutivo e caracterizou-se o sistema de nidoparasitismo que tem com *Molothrus bonariensis*, da qual é hospedeiro. Quarenta e seis ninhos foram encontrados, estando 14 em atividade. Os ninhos eram formados por uma espessa parede de terra e fragmentos vegetais, densamente recobertos por gravetos e internamente forrados por material macio de origem animal ou vegetal. Os ninhos eram fechados, apresentando uma abertura lateral preferencialmente orientada para o noroeste. Os ninhos eram diversamente suportados em 19 espécies vegetais, contrariando suposições de que eram restritos a *Vellozia nivea* (Velloziaceae). O filhote apresentou plumagem distinta da dos adultos por cerca de 3-4 meses. As atividades de construção de ninhos, incubação dos ovos e alimentação dos ninhegos foram biparentais e apresentaram longas durações, de 21, 23 e 20 dias, respectivamente. O filhote permaneceu dependente do par reprodutor por pelo menos um mês e deixou o território natal por volta do terceiro mês após saírem do ninho, realizando um movimento dispersivo mais pronunciado com a chegada da próxima estação reprodutiva. A estação reprodutiva da espécie é longa, de agosto a fevereiro, iniciou-se antes do período chuvoso e cessou antes do período seco, quando começou a atividade de muda de penas. Sete casais realizaram até três tentativas reprodutivas, porém, apenas um ninho ativo teve sucesso. O sucesso reprodutivo de *A. luizae* é um dos menores dentre as aves da região neotropical. O sucesso dos ninhos calculado pelo método de Mayfield foi 6,8% e o sucesso aparente foi 9,1%. A taxa de sobrevivência dos “descendentes” (de ovo a filhote) foi 4,2 e 4,5%, pelos respectivos métodos. A principal causa de insucesso de ninhos foi o nidoparasitismo (50,0%), seguido da predação (33,3%) e do abandono (16,7%), havendo também perdas parciais de ovos. A produtividade anual de *A. luizae* foi de 0,11 filhotes/ninho ativo e 0,17 filhotes/fêmea. A frequência total de parasitismo foi de 53,9%, restringindo-se a 35,2% da estação reprodutiva de *A. luizae*, e a intensidade média de parasitismo foi $2,4 \pm 1,7$ ovos/ninho. Um período de incubação mais curto confere uma eclosão antecipada do

parasita, ocasionando a morte do ninhego hospedeiro em poucos dias. As taxas de sobrevivência dos ninhos, independentemente se contém parasitas, foi um pouco maior naqueles parasitados (24,3%) do que nos não parasitados (11,4%), indicando que a menor probabilidade de sobrevivência de *A. luizae* em ninhos parasitados (0,03%) deve-se somente a presença de *M. bonariensis*. O período mais crítico do parasitismo para *A. luizae* foi o de ninhegos. O baixo tamanho amostral dificultou a interpretação estatística das diferenças entre as taxas de sobrevivência, sendo realizadas comparações entre porcentagens correspondentes para avaliar a extensão potencial destas diferenças. Surge a necessidade de melhor avaliação do sucesso reprodutivo e de outros parâmetros demográficos de *A. luizae*, de forma a permitir a análise da viabilidade das populações e as possibilidades de manejo desta espécie ameaçada.

Palavras-chave: *nidoparasitismo, produtividade, nidificação, períodos reprodutivos, estação reprodutiva, sobrevivência, Furnariidae*

ABSTRACT

Life-history traits of the Cipó Canastero Asthenes luizae: breeding biology, reproductive success and the impact of the cowbird Molothrus bonariensis at a threatened and endemic bird to campos rupestres of Espinhaço Range, Brazil. The Cipó Canastero, *Asthenes luizae*, is a threatened ovenbird endemic to *campos rupestres* (rocky grasslands) of Espinhaço Range from Minas Gerais state, Brazil. It's natural history is poor-known. Between March 2009 and December 2010, we investigated by radio-telemetry several life history traits of these species in two study sites at Serra do Cipó, Minas Gerais state. We described the breeding biology, defined the reproductive success, and characterized the brood parasitism system with the cowbird *Molothrus bonariensis*, of which is a host. Forty six nest were found, being 14 active. The nests were composed by a thick wall of mud and plant fragments, densely covered by sticks and lined by animal or vegetal soft material. The nests were closed and presents a lateral opening, preferentially oriented to northwest. The nests were diversely supported by 19 plant species, contradicting previous assumptions of specificity to *Vellozia nivea* (Velloziaceae). The fledging presented a distinctive plumage for about 3-4 months. Nest building, incubation and nestling feeding all showed biparent care and long duration, of 21, 23 e 20 days, respectively. The young remained dependent by at least one month and left the natal territory around the third month after leave out the nest, performing a major dispersive movement at the onset of the next breeding season. The extended breeding season, from August to February, began before the rainy and ended before the dry season, when starts the moult activity. Seven couples made up to three multiple brooding, but just one nest was successful. Canastero's breeding success is one of the lowest at Neotropical region. The nest success computed by Mayfield method was 6,8%, and the apparent success was 9,1%. The offspring survival rate (from egg to fledging) was 4,2 e 4,5%, by those two methods. The main cause of nest failure was brood parasitism (50,0%), followed by predation (33,3%), and nest desertion (16,7%); egg partial losses were also recorded. The annual productivity was 0,11 offspring/active nest, and 0,17 offspring/female. Total parasitism frequency was 53,9%, restricted to 35,2% of Canastero's breeding season, and average parasitism intensity was $2,4 \pm 1,7$ eggs/nest. A short incubation provide to parasite an early hatch, causing the host nestling to death within a few days. The 'nest survival' rates, disregarding the contents, is slight higher in those parasitized (24,3%) than non parasitized nests (11,4%), revealing

that the low survival of *A. luizae* in parasitized nests (0,03%) is due only to the presence of cowbird. The critical period of parasitism to the host was the nestling period. Low samples difficult the statistical investigation between the survival rates, what led us to confront the percentages verifying the potential extension of those differences. Raises the necessity to better investigate the Canastero's reproductive success and other demographic parameters, allowing access the population viability and management options analysis for these threatened species.

Key-words: *brood parasitism, productivity, nesting, breeding periods, breeding season, survival, Furnariidae*

INTRODUÇÃO GERAL

História de vida é o conjunto de características dos organismos evoluídas de forma a maximizar a aptidão (*fitness*) destes no ambiente em que estão inseridos (Ricklefs 2000, Robinson *et al.* 2010). Os principais parâmetros de história de vida são a idade da maturidade, sobrevivência de adultos e jovens, tamanho e número da prole e padrões de crescimento (Bennet & Owens 2002). De forma a solucionar de maneira balanceada as demandas energeticamente conflitantes impostas pela sobrevivência e reprodução, ou seja, maximizar o sucesso reprodutivo ao longo da vida, várias combinações possíveis das características de história de vida são observadas (Bennet & Owens 2002). A teoria de histórias de vida (*Life-history Theory*) visa a compreensão dos fatores que causam diferentes padrões de atributos de história de vida entre as espécies e ao longo de gradientes, bem como das interrelações desses atributos (Martin 1996, Bennet & Owens 2002). Um dos padrões que surge das interrelações dos atributos de histórias de vida é que as espécies tendem a se agrupar em um tipo de “ritmo de vida” (*pace-of-life*), que pode ser situado em algum ponto de um eixo hipotético “lento-rápido” (*slow-fast continuum*). Na extremidade “lenta” do eixo, as espécies possuem baixas taxas reprodutivas, metabólicas e de desenvolvimento, porém maior sobrevivência e longevidade, e no outro extremo predominam as características opostas, havendo uma tendência de espécies de áreas tropicais situarem-se na primeira extremidade em oposição às espécies de áreas temperadas (Bennet & Owens 2002, Wiersma *et al.* 2007).

Embora a teoria de história de vida seja aplicada a todos os seres vivos, seu desenvolvimento iniciou-se com a observação de características das aves (Ricklefs 2000), grupo que até o presente contribui fortemente para o avanço da teoria (*e.g.*, Robinson *et al.* 2010). Apesar de um dos padrões mais antigos e ainda não solucionados referir-se às diferenças na história de vida das aves de áreas temperadas e tropicais, a grande maioria das informações que alimentam a teoria das histórias de vida provém de espécies que habitam as latitudes temperadas do hemisfério norte (Martin 1996, Ricklefs 2000, Stutchbury & Morton 2001, 2008, Bennet & Owens 2002).

A carência de conhecimento empírico básico das espécies tropicais – *i.e.*, de sua história natural – não só dificulta o avanço do entendimento de padrões ecológicos e evolutivos mais amplos, incluindo aqueles relacionados à teoria das histórias de vida (Martin 1996, Robinson *et al.* 2010), como também é um dos principais fatores limitantes

na elaboração de estratégias adequadas de conservação e manejo (Dayton 2003, Marini & Garcia 2005). A história natural das espécies é a base sólida que suporta e da qual deriva 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, Noss 1996, Dayton & Sala 2001, Bennet & Owens 2002, Dayton 2003).

A reprodução é um dos aspectos mais importantes da vida dos organismos (Perrins & Birkhead 1983) e o estudo da biologia reprodutiva de uma espécie permite acessar não só diversas características de sua história natural, como também vários dos principais atributos de sua história de vida, como o tamanho da ninhada (número de ovos postos), a velocidade de desenvolvimento (duração dos períodos de incubação, de ninhegos, de dependência parental) e a extensão do cuidado parental, entre outros (Bennet & Owens 2002). A biologia reprodutiva associada a estimativas do sucesso reprodutivo fornece, ainda, informações essenciais à demografia da população estudada, auxiliando na conservação da espécie (Jehle *et al.* 2004, Lima & Roper 2009, Crick *et al.* 2010).

Furnariidae (Aves: Passeriformes) é uma das maiores famílias de aves exclusivamente neotropicais (Sick 1997) e, apesar de possuir a maior diversidade e complexidade de tipos de ninho, a biologia reprodutiva da grande maioria das espécies permanece desconhecida (Remsen 2003). *Asthenes luizae* é uma das últimas espécies descritas da família (Vielliard 1990, Remsen 2003), e ainda carece de muitas informações básicas acerca de sua história natural.

A espécie: *Asthenes luizae* Vielliard, 1990

O lenheiro-da-serra-do-cipó, ou João-cipó, *Asthenes luizae* (Figura 1), é um furnarídeo descrito em 1990 após ter sido descoberto, em 1985, em uma pequena localidade de campo rupestre chamada de Alto da Boa Vista, na Serra do Cipó, Minas Gerais (Vielliard 1990). Permaneceu mais de 10 anos após sua descoberta sendo conhecido somente nesta localidade, quando então novos registros na região e em outras serras da Cadeia do Espinhaço estenderam sua distribuição mais à norte da Serra do Cipó, até a Serra da Formosa, município de Monte Azul (Andrade *et al.* 1998, Cordeiro *et al.* 1998, Vasconcelos 2002, 2008, Vasconcelos *et al.* 2002, 2008b). Juntamente com *Augastes lumachella*, *Augastes scutatus* (Apodiformes: Trochilidae) e *Formicivora grantsaui* (Passeriformes: Thamnophilidae), forma o grupo das quatro espécies de aves

endêmicas dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço (Vasconcelos & Rodrigues 2010; mas veja Freitas 2011). Enquanto as demais espécies desse grupo são restritas à porção setentrional do Espinhaço, *A. scutatus* e *A. luizae* ocorrem somente na porção meridional, no estado de Minas Gerais. *A. luizae* tem distribuição semelhante à de *A. scutatus*, porém ocorrendo em menor número de localidades e estando ausente da região do Quadrilátero Ferrífero (Vasconcelos 2008, Vasconcelos & Rodrigues 2010). Além disso, enquanto *A. scutatus* utiliza também outras fitofisionomias dos campos rupestres, tal qual matas ciliares e campos limpos, *A. luizae* habita somente os ambientes de afloramentos rochosos (obs. pess.).



Figura 1. Indivíduo de *Asthenes luizae* sobre pedras em afloramentos rochosos, nos campos rupestres da Serra do Cipó, Minas Gerais.

O gênero *Asthenes* é distribuído principalmente pela região dos Andes, Patagônia, e sul da América do Sul (Vaurie 1980, Remsen 2003). Recente revisão do gênero transferiu quatro espécies para um gênero novo (*Pseudasthenes*: *P. humicola*, *P. patagonica*, *P. steinbachi* e *P. cactorum*) e incluiu outras nove espécies anteriormente situadas nos gêneros *Schizoeaca* (*A. coryi*, *A. perijana*, *A. fuliginosa*, *A. griseomurina*, *A. palpebralis*, *A. helleri* e *A. harterti*) e *Oreophylax* (*A. moreirae*) (Derryberry et al. 2010). Atualmente o gênero *Asthenes* contém 27 espécies, com cinco ocorrendo no Brasil: *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).

Após a descrição de *A. luizae*, esta 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 se insere atualmente (BirdLife International 2010). Dentre as espécies de aves endêmicas dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço, é a única considerada ameaçada de extinção (Vasconcelos & Rodrigues 2010). A principal justificativa que a mantém na lista global de espécies ameaçadas é que ela possui uma distribuição geográfica pequena, na qual alguns dos seus habitats podem estar em qualidade deteriorada (BirdLife International 2010). Não consta na atual lista nacional e foi retirada da lista de espécies ameaçadas de Minas Gerais (Drummond *et al.* 2008, Machado *et al.* 2008), talvez devido a descoberta de novos locais de ocorrência - razão que também pode conduzi-la para a categoria global de “quase-ameaçada” (*Near threatened*) ou mesmo removê-la da lista (categoria *Least concern*) (BirdLife International 2010). Mas as ameaças já relatadas para a espécie ainda persistem. Todas as ameaças que atingem os campos rupestres da Cadeia do Espinhaço, como fogo, pastagens, turismo desordenado, introdução de espécies exóticas e mineração, potencialmente alteram o habitat de *A. luizae* (Vielliard 1990, Giulietti *et al.* 1997, Viana *et al.* 2005, Rodrigues & Costa 2006, BirdLife International 2010, Vasconcelos & Rodrigues 2010). O parasitismo de ninhos pelo chopim *Molothrus bonariensis* (Passeriformes: Icteridae) é comumente citado como uma ameaça relevante à espécie (Vielliard 1990, Andrade *et al.* 1998, BirdLife International 2010), embora hajam suposições de que seria muito raro nas remotas e bem preservadas áreas rochosas e de que não deveria representar uma ameaça para *A. luizae* na sua distribuição global (BirdLife International 2010). Dentre as medidas de conservação propostas está o estudo da biologia reprodutiva de *A. luizae* e dos efeitos do parasitismo de *M. bonariensis*, investigando possíveis medidas de controle (Andrade *et al.* 1998, BirdLife International 2010), o conhecimento do substrato utilizado para nidificação, do período reprodutivo e dos fatores relacionados ao sucesso reprodutivo da espécie (Gomes & Rodrigues 2010).

Há poucas informações sobre a história natural de *A. luizae*; a maioria dos trabalhos voltados para a espécie são acerca de sua distribuição geográfica (Andrade *et al.* 1998, Cordeiro *et al.* 1998, Vasconcelos 2002, 2008, Vasconcelos *et al.* 2002, 2008b) e taxonomia (Vielliard 1990, Vasconcelos *et al.* 2008a). 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. Pearman (1990) descreveu a vocalização e alguns comportamentos da espécie ainda antes de sua descrição; Studer & Teixeira (1993) apresentaram em um resumo de congresso poucas informações sobre os primeiros ninhos encontrados da espécie; e Gomes & Rodrigues (2010) apresentaram maiores informações sobre sua biologia reprodutiva. Porém, por tratar-se de uma espécie de difícil observação, o volume de dados existentes ainda é pequeno e permanecem grandes lacunas da história de vida básica da espécie.

Objetivo geral

O objetivo geral do presente trabalho foi estimar e descrever alguns dos parâmetros reprodutivos ainda desconhecidos da história de vida de *Asthenes luizae*, bem como aumentar o volume de dados existentes acerca de sua história natural. A primeira parte deste trabalho (Capítulo 1) contém uma descrição detalhada da biologia reprodutiva, sendo abordadas características dos ninhos, locais de nidificação, ovos, ninhegos e jovens, das etapas da reprodução (construção de ninho, períodos de incubação, de ninhegos, e de jovens dependentes dos adultos) e a determinação da estação reprodutiva de *A. luizae*. A segunda parte do trabalho (Capítulo 2) apresenta estimativas do sucesso reprodutivo e produtividade de filhotes, investiga as causas de insucesso de ninhos e detalha a relação de nidoparasitismo por *Molothrus bonariensis*, incluindo seu impacto sobre a reprodução de *A. luizae*.

MATERIAL E MÉTODOS GERAIS

Áreas de estudo

O estudo foi realizado em duas áreas de campos rupestres localizadas na região da Serra do Cipó, sul da Cadeia do Espinhaço, no estado de Minas Gerais: (1) "Alto do Palácio" e (2) "Alto da Boa Vista" (Figura 2). A primeira área de estudo possui cerca de 74 ha, atinge até 1.521 m a.n.m. e localiza-se na região de cabeceira dos córregos Três Pontinhas e Alto do Palácio, alto da Serra do Palácio. Essa região 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 maior parte desta área de estudo encontra-se na vertente oeste, englobando a cumeeira da serra e apenas uma pequena porção da vertente leste, que situa-se no interior do Parque Nacional da Serra do Cipó. A segunda área de estudo possui cerca de 92 ha, atinge até 1.341 m a.n.m. e localiza-se na região de cabeceira dos córregos Vitalino e Braúna. Localiza-se a cerca de 7 Km à oeste da primeira, portanto também inserida na vertente oeste da Serra, na bacia do rio São Francisco, domínio do Cerrado, no município de Santana do Riacho. Esta área é a localidade-tipo de *A. luizae*.

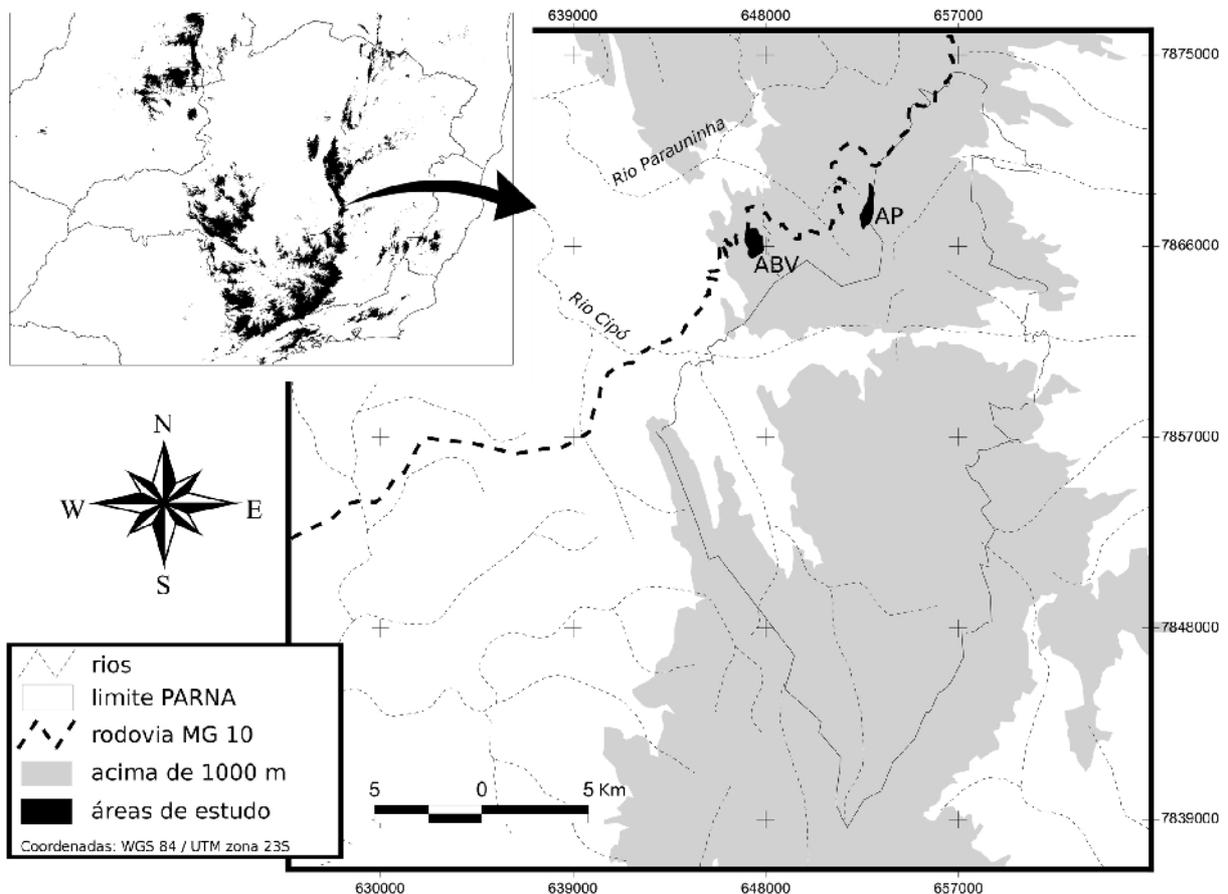


Figura 2. Localização das duas áreas de estudo próximas ao limite do Parque Nacional (PARNA) da Serra do Cipó: Alto da Boa Vista (ABV) e Alto do Palácio (AP). O vale a sul das áreas de estudo é a região conhecida como Travessão. Acima e à esquerda, é situada a localização da Serra do Cipó no estado de Minas Gerais; áreas em preto estão acima de 1.000 m a.n.m. Mapa produzido por G.H.S. Freitas.

As duas áreas estão sobre rochas quartzíticas, sobre as quais se desenvolve um mosaico de fitofisionomias vegetais, denominadas por Benites *et al.* (2003) de “Complexos Rupestres de Altitude sobre quartzito”. Estes autores, ao proporem tal denominação para o que é mais comumente conhecido como “campos rupestres”, abrangeram os diversos tipos vegetacionais que podem ser encontrados nestes ambientes, destacando dois grandes grupos: os campos e os afloramentos rochosos. Nos campos, há predomínio de espécies herbáceas crescendo em solo arenoso ou

pedregoso, enquanto que nos afloramentos rochosos ocorre vegetação que se desenvolve diretamente sobre as rochas, e herbáceas, arbustos e pequenas arvoretas que crescem em fendas da rocha ou sobre depressões dentro dos afloramentos. Em locais de solo mais rico e úmido, ocorrem também fitofisionomias com predomínio de espécies arbóreas, como matas de galeria e capões de mata (Benites *et al.* 2003).

As duas áreas de estudo possuem grande representatividade de campos limpos entre manchas de afloramentos rochosos (Figuras 3 e 4). As manchas de afloramentos rochosos do Alto da Boa Vista são maiores e há maior influência do Cerrado, ocorrendo algumas áreas de “cerrado rupestre”, onde há grande proporção de vegetação arbustiva e arbórea de pequeno porte. Ocorrem nesta área algumas árvores típicas de Cerrado, tais como certas espécies de *Vochysia* (Vochysiaceae), *Stryphnodendron* (Fabaceae) e *Kielmeyera* (Clusiaceae). No Alto da Boa Vista ocorrem, ainda, pequenas regiões “brejosas” ao longo das drenagens e uma mata ciliar de baixo porte ao longo do córrego do Vitalino em seu limite leste -sul.

As manchas de afloramentos rochosos do Alto do Palácio são um pouco menores e menos contínuas e apresentam maior declividade, acentuando o aspecto mais estreito. O limite oeste desta área é um grande paredão rochoso, inclinado quase verticalmente na porção sul, adjacente ao local conhecido na região como Pedra do Elefante (Figura 3). À leste desta área de estudo, a declividade é suave e predominam extensos campos com áreas brejosas e capões de mata (Rodrigues *et al.* 2011). Devido a sua posição mais à leste e apresentar uma altitude mais elevada, a região do Alto do Palácio é mais úmida e apresenta menor associação com o bioma Cerrado do que o Alto da Boa Vista. A vertente leste da Serra do Cipó (incluindo a região do Alto do Palácio) recebe a massa de ar proveniente do Oceano Atlântico, que permanece estacionária com condensação de nebulosidade, mantendo-se mais úmida do que a vertente oeste, mesmo nos períodos secos do ano (Ribeiro *et al.* 2009). Esta diferença de umidade, associada à presença de elementos vegetais característicos de Mata Atlântica, levaram Ribeiro *et al.* (2009) a propor uma extensão do limite oeste desse domínio na região da Serra do Cipó de forma a coincidir com o limite da bacia do rio Doce. Embora, tradicionalmente e oficialmente, os campos rupestres da Cadeia do Espinhaço vêm sendo considerados como uma fitofisionomia do Cerrado (Ribeiro & Walter 1998), sua ocorrência situa-se na zona de contato com outros domínios - Mata Atlântica e Caatinga – e recentemente tem sido notado seu caráter biológico único (Vasconcelos 2008, Ribeiro *et al.* 2009, Rodrigues *et al.* 2011).

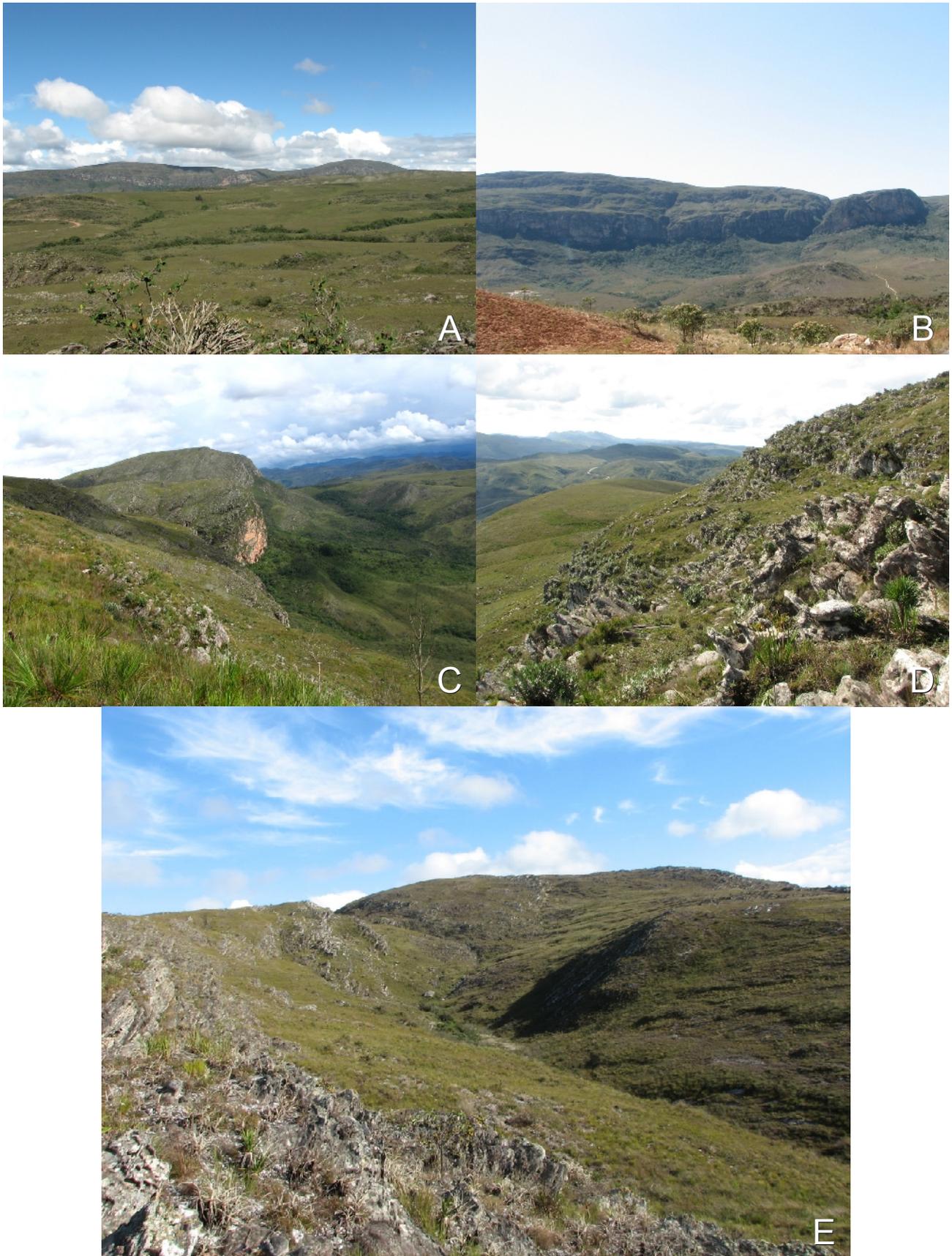


Figura 3. Região do “Alto do Palácio”, Serra do Cipó, Minas Gerais. Visão geral da Serra do Palácio ao fundo, a partir do Alto da Boa Vista (A); detalhe desta serra, cuja porção mais elevada engloba parte da área de estudo, mostrando na sua face oeste o grande paredão rochoso e a “Pedra do Elefante” à direita (B); visão da “Pedra do Elefante” a partir da área de estudo (C); detalhe de afloramentos rochosos da área (D); e visão geral da área de estudo, evidenciando os afloramentos e campos limpos (E).



Figura 4. Região do “Alto da Boa Vista”, Serra do Cipó, Minas Gerais. Visão geral da área (A); detalhe de afloramentos rochosos (B-C); detalhe de campos limpos entremeando os afloramentos (D.); e presença de gado em campos limpos recém queimados, entre os afloramentos rochosos (E.; fotografia tirada em setembro de 2006).

Captura, marcação e morfometria de indivíduos

A captura das aves iniciou-se em março de 2009, e foi realizada ao longo de todo o período de estudo, até dezembro de 2010, visando a marcação do maior número possível de indivíduos presentes nas áreas. No local que um indivíduo 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 do indivíduo, ou caminhava-se pela região na tentativa de localizá-lo.

Todos os indivíduos capturados ao longo do estudo ($n = 24$) 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, formando combinações únicas para cada indivíduo permitindo posterior identificação visual e acompanhamento. Os indivíduos capturados foram pesados com dinamômetros de 30 ou 60 g de capacidade, de escalas de 0,25 e 0,50 g, respectivamente, e medidos com paquímetro de escala de 0,05 mm. As seguintes medidas foram tomadas (segundo Baldwin *et al.* 1931): comprimento corporal total, comprimento da asa esticada, comprimento da asa em posição natural ("*chord*"), comprimento da cauda, comprimento do tarso (pela parte posterior), *occiput* (da região occipital à ponta do bico), altura, largura e comprimento do bico inteiro (*total culmen*) e a partir da região da borda anterior da narina. Esses dados encontram-se depositados no banco de dados do Laboratório de Ornitologia da Universidade Federal de Minas Gerais, e alguns deles foram utilizados neste trabalho para análise da morfometria dos ninhegos. Também foi notado se as penas de vôo (rêmiges e retrizes) estavam em mudas simétricas, e se havia placa de incubação e comissura labial (Figura 5). Esses dados foram utilizados para caracterizar as etapas do ciclo anual (época de muda de penas, época reprodutiva) e auxiliar a detecção de jovens (aqueles com comissura), abordados no Capítulo 1.

Radiotelemetria

A partir de agosto de 2009, os indivíduos capturados foram também marcados com um radiotransmissor (modelo Ag 392; Biotrack Ltd., Dorset, Inglaterra), de frequência

individual na faixa de 150 Mhz. Os indivíduos capturados anteriormente a esse período foram recapturados para a instalação do radiotransmissor (com exceção de dois, que não foram mais localizados) e, sempre que possível, todos os indivíduos eram recapturados para troca do transmissor após o término da bateria. Os transmissores foram configurados de forma a emitir pulsos de 12 ms de duração, a uma taxa de 30 ppm, de forma a aumentar a vida útil da bateria para 90 dias (configuração padrão: pulsos de 20 ms / 50 ppm, duração da bateria de 35 dias).

Os transmissores foram instalados nos animais pelo método do “arreio de pernas” (*leg harness*; Rappole & Tripton 1991). O método consiste passar dois laços pelas pernas da ave, posicionando-os entre a região interna das coxas e o corpo da ave e dentro dois pequenos tubos transversais nas extremidades anterior e posterior do rádio (“*Rappole end tubes*”), mantendo o transmissor no dorso da ave. Os laços do arreio foram feitos utilizando-se uma fita flexível de politetrafluoretileno (PTFE, ou *teflon*), comercializada com o nome de “veda-rosca”, torcida de maneira a formar um fio, e suas extremidades fixas com um nó. O transmissor instalado permanece apoiado sobre o sínscro, com a antena flexível voltada para a cauda (Figura 5). A massa total de cada transmissor foi cerca de 1,1 g, que corresponde a aproximadamente 4,03% do peso de *A. luizae* (peso médio de adultos = $27,3 \pm 1,8$ g; $n = 21$), dentro dos 5% considerados aceitáveis para aves de pequeno porte (Murray & Fuller 2000).

Os indivíduos marcados com transmissores foram rastreados utilizando-se radiorreceptores (modelo R-1000) acoplados a uma antena Yagi de três elementos (Communications Specialists, Orange, California). As áreas de estudo eram percorridas a pé, rastreando-se o sinal do radiotransmissor e aproximando-se cuidadosamente, até que o indivíduo era localizado visualmente e sua identidade confirmada por meio da visualização das anilhas coloridas, sempre que possível. Em algumas situações, aproximava-se da fonte do sinal e aguardava-se deslocamentos naturais dos indivíduos na tentativa de acompanhá-los a certa distância sem perturbá-los.



Figura 5. Indivíduos de *Asthenes luizae* capturados na Serra do Cipó, Minas Gerais. Acima, indivíduos apresentando rêmige em muda (A) e placa de incubação (B). Abaixo, um mesmo indivíduo no momento da captura, evidenciando-se o radiotransmissor (C) e com as penas em posição normal, sendo visível apenas a antena direcionada para a cauda (D).

CAPÍTULO 1

BIOLOGIA REPRODUTIVA DE *ASTHENES LUIZAE*:

HISTÓRIA NATURAL E PARÂMETROS DA HISTÓRIA DE VIDA DE UMA AVE AMEAÇADA E ENDÊMICA DA CADEIA DO ESPINHAÇO

INTRODUÇÃO

A reprodução é um dos aspectos mais importantes da vida dos organismos (Perrins & Birkhead 1983). O estudo da biologia reprodutiva de uma espécie permite acessar não só diversos aspectos de sua história natural, como também vários dos principais atributos de sua história de vida (Bennet & Owens 2002).

A teoria das histórias de vida, que visa a compreensão dos fatores que causam determinados padrões e interrelações dos atributos da história de vida, vem sendo alimentada com dados provenientes principalmente de espécies da região temperada (Martin 1996, Ricklefs 2000, Stutchbury & Morton 2001, 2008, Bennet & Owens 2002), como ocorre em outros ramos da ciência. A carência de conhecimento empírico básico das espécies tropicais – *i.e.*, de sua história natural – não apenas dificulta o avanço do entendimento desses e de outros padrões ao longo de gradientes latitudinais, como também é um dos principais fatores limitantes na elaboração de estratégias adequadas de conservação e manejo (Brussard 1991, Martin 1996, Noss 1996, Dayton & Sala 2001, Bennet & Owens 2002, Dayton 2003, Marini & Garcia 2005, Robinson *et al.* 2010).

Furnariidae é uma das maiores famílias de aves exclusivamente neotropicais (Sick 1997) e, apesar de possuir a maior diversidade e complexidade de tipos de ninho, a biologia reprodutiva da grande maioria das espécies permanece desconhecida (Remsen 2003). *Asthenes luizae* é uma das últimas espécies descritas da família (Remsen 2003) e ainda carece de muitas informações básicas acerca de sua biologia reprodutiva. Por se tratar de uma espécie endêmica dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço e ameaçada de extinção (Vasconcelos 2008, BirdLife International 2010, Vasconcelos & Rodrigues 2010), estudos mais completos de sua biologia reprodutiva tornam-se urgentes

para subsidiar ações visando sua conservação (Andrade *et al.* 1998, BirdLife International 2010, Gomes & Rodrigues 2010).

As poucas informações existentes sobre a biologia reprodutiva de *A. luizae* encontram-se distribuídas em três trabalhos: o da descrição da espécie (Vielliard 1990), em um resumo de congresso (Studer & Teixeira 1993) e em uma recente publicação (Gomes & Rodrigues 2010).

Vielliard (1990) relatou alguns aspectos da história natural da espécie, envolvendo seu comportamento, território, vocalização e reprodução, mas afirma não ter encontrado nenhum ninho. Sobre a biologia reprodutiva, este autor informa apenas que observou quatro casais, dois com um filhote da própria espécie (aqui denominado legítimo) e dois com um jovem do parasita *Molothrus bonariensis*. Studer & Teixeira (1993) caracterizaram e forneceram medidas referentes a seis ninhos. Não informaram quantos destes estavam ativos, mas descreveram brevemente o ovo (dois) e o ninhego (aparentemente um) da espécie, relatando que um dos casais alimentava um filhote de *M. bonariensis* prestes a voar. Gomes & Rodrigues (2010) também relataram o encontro de seis ninhos, sendo apenas dois ativos. Os ninhos ativos estavam parasitados com ovos de *M. bonariensis* e ambos fracassaram quanto ao filhote legítimo. Gomes & Rodrigues (2010) também descreveram e forneceram medidas dos ninhos, de três ovos, e algumas medidas de dois ninhegos recém-eclodidos. Todos os ninhos relatados constituem-se principalmente de gravetos, apresentam formato aproximadamente esférico e uma abertura disposta lateralmente, encontrando-se apoiados em ramos da canela-de-ema *Vellozia nivea* (Velloziaceae) (Studer & Teixeira 1993, Gomes & Rodrigues 2010), uma espécie endêmica dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço (Smith & Ayensu 1976).

Com base na escassez de informação disponível, nota-se a necessidade de investigar características ainda desconhecidas e de aumentar o volume dos dados já existentes, de forma a contemplar a variação natural da espécie, para o melhor entendimento da biologia reprodutiva de *A. luizae*. A compreensão da biologia reprodutiva desta espécie auxiliará na elaboração de propostas de manejo adequadas voltadas para a sua conservação, além de contribuir para o entendimento das histórias de vida das aves tropicais.

O presente trabalho apresenta caracterizações descritivas e morfométricas dos ninhos, locais de nidificação, ovos, ninhegos e jovens, detalhamentos das etapas da reprodução (construção de ninho, períodos de incubação, de ninhegos e de jovens dependentes dos pares reprodutores) e determinação da estação reprodutiva de *A. luizae*.

MATERIAL E MÉTODOS

A coleta de dados em campo foi realizada entre março de 2009 e dezembro de 2010, em duas áreas de campos rupestres localizadas na região da Serra do Cipó, sul da Cadeia do Espinhaço, estado de Minas Gerais: (1) “Alto do Palácio” e (2) “Alto da Boa Vista”. Capturou-se indivíduos de *A. luizae* com redes de neblina para morfometria e marcação com anilhas metálicas numeradas, anilhas coloridas e radiotransmissores, permitindo o encontro e monitoramento destes no campo. Detalhes das áreas de estudo e métodos de captura, marcação e radiotelemetria podem ser encontradas nas seções Introdução Geral e Material e Métodos Gerais, no início dessa dissertação.

Encontro e monitoramento dos ninhos

Os ninhos foram localizados visualmente por procura aleatória e por meio da perseguição de indivíduos adultos com o uso da radiotelemetria. A busca por ninhos foi realizada ao longo de todo o período de estudo, mas de forma mais intensificada a partir do primeiro sinal de início da época reprodutiva (captura de um indivíduo com placa de incubação em agosto) e até um mês após o último ninho acompanhado tornar-se inativo (março). Maior esforço de procura foi dispendido na estação reprodutiva de 2009-2010, entre agosto e março dos respectivos anos, e exerceu-se menor esforço na estação de 2010-2011, entre setembro e dezembro de 2010. Os dados de ambas as áreas e anos de estudo foram combinados visando aumentar o tamanho amostral, salvo quando indicado.

Os ninhos encontrados foram georreferenciados com o auxílio de aparelhos GPS (Garmin eTrex H e Vista H), fotografados, medidos e descritos (ver abaixo). Ninhos foram considerados ativos quando estavam em construção ou continham ovos ou ninhegos. A atividade de um ninho em construção foi confirmada se em visitas subsequentes observou-se acréscimo de material, ou a presença de ovos. Os ninhos ativos foram monitorados em intervalos de um a até oito dias, geralmente a cada três dias, visando monitorá-los com máxima precisão de estimativas cronológicas e mínimo distúrbio.

Características dos ninhos e locais de nidificação

Ninhos

Os ninhos foram medidos quando encontrados, para caracterizá-los antes de sofrerem deformações naturais ao longo do tempo, salvo quando encontrados em construção, neste caso, medidos quando finalizados. Tomou-se as seguintes medidas

morfométricas dos ninhos: (1) altura (perpendicularmente ao solo), (2) comprimento (paralelo ao solo e longitudinalmente à abertura lateral do ninho), (3) largura (paralelo ao solo e perpendicularmente à abertura lateral do ninho), (4) diâmetro da abertura de entrada e (5) profundidade da câmara oológica (da abertura do ninho até o fundo da parede oposta, paralelamente ao solo). As três primeiras medidas foram tomadas de duas formas, uma incluindo apenas o aglomerado mais concentrado de material (“corpo” do ninho), e outra usando-se como referência as extremidades distais dos gravetos mais externos que constituíam o ninho. As dimensões dos ninhos foram obtidas com um paquímetro de escala de 0,05 mm, e seus valores arredondados para o 0,1 cm mais próximo. A partir das dimensões do “corpo” dos ninhos, calculou-se seu volume considerando o ninho como um elipsoide: $Volume\ do\ ninho = 4/3 \times \pi \times (altura/2) \times (comprimento/2) \times (largura/2)$.

Além das dimensões do ninho, mediu-se sua altura em relação ao solo a partir da extremidade inferior do “corpo”, com auxílio de uma trena flexível de escala de 1 mm, e a direção da abertura de entrada. Esta última foi medida com o auxílio de um GPS com bússola eletrônica (Garmin eTrex Vista H), sendo anotada a direção em graus em relação a Norte. A direção da abertura dos ninhos foi analisada por meio de estatísticas circulares e testada para verificar se sua distribuição é não-aleatória (teste de Rayleigh), utilizando-se o programa PAST (versão 2.04; Hammer *et al.* 2001).

Em ninhos inativos foram tomadas apenas as medidas que considerou-se não terem sido alteradas (geralmente aquelas associadas ao “corpo”, a altura do solo, e as relacionadas às plantas suporte, descritas abaixo).

O material empregado na construção do ninho foi descrito de forma genérica, identificando espécies vegetais sempre que possível, a partir da observação em campo e por meio de fotografias.

Local de nidificação

O local de nidificação foi caracterizado em relação a alguns parâmetros das plantas utilizadas como suporte aos ninhos. As plantas-suporte foram medidas quanto à altura e maior diâmetro (com auxílio de trena flexível), caracterizadas quanto à sua forma de vida (herbácea, arbustiva ou arbórea) e identificadas ao menor nível taxonômico possível. Para identificação, coletou-se amostras das plantas para análise em laboratório. As amostras serão depositadas no Herbário do Departamento de Botânica da Universidade Federal de Minas Gerais (BHCB). Quando o ninho encontrava-se apoiado por mais de um indivíduo ou espécie de planta, as medidas foram tomadas considerando-se todo o conjunto do

aglomerado vegetal como uma unidade de suporte.

Características dos ovos, ninhegos e jovens

Ovos, ninhegos e jovens foram medidos com paquímetro de escala de 0,05 mm (e seus valores arredondados para o 0,1 mm mais próximo). A massa dos ovos foi obtida com dinamômetros de 10 g e a dos ninhegos e jovens, de 10 ou 30 g de capacidade (conforme a massa), de escalas de 0,1 e 0,25 g, respectivamente.

A massa dos ovos cuja idade conhecida era de até três dias após a postura foi também avaliada separadamente. Mediu-se o comprimento e a largura (maior diâmetro), a partir dos quais determinou-se o volume dos ovos segundo a equação (Hoyt 1979): $Volume = 0,51 \times (comprimento) \times (largura)^2$. O aspecto morfológico, quanto a cor e forma, e o número de ovos por ninhada foram observados. A forma dos ovos foi descrita segundo de la Peña (1987), e por meio do índice de “circularidade” (*roundness*) segundo a equação (Fraga 1978): $Circularidade = (largura) \times 100 \times (comprimento)^{-1}$; gerando um valor que, quanto mais próximo de 100, mais arredondado é o ovo.

Os ninhegos foram pesados e medidos quando encontrados e, dois deles, outras vezes ao longo de seu desenvolvimento. Além da massa corporal (“peso”), o comprimento total do corpo (“total”), comprimento do metatarso (“tarso”; medido em sua parte posterior), comprimento total do bico (“bico”; *total culmen*) e comprimento da narina à ponta do bico (“narina”, *length of bill from nostril*), foram medidos segundo Baldwin *et al.* (1931), relacionando-se esses dados com a idade em dias. A coloração de plumagem e partes moles, o estado de crescimento da plumagem, e suas alterações ao longo do desenvolvimento do ninhego foram descritos brevemente.

Os indivíduos avaliados como jovens foram aqueles provenientes de ninhos monitorados ou que apresentassem características que as distinguissem dos adultos (presença de comissura labial e/ou plumagem diferenciada). Descreveu-se a coloração da plumagem e suas alterações ao longo do tempo, a partir de observações com binóculo, fotografias ou capturas. Sempre que possível tais alterações foram relacionadas à idade. Quando capturados foram tomadas as medidas morfométricas e de massa corporal para avaliar possíveis diferenças em relação aos adultos.

Acompanhamento dos períodos reprodutivos

Os períodos reprodutivos (construção, incubação, ninhegos e jovens dependentes)

foram caracterizados quanto à sua duração em dias, à sua localização na estação reprodutiva e quanto ao comportamento dos adultos e jovens. A observação comportamental foi realizada de modo *ad libitum*, observando-se, sempre que possível, a identificação individual dos adultos (anilhas ou sinais de radiotransmissores). Para a análise da duração de cada período reprodutivo, foram considerados aqueles detectados antes do seu início e acompanhados até o seu fim. O início e o fim de cada período foram estimados a partir da média do tempo decorrido entre as duas visitas consecutivas que compreenderam o evento de mudança de período.

O período de construção foi definido a partir do encontro de um ninho em fase inicial de construção até a postura do primeiro ovo. Definiu-se o período de incubação como sendo aquele compreendido entre a postura do último ovo e eclosão do primeiro ninhego, não sendo avaliado o período de postura. O período de ninhegos foi definido como sendo aquele entre a eclosão e saída do ninhego do ninho. O período de filhotes dependentes dos adultos foi definido a partir da saída do ninhego do ninho e a sua dispersão para fora do território natal.

Estação reprodutiva

A duração da estação reprodutiva da espécie foi definida segundo Perrins & Birkhead (1983), como o período em que há ovos ou ninhegos no ninho da espécie, ou seja, o período compreendido entre o dia da postura no primeiro ninho e o dia da saída do ninhego do último ninho encontrado. Para fins de comparação, estimou-se a duração da estação reprodutiva adicionando-se o período de construção do primeiro ninho (tal qual outros autores; *e.g.*, Marini *et al.* 2009b) e o período de filhotes dependentes do último ninho, obtendo-se, assim, a duração total das atividades reprodutivas da espécie. Também definiu-se o período de iniciações de ninhos, compreendido entre as datas estimadas de postura do primeiro e do último ovo da estação.

A estação reprodutiva foi dividida em períodos de 15 dias para se avaliar o número de ninhos ativos e a localização dos períodos ao longo da mesma. Sempre que possível, a localização dos períodos não acompanhados - devido ao encontro de ninhos já em andamento - foi posteriormente estimada com base na duração dos períodos observados integralmente em outros eventos. As análises referentes à estação reprodutiva basearam-se nos ninhos encontrados na estação de 2009-2010, quando a procura de ninhos foi mais intensa.

O ciclo anual da espécie foi avaliado confrontando-se as épocas de registros das atividades reprodutivas e a época de muda de penas com dados climáticos da região.

Utilizou-se dos dados biológicos dos indivíduos adultos capturados para determinar a época ocorrência de muda de penas e de placa de incubação (detalhes na seção Material e Métodos Gerais). Os dados climáticos foram provenientes de uma estação meteorológica localizada na região do Alto Palácio, dentro do Parque Nacional da Serra do Cipó. Utilizou-se da média dos dados mensais de temperatura mínima e máxima e precipitação, obtidos entre os anos de 2006 e 2008 (dados detalhadamente analisados em Rodrigues *et al.* 2011).

Múltiplas tentativas reprodutivas

Observou-se a ocorrência de múltiplas tentativas reprodutivas por casal (*i.e.*, par reprodutor), sendo estas definidas como a ocorrência de mais de um ninho ativo em áreas pertencentes a um mesmo casal, em uma estação reprodutiva. Quando um dos membros do casal não estava marcado com anilhas, considerou-se que não ocorreu troca de parceiros, uma vez que não houve esse tipo de registro com pares anilhados e as segundas tentativas foram realizadas dentro da mesma área de uso do indivíduo anilhado, que em todos os casos era o que incubava os ovos. Definiu-se tentativamente o intervalo entre ninhos consecutivos, como sendo o período compreendido entre os dias estimados em que ocorreram o fracasso do primeiro ninho e postura de ovos do segundo ninho. A data do fracasso foi estimada como sendo o dia situado no intervalo médio entre a última observação do ninho ativo e a data em que se detectou o fracasso; e a data da postura de ovos do segundo ninho foi estimada subtraindo-se da data do encontro deste ninho o número de dias necessários para completar os períodos correspondentes.

RESULTADOS

Encontro dos ninhos

Quarenta e seis ninhos de *Asthenes luizae* foram encontrados durante o período de estudo, sendo 33 encontrados em 2009 e os demais em 2010. Vinte e quatro ninhos foram encontrados no Alto da Boa Vista, e 22 no Alto do Palácio. Monitorou-se 14 ninhos ativos (nove na estação de 2009-2010 e cinco na de 2010-2011) pertencentes a sete casais, que se apresentavam em diferentes períodos de atividade quando encontrados: quatro estavam em construção, oito continham ovos, e em dois havia apenas um ninhego de *Molothrus bonariensis*.

Os sete pares a quem pertenciam os ninhos ativos encontrados são a totalidade de casais observados e acompanhados em ambas as áreas de estudo. Do total de 24 indivíduos marcados, 11 estavam pareados entre si formando os sete casais (três dos indivíduos estavam pareados com outros não marcados), seis estavam solitários em seus territórios, três eram jovens, e em quatro não foi possível determinar seu estado de pareamento. Destes quatro, um estava aparentemente pareado com um indivíduo não marcado antes do início da estação reprodutiva, mas desapareceu da área de estudo; outro apareceu próximo à região em que um dos membros de um par marcado havia desaparecido após a estação reprodutiva; e os outros dois apresentavam áreas de vida próximas e bastante sobrepostas, mas raramente eram vistos juntos (na área de um destes foi detectado um filhote, mas não foram encontrados ninhos ativos). Portanto, dentre 15 das áreas em que haviam indivíduos adultos acompanhados por um período maior de tempo, aparentemente em apenas sete áreas haviam indivíduos pareados se reproduzindo e em ao menos uma outra área um houve registro indireto de reprodução; ou seja, ao menos uma tentativa reprodutiva foi detectada em somente cerca de metade das áreas monitoradas (Figura 1).

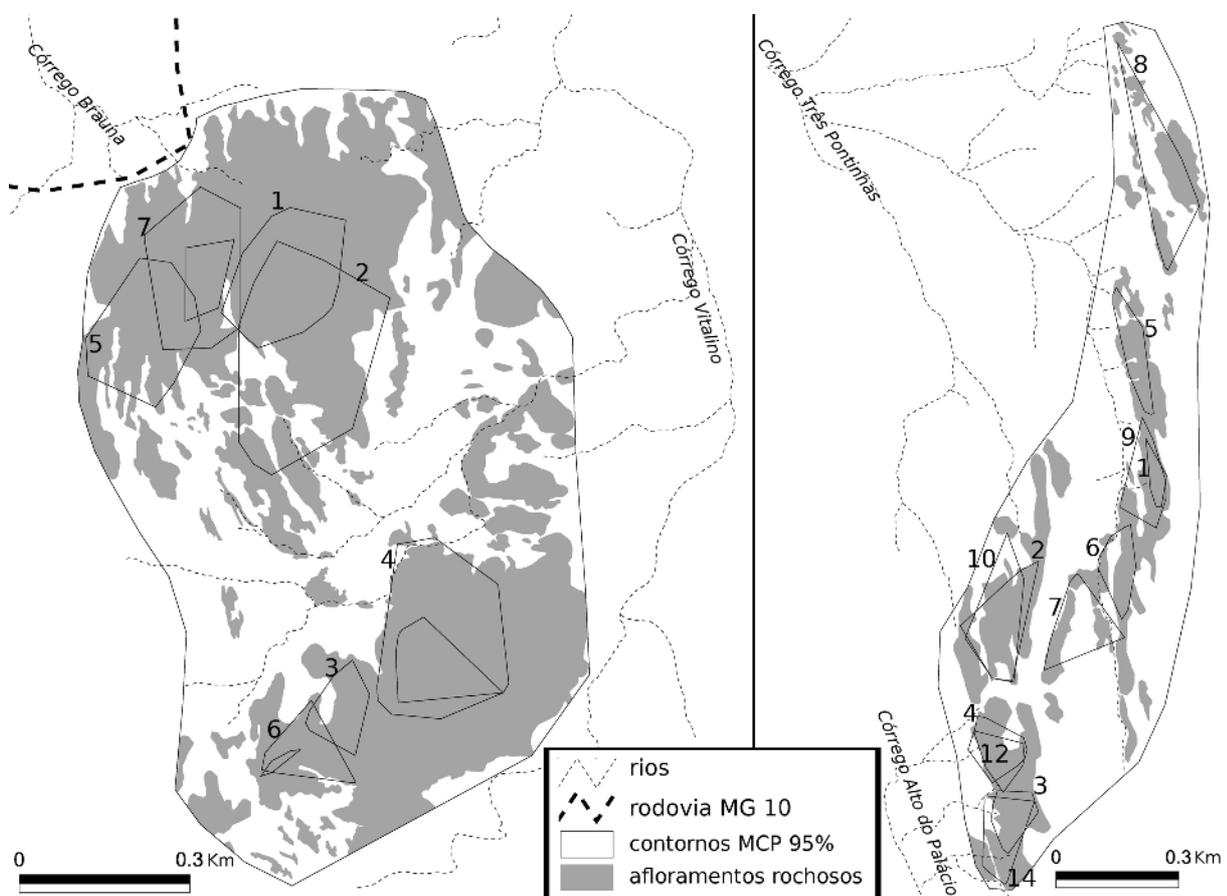


Figura 1. Mapeamento da distribuição (limites das áreas de vida, pelo método do mínimo polígono convexo 95%; Freitas 2011) dos indivíduos adultos de *Asthenes luizae* presentes durante a estação reprodutiva de

2009-2010 nas duas áreas de estudo, Alto da Boa Vista (à esquerda) e Alto Do Palácio (à direita), na Serra do Cipó. Diferentes números em cada área de estudo indicam diferentes indivíduos marcados, e polígonos não numerados correspondem à indivíduos não marcados pareados com o indivíduo do polígono sobreposto. No Alto da Boa Vista: 1 e 2 indicam os indivíduos em que não foi possível determinar seu estado de pareamento (um jovem foi detectado na área 2); 3 e 5 são indivíduos solteiros; 4, 6 e 7, indivíduos pareados com registro de ninho ativo. No Alto do Palácio: 5 a 8 são indivíduos solteiros; 1 a 4, 9, 10, 12 e 14 formam quatro pares entre si, com registros de ninhos ativos; 11 e 13 não estão indicados por não terem sido monitorados ao longo da estação reprodutiva. Mapa produzido por G.H.S. Freitas. Extraído de Freitas (2011), onde constam detalhes metodológicos.

Apenas três ninhos ativos foram encontrados ao acaso, sendo os demais a partir de busca ativa na região em que cada par utilizava mais intensamente, identificada por meio da radiotelemetria. Três destes ninhos foram encontrados quando a fêmea, marcada com radiotransmissor, encontrava-se dentro dos mesmos, incubando os ovos.

Características dos ninhos e locais de nidificação

Ninhos

Todos os ninhos completos encontrados ($n = 28$) foram do tipo fechado, e de formato aproximadamente esférico, mas variam quanto ao tipo de suporte. Em relação a esse aspecto ($n = 44$), segundo o esquema de classificação de Simon & Pacheco (2005), os ninhos encontrados são do tipo fechado/esférico/forquilha ($n = 20$), fechado/esférico/base ($n = 10$), fechado/esférico/lateral ($n = 1$), ou não se encaixam em nenhuma das opções apresentadas por estes autores ($n = 13$) (Figura 2). Estes últimos eram suportados em diferentes pontos por uma grande quantidade de ramos em diferentes inclinações, provenientes, às vezes, de mais de um indivíduo ou espécie vegetal, não caracterizando tipicamente forquilhas ou suportes laterais. Todos os ninhos considerados sustentados em forquilhas eram apoiados por mais de dois ramos, na maioria das vezes não originados de um mesmo ponto de bifurcação, não sendo, portanto, tipicamente como as forquilhas descritas em Simon & Pacheco (2005). O tipo de suporte variou basicamente de acordo com a arquitetura da planta-suporte (ver abaixo).

Os ninhos eram formados por uma espessa parede de terra, musgos e fibras vegetais. Externamente, eram densamente cobertos principalmente por gravetos secos, que também penetravam entre os demais materiais das paredes dos ninhos. Os gravetos não possuíam espinhos e raramente apresentavam folhas secas ainda aderidas. Também ocorreram, na camada externa dos ninhos, musgos amarronzados (secos) e verdes, líquens e fragmentos secos de *Vellozia* sp. (folhas e raízes).

A abertura da câmara era disposta lateralmente, frequentemente delineada com palhas finas e fibras vegetais brancas. As palhas finas eram basicamente semelhantes às

da forração interna, mas também foram encontrados inflorescências ou indivíduos completos (com raízes, folhas e inflorescências) de pequenas plantas herbáceas (c. de 7 cm) da família Eriocaulaceae e inflorescências de Poaceae (Figura 3).



Figura 2. Exemplos de tipos de sustentação de ninhos segundo classificação de Simon & Pacheco (2005), tentativamente empregado para categorizar os ninhos de *Asthenes luizae* encontrados entre 2009 e 2010 na Serra do Cipó. A) ninho considerado apoiado pelas laterais em *Diplusodon* sp., *Cuphea* cf. *acinos* (Lythraceae), *L. pulcherrima* (Melastomataceae) e uma espécie não identificada (Lamiaceae). B) ninho considerado apoiado em forquilha, sobre uma *Vellozia* cf. *compacta* (Velloziaceae) queimada. C) ninho apoiado pela base em *Aporchloa euprepes* (Poaceae). D) ninho cujo tipo de sustentação não pode ser classificado, construído sobre *Coccoleba acrostichoides* (Polygonaceae).

Internamente, os ninhos eram completamente forrados por material macio como penas, musgos, “palhas” finas (folhas secas de *Vellozia* sp. e de outras

monocotiledôneas), fibras vegetais brancas e ferrugíneas, e pelos (Figuras 3 e 4). A forração cobria não somente o fundo da câmara incubatória, mas também as paredes e o teto do ninho, internamente. Ocasionalmente os mesmos tipos de materiais eram encontrados na parte de fora e na abertura dos ninhos. A fibra vegetal ferrugínea refere-se provavelmente a fragmentos de uma galha pilosa produzida por *Myrciariamyia admirabilis* (Diptera) encontrada em folhas de *Erythroxylum suberosum* (Erythroxylaceae) (Maia & Fernandes 2007), que ocorre no Alto da Boa Vista, e somente foi detectada em ninhos situados nesta área. Um adulto de *A. luizae* foi observado coletando tricomas brancos de uma Cactaceae e levando-os até um ninho ativo. Porém, outras espécies vegetais ocorrentes nas áreas de estudo apresentam tricomas brancos que podem também ter sido utilizados na forração do ninho. Pelos e penas foram detectados somente em um ninho cada; as penas pertenciam a outra espécie de ave (Figura 4).



Figura 3. Tipos de materiais empregados no delineamento da abertura lateral (A-B) e na forração interna (C-D) dos ninhos de *Asthenes luizae* encontrados entre 2009 e 2010 na Serra do Cipó, Minas Gerais. Pode-se notar na abertura “palhas” finas constituídas de folhas de monocotiledôneas e inflorescências de Eriocaulaceae. Na forração ocorrem fibras vegetais brancas e vermelhas, “palhas” e musgos, entre outros. Fibras vegetais vermelhas (C) são exclusivas de ninhos encontrados no “Alto da Boa Vista”. As penas observadas (D) são provavelmente provenientes de um evento de predação neste ninho, mas foram registradas como forração em outros ninhos.



Figura 4. Detalhes de alguns materiais empregados em ninhos de *Asthenes luizae*, principalmente em sua forração interna, encontrados entre 2009 e 2010 na Serra do Cipó, Minas Gerais: fibra vegetal branca (A), provavelmente proveniente de uma Cactaceae (B); fibra vegetal ferrugínea (C), provavelmente proveniente de uma galha pilosa produzida por *Myrciariamyia admirabilis* (Diptera) (D); penas de outra espécie de ave (E.) e fragmentos – raízes e folhas – de *Vellozia* sp. (Velloziaceae) (F).

Tomou-se ao menos um tipo de medida em 34 ninhos (Tabela 1). A maior parte dos ninhos situava-se entre 15 e 45 cm sobre o solo (Figura 5). As direções da abertura dos ninhos ($n = 17$) apresentaram média angular de $304,9^\circ$ (IC 95% = $266,5 - 343,4^\circ$), significativamente mais direcionadas para o noroeste ($R = 0,4632$; $p < 0,05$) (Figura 6).

Tabela 1. Medidas lineares (cm) e volume (cm³) dos ninhos de *Asthenes luizae* encontrados entre 2009 e 2010 na Serra do Cipó. *Refere-se a medidas relacionadas às extremidades distais do material mais externo do ninho; as demais medidas foram tomadas a partir do aglomerado mais concentrado de material (“corpo” do ninho).

	n	Amplitude (mínimo - máximo)	Média ± dp	Coefficiente de variação
Altura*	14	24,1 - 43,5	30,8 ± 5,4	0,18
Largura*	14	23,4 - 48,3	34,8 ± 7,2	0,21
Comprimento*	14	25,0 - 47,8	35,9 ± 8,1	0,22
Altura	20	11,5 - 22,0	15,1 ± 2,6	0,17
Largura	19	10,8 - 18,0	14,0 ± 1,9	0,14
Comprimento	20	11,5 - 23,0	14,3 ± 2,6	0,18
Volume	19	992,7 - 2575,8	1505,5 ± 430,0	0,29
Diâmetro da abertura	19	3,6 - 11,7	5,0 ± 1,8	0,35
Profundidade	19	9,0 - 20,5	11,9 ± 2,5	0,21
Altura sobre o solo	35	7,3 - 84,0	40,9 ± 20,3	0,50

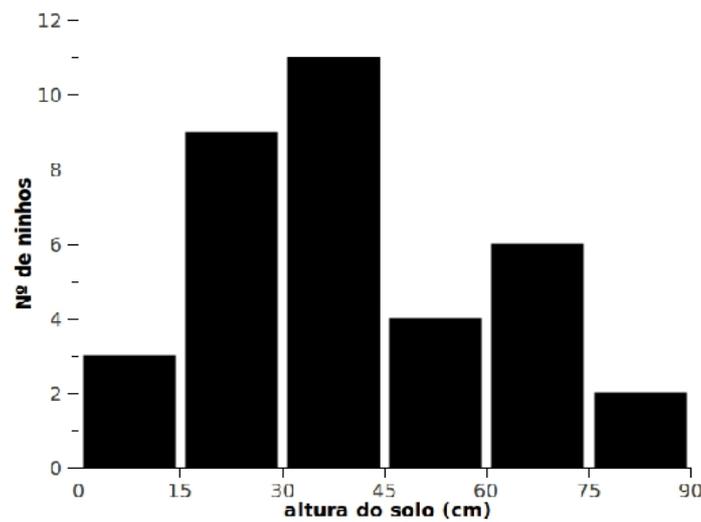


Figura 5. Altura sobre o solo, em classes de 15 cm, dos ninhos (n = 35) de *Asthenes luizae* encontrados entre 2009 e 2010 na Serra do Cipó.

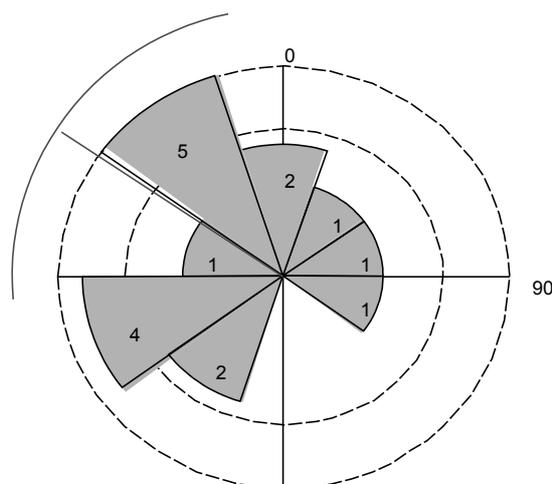


Figura 6. Análise circular da direção da abertura dos ninhos (n = 17) de *Asthenes luizae* encontrados entre 2009 e 2010 na Serra do Cipó. Os números e o tamanho da área ocupada em cada seção cinza indica o número de ninhos em cada grupo. As linhas em cinza-claro ultrapassando o círculo externo representam a média angular (304,9°) e seu intervalo de confiança de 95% (266,5 – 343,4°). As aberturas são significativamente mais direcionadas para o noroeste (R = 0,4632; p < 0,05).

Local de nidificação

Todos os ninhos situavam-se em regiões de afloramento rochoso, às quais se restringem às áreas de uso de *A. luizae* (Freitas 2011). Os ninhos apoiavam-se em pelo menos 19 espécies vegetais, pertencentes a 11 famílias (Tabela 2, Figura 7). Uma destas espécies não foi identificada (“Arbusto 1”), adicionalmente a outras três não contabilizadas (“Arbusto seco” 1 e 2 e *Vellozia* sp.) por poderem se tratar de uma das espécies identificadas. Dentre as 19 diferentes espécies, sete são herbáceas (36,8%), 14 são arbustivas (57,9%) e apenas uma é arbórea (5,3%). As espécies de Velloziaceae foram aqui consideradas como de arquitetura arbustiva embora sejam mais corretamente classificadas como “ervas arborescentes”, pois não possuem caule lenhoso verdadeiro (Souza & Lorenzi 2005).

As espécies mais utilizadas como planta-suporte foram *Vellozia nivea* (37,0% dos ninhos), *Coccoloba acrostichoides* (15,2%) e *Apochloa molinioides* (13,0%). Considerando-se apenas os ninhos ativos durante o período de estudo, as duas espécies vegetais mais utilizadas também foram *V. nivea* e *C. acrostichoides*, porém em igual proporção (28,6% dos ninhos em cada). A frequência de utilização das espécies de planta-suporte também variou quanto à localização. No Alto da Boa Vista, a maioria dos ninhos encontravam-se em *V. nivea* (66,7%), sendo o restante das espécies, incluindo *C. acrostichoides*, registradas como o apoio de apenas um ninho cada. No Alto Palácio, as espécies mais utilizadas foram *C. acrostichoides* (27,3%) e *A. molinioides* (22,7%) e, em seguida, *Encholirium subsecundum* e *Achyrocline satureioides* (9,1% cada), sendo *V. nivea* utilizada apenas uma vez, como as demais espécies nesta área. Também houve diferença entre as áreas quanto ao grupo taxonômico de plantas utilizada como suporte: maior número de espécies de Eucotiledôneas no Alto da Boa Vista (66,7% das diferentes espécies) e de Monocotiledôneas no Alto do Palácio (72,7%). Poaceae se destaca como a família com mais registros de ninhos exclusiva de uma das áreas: os sete ninhos encontrados em poáceas situavam-se no Alto Palácio.

Dentre as 15 espécies de planta-suporte identificadas até o nível de espécie, 11 (73,3 %) são endêmicas do estado de Minas Gerais, duas ocorrem somente neste e no estado da Bahia (13,3%) e apenas duas possuem distribuição mais ampla. Todas estas espécies de distribuição restrita são também endêmicas da Cadeia do Espinhaço (com exceção de *Cuphea* cf. *acinos* e *Lavoisiera pulcherrima*, sobre as quais não foram encontrados dados conclusivos).

Tabela 2. Espécies vegetais utilizadas como planta-suporte dos ninhos de *Asthenes luizae* e número de vezes que estas plantas foram utilizadas ao todo (n = 46 ninhos), por área de estudo (ABV = Alto da Boa Vista; AP = Alto Palácio) e por ninhos ativos (n = 14 ninhos), durante o período de 2009 a 2010 na Serra do Cipó. Situação de endemismo: MG = endêmica do estado de Minas Gerais (segundo Forzza *et al.* 2010); Esp. = endêmica da Cadeia do Espinhaço (fontes listadas no final da tabela); *indica espécies ocorrentes apenas nos estados de Minas Gerais e Bahia; ? indica a impossibilidade de avaliação da situação de endemismo pela falta de identificação da espécie ou por não terem sido encontradas informações bibliográficas conclusivas). Classificação taxonômica segundo Souza & Lorenzi (2005).

Táxon	forma de vida	Nº de ninhos				Endemismo	
		Total	ABV	AP	Ativos	MG	Esp.
MONOCOTILEDÔNEAS							
Velloziaceae							
<i>Vellozia</i> sp. (seca)	arbustivo	1		1		?	?
<i>Vellozia</i> cf. <i>taxifolia</i>	arbustivo	1	1			x	x ¹
<i>Vellozia</i> cf. <i>compacta</i>	arbustivo	2	1	1	1	x	x ¹
<i>Vellozia</i> cf. <i>epidendroides</i>	arbustivo	1		1		x	x ¹⁻²
<i>Vellozia nivea</i>	arbustivo	17	16	1	4	x	x ¹
<i>Vellozia leptopetala</i>	arbustivo	2	1	1		x	x ¹⁻²
Bromeliaceae							
<i>Encholirium subsecundum</i>	herbáceo	2		2		x	x ³
Poaceae							
<i>Apochloa</i> cf. <i>lorea</i>	herbáceo	1		1		x	x ⁴
<i>Apochloa euprepes</i>	herbáceo	1		1	1	*	x ⁴
<i>Apochloa molinioides</i>	herbáceo	5		5	1	x	x ⁴
EUCOTILEDÔNEAS							
Não identificado							
Arbusto 1	arbustivo	1	1		1	?	?
Arbusto seco 1	arbustivo	1	1			?	?
Arbusto seco 2	arbustivo	1		1		?	?
Polygonaceae							
<i>Coccoloba acrostichoides</i>	arbustivo	7	1	6	4	x	x ⁵
Lythraceae							
<i>Diplusodon</i> sp.	herbáceo	1	1		1	?	?
<i>Cuphea</i> cf. <i>acinos</i>	herbáceo	1	1		1	*	?
Vochysiaceae							
<i>Vochysia</i> sp.	arbóreo	1	1		1	?	?
Melastomataceae							
<i>Lavoisiera pulcherrima</i>	arbustivo	1	1		1	x	?
Fabaceae							
<i>Chamaecrista semaphora</i>	arbustivo	1	1		1	x	x ⁶
Rubiaceae							
<i>Cordia concolor</i>	arbustivo	1		1			
Lamiaceae							
Erva 1	herbáceo	1	1		1	?	?
Asteraceae							
<i>Achyrocline satureioides</i>	arbustivo	2		2	1		
Total registros (espécies)		52 (22)	28 (13)	24 (13)	19 (13)	11	11

¹ Smith & Ayensu (1976), ²Jacobi & del Sarto (2007), ³Forzza (2005), ⁴Sede *et al.* (2008), ⁵Melo (2008), ⁶Madeira & Fernandes (1999).



Figura 7. Algumas das espécies de planta-suporte utilizadas para a construção de ninhos de *Asthenes luizae* na Serra do Cipó: *Vellozia nivea* (Velloziaceae) (A), *Encholirium subsecundum* (Bromeliaceae) (B), simultaneamente em *Coccotheca acrostichoides* (Polygonaceae) e *Achyrocline satuireioides* (Asteraceae) (C), e em *Vochysia* sp. (Vochysiaceae), a única espécie de planta-suporte com forma de vida arbórea.

Nove dos ninhos (19,6%) apoiavam-se simultaneamente em dois ($n = 8$) ou mais ($n = 1$) indivíduos de uma mesma espécie ($n = 4$) ou de diferentes espécies vegetais ($n = 5$). Quatro ninhos apoiavam-se em dois indivíduos de *V. nivea* cada, sendo notado em dois ninhos que cinco ramos vegetais os sustentavam: quatro pertencentes a um indivíduo e um ramo do outro indivíduo em um dos ninhos, e três ramos de um indivíduo e dois do outro em outro ninho. Os dois ninhos registrados em *A. satuireioides* encontravam-se suportados principalmente por *C. acrostichoides* (Figura 7A) e o ninho registrado em “Arbusto seco 2” era suportado principalmente por *A. molinioides*. Um ninho estava igualmente suportado por *Chamaecrista semaphora* e um arbusto não identificado (“Arbusto 1”) e outro ninho estava apoiado em quatro diferentes espécies vegetais: *Diplusodon* sp., *Cuphea* cf. *acinos*, *L. pulcherrima* e uma lamiácea não identificada (“Erva 1”) (Figura 2A).

Coccotheca acrostichoides apresenta-se como um aglomerado de caules ramificados que partem individualmente do solo tal qual vários indivíduos crescendo

juntos; mas, aparentemente, ao menos grande parte destes caules provém de um único indivíduo, unidos abaixo da superfície do solo (obs. pess.). Por esta razão, considerou-se que cada ninho encontrado nesta espécie vegetal estava suportado por apenas um indivíduo.

O ninho que estava apoiado em quatro espécies vegetais apresentava forma de suporte diferenciada de todos os demais, pois diversos ramos destas várias espécies, dispostos verticalmente ou pouco inclinados, formavam a sustentação do ninho pelas laterais. Os ninhos situados em espécies de Poaceae e Bromeliaceae também se diferenciavam por serem apoiados pela base, sobre as folhas das plantas-suporte, pois estas não apresentam arquitetura de ramos como as demais espécies (Figuras 2C e 7B). Os ninhos considerados sustentados em forquilhas estavam todos em espécies de Velloziaceae e Vochysiaceae. Alguns dos ninhos em *V. nivea* ($n = 4$), suportados por ramos provenientes de diferentes indivíduos desta espécie, não foram considerados como sustentados em forquilhas. As demais espécies arbustivas (*C. acrostichoides* e *C. semaphora*) apoiaram o ninho com diversos ramos finos em diversas direções, ramificados de diferentes pontos da planta, não permitindo classificação do tipo de suporte conforme Simon & Pacheco (2005).

A altura dos conjuntos de plantas-suporte variou entre 54,0 e 165,0 cm ($\bar{x} = 87,8 \pm 26,6$ cm; $n = 30$) e seu maior diâmetro, entre 22,0 cm e 226,0 cm ($\bar{x} = 100,4 \pm 52,2$ cm; $n = 25$). Um indivíduo de *V. nivea* apresentou as menores dimensões, e um aglomerado de *C. acrostichoides* foi o que apresentou as maiores dimensões. A altura sobre o solo em que os ninhos se situavam (Tabela 1) correspondeu entre 10,6 a 81,5 % ($\bar{x} = 46,4 \pm 14,6$ %) da altura das respectivas plantas ou conjuntos de plantas-suporte analisados ($n = 29$).

Características dos ovos, ninhegos e jovens

Ovos

O tamanho da postura foi invariavelmente de dois ovos por ninho ($n = 11$). Os ovos ($n = 21$) possuem coloração uniforme branca, ou levemente rosada, pólos diferentes, formato ovoide e índice de circularidade variando de 77,5 a 87,3 ($\bar{x} = 82,9 \pm 2,8$; Figura 8). Mediram de 20,9 a 23,6 mm de comprimento ($\bar{x} = 22,5 \pm 0,7$ mm) por 17,6 a 19,2 mm de largura ($\bar{x} = 18,6 \pm 0,4$ mm). O volume dos ovos variou de 3492,0 a 4342,9 mm³ ($\bar{x} = 3958,1 \pm 225,4$ mm³) e a massa de 3,2 a 4,4 g ($\bar{x} = 3,9 \pm 0,3$ g). Considerando apenas os ovos pesados 1-3 dias após a postura ($n = 8$), a massa variou entre 3,7 e 4,4 g ($\bar{x} = 4,0 \pm 0,2$ g), o que equivale a aproximadamente 14,7% da massa corporal média dos adultos (\bar{x}

= 27,3 ± 1,8 g; n = 20; dados não publicados).



Figura 8. Formatos de ovos de *Asthenes luizae* encontrados na Serra do Cipó, Minas Gerais. O ovo da extrema esquerda foi o que apresentou maior índice de circularidade (87,3%), e o ovo da extrema direita, a menor circularidade (77,4%).

Ninhegos

Cinco ninhegos de *A. luizae* foram acompanhados em quatro dos ninhos ativos. Ninhegos com um a três dias de vida (n = 5) pesaram de 3,2 a 7,9 g ($\bar{x} = 4,9 \pm 1,9$ g) e mediram de 38,0 a 45,0 mm de comprimento total ($\bar{x} = 41,4 \pm 3,0$ mm). No único ninho em que os dois ovos da ninhada eclodiram, os ninhegos com idade estimada entre dois e três dias apresentavam medidas similares de comprimento total (44,0 e 45,0 mm), mas massas corporais distintas (5,8 e 7,9 g). Um ninhego com 12 dias de vida (n = 1) apresentou massa corporal mais de três vezes maior (25,3 g) e mediu aproximadamente o dobro do tamanho (85,0 mm) dos recém-nascidos. Outro ninhego cinco dias mais velho (n = 1), com 18 dias de vida, estava mais leve (24,3 g), embora fosse maior em comprimento total (106,0 mm).

Com idade próxima de deixar o ninho (18 dias), os ninhegos apresentaram as seguintes proporções de crescimento, em ordem decrescente: 99,4% do tarso, 88,7% da massa corporal, 79,4% do bico, 64,3% da “narina” e 60,6% do comprimento total, em relação aos valores médios encontrados em adultos (dados não publicados) (Figura 9). Com aproximadamente metade do tempo de desenvolvimento (cerca de nove dias), os ninhegos apresentaram suas medidas na mesma ordem de proporção de crescimento, sendo que tarso (89,5%), massa corporal (70,3%) e bico (63,7%) apresentaram-se acima da metade de seu desenvolvimento, e “narina” (43,4%) e comprimento total (40,6%), abaixo da metade. A ordem em que estas medidas alcançaram metade de seu desenvolvimento foi a seguinte: tarso (por volta de dois dias de idade), bico (cinco dias), massa corporal (sete dias), “narina” e comprimento total (12 dias).

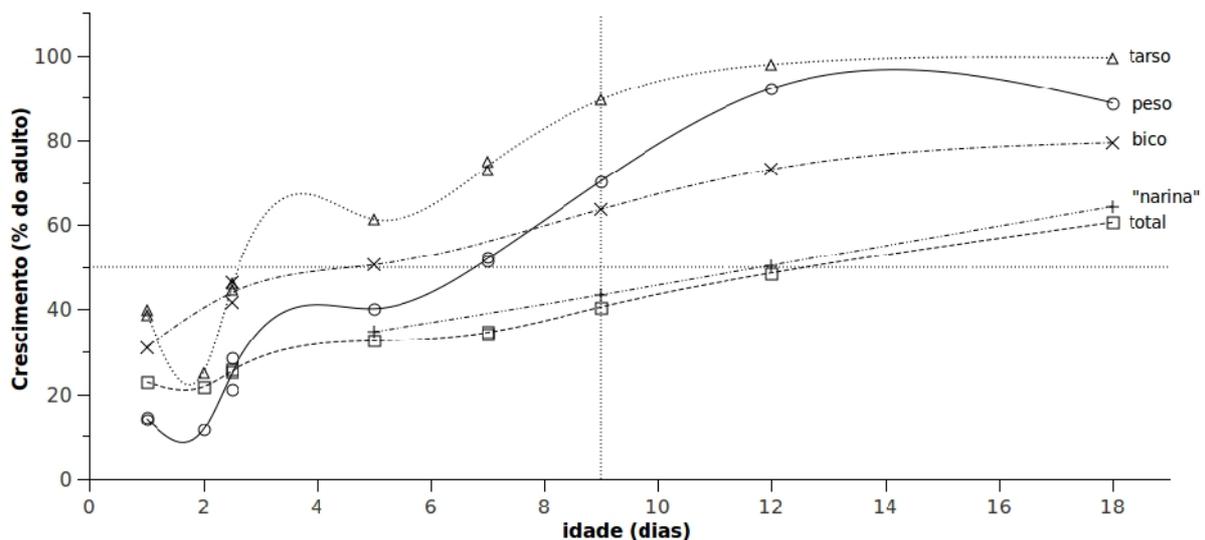


Figura 9. Proporção do desenvolvimento de ninhegos ($n = 5$) em relação a média de adultos de *Asthenes luizae* ao longo do período de permanência nos ninhos (19 dias), acompanhados na Serra do Cipó. Curvas ligando símbolos representam os valores médios e símbolos os valores absolutos por indivíduo. As retas horizontal e vertical representam o equivalente a metade do crescimento (50% do adulto) e metade da idade máxima dos ninhegos (9 dias de vida), respectivamente.

Os ninhegos nascem de olhos fechados e praticamente nus, apenas com escassas penugens acinzentadas (Figura 10A). A pele é laranja com tonalidade rosada ou amarelada, dependendo da região. As unhas são de cor amarelo-acinzentado bem claro. O bico e interior da boca são amarelo-alaranjados, com uma pequena porção da ponta da maxila e mandíbula cinza-claro, e a porção superior da maxila, das narinas à sua base, rosa-alaranjado. Possui um pequeno “dente-do-ovo”, de tonalidade esbranquiçada, e uma comissura amarelo-claro.

Com três dias de vida, os canhões das rêmiges começam a aparecer, e com cinco já estão bem visíveis, começando a surgir os canhões das coberteiras superiores da asa e das penas do dorso (Figura 10B e C). Nesta idade, tarso, dedos e unhas começam a ficar gradativamente mais escuros. No sétimo dia de vida, os olhos já começam a abrir, a maxila começa a escurecer, os canhões das retrizes já são visíveis e surgem os canhões das coberteiras superiores da cauda e das penas do ventre (Figura 10D). Essas e as retrizes laterais são de cor creme bem clara, enquanto as demais são cinza-escuro. Do nono até o décimo segundo dia de vida, a cauda e a asa aumentam de tamanho cerca de 10 mm. Com doze dias de vida, as retrizes laterais são marrons, as centrais marrom-escuro, e as coberteiras inferiores da cauda que começam a apontar são de cor creme-claro (Figura 10E). Ainda resta uma porção desprovida de penas no ventre, e a maior parte das penas do mento, laterais da cabeça e fronte ainda estão dentro de pequenos canhões. Tarsos e dedos são pardo-acinzentados e as unhas marrom-acinzentadas. A

maxila torna-se manchada cinza, mais escuro na ponta, e a mandíbula apenas com a ponta mais escura.



Figura 10. Ninhegos de *Asthenes luizae* encontrados na Serra do Cipó, Minas Gerais, no dia da eclosão (A), com três (B), cinco (C), sete (D), 12 (E) e 18 (F) dias de vida.

Com 18 dias de vida, a comissura ainda é amarela, mas o bico é quase totalmente negro, exceto a porção distal da mandíbula e a ponta da maxila, que são pardos (Figura 10F). As penas do ventre assumem uma coloração cinza-claro com manchas marrom-

claro. São ainda visíveis algumas penugens cinza alongando-se além da plumagem dominante. É evidente uma coloração mais clara na sobrancelha e mento, embora a base das penas deste sejam escuras. Com esta idade, um dia antes de deixar o ninho, o ninhego apresenta asas e cauda ainda em desenvolvimento.

Jovens

Quatro indivíduos com características de jovens foram registrados, três deles acompanhados de adultos (áreas do indivíduos 2 e 4 do Alto da Boa Vista, e do casal 3 e 14 do Alto do Palácio, conforme indicado na figura 1) e outro que desapareceu dentro de poucos dias. Dois jovens foram observados até tornarem-se independentes, sendo um destes, proveniente de um ninho monitorado (na área do indivíduo 4 do Alto da Boa Vista, Figura 1), o qual possibilitou associar as modificações morfológicas com o tempo decorrido após deixar o ninho, descritas a seguir.

O filhote deixa o ninho com comissura labial ainda bastante evidente e plumagem do ventre com esparsas manchas marrom-claro. Cerca de um mês após deixar o ninho, nota-se a região cinza-claro na base da mandíbula inferior, tal qual ocorre nos adultos. A comissura labial ainda é amarela, porém mais clara e menos espessa do que quando deixa o ninho (Figura 11). Aproximadamente 70 dias após deixar o ninho, a comissura é predominantemente cinza-claro, mas ainda se nota uma suave tonalidade amarelada. Três meses após deixar o ninho, poucas manchas marrons ainda ocorrem no peito, mas no quarto mês aparenta-se indistinguível do adulto.

O jovem acompanhado desde quando ninhego foi recapturado no 92º e 192º dia após deixar o ninho. Na primeira recaptura, o jovem media 34,0 mm a mais de comprimento total (32,1% da medida anterior) e 3,7 mm a mais de comprimento do bico (24,5%) do que apresentava um dia antes de deixar o ninho. Na segunda recaptura, ganhou outros 20 mm de comprimento total (14,3%). O comprimento do bico na segunda recaptura e o do tarso em ambas as recapturas não variaram mais do que 0,5 mm, ambos apresentando-se já de tamanho similar ao dos adultos (19,3 mm e 25,2 mm, respectivamente). O comprimento total do jovem estava ainda inferior ao dos adultos, mesmo em sua última captura (160 mm; média de adultos = $174,9 \pm 6,0$ mm). A massa corporal apresentou pequenas oscilações: de 24,3 g um dia antes de deixar o ninho, para 24,7 g no 92º dia e 24,1 g no 192º dia após deixar o ninho. Estes valores representam cerca de 88-90% da massa corporal média dos adultos.



Figura 11. Filhote de *Asthenes luizae* proveniente de um ninho monitorado e acompanhado por radiotelemetria na Serra do Cipó, com diferentes idades: 38 (A-B), 73 (C), 92 (D) dias após ter deixado o ninho.

Acompanhamento dos períodos reprodutivos

Período de construção

Os dois membros do casal participaram da construção (n = 1), levando material no bico. A duração do período de construção foi estimada em 21 dias, com base em ninho encontrado em estágio inicial de construção. Como este ninho foi encontrado já com algum material depositado, a duração da construção deste foi certamente subestimada. Porém, cálculos envolvendo as datas de observação de múltiplas tentativas reprodutivas (ver seção específica abaixo) sugerem a possibilidade de que o período de construção possa ser em alguns casos menor do que o estimado.

A construção do ninho iniciou-se com alguns gravetos depositados sobre o meio de uma touceira de *Apochloa molinioides* (Figura 12), principalmente dispostos lateralmente, ao longo do que posteriormente formaria as paredes do ninho. No fundo, uma quantidade menor de gravetos e fragmentos de musgos verdes encontrava-se depositada em meio à folhas secas pertencentes e ainda conectadas à planta-suporte. Quatro dias após, as paredes continham maior quantidade de gravetos que, em uma das laterais do ninho, já começavam a formar um teto; embora o fundo do ninho ainda permanecesse visível. Depois de cinco dias, o ninho estava com o teto finalizado, mas com a abertura lateral de acesso à câmara incubatória ainda larga e mal definida. Interiormente, o fundo e as laterais da câmara incubatória estavam completamente forrados com terra e musgos. A forração interna do teto se completou nos três dias subsequentes, quando já se podia encontrar uma forração de palha delineando a abertura lateral. Ao longo destes 13 dias decorridos desde o início das observações, ocorreram as mudanças mais pronunciadas da construção do ninho. Nos dias subsequentes, o ninho recebeu pouco acréscimo de gravetos externamente, modificando-se principalmente pela adição de material de forração da câmara incubatória e da abertura lateral.

Em dois ninhos acompanhados durante o período de incubação, observou-se um adulto levar material ao ninho e posteriormente permanecer no mesmo, incubando os ovos. Em um dos casos o ninho estava sendo observado quando o adulto chegou trazendo uma grande quantidade de palha no bico. No outro, o adulto estava sendo observado quando foi visualizado coletando tricomas brancos de Cactaceae e posteriormente levando-os ao ninho (a cerca de 10 m), que permitiu o encontro deste.



Figura 12. Etapas da construção de um ninho de *Asthenes luizae* sobre uma touceira de *Apochloa molinioides*, na Serra do Cipó: no dia em que foi encontrado (A), quatro (B), nove (C), 17 (D) e 19 (E) dias após ter sido encontrado.

Período de incubação

Em apenas um ninho foi observado o período completo de incubação, desde a postura dos ovos até a eclosão de um deles, que durou 23 dias. Este ninho foi encontrado já com dois ovos, mas a captura da fêmea com ovo retido no ventre no dia anterior permitiu assegurar a exatidão do início do período de incubação.

Apenas um adulto foi observado incubando os ovos na maioria das vezes. Porém, em duas ocasiões ($n = 2$ ninhos) o outro indivíduo do casal foi observado dentro dos ninhos. Em ambas as ocasiões somente o adulto que geralmente incubava estava marcado com anilhas e radiotransmissor. A primeira observação ocorreu no início da noite quando um adulto deixou o ninho com a aproximação do pesquisador e, embora não tenha sido possível observar visualmente a identificação do indivíduo, não houve a captação de sinal pelo radiorreceptor. Posteriormente detectou-se que o rádio do indivíduo marcado estava emitindo sinal normalmente. Como não foi confirmada a identidade do indivíduo e poderia ter ocorrido alguma falha temporária na radiotelemetria, seria mais seguro não considerar esta reflexão, não fosse a segunda observação. Nesta, um indivíduo também deixou o ninho com a aproximação do pesquisador no final da tarde, e sua identidade foi confirmada observando-se que não estava com anilhas, e visualizando-se o outro indivíduo distante do ninho, marcado com anilhas e radiotransmissor, que geralmente era encontrado incubando os ovos em outros momentos. O indivíduo não marcado retornou ao ninho outras duas vezes no mesmo dia, permanecendo dentro do mesmo por cerca de 10 minutos na primeira vez e por pelo menos 20 minutos na segunda vez, quando já havia anoitecido. Estas duas observações, envolvendo indivíduos distintos, sugerem uma participação, embora reduzida, do outro membro do casal na incubação, talvez limitada ao período noturno. Em todas as demais observações nestes e em outros ninhos, apenas um indivíduo por casal era detectado incubando os ovos, e quando capturados juntos na época reprodutiva ($n = 2$ casais), apenas um – o que geralmente incubava - apresentou placa de incubação.

Período de ninhegos

A duração do período de ninhegos foi de 20 dias ($n = 1$ ninho). Outros ninhegos acompanhados desde que saíram do ovo sobreviveram por, no máximo, 15 dias, ainda não totalmente desenvolvidos.

A alimentação dos ninhegos foi realizada pelos dois membros do casal. Ao longo de 1 h e 30 min de observação em um ninho que continha dois ninhegos de *M.*

bonariensis com cerca de 8 dias de idade, apenas um membro do casal – o que geralmente incubava – realizou seis entregas de alimento aos ninhegos, em intervalos de 0,5 a 33 min ($\bar{x} = 14,1 \pm 12,8$ min). Porém, em outras observações, os dois adultos revezaram na entrega de alimentos. Observou-se a remoção de sacos fecais dos ninhegos, em uma ocasião, pelo adulto que geralmente incubava, levando-os para cerca de no mínimo 10 m do ninho. No entanto, era frequente a permanência de muitos sacos fecais no ninho, sem serem removidos.

Período de filhotes dependentes

Um dos jovens acompanhados por radiotelemetria foi detectado na área de vida de um adulto (área do indivíduo 2 do Alto da Boa Vista, conforme a figura 1), e frequentemente era observado acompanhado por este, mas não foram realizadas maiores observações do cuidado parental. Este jovem apresentava uma comissura labial predominantemente cinza, mas com leve tonalidade amarelada, quando encontrado em novembro de 2009, o que permitiu estimar que havia deixado o ninho entre dois e três meses antes desse período. Como o ninho em que ele foi criado não foi detectado, não foi possível determinar se já havia dispersado de sua área natal, nem assegurar se o adulto que o acompanhava era um dos membros do par reprodutor. Porém, pode-se notar que as observações subsequentes deste jovem foram todas restritas à parte da área ocupada pelo adulto que o acompanhava, até agosto de 2010. Em setembro deste ano, já na estação reprodutiva seguinte, foi localizado a uma área bastante distante da original, a sul da área de estudo (Figura 13), onde estava vocalizando e aparentemente acompanhado de outro indivíduo adulto. Em outubro de 2010 foram localizados, por radiotelemetria, restos ósseos, penas, seu radiotransmissor e sua anilha colorida (Figura 14). A distância entre as localizações mais extremas deste indivíduo totalizou cerca de 1.055 m.

Um único filhote que foi observado deixando um ninho monitorado (área do indivíduo 4 do Alto da Boa Vista, na figura 1) pôde ser acompanhado por radiotelemetria com mais detalhes até o 239º dia após a data de saída do ninho, quando tinha cerca de oito meses e meio de vida.

Um dia após deixar o ninho, este indivíduo foi localizado no interior de uma fenda formada por duas grandes pedras sobrepostas dos afloramentos rochosos (Figura 15). Estava imóvel, permitindo aproximação, não sendo afugentado mesmo quando o pesquisador caminhou sobre a rocha enquanto tentava localizá-lo.

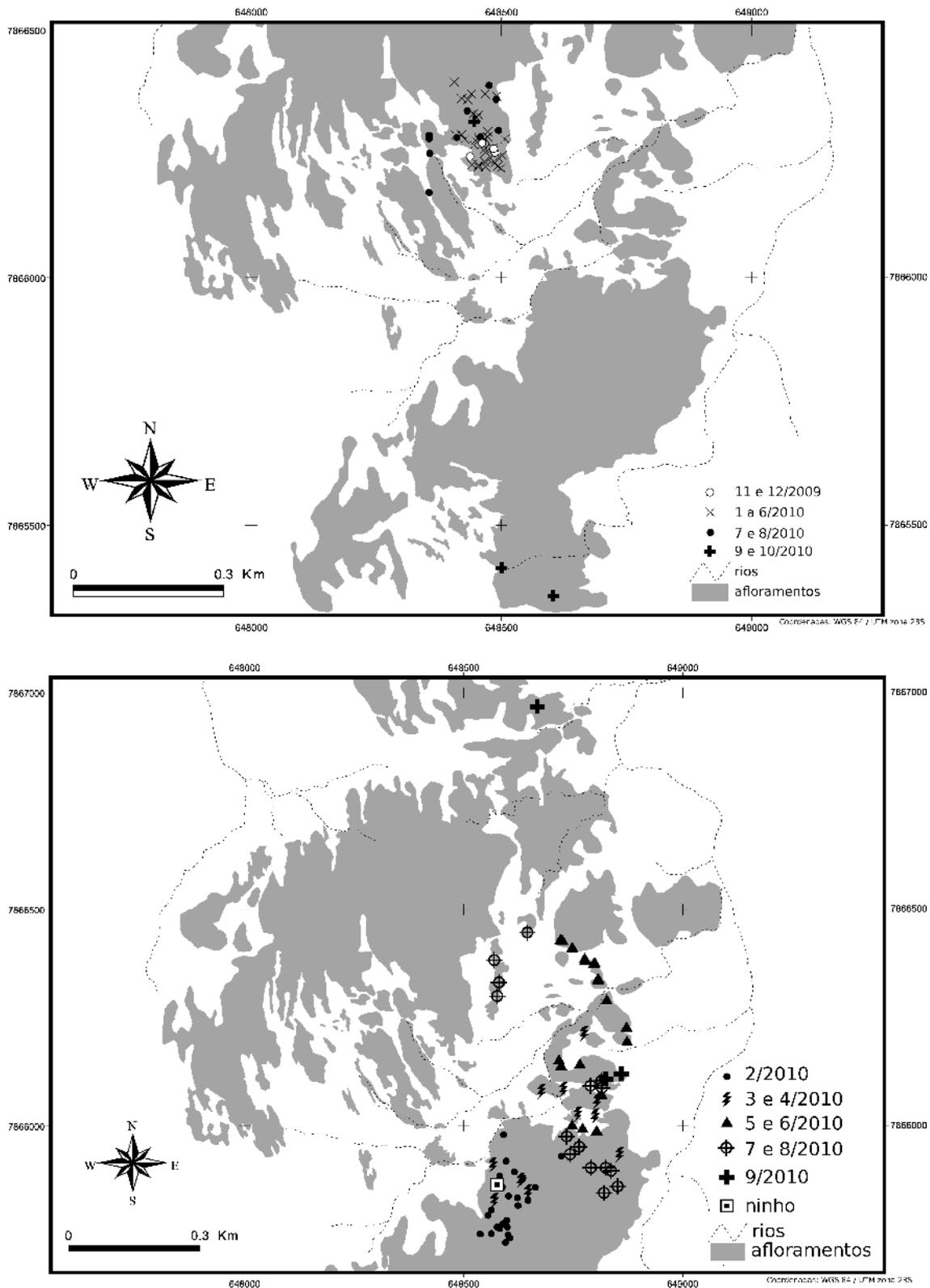


Figura 13. Localizações onde foram observados dois indivíduos jovens de *Asthenes luizae*, acompanhados por radiotelemetria no Alto da Boa Vista, Serra do Cipó. Símbolos diferentes indicam agrupamentos temporais distintos (ver legenda). Acima, jovem acompanhado desde novembro de 2009, quando estava entre o segundo e terceiro mês (estimados) fora do ninho, até dezembro de 2010, detectado falecido na localidade mais a sul do mapa. Abaixo, jovem acompanhado desde quando saiu do ninho em fevereiro de 2010, até setembro do mesmo ano, quando foi localizado pela última vez no ponto mais a norte do mapa, tendo desaparecido posteriormente. Mapas produzidos por G.H.S. Freitas. Extraído de Freitas (2011), onde encontram-se detalhes dos métodos.



Figura 14. Local onde foi encontrado um jovem de *Asthenes luizae* aparentemente predado (A), após um movimento dispersivo em outubro de 2010, no Alto da Boa Vista, Serra do Cipó. Abaixo, restos ósseos e a anilha colorida da forma como encontrados (B) e o radiotransmissor ainda emitindo sinal (C).

Nos primeiros dias, o filhote permaneceu sempre em locais crípticos, geralmente sobre lapas de pedras, aguardando que um dos “pais” se aproxime para alimentá-lo (Figura 15). Com a aproximação do adulto, o filhote algumas vezes aguarda a alimentação sem deixar o esconderijo, e outras vezes vai em direção à vocalização do adulto. Com o passar dos dias, o filhote é observado cada vez mais caminhando sobre as pedras. Uma semana após deixar o ninho (8º dia), deixa o esconderijo rapidamente com a aproximação do pesquisador. Nesta idade, foi observado pela primeira vez emitindo um chamado semelhante ao dos adultos, em resposta à vocalização destes. O filhote foi observado forrageando algumas vezes sozinho no final da terceira semana após deixar o ninho (19º dia), porém, ainda próximo de um adulto e aguardando frequentes visitas deste para alimentá-lo.



Figura 15. Comportamento do filhote de *Asthenes luizae* de se ocultar sobre lapas de pedras dos afloramentos rochosos, poucos dias após deixar o ninho, observado na Serra do Cipó, Minas Gerais.

No início do segundo mês fora do ninho (32º dia), o filhote permanecia a maior parte do tempo forrageando longe dos “pais”, e ocorreu a última observação de alimentação pelo adulto. Nas semanas subsequentes permaneceu a maior parte do tempo em afloramentos rochosos fora da área de vida dos “pais”, ocasionalmente sendo visto forrageando nas bordas desta área. A partir do terceiro mês (64º dia), não foi mais observado na área de vida natal, estabelecendo-se em uma área adjacente até o início do oitavo mês (218º dia) fora do ninho. Esta área, aparentemente, não estava ocupada por outros indivíduos da espécie, e apenas fazia limite com a área de vida dos “pais” (Figura 13). Utilizava uma extensa área diariamente, e por vários dias pernitoou em um mesmo afloramento, localizado na parte norte desta área. No sexto mês (180º dia), início de agosto de 2010, foi registrado próximo aos limites da área de vida de outros indivíduos da espécie; mas posteriormente retornou à área de costume. Foi observado uma última vez, fora da área que havia estabelecido e ainda mais distante da área natal, a norte da área de estudo, quando estava prestes a completar oito meses fora do ninho (239º dia) e já havia se iniciado a estação reprodutiva de 2010-2011, em setembro. A distância entre as

localizações mais extremas deste indivíduo totaliza cerca de 1238 m.

Com base nas observações do jovem acompanhado desde quando saiu do ninho, estimou-se que a duração do período de filhote dependente dos “pais” é cerca de 48 dias (tempo médio entre o 32º e 64º dias), sendo a idade da independência, portanto, por volta do segundo mês de vida. O filhote foi capaz de se alimentar sozinho no 19º dia fora do ninho (38 dias de vida), mas continua sendo alimentado pelos adultos até pelo menos o 32º dia (51 dias de vida).

Observou-se a alimentação deste filhote fora do ninho somente pelo indivíduo do casal que geralmente não incubava ($n = 14$ observações, no mínimo). O outro membro do casal – que geralmente incubava – era raramente visto próximo ao seu parceiro e filhote após deixar o ninho, e nunca foi observado alimentando o filhote.

Ao aproximar do filhote, o adulto emitia uma vocalização de cerca de 2,1-4,3 KHz, que dura aproximadamente 0,8 s ($n = 3$), em forma de um “trinado”, composta de 10-11 notas curtas (0,03-0,04 s, $n = 8$). Quando está bastante próximo do filhote (menos de 50 cm), emite outro tipo de vocalização, esta bastante grave 0,3-1,5 KHz e composta de apenas uma curta nota (cerca de 0,04s), emitida repetidamente.

Estação reprodutiva

A estação reprodutiva de *A. luizae*, *sensu* Perrins & Birkhead (1983), foi de agosto a fevereiro, durando 159 dias ao longo de sete meses do ano (entre 29 de agosto de 2009 e 3 de fevereiro de 2010). Considerando-se os 21 dias estimados como o período de construção como necessários para a construção do primeiro ninho, a estação compreendeu 180 dias de atividades reprodutivas. Ainda, somando-se os 48 dias de duração estimada como período dependência do filhote no último ninho, as atividades reprodutivas prolongaram-se por 228 dias. Na estação de 2009-2010, a primeira postura ocorreu no dia 29 de agosto de 2009, e a última foi estimada como tendo ocorrido no dia 24 de dezembro de 2009, o que totaliza um período de iniciações de ninhos de 118 dias.

Os três tipos de atividade reprodutivas nos ninhos – construção, incubação e ninhegos - têm duração igual de cinco meses (10 quinzenas), mas situam-se de forma ligeiramente deslocada, com uma ou duas quinzenas de diferença, ao longo da estação reprodutiva. O pico de atividades reprodutivas ocorreu na segunda quinzena de outubro (Figura 16).

O início da estação reprodutiva ocorreu quando a temperatura começa a se elevar, e não coincidindo com o início das chuvas (Figura 17). Os meses de maior precipitação

(novembro a fevereiro) coincidiram com a ocorrência de ninhegos e filhotes fora dos ninhos. A época de muda de penas de voo iniciou-se no pico das chuvas (janeiro) e prolongou-se até o final da época chuvosa (maio).

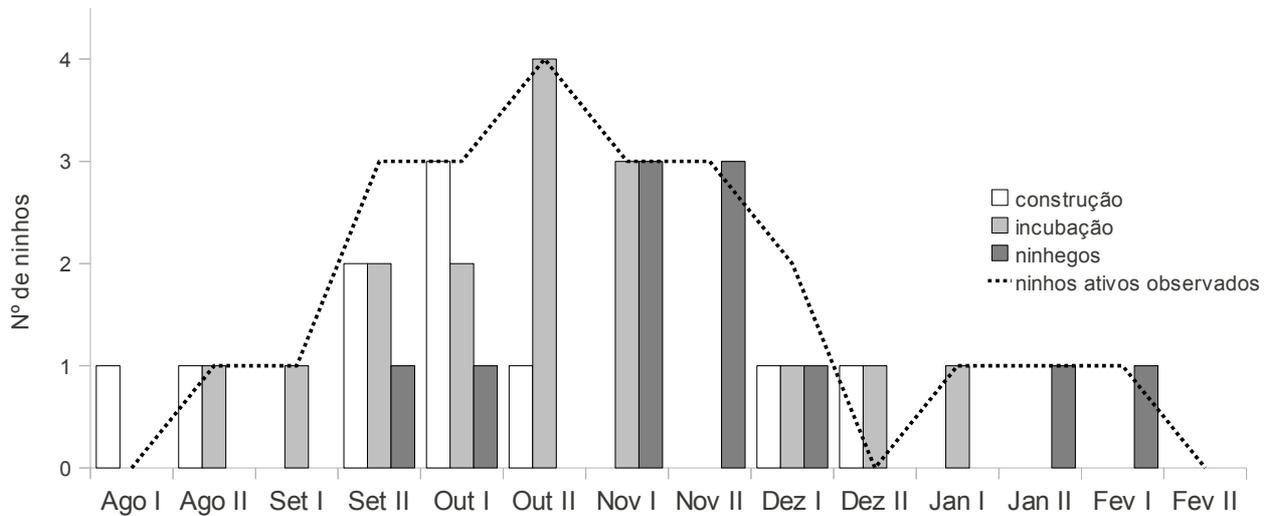


Figura 16. Número de ninhos ativos de *Asthenes luizae* observados (linha pontilhada) e estimados em cada período reprodutivo (barras; vide legenda), ao longo da estação reprodutiva de 2010-2011, na Serra do Cipó.

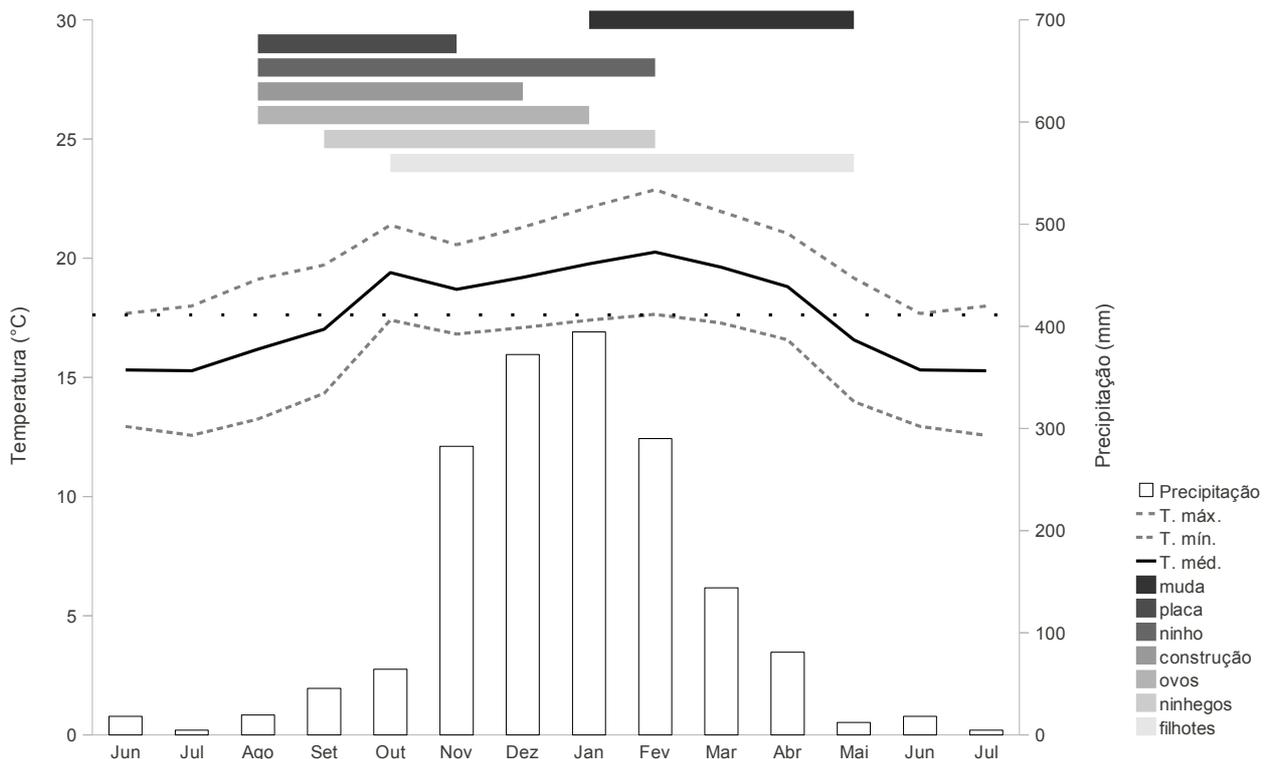


Figura 17. Ciclo anual de *Asthenes luizae* observado na Serra do Cipó. Atividades anuais (barras horizontais) (de cima para baixo): registros de adultos com muda de penas, com placa de incubação, registros de ninhos ativos, e ocorrência observada e estimada de ninhos em construção, com ovos, com ninhegos, e de filhotes dependentes fora dos ninhos. Variáveis climáticas: precipitação (barras verticais brancas), temperaturas mensais máximas, mínimas (linhas tracejadas) e médias (linha contínua), e temperatura média anual (linha pontilhada). Variáveis climáticas referem-se à média de dados mensais obtidos entre os anos de 2006 e 2008 na região do Alto Palácio (Parque Nacional da Serra do Cipó).

Nota-se uma pequena sobreposição – no nível populacional - da época de muda com o final da estação reprodutiva, em janeiro e fevereiro.

Múltiplas tentativas reprodutivas

Três casais realizaram múltiplas tentativas reprodutivas na estação de 2009-2010, e dois casais construíram mais de um ninho na estação seguinte. Um destes casais realizou, no mínimo, duas tentativas por estação. Dois casais realizaram três tentativas (uma delas apenas deduzida) e o outro casal, duas tentativas.

A dedução de que um dos casais realizou três tentativas, provém da observação de um indivíduo jovem que acompanhava um adulto no dia em que um ninho ativo com ovos foi encontrado e, após o fracasso deste, outro ninho ativo foi detectado, contendo um ninhego de *M. bonariensis* em fase avançada de desenvolvimento. Essa observação sugere que a espécie é capaz de realizar múltiplas tentativas reprodutivas mesmo após o sucesso da primeira e que, potencialmente, poderia ter duas ninhadas com sucesso, caso o último ninho não tivesse sido parasitado. Além disso, indica que pode haver sobreposição de um ninho ativo com a existência de um filhote ainda dependente. As tentativas dos demais casais resultaram na produção de apenas filhotes parasitas (*M. bonariensis*) em três casos e de um filhote legítimo em um caso, sempre nas últimas tentativas do casal observadas em uma mesma estação (segunda ou terceira tentativa). O restante dos ninhos fracassou (detalhes sobre o sucesso reprodutivo no Capítulo 2).

Desconsiderando-se o ninho do casal quando estava acompanhando um filhote, as segundas tentativas foram detectadas entre 7 e 49 dias após a última observação da última atividade reprodutiva (ninho anterior ainda ativo). O tempo decorrido entre as datas estimadas do fracasso do ninho anterior e da postura no novo ninho, possível de estimar em seis ocasiões, foi de 6, 7, 11, 16 e 23 dias. Ou seja, os intervalos estimados entre tentativas consecutivas são, em sua maioria, menores do que o período de construção de ninhos estimado para a espécie. Contudo, optou-se por não incluir estas estimativas na determinação do período de construção por não ter sido observado se a construção dos ninhos posteriores iniciou-se somente após o fracasso das tentativas anteriores.

DISCUSSÃO

Asthenes luizae possui hábitos discretos (*i.e.*, não se deixa mostrar muito, escondendo-se facilmente; Vielliard 1990, Remsen 2003) e habita locais onde o

deslocamento do pesquisador nem sempre é realizado de forma simples, o que gera dificuldades no acompanhamento da espécie em campo, como observado ao longo da realização do presente estudo e por Gomes (2006). Nesse sentido, a radiotelemetria revelou-se uma ferramenta particularmente útil no estudo desta espécie, pois permitiu acompanhar os indivíduos marcados com radiotransmissores sem a necessidade de manter o contato visual integralmente. A identificação dos locais de concentração da movimentação dos adultos marcados facilitou o encontro da maioria dos ninhos ativos, e alguns contendo ovos foram detectados por meio do rastreamento do sinal de fêmeas marcadas durante a incubação.

Características dos ninhos e locais de nidificação

Ninhos

O tipo de ninho de *A. luizae* é constante quanto ao formato geral, mas varia em relação ao tipo de suporte, de forma que nem todos podem se enquadrar perfeitamente na classificação de Simon & Pacheco (2005). Outras tentativas recentes de classificar ninhos nesse sistema vêm descobrindo variações intraespecíficas e outras combinações de arquitetura e tipo de suporte não descritos anteriormente (Costa & Rodrigues 2007, Reinert 2008, Dias *et al* 2009, Kirwan *et al.* 2010). Tais descobertas indicam a necessidade de uma revisão dos tipos de ninhos de aves neotropicais para complementar o sistema padronizado de classificação de ninhos iniciado por Simon & Pacheco (2005).

As características dos ninhos encontrados são em geral semelhantes ao descrito para a espécie nos relatos anteriores (Studer & Teixeira 1993, Gomes & Rodrigues 2010). Ao longo da descrição da biologia reprodutiva da família Furnariidae em Remsen (2003), está presente uma foto do ninho de *A. luizae*, creditada à Anita Studer, acompanhada de uma legenda que contém duas informações merecedoras de esclarecimentos. As informações da legenda aparentemente foram deduzidas a partir da foto; pois são precedidas da frase “*From what can be discerned in the picture, the nest (...)*”. A primeira informação, é uma menção equivocada de que a abertura de entrada localiza-se no topo do ninho. No entanto, em todos os ninhos aqui encontrados, bem como consta na descrição de Studer & Teixeira (1993) e pode ser deduzido da ilustração presente em Gomes & Rodrigues (2010), a abertura localiza-se lateralmente. A segunda, informa a existência de um “curto tubo ou túnel” que provavelmente comunica-se com a câmara interna. Nota-se aqui, a necessidade de esclarecer a diferença entre “túnel” e “tubo”,

segundo terminologia de Naroski *et al.* (1983), sendo o primeiro apenas o canal de comunicação do ninho com o meio externo, e o segundo uma prolongação do ninho nesta comunicação. Esta necessidade justifica-se na suposição de que estes dois aspectos morfológicos do ninho possam ter valores taxonômicos distintos. A presença de tubo foi um dos caracteres analisados por Zyskowski & Prum (1999) em um estudo filogenético da família Furnariidae, ao passo que o “túnel”, dedutivamente, será encontrado em qualquer ninho do tipo fechado. Zyskowski & Prum (1999), mesmo empregando a terminologia de Naroski *et al.* (1983), talvez por falta de maiores informações, equivocadamente inseriram *A. luizae* em uma mesma unidade taxonômica de outras oito espécies (grupo do então *Asthenes humicola*), que apresentava o caractere de presença de tubo. Tal equívoco torna-se hoje ainda mais evidente, com a recente transferência de quatro espécies desse grupo para o gênero *Pseudasthenes* (Derryberry *et al.* 2010). O túnel do ninho de *A. luizae* consiste apenas da espessura natural do mesmo, diferentemente de ninhos de outras espécies de *Asthenes*, que possuem tubos de entrada muitas vezes bastante longos (*e.g.*, *A. dorbigni* e *A. baeri*; Vaurie 1980, Narosky *et al.* 1983, de la Peña 1987). Studer & Teixeira (1993) relatam a presença de um curto túnel na abertura lateral. Ainda que não seja empregado nenhum dos dois termos nos resultados do trabalho de Gomes & Rodrigues (2010), na discussão afirmam concordar com Zyskowski & Prum (1999) a respeito da inclusão de *A. luizae* na mesma unidade taxonômica operacional das espécies que apresentam o tubo (embora tenham trocado o termo para “túnel”).

As dimensões dos ninhos não podem ser comparadas precisamente, pois nos trabalhos anteriores não há muitas informações acerca do método de tomada das medidas, enquanto no presente estudo estas foram tiradas de duas formas: incluindo ou não os limites dos gravetos mais externos. Esse método foi empregado porque observou-se que os ninhos apresentam gravetos que extrapolam até cerca de duas vezes a medida de seu aglomerado mais concentrado de material (aqui denominado de “corpo” do ninho). E, como a representatividade desses gravetos varia entre os ninhos em quantidade e tamanho, optou-se por realizar os dois tipos de medida, no lugar de apenas um deles ou outro tipo intermediário. As dimensões dos ninhos anteriormente relatadas (Studer & Teixeira 1993, Gomes & Rodrigues 2010) estão dentro da amplitude encontrada neste trabalho. A medida de profundidade do ninho não consta nos trabalhos anteriores.

Ninhos esféricos ou cilíndricos constituídos principalmente de gravetos com espinhos parecem ser o tipo mais comum entre as espécies de *Asthenes* e *Pseudasthenes* (Vaurie 1980, Narosky *et al.* 1983, de la Peña 1987). A disposição lateral

da abertura do ninho também parece ser a forma mais frequente. A variação intraespecífica da utilização de gravetos tanto com quanto sem espinhos, apresentada por algumas espécies do grupo, foi interpretada por Vaurie (1980) como decorrente da possibilidade de que tal tipo de vegetação seja ausente em determinadas regiões. Esta explicação também foi atribuída à *Pseudoseisura lophotes*, outro furnarídeo que constrói ninhos de gravetos preferencialmente com espinhos (Nores & Nores 1994). De fato, na região de estudo não foi observado vegetação que pudesse fornecer gravetos com espinhos. Espinhos são encontrados nas folhas da bromélia *Encholirium subsecundum*, que foi utilizada como planta-suporte de dois ninhos inativos, mas as folhas não foram empregadas na construção de ninhos.

Nas descrições anteriores (Studer & Teixeira 1993, Gomes & Rodrigues 2010) não foi mencionado que a forração interna cobre também paredes e teto do ninho. Essa característica também pode ser importante em estudos filogenéticos da família, tendo sido um dos caracteres analisados por Zyskowski & Prum (1999).

A constituição da forração interna dos ninhos é semelhante à descrita anteriormente (Studer & Teixeira 1993, Gomes & Rodrigues 2010), com exceção de musgos e pelos. Esses tipos de materiais também são encontrados como parte da constituição interna do ninho de outras espécies de *Asthenes* e *Pseudasthenes* (Narosky *et al.* 1983, de la Peña 1987). A fibra vegetal ferrugínea de galhas de *Erythroxyllum suberosum* também foi detectada por Santos & Marini (2010) nos ninhos de *Cypsnagra hirundinacea* em Brasília, e provavelmente são os filamentos avermelhados do ninho do beija-flor *Augastes scutatus* encontrado por Costa & Rodrigues (2007) no Alto da Boa Vista. Esta espécie vegetal ocorre no domínio do Cerrado (Silva-Júnior 2005), o que pode explicar o fato destas galhas não terem sido encontradas nos ninhos no Alto Palácio, que está localizado no limite leste deste domínio na região.

A análise da direção da abertura dos ninhos revelou uma tendência de orientação para o noroeste. Diversos trabalhos têm relacionado a direção preferencial dos ninhos com a direção predominante do vento ou exposição solar, que podem afetar o microclima do ninho (Mezquida 2004, Burton 2007). No entanto, trabalhos envolvendo espécies de Furnariidae (Souza & Santos 2007, *Furnarius rufus*; Mezquida 2004, *Cranioleuca pyrrhophia*, *Asthenes baeri*, *Synallaxis albescens*, *Leptasthenura platensis*) e utilizando-se de análises estatísticas similares às aqui empregadas, não encontraram padrão na orientação da abertura, e os autores sugerem que a arquitetura e o material destes ninhos fechados possam conferir uma estabilidade do microclima interior, sendo desnecessário

ajustar a direção de suas aberturas. Outros fatores não climáticos, como elementos do ambiente, também têm sido relacionados com a direção dos ninhos. Por exemplo, a abertura dos ninhos podem ser direcionadas para a porção mais externa da planta-suporte, ou para um curso d'água (Mezquida 2004, Greeney 2008a). A indisponibilidade de dados complementares de elementos do ambiente ou da direção do vento não permitem avaliar suas associações com a direção dos ninhos de *A. luizae*. Mas, sabe-se que a vertente leste da Serra do Cipó situa-se a barlavento, recebendo a umidade proveniente do oceano Atlântico (Ribeiro *et al.* 2009), fato que pode influenciar a disposição preferencial da abertura dos ninhos em direção oposta.

Local de nidificação

Todos os 12 ninhos de *A. luizae* previamente reportados na literatura tiveram a *Vellozia nivea* como única planta suporte utilizada (Studer & Teixeira 1993, Gomes & Rodrigues 2010). Gomes & Rodrigues (2010) sugerem que outras espécies de *Vellozia* e arbustos de outras famílias, mas de arquiteturas similares à de *V. nivea*, possam ser utilizadas como planta suporte para os ninhos de *A. luizae*. Os autores baseiam essa sugestão no fato de que *V. nivea* não ocorre ao longo de toda a distribuição de *A. luizae*. O presente trabalho mostrou que pelo menos outras 18 espécies vegetais são utilizadas por *A. luizae*, mesmo em áreas de ocorrência abundante de *V. nivea* (obs. pess.). Em algumas das múltiplas tentativas reprodutivas um mesmo casal apresentou ninhos ativos em *V. nivea* e em outra espécie vegetal. Além disso, as plantas possuem diferentes arquiteturas, incluindo touceiras de espécies de Poaceae e Bromeliaceae, e aglomerados de inúmeros ramos finos de *Coccoloba acrostichoides* ou de até quatro diferentes espécies herbáceas e arbustivas suportando um único ninho.

Outras espécies de *Asthenes* também utilizam diferentes arquiteturas de plantas como suporte para os ninhos; por exemplo, *A. dorbignyi* pode utilizar espécies de arbustos, árvores ou cactus (Vaurie 1980, Narosky *et al.* 1983, de la Peña 1987). Porém, aparentemente, *A. luizae* é a única espécie do gênero que constrói nestes três tipos básicos de arquitetura vegetal (herbácea, arbustiva e arbórea) e a única que apresenta ninhos de gravetos situados em touceiras. As outras espécies que constroem seus ninhos na base ou sobre touceiras de capim, *A. wyatti*, *A. sclateri* e *A. hudsoni*, não utilizam arbustos e possuem ninhos sem gravetos (Vaurie 1980, Narosky *et al.* 1983, de la Peña 1987).

Asthenes luizae constrói ninhos nos estratos mais baixos da vegetação, em geral

por volta da metade da altura das plantas-suporte analisadas. A altura relativa dos ninhos pode ser selecionada ou reflexo da limitação imposta pela arquitetura das espécies, como observado em alguns casos.

A especificidade na escolha do substrato para nidificação reduz a gama de locais apropriados, o que pode gerar limitações para a espécie. Por outro lado, um hábito mais generalista na escolha do substrato também pode apresentar desvantagens, como expor o ninho a mais tipos de predadores (Best & Stauffer 1980). O local para nidificação pode ser escolhido com base nas características ambientais do entorno (Martin & Roper 1988), simplesmente ocorrer nos locais mais comuns e abundantes da área (Marini *et al.* 2009a), ou uma combinação destes. Petersen & Best (1985), por exemplo, demonstram que a espécie por eles estudada (*Amphispiza belli*; Emberizidae) nidifica sempre em uma espécie vegetal que é a mais abundante da área, mas seleciona os indivíduos dessa planta com base nas características do ambiente ao redor, além de selecionar a posição do ninho nestes indivíduos.

Características dos ovos, ninhegos e jovens

Ovos

A postura de dois ovos por ninho condiz com o encontrado por Studer & Teixeira (1993) e com um dos ninhos encontrados por Gomes & Rodrigues (2010). O outro ninho relatado por estes últimos autores, que continha apenas um ovo de *A. luizae*, provavelmente sofreu perda parcial antes de ser encontrado. O tamanho de ninhada de outras espécies de *Asthenes* varia de dois (e.g., *A. sclateri*) a cinco (e.g., *A. hudsoni*) ovos por ninho (Narosky *et al.* 1983, Mezquida 2001). Apesar de muitas espécies de Furnariidae apresentarem variação intraespecífica de tamanho de ninhada como, por exemplo, *Synallaxis albescens* (2-3 ovos; Skutch 1969, Mezquida 2001) e *Anumbius annumbi* (3-8 ovos; Delhey *et al.* 2010), outras parecem ter tamanho da ninhada definido como *Furnarius figulus* (Studer & Vielliard 1990, Lagos *et al.* 2005) e *A. luizae*, ambas ovipondo invariavelmente dois ovos. Valor próximo é o tamanho médio de ninhada de furnarídeos, definido por Bennet & Owens (2002): 2,1 ovos por ninho. Porém, Yom-Tov *et al.* (1994) fornecem uma estimativa média de $3,1 \pm 0,6$ ovos por ninho ($n = 27$) para esta família, acima do encontrado para *A. luizae*. Apesar de haver uma tendência de maior tamanho de ninhada em espécies que nidificam em ninhos fechados (Yom-Tov *et al.* 1994, Jetz *et al.* 2008), dois é o tamanho de ninhada considerado mais comum no neotrópico

(Skutch 1985) e, recentemente, provou-se ser o tamanho prevalente também em escala global (Jetz *et al.* 2008).

A maioria das características dos ovos encontrados no presente trabalho condizem com os estudos anteriores (Studer & Teixeira 1993, Gomes & Rodrigues 2010). Exceção é quanto à massa dos ovos, cujo maior valor relatado anteriormente (3,6 g; Studer & Teixeira 1993) é um pouco inferior ao valor médio (3,9 g) e representa cerca de 80% do ovo mais pesado encontrado no presente trabalho (4,4 g). Uma possível explicação para esta diferença é que os ovos perdem massa ao longo do tempo (Hoyt 1979) e é possível que os outros pesquisadores tenham pesado os ovos em estágio de incubação mais avançado do que o efetuado no presente estudo.

Ninhegos

Medidas de ninhegos de *A. luizae* são relatadas apenas por Gomes & Rodrigues (2010), que fornecem o comprimento total (30 e 37 mm) e massa corporal (2,5 e 2 g) de dois recém-nascidos. Ambas são menores que as encontradas no presente trabalho para ninhegos desta idade (40 mm de comprimento; 3,85 e 3,95 g). O ninhego que apresentou medidas mais similares às anteriormente relatadas (38 mm e 3,15 g) tinha idade entre 1 e 3 dias, e nasceu quando já havia ninhegos de *Molothrus bonariensis* no ninho, caso similar ao ninho de Gomes & Rodrigues (2010). Isso pode ter decorrido do fato de que a presença de parasitas no ninho pode influenciar negativamente o desenvolvimento dos ninhegos do hospedeiro (Rothstein 1975; veja Capítulo 2).

O ninhego deixou o ninho com aproximadamente 19 dias de vida, apresentando medidas menores do que a média dos adultos. Dentre as medidas analisadas, o comprimento do tarso foi a que se apresenta mais próxima da média de adultos quando o ninhego está prestes a deixar o ninho, sendo também a que se desenvolve mais rapidamente, atingindo metade de seu desenvolvimento no segundo dia de vida do ninhego. Ninhegos de outros furnarídeos deixam o ninho com massa corporal similar à dos adultos (e.g., *Furnarius rufus*; Fraga 1980; *Hylocryptus rectirostris*, 94,8% da massa corporal média dos adultos; Faria *et al.* 2008). O ninhego de *A. luizae* apresentou cerca de 88,7% da massa corporal média dos adultos ao deixar o ninho. Porém, a maior massa observada ao longo do desenvolvimento foi proveniente de um ninhego com 12 dias de vida, cuja massa era o equivalente a 92,2% da dos adultos. O menor comprimento relativo do ninhego ao deixar o ninho (60,6% dos adultos), deve-se provavelmente ao fato de que as retrizes, bem como as rêmiges, ainda estão em fase de crescimento neste momento.

As proporções de crescimento diferenciadas do comprimento total do bico e da porção compreendida entre a narina e a ponta do bico sugerem que a região proximal do bico desenvolve-se mais rapidamente.

As mudanças ao longo do desenvolvimento dos ninhegos de *A. luizae*, são descritas aqui pela primeira vez. O início da abertura dos olhos com cerca de uma semana de vida coincide com o do furnarídeo *Hylocryptus rectirostris* (Faria *et al.* 2008), mas é tardio em comparação com outras espécies da família, como *Furnarius rufus*, *Pseudoseisura lophotes* e *Synallaxis albilora*, nas quais ocorre entre o quarto e quinto dia (Fraga 1980, Nores & Nores 1994, Rubio & Pinho 2008); em *Premnoplex brunnescens*, ocorre entre o quinto e o sexto dia (Greeney 2008b).

Jovens

Plumagens juvenis distintas das dos adultos são encontradas em muitas espécies de Furnariidae, mas a falta de espécimes jovens em museus sugere que a duração é curta, de poucos meses ou até menos (Remsen 2003). O acompanhamento de um jovem desde o momento que deixou o ninho permitiu notar que certa diferença na plumagem pode ocorrer até por volta do terceiro mês fora do ninho.

Segundo Vasconcelos *et al.* (2008a), a diferença mais marcante do juvenil desta espécie em relação aos adultos é que o mento e a garganta são cinza-claros e estes autores acrescentam ainda que as partes inferiores do corpo têm coloração marrom e marrom-acinzentados, inconspícuas. O padrão escamado de outros *Asthenes* (descrições em Vaurie 1980) é mais óbvio nas formas que possuem o peito de coloração creme, não sendo aparente nas formas mais escuras e acinzentadas, como é *A. luizae* (Vasconcelos *et al.* 2008a). No presente trabalho, detectou-se que a diferença mais notável e persistente por mais tempo do jovem em relação ao adulto foi a coloração amarronzada das partes inferiores, além da ocorrência de uma comissura labial residual distinguível até por volta de dois meses e meio após deixar o ninho. Ao contrário do descrito por Vasconcelos *et al.* (2008a), a coloração amarronzada das partes inferiores do jovem observado foi bastante conspícua, porém diminui sua intensidade gradualmente. É possível que o espécime examinado por aqueles autores já estivesse em uma fase de desenvolvimento mais avançada, ou, ainda, que hajam variações naturais que ainda não puderam ser observadas. A diferença na coloração do mento e garganta também requer uma observação mais detalhada, pois não foi encontrada uma ausência total dos padrões característicos de coloração dos adultos; mesmo no ninhego pode-se perceber uma

coloração mais escura na base das penas desta região. Vasconcelos *et al.* (2008a) descrevem variações na coloração destas penas mesmo entre adultos.

Segundo Remsen (2003), a maioria das plumagens juvenis de furnarídeos pode ser caracterizada por um ou mais de três tipos básicos: coloração ferrugem pálida nas partes inferiores; escurecimento das margens das penas que produzem um padrão escamado, geralmente na garganta e peito; ausência ou redução dos padrões contrastantes da garganta ou píleo que caracterizam a plumagem de adultos. A plumagem juvenil de *A. luizae* envolveu o primeiro e o último dos tipos acima descritos, sendo que a redução dos padrões contrastantes da garganta devem ser melhor investigadas, contemplando variações intra-específicas.

Com base nas diferenças dos jovens aqui descritas torna-se possível identificá-los, mesmo desacompanhados de adultos e ocupando territórios distintos. Esse tipo de discriminação pode auxiliar na determinação de parâmetros demográficos, como estrutura etária, sobrevivência de jovens e produção anual de filhotes, complementando dados obtidos diretamente de ninhos (Anders & Marshall 2005).

Acompanhamento dos períodos reprodutivos

Cuidado parental

O cuidado parental envolve um conflito entre os sexos, pois o cuidado é custoso individualmente (em termos de tempo, energia e sobrevivência), mas os benefícios são compartilhados (aumentar a sobrevivência de um descendente). A extensão do cuidado parental está intimamente relacionada aos sistemas de acasalamento (Bennet & Owens 2002). Nas aves, o cuidado do macho é, em geral, menos de 50% do cuidado parental total, ou seja, é mais comum o cuidado exclusivo da fêmea ou, quando compartilhado, é predominantemente realizado pela fêmea (Webb *et al.* 2010). Isso concorda com a raridade de aves com sistemas sociais poligâmicos, especialmente poliândricos (Bennet & Owens 2002). A contribuição relativa do macho no cuidado parental tende a aumentar com a extensão da duração do período (incubação, ninhegos ou filhotes dependentes), dentro de um grupo filogenético (Webb *et al.* 2010). A duração dos períodos, por sua vez, varia conforme diversos fatores, como o tipo de desenvolvimento (de precoce à altricial), tamanho do corpo, existência de novas oportunidades reprodutivas, ao longo de diferentes pressões ambientais que variam geograficamente (em diferentes latitudes e altitudes), além de outras restrições evolutivas (filogenéticas e fisiológicas)

correlacionadas aos parâmetros da história de vida (Badyaev 1997, Geffen & Yom-Tov 2000, Bennet & Owens 2002, Gill 2007, Tarwater & Brawn 2010).

Há poucos dados disponíveis acerca da contribuição de cada sexo no cuidado parental de Furnariidae, mas, baseando-se na suposta generalizada monogamia e ausência de dimorfismo sexual, o cuidado biparental durante as diversas atividades reprodutivas tem sido o padrão considerado para a família (Remsen 2003). A participação dos dois sexos vem sendo confirmada para alguns períodos reprodutivos de algumas espécies de furnarídeos (Skutch 1969, Fraga 1980, Nores & Nores 1994, Remsen 2003, di Giacomo 2005, Moreno *et al.* 2007, Faria *et al.* 2008, Greeney 2008, Dias *et al.* 2009). Remsen (2003) relata apenas duas espécies com suspeitas de desvios deste padrão (*Pseudocolaptes lawrencii* e *Philydor erythrocerum*), em que apenas um indivíduo foi observado atendendo os ninhos; porém o número de ninhos observados de cada espécie é extremamente baixo ($n = 1$). Rubio & Pinho (2008) observaram apenas um dos membros do casal incubando os ovos de *Synallaxis albilora*, mas não informam o tempo de observação e número de ninhos observados neste período, apesar do número total de ninhos monitorados ser alto ($n = 60$).

A participação dos dois sexos foi confirmada na maioria das atividades reprodutivas de *A. luizae* (construção, incubação e alimentação de ninhegos), com exceção da alimentação de filhotes dependentes fora do ninho, em que apenas um indivíduo foi observado. Gomes & Rodrigues (2010) observaram apenas um membro do casal incubando, mas ambos alimentando os ninhegos e próximos a um filhote (de *M. bonariensis*) fora do ninho.

Na maioria das observações e como é sugerido pela detecção de placa de incubação em apenas um indivíduo do par, a participação do outro membro do casal na incubação parece ser reduzida, tendo sido observada em apenas duas ocasiões. Estas ocorreram no final da tarde e início da noite, o que inspira ainda a possibilidade desta participação ser restrita ao período noturno.

A presença de um segundo indivíduo além do incubador dentro do ninho, especialmente machos sem o desenvolvimento de placas de incubação, tem sido sugerida por alguns autores como um comportamento de defesa em algumas espécies, como em corvídeos (Skutch 1962, Hailman & Woolfenden 1985), quando a incubação efetiva por este pode não ocorrer. Essa hipótese tem mais valor para explicar situações em que machos são apenas ocasionalmente observados em ninhos de espécies em que apenas a fêmea incuba na grande maioria das vezes. Por exemplo, em *Dendroica*

kirtlandii, que é uma espécie bastante estudada e considera-se que apenas a fêmea incuba, há dois relatos em que o macho foi observado sentando-se brevemente sobre os ovos; intrigantemente, houve ainda um único registro de um macho apresentando placa de incubação (dentre 106 machos capturados durante a estação reprodutiva por Sykes Jr. *et al* 1993). Voss *et al.* (2008) questionam essa hipótese argumentando que a defesa poderia ser efetuada sem que haja o comportamento semelhante ao de incubação, como por meio da vigilância do lado de fora do ninho.

Há relatos de várias espécies em que machos são observados aparentemente incubando (*i.e.*, sentando-se frequentemente sobre os ovos no ninho por períodos consideráveis), mesmo sem o desenvolvimento de placas de incubação, como alguns fringílídeos e hirundinídeos (Skutch 1962, Ball 1983, Voss *et al.* 2008). Pode-se argumentar, como Skutch (1962), que tais incubações aparentes não são efetivas, ou seja, não contribuem para o aquecimento dos ovos necessário ao desenvolvimento embrionário. Mas, ao menos para algumas espécies de Hirundinidae, experimentos demonstram a eficiência de incubação por machos sem placa de incubação (Petersen 1955, Ball 1983, Voss *et al.* 2008).

A ocorrência ou frequência de participação de machos na incubação – com ou sem placa - em espécies cuja fêmea é a principal responsável pela tarefa, varia individualmente, geograficamente, e conforme o período do dia e da estação reprodutiva. Ambos os sexos de *Falco sparverius* (Falconidae) desenvolvem placa de incubação, mas apenas a fêmea incuba em algumas ocasiões, e a participação dos machos é quase totalmente restrita ao final da tarde em uma localidade dos Estados Unidos, mas distribuída ao longo do dia no Canadá (Wilmers *et al.* 1985). Em *Hirundo rustica* (Hirundinidae), apenas a fêmea incuba em populações europeias, mas o macho participa da incubação em populações norte-americanas, apesar da placa de incubação ocorrer exclusivamente nas fêmeas. Nas populações desta espécie em que o macho incuba, Ball (1983) mostrou que ambos os sexos são capazes de aumentar a temperatura dos ovos, enquanto Voss *et al.* (2008) encontraram que a temperatura dos ovos diminui durante a incubação do macho, mas a uma taxa mais lenta do que se nenhum adulto incubar, e a temperatura média mantida por visita pela incubação do macho é semelhante à atingida pela fêmea - porque esta geralmente inicia a sessão de incubação quando os ovos estão mais frios. Ainda, quando a incubação pelo macho precede a da fêmea, a taxa de elevação da temperatura pela fêmea é mais rápida. A assistência do macho nesta espécie, mesmo ocorrendo durante apenas pouco mais de uma hora por dia, é funcional

de forma complementar, aumentando o tempo disponível para forrageamento pela fêmea e potencialmente diminuindo a probabilidade de abandono do ninho devido ao estresse da fêmea (Voss *et al.* 2008).

Com isso, propõe-se aqui que as observações isoladas da participação de apenas um sexo em algumas atividades reprodutivas de Furnariidae, reportadas por Remsen (2003) e Rubio & Pinho (2008), possam ser somente fruto da ausência de detecção de uma participação reduzida do outro membro do par, tal qual observado em certas atividades de algumas espécies desta família. O mesmo trabalho que propõe a incubação uniparental dos ovos de *S. albilora*, reporta variações na participação de um segundo indivíduo em outras atividades biparentais: a maior parte da construção é feita por apenas um dos indivíduos, a alimentação dos ninhegos por apenas um indivíduo foi observada em dois ninhos, mas por dois adultos em cinco ninhos (Rubio & Pinho 2008). Faria *et al.* (2008) também informam que, embora a incubação seja realizada pelos dois sexos de *H. rectirostris*, bem como ambos apresentam placa de incubação, “as fêmeas parecem contribuir mais” e possuem a placa mais desenvolvida. Desta forma, acredita-se que a observação de apenas um adulto alimentando o filhote de *A. luizae* é resultado desse tipo de variação.

Período de construção

O período de construção de 21 dias observado em um ninho de *A. luizae* é certamente subestimado, pois já havia iniciado quando o ninho foi encontrado. Este período pode ser considerado bastante longo, se comparado com o de outros furnarídeos, como o do congênere *A. baeri*, o de *Synallaxis albescens* e *Cranioleuca pyrrhophia*, que, analisados em conjunto, demoram de cinco a oito dias para construir os ninhos, na Argentina (Mezquida 2001). Outras espécies de Furnariidae geralmente iniciam a construção dos ninhos muito tempo, às vezes meses, antes da reprodução propriamente dita (Remsen 2003). *Furnarius rufus*, por exemplo, inicia a construção dois ou três meses antes da postura (Fraga 1980). *Hylocryptus rectirostris*, que escava a cavidade de seus ninhos em barrancos, geralmente inicia a construção um mês antes do início da estação, mas um ninho pode ser construído em apenas três dias (Faria *et al.* 2008). Esta variação intra-específica do período de construção também foi encontrada em *S. albilora*: dois indivíduos levaram cerca de seis dias para construir seus ninhos, enquanto outros estenderam o período até 18 dias (Rubio & Pinho 2008). Os autores desse trabalho observaram que esta variação relaciona-se com o período da estação reprodutiva e o

número de tentativas reprodutivas, e os ninhos construídos no final da estação são menos elaborados, menores e com paredes mais finas. A observação de múltiplas tentativas reprodutivas em *A. luizae* sugere que há a possibilidade do período de construção de ninhos desta espécie também ser mais curto, com até apenas seis ou sete dias de duração. A constatação de que em apenas 13 dias o ninho se forma completamente, sendo posteriormente modificado apenas por pequenos acréscimos de material de forração, também sustenta a hipótese de que o período de construção de ninhos possa ser encurtado em algumas situações. No entanto, há a necessidade de obter mais dados referentes a este assunto diretamente, não confiando apenas nessas estimativas.

O acréscimo de material ao ninho após o início do período de incubação foi também relatado para diversos furnarídeos, como *Synallaxis albilora* (Rubio & Pinho 2008), *S. brachyura*, *S. erythrothorax* (Remsen 2003) e *Xenops minutus* (Skutch 1969), assim como em outros Passeriformes, como *Troglodytes aedon* (Kennedy & White 1992) e *Tachycineta bicolor* (Lombardo *et al.* 1995). Nesta última espécie, o material adicionado tardiamente são penas, que constituem a principal forração de seus ninhos e são importantes em aumentar a eficiência reprodutiva, reduzindo o período de incubação e aumentando o número de filhotes com sucesso, supostamente devido a suas propriedades isolantes (Lombardo *et al.* 1995). O material adicionado durante a incubação de *A. luizae*, também foi o tipo empregado na forração, como tricomas de Cactaceae e folhas secas e finas (“palha”), que podem exercer função semelhante.

Períodos de incubação e de ninhegos

Há dados sobre a duração do período de incubação e de ninhegos para cerca de 15 a 20 espécies de Furnariidae, e estas variam de 14 a 22 dias de incubação e 13 a 29 dias de ninhegos, ambos com média de 17,3 dias, havendo uma tendência de espécies maiores apresentarem períodos mais longos (Bennet & Owens 2002, Remsen 2003). Embora *A. luizae* não esteja entre as maiores espécies da família (massa corporal média de *A. luizae*: 27,3 g; amplitude de variação de massa corporal de furnarídeos: 8 a 109 g, Remsen 2003), apresenta duração relativamente longa para estes períodos. Os 20 dias estimados como a duração de seu período de ninhegos é superior à média, mas está dentro da amplitude da família. Mas, o período de incubação de 23 dias registrado para *A. luizae* no presente estudo é um dos maiores dentre os furnarídeos.

Gomes & Rodrigues (2010) afirmam ter encontrado um ninho de *A. luizae* com ovos no dia 26 de outubro, e relatam o nascimento dos filhotes em 17 de novembro.

Embora não seja mencionado pelos autores, esse período totaliza 22 dias, similar ao encontrado no presente trabalho. Comparativamente, o congênere *A. baeri* (massa corporal média 17,8 g; Dunning 2007), apresenta período médio de incubação de 15,5 dias, na Argentina (Mezquida 2001). Dentre os furnarídeos, Greeney (2008c) relata um período de incubação também superior à média da família: de 27 a 31 dias, para *Premnoplex brunnescens*. Lagos *et al.* (2005) estimam que o período de incubação de *Furnarius figulus* possa ser de 19 a 24 dias, mas afirmam que o registro não é preciso. O longo período de incubação de *P. brunnescens* também não poderia ser explicado pelo tamanho corporal, pois a espécie é ainda menor do que *A. luizae* (massa corporal média: 16,3 g; Dunning 2007). Espécies em altitudes elevadas tendem a ter períodos de incubação mais longos (Badyaev 1997), o que poderia explicar o resultado do estudo de Greeney (2008c), que foi realizado em altitudes que variam de 1.900 a 2.300 m a.n.m. No presente estudo, as maiores altitudes chegam a cerca de 1.520 m a.n.m, e esta é uma possível hipótese para explicar o longo período de incubação de *A. luizae*.

Período de filhotes dependentes

A radiotelemetria permitiu detectar e acompanhar um filhote desde quando deixou o ninho até o 239º dia após a saída. Sem o auxílio desta técnica seria difícil localizá-lo, principalmente nos primeiros dias fora do ninho, durante os quais permaneceu extremamente críptico sob afloramentos rochosos. O comportamento inconspícuo e a baixa mobilidade, aguardando a alimentação pelos adultos, é também comum em outras espécies de Passeriformes, nos primeiros dias após deixarem os ninhos (Alves & Cavalcanti 1990).

A maioria do filhotes de Passeriformes permanece com os “pais” por duas a três semanas após deixar o ninho, havendo uma forte tendência desse período se prolongar nos trópicos (Geffen & Yom-Tov 2000, Gill 2007). Geffen & Yom-Tov (2000) chegam a sugerir que esta é a principal diferença em termos de duração dos períodos de desenvolvimento das aves tropicais e temperadas, sendo mais significativa do que as relacionadas aos períodos de incubação e de ninhegos, quando controladas as restrições filogenéticas. Em furnarídeos, o período de filhotes dependentes é difícil de se determinar, pois frequentemente os jovens permanecem no território natal mesmo independentes (Remsen 2003). Estimou-se que um jovem de *A. luizae* permaneceu no território natal por cerca de sete semanas (em torno de 48 dias), tempo mais reduzido do que o de *Hylocryptus rectirostris* (90 dias; Faria *et al.* 2008). Há a possibilidade de que o período

observado de permanência do filhote de *A. luizae* no território natal possa ter sido excepcionalmente mais longo, porque o filhote foi gerado no último ninho da estação, e há evidências que suportam a existência de uma diminuição deste período quando os “pais” re-nidificam (Tarwater & Brawn 2010). Outros furnarídeos, como *F. rufus* e *S. albilora*, no entanto, podem permanecer no território natal por quatro ou até nove meses (Fraga 1980, Rubio & Pinho 2008). Apesar desta diferença, o período em que os filhotes são alimentados pelos adultos fora dos ninhos pode ser mais uniforme entre as espécies: cerca de quatro semanas e meia em *A. luizae* e três semanas em *F. rufus* (Fraga 1980).

A radiotelemetria também permitiu localizar dois movimentos dispersivos mais pronunciados de dois jovens, ambos coincidindo com a chegada da estação reprodutiva seguinte, em setembro de 2010. Apesar da idade exata de um dos jovens ser desconhecida, este era no mínimo três meses - possivelmente de cinco a seis meses - mais velho do que o outro, baseando-se em suas características no momento em que foi encontrado (cor da comissura labial). E, apesar dessa diferença de idade, ambos realizaram movimentos de grande distância coincidentes temporalmente, o que pode significar um padrão da espécie, embora o número de observações seja baixo.

Ao longo do trabalho foram registrados dois tipos de vocalização frequentemente emitidos quando o adulto se aproxima do filhote para alimentá-lo, um tipo de “trinado” e uma sequência de notas bastante graves emitidas isoladamente. Estas vocalizações foram detectadas somente nestas situações, sendo provavelmente exclusivas deste tipo de comportamento de comunicação com a prole. Durante este trabalho notou-se, ainda, um terceiro tipo de vocalização emitida por adultos, independentemente se acompanhados de filhotes, mas principalmente ao longo da estação reprodutiva (Freitas 2011). Estes três tipos de vocalizações são aparentemente desconhecidas e diferem das outras duas vocalizações mais típicas que encontram-se documentadas: um “canto” mais longo (3,1 s) composto de cerca de 11 notas descendentes, sendo as primeiras oito notas agudas (4,3-5 KHz) e as últimas mais graves (0,2 KHz); e um “chamado” ou “grito de contato” curto (0,13 s), composto de três notas agudas (4,7-6,2 KHz), segundo descrito por Pearman (1990) e como pode ser ouvido em Vielliard (1995). Vielliard (1990) refere-se brevemente a três tipos de vocalizações, aparentemente o canto e o grito de contato descritos por Pearman (1990), e um grito “mais complexo, parecendo ser um grito de alarme”, que pode ser correspondente ao terceiro tipo de vocalização registrado no presente estudo. Variações do “canto” também foram registradas ao longo da pesquisa. Torna-se necessário, portanto, um estudo bioacústico mais detalhado para descrever os

variados tipos de vocalizações de *A. luizae*, permitindo associá-los aos possíveis contextos funcionais.

Estação reprodutiva

Informações prévias acerca da estação reprodutiva de *A. luizae* permitem deduzir que a mesma ocorreria somente entre setembro e dezembro. Studer & Teixeira (1993) citam que suas observações foram realizadas no início de dezembro, relatando dados de ovos e ninhegos. Atividades reprodutivas foram observadas por Gomes & Rodrigues (2010) em setembro (construção), outubro (ovos), novembro (ninhegos) e dezembro (filhote de *M. bonariensis* sendo alimentado por adultos de *A. luizae* fora do ninho). O presente estudo mostra que, além destes meses, a estação reprodutiva da espécie também engloba agosto, janeiro e fevereiro, compreendendo sete meses do ano. Esse período é similar ao registrado para Passeriformes residentes da região centro-sul do Brasil, quando considerados em conjunto (Marini & Durães 2001). Porém, a análise isolada de muitas dessas espécies revela que a estação reprodutiva específica é mais curta, geralmente restrita ao período de setembro a dezembro (e.g., *Elaenia chiriquensis*, Medeiros & Marini 2007; *E. cristata*, Marini et al. 2009b; *Suiriri islerorum*, Lopes & Marini 2005). Apesar da estimativa de que a estação reprodutiva de *A. luizae* prolongue-se até fevereiro tenha sido baseada na observação de um único ninho ativo neste período, a captura de um jovem em maio de 2009 suporta que a estação anterior também se prolongou até pelo menos esse mês.

Por apresentarem períodos de construção muitas vezes longos e variados, estes não são considerados bom indicadores da época reprodutiva das espécies de Furnariidae (Renssen 2003). Mas, mesmo excluindo-se esse período na estimativa da estação reprodutiva de *A. luizae*, sua duração (159 dias) é maior que a de outros Passeriformes do Cerrado brasileiro (por volta de 80 a 100 dias; Medeiros & Marini 2007, Faria et al. 2008, Marini et al. 2009a, b, Santos & Marini 2010). Isso contraria hipóteses que relacionam altas altitudes a períodos reprodutivos mais curtos (Badyaev 1997, Stutchbury & Morton 2001). A longa estação reprodutiva de *A. luizae* é favorável porque permite que parte das tentativas reprodutivas da população escapem do nidoparasitismo por *M. bonariensis*, uma das principais causas de fracasso (veja Capítulo 2).

O início da estação reprodutiva de *A. luizae* coincide com o do furnarídeo *H. rectirostris* estudado na região da Serra do Cipó (construção em agosto, primeiras posturas em setembro; Faria et al. 2008). Porém, as atividades reprodutivas de *A. luizae*

prolongam-se por mais três meses. A população estudada de *H. rectirostris*, espécie considerada endêmica de matas ciliares do domínio do Cerrado, situa-se na porção baixa do Parque Nacional da Serra do Cipó (c. 800 m a.n.m.). A limitação das atividades reprodutivas de *H. rectirostris* a partir de dezembro parece estar relacionada à elevação do nível do rio, que atinge os ninhos construídos nos barrancos das margens (Faria *et al.* 2008).

Existem diversos fatores que supostamente influenciam na época de ocorrência e duração da estação reprodutiva, tais como localização geográfica, duração do cuidado parental, os custos da reprodução no final da estação, variações anuais da temperatura, tipos de habitats, idade da fêmea reprodutora (Perrins & Birkhead 1983, Stutchbury & Morton 2001). No entanto, há um certo consenso de que para a maioria das aves dois fatores são constantes: a disponibilidade de alimento, como um fator causal, e o fotoperíodo, como fator proximal; tanto nos trópicos quanto em regiões temperadas (Perrins & Birkhead 1983, Wikelski *et al.* 2000, Hau *et al.* 2008). A ritmicidade circanual endógena (“relógio biológico”) dos organismos parece também atuar em conjunto com o fotoperíodo, especialmente nos trópicos, em que há menor variação no fotoperíodo (Hau *et al.* 2008). Desta forma, os fatores proximais são utilizados para disparar o início das atividades fisiológicas reprodutivas de forma que o pico de disponibilidade de alimento coincida com maiores demandas energéticas (Hau *et al.* 2008). Variações interespecíficas da estação reprodutiva dependem principalmente de qual período é mais crítico em termos energéticos: a formação dos ovos pelas fêmeas, a alimentação dos ninhegos, ou dos filhotes quando deixam os ninhos (Perrins & Birkhead 1983, Stutchbury & Morton 2001).

A precipitação pode ser um bom indicador (um fator proximal) da época de maior disponibilidade de alimento para espécies insetívoras, pois a abundância de insetos tende a aumentar na estação chuvosa (Wikelski *et al.* 2000, Pinheiro *et al.* 2002, Oliveira & Frizzas 2008). Wikelski *et al.* (2000) demonstraram que o desenvolvimento das gônadas de um Passeriformes neotropical (*Hylophylax n. naevioides*, Thamnophilidae) é iniciado seis semanas antes da estação reprodutiva a partir de variações sazonais do fotoperíodo, mas que a velocidade do desenvolvimento depende pistas ambientais complementares, como a disponibilidade de alimento e precipitação, que são utilizadas para fazer o ajuste refinado do momento mais oportuno para a reprodução (quando há maior disponibilidade de alimento).

A estação reprodutiva de *A. luizae* inicia-se antes da chegada da estação chuvosa

e cessa antes do final das chuvas, sendo os períodos de ninhegos e de filhotes fora dos ninhos os mais coincidentes com os meses de maior precipitação. A ocorrência de muda em *A. luizae* concentra-se antes do final do período chuvoso, não se prolongando na estação seca. Há uma certa sobreposição (no nível populacional) entre a muda e a reprodução. A época de muda de penas, por também ser uma atividade energeticamente custosa, baseia uma hipótese alternativa para explicar o final da estação reprodutiva, quando as aves cessariam a reprodução para sofrer a muda enquanto a disponibilidade de alimento ainda é alta (Stutchbury & Morton 2001).

O tempo de duração de cada ciclo de um ninho de *A. luizae* pode ser estimado de três formas: 1) considerando apenas os períodos de incubação e de ninhegos (43 dias); 2) considerando, além dos anteriores, o período de construção de ninhos (64 dias); 3) considerando, além dos anteriores, o período de filhotes dependentes (112 dias). De maneira similar, a duração da estação reprodutiva, estimada destas três formas, é de 159, 180 e 228 dias, respectivamente. O número de ciclos inteiros de ninhos por estação, em cada uma destas diferentes considerações, é 3,7, 2,8 e 2,0. Ou seja, um casal poderia reproduzir-se com sucesso duas vezes, ou, na melhor das hipóteses, até três, caso a duração dos períodos de construção e de filhotes dependentes possa ser encurtado, como observado em outras espécies (Fraga 1980, Rubio & Pinho 2008, Tarwater & Brawn 2010).

Múltiplas tentativas reprodutivas

Apesar da possibilidade da ocorrência de até três ninhadas com sucesso, apenas uma das observações de múltiplas tentativas reprodutivas neste trabalho sugere ter ocorrido após sucesso da primeira, com a observação de um ninho com ovos enquanto havia um filhote dependente fora do ninho. Múltiplas tentativas reprodutivas são comumente observadas em outros Furnariidae, como *Hylocryptus rectirostris* (Faria *et al.* 2008) e *Synallaxis albilora* (Rubio & Pinho 2008), porém sempre seguidas do fracasso da primeira tentativa nestas espécies. Mais de uma ninhada com sucesso na mesma estação é incomum ou pouco documentado entre os furnarídeos, embora existam relatos para algumas espécies, incluindo a relacionado *Pseudasthenes humicola* (Bennet & Owens 2002, Remsen 2003).

Ocorreram até três tentativas reprodutivas por casal em uma estação, com intervalos estimados entre tentativas consecutivas variando de sete a 23 dias. A habilidade de re-nidificar após o fracasso do primeiro ninho parece estar relacionada com

a experiência dos indivíduos, os mais experientes apresentando um intervalo mais curto entre as tentativas (Ropper 2005).

A produtividade (número de filhotes produzidos) por fêmea é um dos principais elementos da tabela de vida, mas também um dos mais difíceis de se obter (Ricklefs & Bloom 1977, Thompson *et al.* 2001). Esse parâmetro tem sido derivado do sucesso de ninhos individuais, mas esse procedimento introduz erros quando a fêmea produz mais de um ninho por estação, pois a renidificação pode compensar até mais de 40% dos ninhos fracassados (Thompson *et al.* 2001). Nesse sentido, a identificação da existência de múltiplas tentativas reprodutivas é importante para o cálculo do sucesso reprodutivo anual e estudos demográficos da espécie (ver o Capítulo 2).

CAPÍTULO 2

SUCESSO REPRODUTIVO DE *ASTHENES LUIZAE* E A RELAÇÃO DE NIDOPARASITISMO COM *MOLOTHRUS BONARIENSIS*

INTRODUÇÃO

O lenheiro-da-serra-do-cipó, *Asthenes luizae*, é a única espécie de ave endêmica dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço que é considerada ameaçada de extinção (Vasconcelos & Rodrigues 2010). A alteração de hábitat e o parasitismo de ninhos pelo chopim *Molothrus bonariensis* (Aves: Icteridae) são citados como as ameaças mais relevantes à espécie (Vielliard 1990, Andrade *et al.* 1998, BirdLife International 2010). No entanto, existem relatos de que *M. bonariensis* seria uma espécie muito rara nas remotas e bem preservadas áreas rochosas e que não deveria representar uma ameaça para *A. luizae* na sua distribuição global (BirdLife International 2010). Dentre as medidas de conservação propostas está o estudo da biologia reprodutiva e dos fatores relacionados ao sucesso reprodutivo de *A. luizae*, incluindo os efeitos do parasitismo de *M. bonariensis*, investigando possíveis medidas de controle do parasita (Andrade *et al.* 1998, BirdLife International 2010, Gomes & Rodrigues 2010).

O sucesso reprodutivo, também denominado como sucesso ou sobrevivência de ninho, é componente fundamental nos estudos demográficos de aves, pois está relacionado com produção de novos indivíduos na população (Jehle *et al.* 2004, Lima & Roper 2009, Crick *et al.* 2010). Os estudos demográficos permitem conhecer a dinâmica populacional e entender possíveis desvios de estabilidade nas populações das espécies, prevendo a susceptibilidade destas à extinção (Sæther & Bakke 2000). Tratando-se de espécies já consideradas ameaçadas de extinção, como *A. luizae*, estas avaliações tornam-se urgentes e prioritárias.

O parasitismo de ninhos é um sistema reprodutivo no qual aves parasitas deixam seus ovos no ninho de outras aves (hospedeiras) que incubam e criam os filhotes. Os efeitos do parasitismo obrigatório (interespecífico) variam muito entre as espécies de parasitas e hospedeiros, mas geralmente diminuem o sucesso reprodutivo destes últimos

(Payne 1977). Efeitos negativos do parasitismo para o hospedeiro são observados em diferentes estágios do ciclo do ninho e originados por causas diversas mas, em última análise, podem ser resumidos em: atraso ou impedimento de uma segunda tentativa reprodutiva, redução do tamanho da ninhada, falha total do ninho, redução da sobrevivência dos filhotes fora do ninho ou do sucesso reprodutivo futuro dos adultos - embora estes últimos custos não tenham sido avaliados adequadamente (Massoni & Reboreda 1998). A redução da ninhada pode ocorrer por extravio ou quebra de seus ovos - pela fêmea parasita, pelo choque do ovo parasita durante a postura ou ativamente pelo ninhego parasita recém-nascido - ou por extravio ou morte de seus ninhegos - diretamente pelos adultos ou ninhegos parasitas, ou por meio da competição entre ninhegos. O período de incubação dos parasitas é geralmente mais curto, acentuando a competição entre os ninhegos ou aumentando a probabilidade de falhas de eclosão dos ovos do hospedeiro (Payne 1977, Perrins & Birkhead 1983, Peer 2006, Gill 2007). Adaptações comuns do hospedeiro contra o parasitismo envolvem impedir o parasitismo atacando os adultos do parasita ou nidificando em local escondido, além de reconhecer o parasitismo, abandonando ninhos parasitados ou discriminando e removendo ovos ou ninhegos do parasita do ninho (Payne 1977, Perrins & Birkhead 1983). Alguns parasitas evoluíram co-adaptações em respostas aos mecanismos evolutivos do hospedeiro, como utilizar do instinto de ataque dos adultos para distrair o hospedeiro do ninho enquanto ocorre o parasitismo, ou produzir ovos ou ninhegos que mimetizem os do hospedeiro, dificultando seu reconhecimento (Perrins & Birkhead 1983, Gill 2007).

Estima-se que haja cerca de 80 espécies parasitas obrigatórias, e suspeita-se que esse sistema reprodutivo evoluiu independentemente diversas vezes: nos cucos (Cuculidae, 53 espécies parasitas), nos *widow-birds* (Ploceidae, 11 espécies parasitas), *honeyguides* (Indicatoridae, 18 espécies parasitas), em uma espécie de pato (Anatidae, *Heteronetta atricapilla*), e nos *cowbirds* (Icteridae, cinco espécies) (Perrins & Birkhead 1983, Bennet & Owens 2002, Gill 2007). Os *cowbirds*, também chamados de vira-bostas (*Molothrus* spp.), ocorrem nas Américas e são provavelmente o grupo mais generalista, parasitando um grande número de espécies hospedeiras (Perrins & Birkhead 1983). No Brasil, 58 espécies de Passeriformes são documentadas como hospedeiras de *M. bonariensis* (Sick 1997); no entanto, estudos da relação de nidoparasitismo, ou mesmo da história natural deste e de outros parasitas de ninho são extremamente raros no país (Sick 1958, Cavalcanti & Pimentel 1988, Porto & Piratelli 2005, D'Angelo-Neto, *et al.* 2006). Estudos realizados em outras regiões, principalmente na Argentina, demonstram

que *M. bonariensis* frequentemente reduz o sucesso reprodutivo de seus hospedeiros (Post & Wiley 1977, Fraga 1978, Reboreda *et al.* 2003, Cruz *et al.* 2005).

Dois dos três únicos estudos que contém informação acerca da biologia reprodutiva de *A. luizae* informam apenas a existência do parasitismo por *M. bonariensis* (Vielliard 1990, Studer & Teixeira 1993). O estudo mais detalhado provém de Gomes & Rodrigues (2010), mas que encontraram apenas dois ninhos ativos, ambos parasitados: um ninho contendo dois ovos do parasita e um do hospedeiro, e o outro, um do hospedeiro e dois do parasita. Os ninhos fracassaram quanto ao filhote legítimo e ao menos um deles produziu um filhote parasita. Com isso, estimativas seguras do sucesso reprodutivo, do grau de parasitismo ou de seus custos para a espécie são inexistentes. *Asthenes luizae* é aproximadamente 50% menor do que *M. bonariensis* (massa corporal média dos adultos ~27 g *versus* ~50 g, respectivamente; dados não publicados, Dunning 2007), o que sugere altos custos do parasitismo para este hospedeiro (Reboreda *et al.* 2003).

Os objetivos gerais do presente trabalho são estimar o sucesso reprodutivo de *A. luizae* e avaliar a relação do nidoparasitismo por *M. bonariensis*. Primeiramente, é avaliado o sucesso reprodutivo de *A. luizae* e quais são as causas de fracasso de ninhos. Depois, a relação de nidoparasitismo entre *A. luizae* e *M. bonariensis* é avaliada de modo geral quanto ao grau de parasitismo e quanto à biologia reprodutiva do parasita nos ninhos de *A. luizae*, visando compará-la com a biologia do hospedeiro e identificar possíveis adaptações morfológicas e comportamentais que influenciam o parasitismo. Finalmente, o impacto do nidoparasitismo por *M. bonariensis* é avaliado por meio de comparações entre o sucesso do parasita e do hospedeiro, em ninhos parasitados e não parasitados.

MATERIAL E MÉTODOS

A coleta de dados em campo foi realizada entre março de 2009 e dezembro de 2010, em duas áreas de campos rupestres localizadas na região da Serra do Cipó, porção sul da Cadeia do Espinhaço, no estado de Minas Gerais: (1) “Alto do Palácio” e (2) “Alto da Boa Vista”. Capturou-se indivíduos de *A. luizae* com redes de neblina para morfometria e marcação com anilhas metálicas numeradas, anilhas coloridas e radiotransmissores, permitindo o encontro e monitoramento destes no campo. Detalhes das áreas de estudo e métodos de captura, marcação e radiotelemetria podem ser encontradas nas seções Introdução Geral e Material e Métodos Gerais, no início desta dissertação.

Encontro e monitoramento dos ninhos

Métodos de encontro e monitoramento dos ninhos encontram-se descritos no Capítulo 1.

Sucesso reprodutivo de *Asthenes luizae*

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 (descrito 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, salvo quando indicado. Para tal, assumiu-se que a taxa de sucesso é constante geográfica e temporalmente, assim como outros estudos (*e.g.* Perkins & Vickery 2007).

O sucesso reprodutivo de *A. luizae* foi avaliado a partir de cinco diferentes estimativas que fornecem a taxa ou probabilidade de sucesso, e encontram-se definidas a seguir:

(1) Sucesso de ninhos – probabilidade de um ninho ser bem sucedido (sobreviventes) até o final do período (*i.e.*, ninhos com ovos que produziram ninhegos e ninhos com ninhegos que produziram filhotes). Calculado para os períodos de incubação e de ninhegos separadamente, e para todo o ciclo do ninho.

(2) Sucesso de ovos – probabilidade de um ovo posto eclodir com sucesso.

(3) Taxa de eclosão de ovos – probabilidade de um ovo presente no período da eclosão eclodir com sucesso.

(4) Sucesso de ninhegos – probabilidade de um ninhego nascido ter sucesso em deixar o ninho.

(5) Sucesso final do “descendente” (de ovo à ninhego) – probabilidade de um ovo posto eclodir e o ninhego ter sucesso em deixar o ninho.

As estimativas de sucesso foram calculadas por dois métodos comumente utilizados. O primeiro, denominado “sucesso aparente” ou “método tradicional”, é o da porcentagem simples, que consiste em obter proporção de ninhos ou “descendentes” (ovos e/ou ninhegos) que obtiveram sucesso em relação ao total de ninhos ativos. Este método foi empregado em todas as cinco estimativas acima descritas. O outro método é a taxa ou probabilidade de sucesso desenvolvida por Mayfield (1961, 1975; doravante

denominado “sucesso de Mayfield”), que baseia-se no somatório do tempo de observação de cada ninho ou “descendente” (ovos ou ninhegos) - chamado de “tempo de exposição” - evitando, assim, uma possível subestimativa das perdas. Este método foi empregado nos cálculos de sucesso de ninhos (estimativa 1), ovos (2), e no sucesso final do descendente (5). A taxa de eclosão de ovos (3) foi calculada conforme sugerido por Mayfield (1975; “*hatching rate*”), mas no entanto, consiste em uma porcentagem simples.

O método de Mayfield (1961, 1975) permite calcular taxas de sobrevivência diária (TSD) e por período (TSP), que se referem à probabilidade de sobrevivência por um dia ou ao longo do período desejado (incubação, ninhegos), respectivamente. A TSD é calculada subtraindo-se da proporção total a taxa de mortalidade por dia ($TSD = 1 - \text{taxa de mortalidade diária}$), que por sua vez é o número de perdas dividido pelo tempo de exposição. 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, conforme recomendações de Mayfield (1975) e Manolis *et al.* (2000). A TSP durante os períodos de incubação e de ninhegos é obtida elevando-se os valores de TSD à potência igual ao número médio de dias de duração dos períodos ($TSP = TSD^{\text{duração do período}}$); no caso, 23 dias de incubação e 19 dias de período de ninhegos (vide Capítulo 1). A taxa de sobrevivência final (TSF) do ninho ao longo de todo o ciclo é gerada pela multiplicação das TSP de incubação e de ninhegos ($TSF = TSP_{\text{incubação}} \times TSP_{\text{ninhegos}}$).

O sucesso de Mayfield dos ninhos foi calculado com base em “dias-ninho” (tempo de exposição de ninhos), e as perdas equivalem ao número de ninhos fracassados. Considerou-se como um ninho fracassado aquele que não permaneceu ativo com ovos ou ninhegos legítimos, *i.e.*, ninhos persistentes apenas com parasitas também foram considerados fracassados. O sucesso dos ovos foi calculado com base em “dias-ovo” (tempo de exposição de ovos), e as perdas por dia-ovo consideradas são somente as perdas parciais, ou seja, ovos perdidos individualmente enquanto o ninho persiste, conforme o protocolo de Mayfield (1975). A TSF do ovo é obtida multiplicando-se a TSP dos ovos obtido dessa forma (sobrevivência à perdas parciais) pela TSP do ninho durante o período de incubação (sobrevivência a perdas totais). A TSF do descendente (estimativa 5) é obtida multiplicando-se a TSP dos ovos pela TSF do ninho ao longo de todo o ciclo. A sobrevivência de ninhegos a perdas parciais não foi calculada por não ter sido observado esse tipo de perda e seu sucesso pelo método de Mayfield (TSP do ninhego) equivale ao sucesso de ninhos (TSP do ninho) durante o período de ninhegos.

Além das estimativas de sucesso, foram realizados três cálculos de produtividade:

(1) Produção de filhotes por ninho – Número médio de filhotes que tiveram sucesso em deixar o ninho, em relação a todos os ninhos ativos.

(2) Produção de filhotes por ninho com sucesso – Número médio de filhotes que tiveram sucesso em deixar o ninho, em relação aos ninhos que tiveram sucesso.

(3) Produção anual de filhotes por fêmea – Número médio de filhotes que tiveram sucesso em deixar o ninho, em relação ao número de fêmeas presentes.

A produção anual de filhotes por fêmea foi baseada no número de fêmeas que construíram ninhos. Esta estimativa difere da produção de filhotes por ninho quando ocorrem múltiplas tentativas reprodutivas, como em *A. luizae* (Capítulo 1).

As causas de perdas totais de ninho foram atribuídas à predação, abandono ou 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 foram considerados abandonados após constatar a ausência de atividade dos adultos em ninhos com ovos. O parasitismo por *M. bonariensis* foi atribuído como a causa de insucesso quando apenas ovos ou ninhegos do parasita permaneceram no ninho, mesmo se predados posteriormente.

As causas de perdas parciais de ovos foram atribuídas ao nidoparasitismo, predação parcial, ou falhas na eclosão. O nidoparasitismo foi assumido nos casos em que um ovo tenha desaparecido do ninho no momento da postura ou eclosão do ovo parasita. A predação parcial foi assumida quando um ovo foi encontrado danificado no ninho. Quando um dos ovos permaneceu no ninho além do período da eclosão, enquanto o outro eclodiu, foi assumida uma perda parcial devido à falhas na eclosão.

Avaliação geral da relação de nidoparasitismo entre *Asthenes luizae* e *Molothrus bonariensis*

Grau de parasitismo

O grau de parasitismo foi avaliado em relação a dois parâmetros comumente utilizados (e.g. Reboreda *et al.* 2003): a frequência e a intensidade de parasitismo. A frequência de parasitismo é a proporção de ninhos parasitados sobre o total de ninhos ativos. A intensidade de parasitismo é calculada por meio do número médio de ovos ou ninhegos parasitas por ninho parasitado. Considerou-se um ninho parasitado aquele que apresentou ovos ou ninhegos de *M. bonariensis* em qualquer período do ciclo do ninho,

sendo descartado das análises um ninho abandonado em fase de construção.

Biologia reprodutiva de Molothrus bonariensis nos ninhos de Asthenes luizae

Períodos reprodutivos, ovos e ninhegos de *M. bonariensis* foram brevemente caracterizados utilizando-se métodos descritos no Capítulo 1. Objetivou-se verificar as semelhanças e diferenças destes com os de *A. luizae* (conforme resultados do Capítulo 1) que possam interferir na relação de parasitismo, além de contribuir para o entendimento da história natural de *M. bonariensis* no Brasil.

As idades associadas às características observadas ao longo do desenvolvimento dos ninhegos foram estimadas a partir da data da eclosão, e ajustadas quando necessário conforme a data de saída e a duração estimada do período. Dados morfométricos de adultos de *M. bonariensis*, utilizados em algumas análises comparativas dos ninhegos, provém do banco de dados do Laboratório de Ornitologia da Universidade Federal de Minas Gerais, que contém informações de espécies capturadas na região da Serra do Cipó e em outras áreas do estado (dados não publicados).

Avaliou-se quais das adaptações morfológicas e comportamentais previamente conhecidas por promoverem ou evitarem o parasitismo (ver seção Introdução) ocorrem no sistema entre *A. luizae* e *M. bonariensis*. Apesar de outros trabalhos relatarem tais estratégias entre *M. bonariensis* e diversas espécies hospedeiras, muitas destas estratégias variam em intensidade ou não estão presentes em todos os sistemas envolvendo esta espécie de parasita (Payne 1977, Rothstein 1990).

Impacto do nidoparasitismo por *Molothrus bonariensis*

Tendo em vista que o nidoparasitismo foi considerado uma causa de perda total de ninhos para *A. luizae*, primeiramente foi comparada a sobrevivência de 'ninhos' parasitados e não parasitados, independentemente de seu conteúdo (hospedeiro ou parasita), permitindo avaliar se as demais causas de perda total de ninhos (predação e abandono) diferem na presença do parasita. Posteriormente, as estimativas de sucesso reprodutivo de *A. luizae* em ninhos parasitados e não parasitados foram comparadas entre si e com o sucesso de *M. bonariensis*.

O sucesso foi avaliado por meio das TSD e TSP calculadas para o período de incubação e de ninhegos com base em "dias-ninho", e por meio da TSF ao longo de todo o ciclo do ninho (Mayfield 1961, 1975). A sobrevivência do ninho foi calculada com base nos dias em que havia qualquer conteúdo em um ninho ativo, enquanto que para o

sucesso de *A. luizae* considerou-se como tempo de exposição o número de dias em que os ninhos continham ovos ou ninhegos legítimos, sendo considerado um ninho falho mesmo aquele que persistiu contendo parasitas. A sobrevivência de ninhos não parasitados é, portanto, igual ao sucesso de *A. luizae* em ninhos não parasitados. De modo similar, o tempo de exposição para os cálculos do sucesso de *M. bonariensis* envolveu apenas os dias em que havia ovos ou ninhegos parasitas no ninho.

Análises estatísticas

A variância das TSD foi calculada segundo Johnson (1979), como: $V = [(tempo\ de\ exposição - perdas) \times perdas] / tempo\ de\ exposição^3$. A variância das TSP foi derivada da variância da TSD respectiva, e a variância das TSF foi derivada da variância das TSP, ambas pelo método delta, conforme Powell (2007). Os valores das taxas de sobrevivência foram apresentados com o erro padrão associado, obtido pela raiz quadrada da variância. Demais valores estão expressos como média \pm desvio padrão. As TSP e TSF foram também apresentadas em forma de porcentagem (multiplicadas por 100) para melhor comparação com os valores de sucesso aparente. Comparações entre as taxas de sobrevivência com suas respectivas variâncias foram realizadas obtendo-se o valor de Z conforme sugerido por Johnson (1979) e Hensler & Nichols (1981). O sucesso aparente, as TSP e TSF em forma percentual foram ainda comparadas por meio do teste exato de Fisher, com a opção "*one constraint*", indicada nos casos em que se comparam porcentagens (Hammer *et al.* 2001). Diferenças entre medidas dos ovos de *A. luizae* e *M. bonariensis* foram avaliadas pelo teste de Mann-Whitney. Os testes foram conduzidos no programa PAST (versão 2.04; Hammer *et al.* 2001). Para todos os testes adotou-se um nível de significância de 5%.

RESULTADOS

Sucesso reprodutivo de *Asthenes luizae*

Quatorze ninhos ativos foram encontrados nas duas áreas de estudo, atribuídos a sete casais, três do Alto da Boa Vista e quatro do Alto do Palácio (detalhes no Capítulo 1). Três ninhos ativos foram descartados de todas as análises de sucesso, salvo quando indicado; um deles abandonado ainda no período de construção e dois encontrados apenas com um ninhego do parasita.

O tempo de exposição utilizado nos cálculos de sucesso de ninhos durante o

período de incubação e de ninhegos pelo método de Mayfield foram respectivamente 129 e 44 dias-ninho; as TSD obtidas foram $0,946 \pm 0,020$ para o período de incubação, e $0,932 \pm 0,038$ para o período de ninhegos, e as respectivas TSP foram $0,277 \pm 0,134$ e $0,244 \pm 0,199$, o que gerou uma TSF do ninho de $0,068 \pm 0,064$. Não houve diferença significativa das TSD e TSP entre os períodos de incubação e de ninhegos (TSD: $Z = 0,324$, $p = 0,75$; TSP: $Z = 0,140$, $p = 0,89$). O tempo de exposição utilizado nos cálculo do sucesso de ovos (sobrevivência à perdas parciais) pelo método de Mayfield foi 246 dias-ovo, e a TSD encontrada foi $0,980 \pm 0,009$, o que gerou uma TSP de ovos (à perdas parciais) igual a $0,624 \pm 0,132$. A TSF (à perdas parciais e totais) dos ovos foi de $0,173 \pm 0,091$ e a dos descendentes foi igual a $0,042 \pm 0,041$.

As estimativas de sucesso calculadas pelo método de Mayfield foram um pouco menores do que as calculadas pelo método da porcentagem simples, exceto em relação ao sucesso dos ninhegos (Tabela 1), que foram maiores pelo primeiro método. No entanto, nenhuma destas diferenças foi estatisticamente significativa (Teste exato de Fisher, $p > 0,05$ em todos os casos).

Tabela 1. Sucesso de ninhos e dos “descendentes” no ninho (ovos e ninhegos) 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 foram calculados pelo método de Mayfield (1961, 1975), e pela porcentagem simples (sucesso aparente). É fornecido o número de ninhos e descendentes observados e perdidos. O número entre parênteses indica as perdas parciais.

	Nº observado	Nº perdas	Sucesso de Mayfield (%)	Sucesso aparente (%)
Ninhos durante incubação	11	7	27,7	36,4
Ninhos durante ninhegos	4	3	24,4	25,0
Ninhos durante todo o ciclo	11	10	6,8	9,1
Ovos	22	17 (5)	17,3	22,7
Ninhegos	5	4 (0)	24,4	20,0
“Descendentes”	22	21 (5)	4,2	4,5

O sucesso dos ninhos durante o período de incubação foi aparentemente maior do que no período de ninhegos. Porém, o sucesso dos ovos foi menor do que o dos ninhegos quando calculados pelo método de Mayfield. A sobrevivência do ninho e dos descendentes ao longo de todo o ciclo do ninho é menor do que a dos períodos (de incubação e de ninhegos) e a dos descendente (ovos e ninhegos) consideradas isoladamente (Teste exato de Fisher, $p < 0,01$ em todos os casos).

O sucesso de ovos, ninhegos e dos “descendente” ao longo de todo o ciclo são menores do que o sucesso dos ninhos durante os períodos respectivos; com exceção do sucesso de Mayfield dos ninhegos que é idêntico ao dos ninhos durante o período de

ninhegos, uma vez que não houve perdas parciais. No entanto, nenhuma dessas diferenças foi significativa (Teste exato de Fisher, $p > 0,05$ em todos os casos), sendo apenas a diferença entre o sucesso aparente de ovos e de ninhos durante a incubação marginalmente significativa (Teste exato de Fisher, $p = 0,06$).

Ao longo de todo o ciclo, o sucesso aparente dos ninhos foi de 9,1% e o sucesso de Mayfield (TSF) foi 6,8%. Caso fossem considerados os demais ninhos ativos excluídos das análises (três ninhos), os quais não sobreviveram, o sucesso aparente de ninhos se reduziria para 7,1%. A sobrevivência dos “descendentes” ao longo de todo o ciclo do ninho é o que representa de fato a proporção do esforço reprodutivo por ninho que é efetiva. As estimativas indicam um sucesso bastante baixo: apenas 4,5% (porcentagem simples) ou 4,2% (método de Mayfield - TSF) dos ovos postos produzem um novo indivíduo.

A taxa de eclosão de ovos foi de 0,50 ($n = 5$ ninhos). Em apenas um ninho (20%) os dois ovos da ninhada eclodiram, em três ninhos (60%) apenas um dos ovos eclodiu e em outro nenhum eclodiu. Neste último ninho, os dois ovos desapareceram no período da eclosão em dias diferentes, sendo o insucesso do primeiro ovo caracterizado como perda parcial de ovo, e o insucesso do segundo, como perda total do ninho. Além dos ovos perdidos no momento da eclosão, outro ovo foi encontrado quebrado no ninho, sem estar desenvolvido. Ao todo, as perdas parciais ocorreram em cinco (45,5%) dos ninhos observados durante o período de incubação.

Causas de fracasso

A principal causa de insucesso de ninhos de *A. luizae* foi o nidoparasitismo por *M. bonariensis*, responsável por metade dos fracassos (Tabela 2). A predação foi segunda maior causa de insucesso e, em seguida, o abandono. Adicionalmente, outro ninho foi abandonado em fase de construção. Em apenas um dos ninhos considerados como predados houve evidências claras de predação, com alterações na forma do ninho, encontro de fragmentos de um ovo que não havia eclodido e de penas e o radiotransmissor de um adulto que provavelmente estava dentro do ninho (Figura 1). Nos demais ninhos considerados predados, a totalidade de seus conteúdos desapareceu sem sinais de alteração dos mesmos.

A maioria das perdas totais de ninhos ocorreu durante o período de incubação, sendo que uma destas ocorreu durante o período de eclosão. Em dois ninhos não foi possível avaliar o período em que ocorreu o fracasso, uma vez que foram encontrados contendo apenas um ninhego de *M. bonariensis*. A proporção de ninhos perdidos devido a

predação e ao nidoparasitismo foram iguais tanto durante o período de incubação (25,0%), quanto durante o período de ninhegos (8,3%). No entanto, maior proporção de ninhegos foi perdida em ninhos falhos por predação (75,0%), e maior proporção de ovos foi perdida em ninhos falhos pelo parasitismo (29,4%).

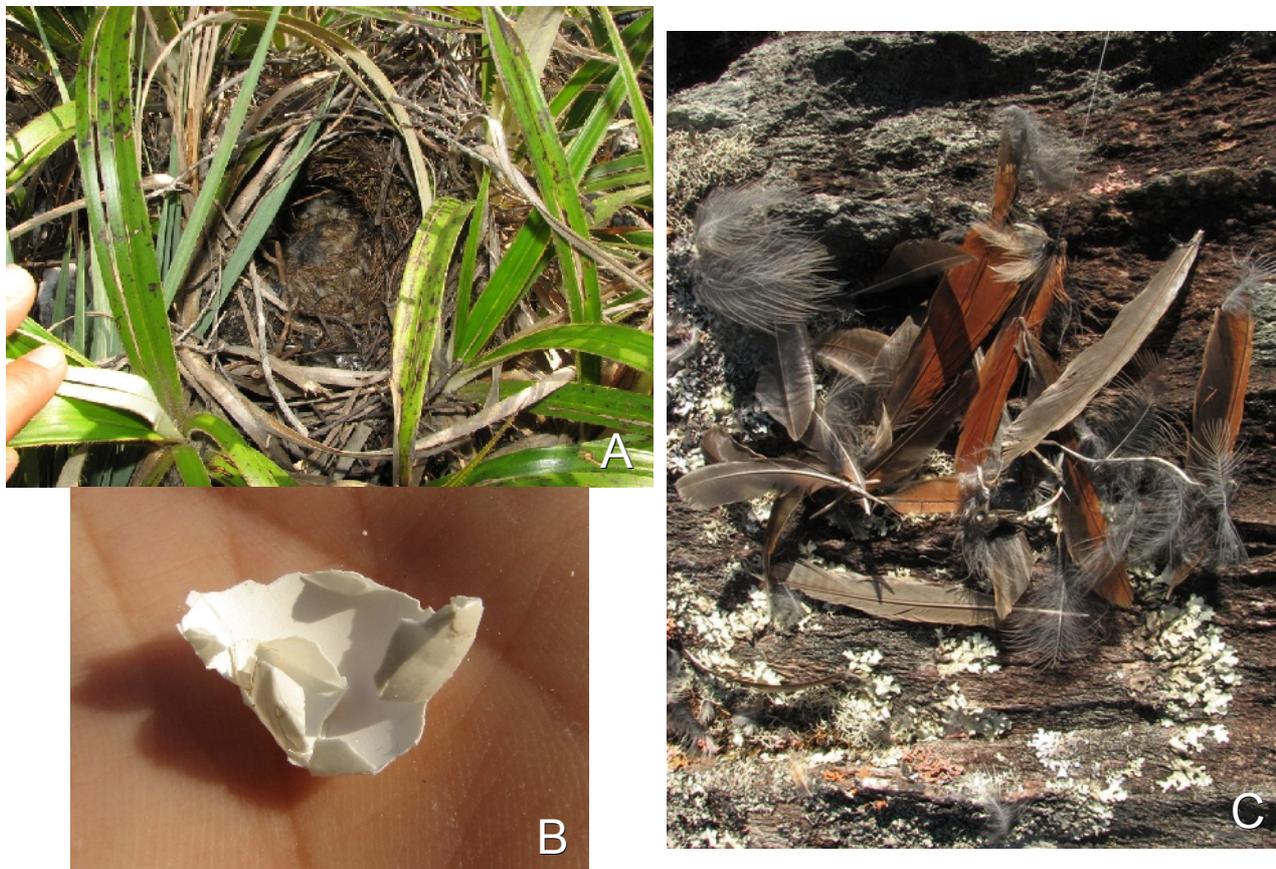


Figura 1. Ninho de *Asthenes luizae* com sinais evidentes de predação, tendo sua abertura de entrada alargada (A), encontrado na Serra do Cipó, Minas Gerais. Próximo ao ninho foram encontrados fragmentos de um ovo não eclodido que estava no ninho junto a um ninhego desenvolvido (B), além de penas e o radiotransmissor do adulto que incubava (C).

Tabela 2. Causas de insucesso de ninhos (perdas totais) de *Asthenes luizae* e proporção de ninhos fracassados por período, na Serra do Cipó. Entre parênteses está indicada a proporção de ovos e ninhegos perdidos em cada situação correspondente. A última célula contém o número total de ninhos fracassados e de ovos e ninhegos que estavam nestes ninhos.

Causas dos fracassos	Período reprodutivo			Total
	Incubação	Ninhegos	Fase desconhecida	
Abandono	16,7 (17,6)	0,0	-	16,7
Predação	25,0 (23,5)	8,3 (75,0)	-	33,3
Nidoparasitismo	25,0 (29,4)	8,3 (25,0)	16,7	50,0
Total	66,7 (70,6)	16,7 (100)	16,7	12 ninhos (12 ovos, 4 ninhegos)

Cerca de 30% dos ovos fracassados foram perdidos individualmente (perdas

parciais). As causas atribuídas às perdas parciais foram o nidoparasitismo (40% das perdas parciais), falhas na eclosão (40%) e predação parcial (20%). Em um dos ninhos abandonados na fase de incubação foi constatado que um dos ovos não estava desenvolvido enquanto o outro apresentava o embrião completamente formado e um pequeno furo na casca do ovo. Essas observações sugerem que o primeiro ovo iria falhar mesmo se o ninho continuasse ativo e que há possibilidade de que o segundo tenha falhado no momento da eclosão, causando o abandono do ninho. A predação parcial foi atribuída a um ovo encontrado quebrado dentro do ninho, que apresentava seu conteúdo derramado, sobre o qual havia formigas, enquanto o outro ovo estava intacto, sendo posteriormente abandonado. Neste caso é possível que a quebra do ovo tenha sido causada por uma tentativa de parasitismo.

Dentre os ovos considerados perdidos por nidoparasitismo, seja por perdas parciais ou perdas de ninhos (n = 7 ovos; 41,2% dos ovos perdidos), três desapareceram do ninho no período estimado de eclosão, dois desses coincidindo com o nascimento de ninhegos parasitas e o outro com a postura tardia de um ovo parasita. O único ninhego de *A. luizae* observado em um ninho parasitado desapareceu nos seus primeiros dias de vida quando havia dois ninhegos de *M. bonariensis*.

Produtividade

A produtividade anual de *A. luizae* durante a estação reprodutiva de 2009-2010 foi de 0,11 filhotes/ninho ativo, 1 filhote/ninho com sucesso e 0,17 filhotes/fêmea, o que equivale a proporção de ninhos com sucesso por fêmeas: 17%. Na estação reprodutiva seguinte, nenhum ninho teve sucesso, o que gera uma produção total de filhotes ao longo de todo o período de estudo (duas estações) de 0,07 filhotes/ninho ativo e 0,14 filhotes/fêmea.

Avaliação geral da relação de nidoparasitismo entre *Asthenes luizae* e *Molothrus bonariensis*

Grau de parasitismo

A frequência total de parasitismo foi de 53,9% (sete de 13 ninhos). Ao longo da estação reprodutiva de 2009-2010 - acompanhada em sua totalidade - a frequência de parasitismo foi de 44,4% (quatro de nove ninhos). Ao longo desta estação, que durou de agosto a fevereiro (vide Capítulo 1), houveram ninhos parasitados apenas durante os meses de outubro, novembro e dezembro. Durante esta parcela da estação reprodutiva, a frequência de parasitismo foi de 66,7% (quatro de seis ninhos). Durante a segunda

quinzena de outubro, período em que havia maior número de ninhos ativos, a frequência de parasitismo foi de 75,0% (três de quatro ninhos). Ao longo da estação reprodutiva de 2010-2011 – acompanhada somente entre setembro e dezembro - a frequência de parasitismo também foi de 75% (três de quatro ninhos)

Quatro (57,2%) dos ninhos parasitados continham um parasita (ovos ou ninhegos), e os demais continham dois, três e cinco parasitas (ovos). A intensidade de parasitismo observada foi de $2,0 \pm 1,5$ parasitas por ninho. Dois dos ninhos que continham apenas um parasita foram encontrados com apenas um ninhego de *M. bonariensis* cada; excluindo-se estes ninhos da análise – pois podem ter sofrido perda parcial - a intensidade de parasitismo observada é de $2,4 \pm 1,7$ parasitas por ninho.

Biologia reprodutiva de Molothrus bonariensis nos ninhos de Asthenes luizae

A duração da estação reprodutiva de *M. bonariensis*, calculada com base na observação de ninhos de *A. luizae* parasitados, foi de 56 dias, entre outubro e dezembro. O primeiro ovo do parasita na estação de 2009-2010 foi detectado em 17 de outubro de 2009, e o último ninhego foi observado, prestes a sair do ninho, em 11 de dezembro de 2009, totalizando 56 dias de atividade reprodutiva. Embora a estação reprodutiva de 2010-2011 não tenha sido acompanhada em sua totalidade e o esforço de amostragem tenha sido mais reduzido, as datas extremas de ninhos parasitados observados coincidem bastante com as da estação anterior (primeiro ovo detectado foi 17 de outubro de 2010; último ninhego observado prestes a sair do ninho em 10 de dezembro de 2010).

Na estação reprodutiva de 2009-2010, o primeiro ninho parasitado foi encontrado 49 dias após o primeiro ninho ativo de *A. luizae*, e o último ninho parasitado tornou-se inativo 54 dias antes do último dia de atividade do último ninho do hospedeiro. Os dias de atividade reprodutiva observada para *M. bonariensis* sobrepõem-se com apenas 35,2% dos 159 dias de atividades reprodutivas, ao longo de sete meses (agosto-fevereiro), observadas para *A. luizae* (Figura 2).

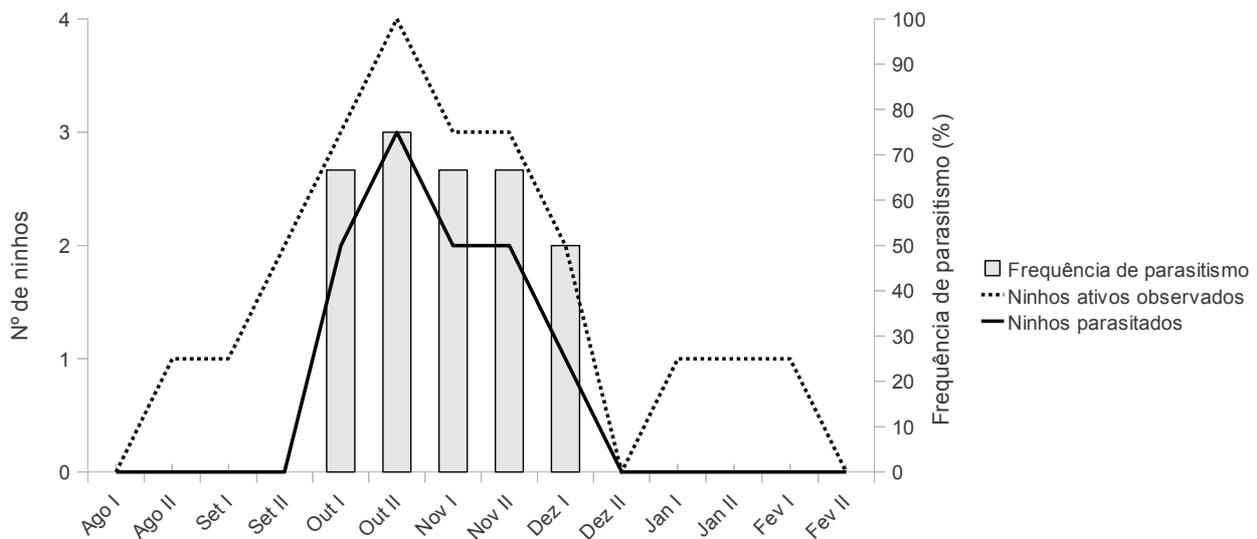


Figura 2. Número de ninhos ativos e parasitados de *Asthenes luizae* e a frequência de parasitismo (ver legenda) ao longo da estação reprodutiva de 2009-2010 na Serra do Cipó.

O período da postura de *M. bonariensis* ($n = 4$ ovos, em 3 ninhos) coincidiu com o segundo ou ambos os ovos do hospedeiro ($n = 2$), ou ocorreu tardiamente ($n = 2$), cerca de 16 e 22 dias após a data estimada ou observada da postura do hospedeiro, não eclodindo posteriormente. Um quinto ovo foi ainda detectado em outro ninho oito dias após os ovos do hospedeiro terem desaparecido. Este ovo estava soterrado no fundo do ninho, e não é possível avaliar se ele foi posto antes do desaparecimento dos ovos do hospedeiro e sua presença não foi detectada, ou se foi posto no ninho já vazio. Os demais ovos do parasita ($n = 7$) já estavam nos ninhos quando encontrados, junto aos ovos do hospedeiro.

A duração dos períodos de incubação e de ninhegos totalizou 16 ($n = 1$) e 15 dias ($n = 2$), respectivamente. Observou-se filhotes de *M. bonariensis* sendo alimentados por adultos de *A. luizae* até por volta do terceiro dia após deixarem o ninho ($n = 3$ filhotes, provenientes de 2 ninhos), não sendo possível determinar seus destinos nos dias subsequentes, estando, portanto, provavelmente subestimada a duração deste período. Todas as etapas da reprodução de *M. bonariensis* foram menores do que as de *A. luizae* (Tabela 3). Com exceção do período de construção, uma vez que *M. bonariensis* não constrói seus ninhos, e do período de filhotes dependentes, que é provavelmente subestimado, a maior diferença entre as espécies foi na duração do período de incubação, que é 69,6% da duração deste para *A. luizae*.

Tabela 3. Comparação das durações dos períodos reprodutivos (dias) de *Asthenes luizae* (A) e de *Molothrus bonariensis* (M), considerando os ninhos de *A. luizae* encontrados na Serra do Cipó, Minas Gerais. É indicada a razão entre a duração dos períodos de *M. bonariensis* e *A. luizae*. *A duração do período de filhotes dependentes de *M. bonariensis* é subestimada (detalhes no texto).

Períodos	A	M	diferença	% M/A
construção	21	0	21	-
incubação	23	16	7	69,6
ninhegos	20	15	5	75,0
filhotes dependentes	48	3*	45	6,3
incubação+ninhegos	43	31	12	72,1
incubação+ninhegos+ filhotes	91	34*	57	37,4
todos os períodos	112	34*	78	30,4

Todos os ovos de *M. bonariensis* encontrados nos ninhos de *A. luizae* (n = 12) eram manchados, não correspondendo à cor dos ovos do hospedeiro (branco uniforme). Apresentaram coloração de fundo de diferentes tonalidades claras de rosa (n = 7), verde-azulado (n = 4) ou creme (n = 1) e manchas geralmente concentradas no pólo rombo, nas cores marrom-avermelhado (ovos de fundo rosa) ou marrom (ovos de fundo verde-azulado e creme) (Figura 3A-C). Possuem polos diferentes, formato ovoide e índice de circularidade variando de 67,6 a 83,7 ($\bar{x} = 79,0 \pm 4,4$; n = 11). Os ovos (n = 11) mediram de 20,5 a 24,4 mm de comprimento ($\bar{x} = 21,6 \pm 1,1$ mm) por 16,4 a 17,9 mm de largura ($\bar{x} = 17,0 \pm 0,5$ mm), e pesaram de 2,9 a 3,7 g ($\bar{x} = 3,3 \pm 0,2$ g). Dois ovos pesados até dois dias após a postura apresentaram 3,2 e 3,7 g. O volume dos ovos variou de 2822,1 a 3515,1 mm³ ($\bar{x} = 3199,6 \pm 250,1$ mm³; n = 11). Os ovos de *M. bonariensis* foram significativamente menores (teste de Mann-Whitney U = 50; p < 0,01), mais estreitos (U = 2; p < 0,001), menos volumosos (U = 2; p < 0,001), mais leves (U = 11,5; p < 0,001) e menos arredondados (U = 67; p < 0,05) do que os de *A. luizae*.

Os ninhegos de *M. bonariensis* (n = 6, em 5 ninhos) aparentaram-se bastante distintos dos de *A. luizae*. Nascem (n = 3) de olhos fechados, com o anel orbital amarelo, apresentando uma rala penugem cinza e a pele rosada, sendo amarelo-alaranjada nas regiões de dobras de pele e cinza-escuro na região orbital e de pterilas. As unhas são amarelo-claro e o bico é da mesma cor da pele, sendo amarelado nas pontas e nas narinas e mais alaranjado na região superior da maxila. O interior da boca, a língua e a região ventral da comissura labial possuem a mesma tonalidade rosa-escuro. Possuem um pequeno “dente-do-ovo” e uma larga comissura labial brancos (Figura 3D).

Com cinco dias de vida (n = 2), apresentam os grandes canhões das rêmiges e os canhões das penas de contorno, exceto na região da cabeça, mas ainda sem despontar as penas. A pele do corpo é rosa escuro; alaranjada ou cinza-arroxeadada na cabeça e na região superior da maxila; e amarelo-pardo nos tarsos e dedos. Com oito dias de vida (n =

2), estão com os olhos abertos. As unhas são rosadas, roxas na base e brancas na ponta; o bico é arroxeadado, mais escuro na maxila. Começam a despontar os canhões das retrizes e rompem-se os canhões das rêmiges e das penas de contorno (Figura 3E). Entre 10 e 11 dias de vida (n = 3), começam a surgir os canhões da cabeça, os canhões das retrizes começam a se romper, e nas demais regiões do corpo, as penas estão crescidas além dos canhões, sendo visível a plumagem negra. A base da maxila e as narinas são cinza-escuro (Figura 3F). Com 13 dias de vida (n = 2) as coberteiras superiores da asa cobrem os canhões das rêmiges (Figura 3G).

Logo após deixarem o ninho, os filhotes (n = 3) são bastante similares aos adultos de sua espécie, porém, apresentam uma região desprovida de penas na cabeça, com pele de coloração rosa-alaranjada nas laterais da cabeça e amarelada na região do papo. Há canhões de penas na região auricular, garganta e píleo, variando em quantidade entre os indivíduos.

Ninhegos com um dia de vida (n = 2; Figura 3D) pesaram 6,4 e 6,8 g e mediram 43,5 e 44,0 mm de comprimento total. Estes ninhegos, criados em um mesmo ninho, apresentaram medidas progressivamente mais distintas: com 11 dias de vida (Figura 3F), o ninhego menos desenvolvido pesava 17,5 g enquanto o outro pesava 28,5 g, mediam 69 e 77 mm de comprimento total, 20,3 e 23,9 mm de comprimento do tarso e 11,5 e 11,9 mm de comprimento do bico, respectivamente. A massa corporal do ninhego mais desenvolvido nesta idade supera a de adultos de *A. luizae* ($\bar{x} = 27,3 \pm 1,8$ g, n = 20).

O ninhego menos desenvolvido foi capturado e medido no terceiro dia após deixar o ninho, com cerca de 17 dias de vida. Nessa idade, esse filhote permanecia menos desenvolvido do que o seu companheiro de ninho, mesmo quando este ainda estava com 11 dias de idade: apresentava 19,3 g de massa corporal e 76,0 mm de comprimento total. Esta massa é também inferior à de um ninhego de *A. luizae* com idade semelhante (18 dias) um dia antes de deixar o ninho (24,3 g). Outros ninhegos de *M. bonariensis*, criados sozinhos nos ninhos, apresentaram massa corporal igual a 26,3 e 34,5 g, um dia antes de deixarem os ninhos (13 dias).

Com dois dias de vida, os ninhegos já apresentam o comprimento do bico acima de 50% do comprimento médio de bicos de adultos, e as demais medidas alcançam metade de seu desenvolvimento na seguinte ordem: tarso (entre 2-3 dias de idade), massa corporal (11 dias) e comprimento total (entre 11-12 dias) (Figura 4).

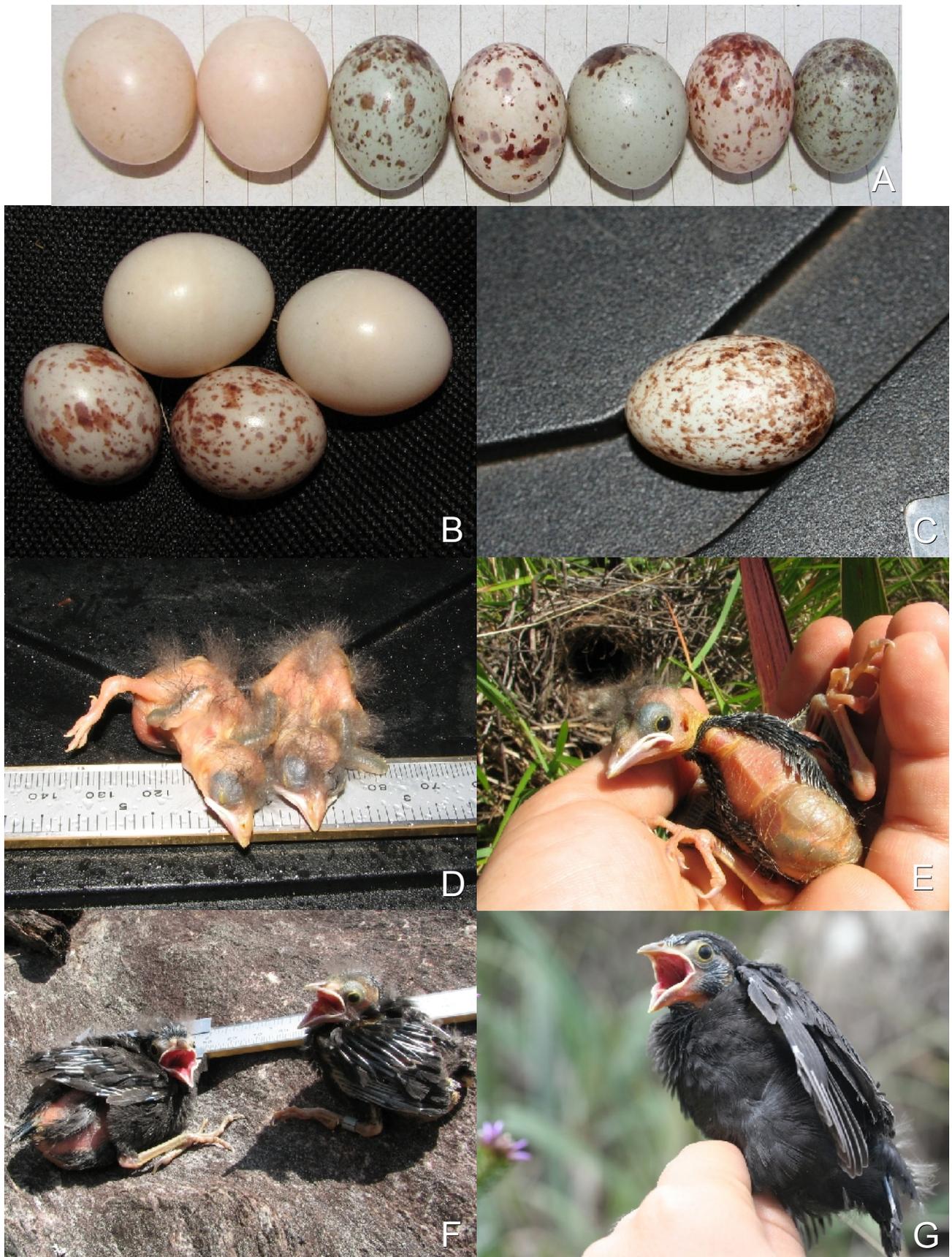


Figura 3. Ovos e ninhegos de *Molothrus bonariensis* encontrados em ninhos de *Asthenes luizae* na Serra do Cipó: Conteúdo de um dos ninhos, com 2 ovos de *A. luizae* e 5 de *M. bonariensis*, evidenciando a variação de coloração (A); dois ovos de cada espécie, evidenciando a diferença de tamanho e coloração (B); ovo mais diferenciado em termos de tamanho e coloração (C); ninhegos com um (D), oito (E), 11 (F) e 13 (G) dias de vida.

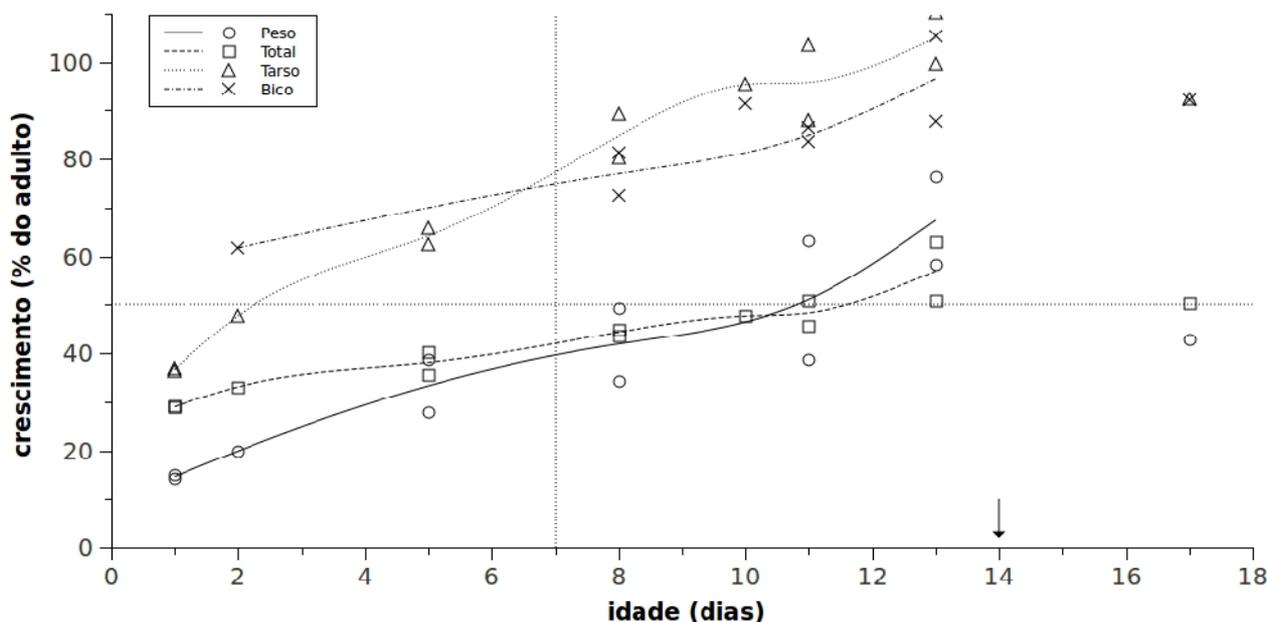


Figura 4. Proporção do desenvolvimento de ninhegos de *Molothrus bonariensis* em relação a média de adultos, considerando-se aqueles provenientes de ninhos de *Asthenes luizae* monitorados na Serra do Cipó. Curvas ligando símbolos representam os valores médios, e os símbolos, os valores absolutos por indivíduo. As retas horizontal e vertical representam o equivalente a metade do crescimento (50% do adulto) e metade da idade máxima dos ninhegos (7 dias), respectivamente. A seta indica a idade em que deixam o ninho.

No início do desenvolvimento (1-2 dias de vida), os ninhegos de *M. bonariensis* são maiores e mais pesados do que os de *A. luizae* na mesma fase, além de apresentarem-se proporcionalmente mais desenvolvidos em relação aos respectivos adultos (Tabela 4). Com idade próxima de deixar o ninho (11-13 dias), os ninhegos de *M. bonariensis* são em média menores do que o de *A. luizae* com a mesma faixa de idade (12 dias), embora estejam proporcionalmente mais desenvolvidos em relação aos adultos. No entanto, a massa corporal apresenta padrão inverso: *M. bonariensis* é em média mais pesado, mas apresenta menor massa proporcionalmente em relação aos adultos. Estes padrões se mantêm mesmo se os ninhegos de *M. bonariensis* forem comparados com os ninhegos de *A. luizae* próximos da idade de deixarem o ninho (18 dias).

Tabela 4. Medidas dos ninhegos de *Molothrus bonariensis* (M) comparadas aos de *Asthenes luizae* (A), e desenvolvimento em relação à média dos adultos de cada espécie, observados na Serra do Cipó. Os ninhegos de *M. bonariensis* deixam o ninho com 14 dias e os de *A. luizae*, com 19 dias de vida.

	1-2 dias de vida		11-13 dias de vida		18 dias de vida
	M	A	M	A	A
Massa corporal (g)	7,4	3,7	26,7	25,3	24,3
% do adulto	16,3	13,3	59,2	92,2	88,7
Comprimento total (mm)	45,8	39,3	79,5	85,0	106,0
% do adulto	30,4	22,5	52,6	48,6	60,6
Comprimento tarso (mm)	9,3	8,7	23,2	24,6	25,0
% do adulto	40,3	34,5	100,4	97,9	99,4
Comprimento bico (mm)	8,5	5,9	12,5	13,9	15,1
% do adulto	61,7	31,0	90,8	73,1	79,4

Como *M. bonariensis* apresenta períodos de incubação e de ninhegos mais curtos (Tabela 3) e seus ovos são postos geralmente junto com os do hospedeiro, a eclosão ocorre antes e seus ninhegos deixam o ninho também antes dos de *A. luizae*. Apesar da diferença do tempo de incubação estimado entre as espécies ser de sete dias (Tabela 3), o período observado compreendido entre as datas de eclosão em um mesmo ninho foi de três dias. Considerando esse “atraso” na eclosão do hospedeiro, a diferença já existente entre os ninhegos de mesma idade das duas espécies (Tabela 4) torna-se ainda maior, pois quando o ovo do hospedeiro eclode, o ninhego parasita já está no quarto dia de vida (Figuras 5 e 6).

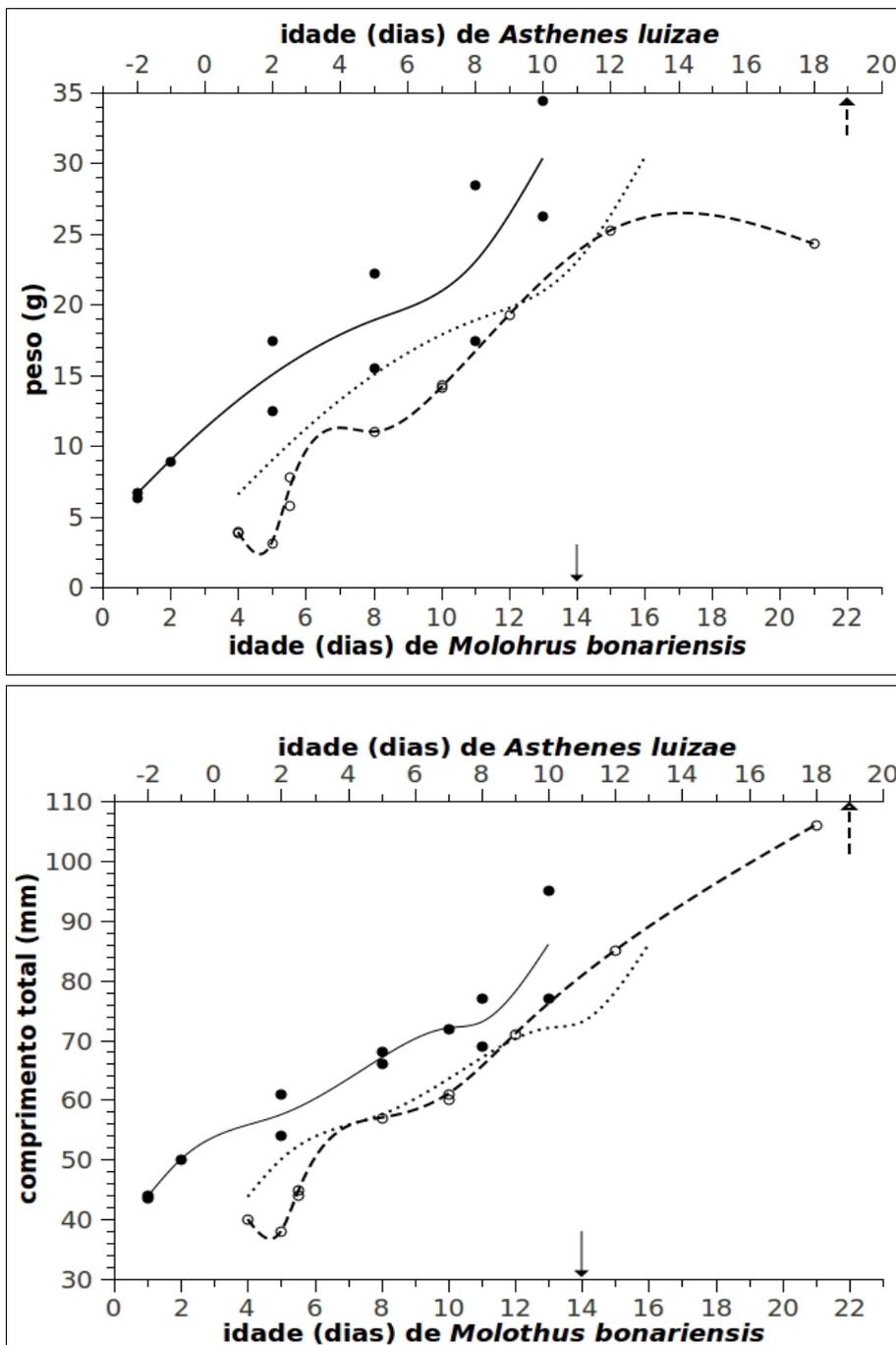


Figura 5. Massa corporal (“peso”) (g) e comprimento total (mm) observado (círculo) e médio (linha) dos ninhegos de *Molothrus bonariensis* (círculo cheio; linha contínua) e de *Asthenes luizae* (círculo vazado; linha tracejada), por idade. As setas indicam a idade estimada em que deixam o ninho. A linha pontilhada indica a evolução hipotética da massa de *M. bonariensis* caso nascesse no mesmo dia que *A. luizae*.



Figura 6. Ninhegos de *Molothrus bonariensis*, com cinco dias de vida e de *Asthenes luizae*, com dois dias de vida, provenientes de um mesmo ninho, na Serra do Cipó, Minas Gerais.

Impacto do nidoparasitismo por *M. bonariensis*

Todas as taxas de sobrevivência dos 'ninhos' parasitados foram maiores do que a daqueles não parasitados (Tabela 5). Ao contrário, todas as taxas de sobrevivência de *A. luizae* em ninhos parasitados foram menores do que em ninhos não parasitados (Tabela 5, Figuras 7 e 8). As taxas de sobrevivência de *M. bonariensis* foram maiores do que quase todas as taxas de sobrevivência de *A. luizae*, na ausência ou na presença do parasita, com exceção da TSD do período de ninhegos em ninhos não parasitados. Apesar da TSD do período de ninhegos de *M. bonariensis* ser um pouco menor do que a de *A. luizae* em ninhos não parasitados, a TSP durante o período de ninhegos de *M. bonariensis* supera as de *A. luizae*, e a TSF do parasita é mais de duas vezes a de *A. luizae* nesses ninhos.

As diferenças mais pronunciadas encontram-se entre as taxas referentes ao período de ninhegos e à sobrevivência final. A TSF e a TSP de ninhegos de *A. luizae* em ninhos parasitados são mais de 300 vezes menores do que estas taxas de sobrevivência da espécie em ninhos não parasitados. A TSP do período de ninhegos de *A. luizae* em ninhos parasitados é também mais de 300 vezes menor do que a TSP de *M. bonariensis* durante o mesmo período, e sua TSF é mais de 900 vezes menor do que a do parasita.

Tabela 5. Taxas de sobrevivência diárias (TSD), por período (TSP) e finais (TSF) dos ninhos, de *Asthenes luizae* e *Molothrus bonariensis* em ninhos parasitados e não parasitados. *comparação das taxas entre ninhos não parasitados e parasitados; e de *M. bonariensis* com *A. luizae* em ninhos não parasitados e parasitados, apresentados nessa ordem.

	Período		não parasitados	parasitados	teste*	
					Z	p
Ninhos	incubação	TSD	0,9508 ± 0,028	0,9646 ± 0,025	0,37	0,71
		TSP	0,3135 ± 0,210	0,4365 ± 0,256	0,37	0,71
	ninhegos	TSD	0,9506 ± 0,034	0,9710 ± 0,029	0,46	0,65
		TSP	0,3632 ± 0,260	0,5553 ± 0,327	0,46	0,65
	Todo o ciclo	TSF	0,1139 ± 0,112	0,2424 ± 0,201	0,56	0,58
<i>Asthenes luizae</i>	incubação	TSD	0,9508 ± 0,028	0,9412 ± 0,029	0,24	0,81
		TSP	0,3135 ± 0,210	0,2480 ± 0,173	0,24	0,81
	ninhegos	TSD	0,9506 ± 0,034	0,7143 ± 0,241	0,97	0,33
		TSP	0,3632 ± 0,260	0,0012 ± 0,008	1,39	0,16
	Todo o ciclo	TSF	0,1139 ± 0,112	0,0003 ± 0,002	0,75	0,45
<i>Molothrus bonariensis</i>	incubação	TSD	-	0,9785 ± 0,021	0,73; 1,05	0,43; 0,29
		TSP	-	0,7062 ± 0,246	0,47; 0,36	0,64; 0,72
	ninhegos	TSD	-	0,9429 ± 0,039	0,15; 0,93	0,88; 0,35
		TSP	-	0,4137 ± 0,258	0,52; 0,13	0,60; 0,90
	Todo o ciclo	TSF	-	0,2922 ± 0,209	1,02; 1,40	0,31; 0,16

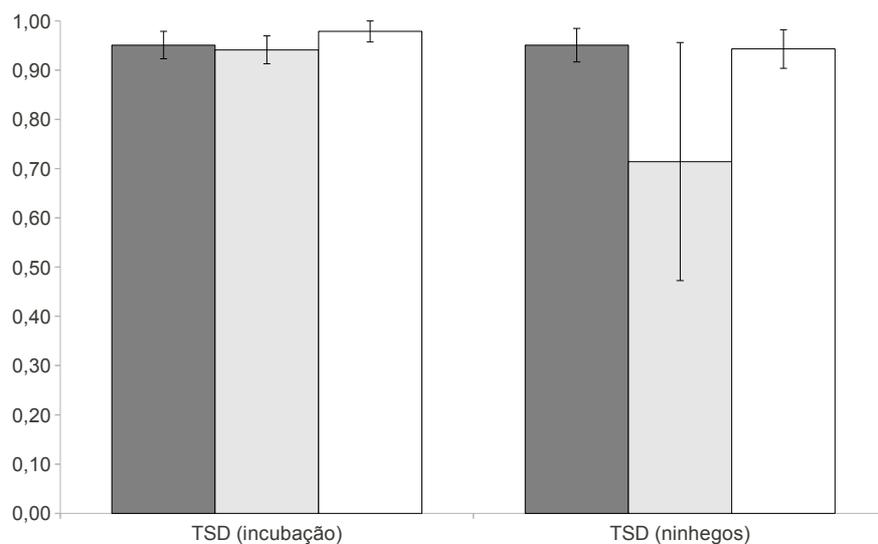


Figura 7. Taxas de sobrevivência diária (TSD ± erro padrão) ao longo dos períodos de incubação e de ninhegos, referentes a *Asthenes luizae* em ninhos não parasitados (cinza escuro) e em ninhos parasitados (cinza claro), e a *Molothrus bonariensis* (branco), na Serra do Cipó. Taxas calculadas pelo método de Mayfield (1961, 1975).

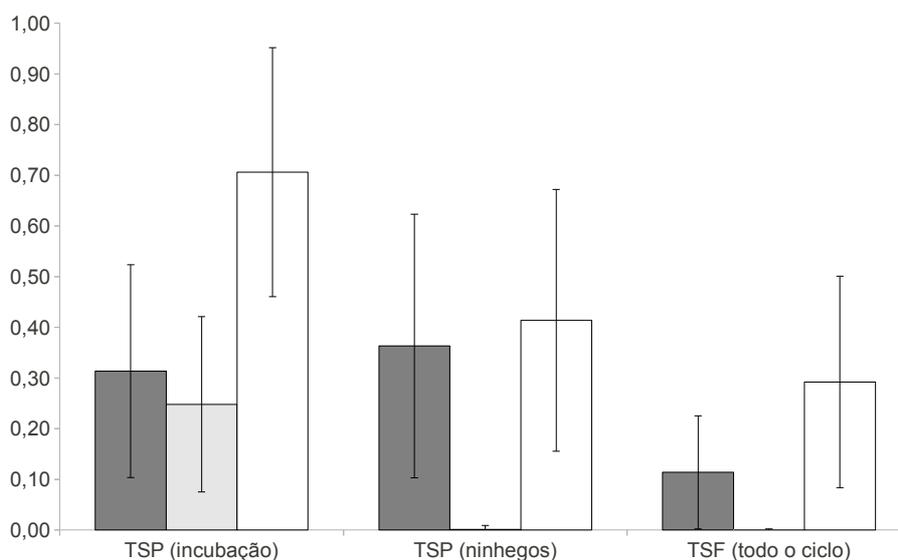


Figura 8. Taxas de sobrevivência por período (TSP \pm erro padrão) de incubação e de ninhegos e taxa de sobrevivência final (TFS \pm erro padrão) ao longo de todo o ciclo do ninho, referentes a *Asthenes luizae* em ninhos não parasitados (cinza escuro) e em ninhos parasitados (cinza claro), e a *Molothrus bonariensis* (branco), na Serra do Cipó. Taxas calculadas pelo método de Mayfield (1961, 1975).

No entanto, nenhuma dessas diferenças mostrou-se significativa (Tabela 5), provavelmente devido às grandes variâncias das taxas causadas pelo baixo tamanho amostral. Porém, a comparação das porcentagens correspondentes às TSP dos períodos de incubação e de ninhegos e da TFS ao longo de todo o ciclo do ninho por meio do teste exato de Fisher, que desconsidera as variâncias, revela que a maioria das diferenças são significativas nesse tipo de análise (Anexo 1). Apenas não houve diferença significativa entre a sobrevivência de 'ninhos' parasitados e não parasitados durante o período de incubação, entre o sucesso de *A. luizae* nestes ninhos durante o mesmo período e entre o sucesso de *M. bonariensis* e *A. luizae* em ninhos não parasitados durante o período de de ninhegos.

DISCUSSÃO

Sucesso reprodutivo de *Asthenes luizae*

O sucesso reprodutivo de *A. luizae*, independente do método utilizado, é um dos menores já registrados para Passeriformes neotropicais. No entanto, devido ao baixo número de ninhos encontrados com ovos ou ninhegos de *A. luizae* ($n = 11$), as estimativas de sucesso devem ser interpretadas com cautela.

Há poucos relatos de espécies de Passeriformes com sucesso reprodutivo

extremamente baixo ($\leq 10\%$). Alguns exemplos encontrados são: *Cercomacra tyrannina* (7,1% de sucesso aparente e 10,0% de sucesso de Mayfield; n = 14; Thamnophilidae); *Hylopezus perspicillatus* (8,3% de sucesso de Mayfield, porém 20% de sucesso aparente; n = 20; Formicariidae) (Robinson *et al.* 2000) e *Suiriri islerorum* (10% de sucesso aparente, porém 14% de sucesso de Mayfield; n = 20; Tyrannidae; Lopes & Marini 2005). Comparativamente, *A. luizae* apresenta o menor sucesso de Mayfield (6,8%), e apenas *C. tyrannina* tem sucesso aparente menor do que o de *A. luizae* (9,1%). Adicionalmente, Carvalho *et al.* (2007) relatam 4,5% de sucesso pelo método de Mayfield para *Volatinia jacarina* (Emberizidae; 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 aos “descendentes”. O sucesso final dos “descendentes” nos ninhos de *A. luizae* é similar a este valor (4,2%).

A taxa de sucesso aparente estimada por Lopes & Marini (2005) para *S. islerorum* representa, segundo os autores, o menor valor já registrado para tiranídeos neotropicais até então. No entanto, posteriormente verificou-se que há enorme variação do sucesso desta espécie entre diferentes anos, embora a média ao longo de quatro anos continue sendo relativamente baixa (sucesso de Mayfield: 20,8%, sucesso aparente: 25,0%; França & Marini 2010). O mesmo tipo de variação ocorre com *H. perspicillatus*, que apresentou sucesso um pouco mais elevado em outra estação reprodutiva (sucesso por Mayfield: 17,5%, sucesso aparente: 27,8%), e com outras espécies na região tropical ou temperada (Ricklefs 1969, Robinson *et al.* 2000, Giocomo *et al.* 2008). Torna-se importante, portanto, realizar o mesmo tipo de estudo em longo prazo com *A. luizae* para avaliar se a espécie apresenta sucesso reprodutivo constantemente baixo, como foi sido constatado no presente estudo: o sucesso aparente na estação reprodutiva de 2009-2010 foi de 12,5% (um de oito ninhos com ovos ou ninhegos legítimos), enquanto na estação seguinte, até onde foi acompanhada, o sucesso aparente observado foi de 0% (nenhum de três ninhos com ovos ou ninhegos legítimos).

Estimativas de sucesso reprodutivo para espécies de Furnariidae são escassas (Remsen 2003), principalmente no Brasil. O sucesso aparente de *Hylocryptus rectirostris*, furnarídeo endêmico do Cerrado, foi de 33% (n = 9) e 18% (n = 11) em dois anos consecutivos na região de baixada da Serra do Cipó (Faria *et al.* 2008), o que equivale a até mais de três vezes o sucesso aparente de *A. luizae*. O sucesso aparente de ovos (67%) e ninhegos (56%) desta mesma espécie é mais do que o dobro do de *A. luizae* (22,7 e 20%, respectivamente). *Phacellodomus rufifrons*, um furnarídeo com reprodução

cooperativa, teve sucesso em 80% dos cinco grupos monitorados na região de baixada da Serra do Cipó (Carrara & Rodrigues 2001). Na Argentina, *Anumbius annumbi* apresenta 25% de sucesso aparente (n = 95; Delhey *et al.* 2010), enquanto *Pseudoseisura lophotes* e *Spartonoica maluroides* têm maior sucesso aparente, de 59,3% (n = 67; Nores & Nores 1994) e 61,8% (n = 34; Llambías *et al.* 2009), respectivamente. Fraga (1980) reporta taxas de sucesso aparente extremamente altas para *Furnarius rufus* (n = 33 ninhos): 90,4% para os ovos, 79,8% para os ninhegos e 72,2% para os “descendente” de ovos a filhotes, assumido que estas taxas são incomuns entre os Passeriformes da região.

Dentre estes furnarídeos, estimativas de sucesso pelo método de Mayfield estão disponíveis apenas para *S. maluroides*, que apresenta a TSD durante incubação e de ninhegos de 0,987 e 0,958 (Llambías *et al.* 2009), valores um pouco mais elevados do que o encontrado nestes períodos para *A. luizae*, 0,946 e 0,932, respectivamente. Tais diferenças entre as TSD das duas espécies tornam-se mais pronunciadas quando observadas as TSP respectivas a estes períodos - 0,846 e 0,601 para *S. maluroides* e 0,277 e 0,244 para *A. luizae* - especialmente devido a duração mais curta dos períodos do ninho de *S. maluroides* (cerca de 13 vs. 23 dias durante a incubação e 12 vs. 19 dias de período de ninhegos).

A maioria dos Passeriformes de outras famílias estudados no Brasil apresenta baixas taxas de sucesso, embora maiores do que as de *A. luizae*, como *Cyanocorax cristatellus* (25% de sucesso aparente; Corvidae; Amaral & Macedo 2003), *Stymphalornis acutirostris* (15,4% de sucesso aparente, 23,9% sucesso de Mayfield; Reinert 2008), *Cercomacra melanaria* (32% de sucesso aparente, 26% sucesso de Mayfield; Pinho *et al.* 2006) (Thamnophilidae), *Conopophaga melanops* (22% de sucesso aparente; Lima & Roper 2009; Conopophagidae), *Suiriri affinis* (32% de sucesso aparente e 19% de sucesso de Mayfield; Lopes & Marini 2005), *Elaenia chiriquensis* (33% de sucesso aparente; Medeiros & Marini 2007) (Tyrannidae), *Mionectes rufiventris* (24,4% de sucesso aparente; Aguilar *et al.* 2000; Rynchocyclidae - anteriormente inserida em Tyrannidae), *Cantorchilus leucotis* (12% de sucesso aparente e 14% de sucesso de Mayfield; Nóbrega & Pinho 2010; Troglodytidae), *Neothraupis fasciata* (38,9% sucesso de Mayfield; Alves & Cavalcanti 1990; 28,6% de sucesso aparente e 22,2% de sucesso de Mafield; Soares 2007; Thraupidae), *Sicalis citrina* (26% de sucesso aparente, 21% sucesso de Mayfield; Gressler 2008) e *Sporophila caerulea* (36% de sucesso por Mayfield; Francisco 2006) (Emberizidae). Poucas espécies de Passeriformes brasileiros apresentam taxas de sucesso superiores a 40%, como os Icteridae *Cacicus haemorrhous* (40,8% e 40,5% de

sucesso aparente e pelo método de Mayfield, respectivamente; Duca & Marini 2008) e *Chrysomus ruficapillus* (92,8% de sucesso aparente, porém em ambiente não natural; Cirne & López-Iborra 2005) e os Tyrannidae *Lathrotriccus euleri* (58% de sucesso aparente; Aguilar *et al.* 1999) e *Tyrannus savana* (52,5% de sucesso aparente, 45,9% de sucesso de Mayfield; Marini *et al.* 2009a).

Borges & Marini (2010) calcularam o sucesso médio de 16 espécies nidificando em habitats alterados e de seis espécies nidificando em área de reserva de Cerrado, em Brasília (embora os autores afirmem ter encontrado ninhos de 19 e oito espécies nestas duas áreas, a tabela por eles apresentada contém apenas 16 e seis espécies, respectivamente), e revelam que a TSD média de ninhos das espécies em habitat alterado é significativamente menor do que na reserva. A TSD em habitats alterados ($0,942 \pm 0,005$; estimada para os dois períodos em conjunto) é bastante próxima da TSD de ninhos de *A. luizae* durante os períodos de incubação e de ninhegos. No entanto, a taxa de sucesso final dos ninhos destas espécies (16,6%) é bastante superior à de *A. luizae*, novamente devido ao maior número de dias necessários para a *A. luizae* completar seu ciclo reprodutivo (42 dias) em comparação ao considerado por estes autores (30 dias).

Skutch (1985) reporta estimativas de sucesso aparente de ninhos bastante variáveis para 40 espécies de aves tropicais, que são de até 73,3% (*Troglodytes aedon*; Troglodytidae; n = 45 ninhos analisados) ou apenas 11,7% (*Gymnopithys leucaspis*; Thamnophilidae; n = 77). Robinson *et al.* (2000) encontrou um sucesso aparente médio de 30% para aves tropicais e acima de 50% para aves temperadas. De modo geral, as taxas de sucesso reprodutivo para aves da região tropical são inferiores as da região temperada (Ricklefs 1969, Ricklefs & Bloom 1977, Rodrigues & Crick 1997, Stutchbury & Morton 2001), e *A. luizae* encaixa-se neste padrão.

Além da variação geográfica relacionada à latitude, que, por sua vez, modela diversos aspectos da história de vida das aves (Ricklefs 2000, Wiersma *et al.* 2007; Robinson *et al.* 2010), e da variação de ano para ano (Ricklefs 1969, Robinson *et al.* 2000, Giocomo *et al.* 2008), outros padrões tem sido associados a variações do sucesso reprodutivo entre as espécies. Um deles refere-se ao tipo de ninho, o qual prevê que 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). *Asthenes luizae*, apesar de construir ninhos fechados, apresenta baixo sucesso reprodutivo, contrariando este

padrão.

O sucesso de *A. luizae* permanece baixo mesmo considerando-se o efeito de múltiplas tentativas reprodutivas (14,3% de ninhos com sucesso por fêmea). O número de tentativas reprodutivas influencia diretamente o sucesso reprodutivo anual (= produtividade) do indivíduo. Por esta razão, é uma característica extremamente importante de ser avaliada em termos conservacionistas e com grande potencial para explicar variações de histórias de vida, embora seja muito pouco estudada (Martin 1995, Thompson *et al.* 2001, Robinson *et al.* 2010). Embora pareça não diferir tanto entre as regiões tropicais e temperadas, como se pensava anteriormente (Martin 1996), a habilidade de re-nidificar pode ter uma importância mais pronunciada em aves tropicais por apresentarem menores tamanhos de ninhada e maiores taxas de predação (Roper 2005).

A taxa de eclosão de ovos de *A. luizae* foi extremamente baixa (0,50), se comparada a taxas de eclosão de ovos de diversas espécies da região tropical ou temperada (> 0,90; Ricklefs 1969, Skutch 1985). Porém, para apenas dois dos cinco ovos que não eclodiram a causa parece ser intrínseca, pois estavam em ninhos onde o outro ovo da ninhada eclodiu com sucesso. Causas intrínsecas de falhas na eclosão dos ovos podem ser infertilidade, morte do embrião, ou falha do ninhego em romper a casca do ovo, sendo uma incubação inadequada outra causa potencial da não eclosão (Skutch 1985, Ricklefs 1969).

Todas as perdas parciais observadas, mesmo restritas ao período de incubação, parecem gerar um efeito negativo pronunciado na sobrevivência final dos “descendentes” ao longo do ciclo do ninho (TSF do “descendente”), reduzindo seu sucesso a aproximadamente metade da sobrevivência do ninho. A maioria dos estudos que estima o sucesso reprodutivo pelo método de Mayfield não considera as perdas parciais de ovos ou ninhegos sugeridas por Mayfield (1975), alegando que tais perdas são raras (*e.g.* Lopes & Marini 2005).

Muitos métodos de se estimar o sucesso reprodutivo das aves tem sido desenvolvidos (revisão em Jehle *et al.* 2004), sendo o sucesso aparente de ninhos (porcentagem simples) o método mais simples e tradicional, e o método de Mayfield (sucesso por tempo de exposição; Mayfield 1961, 1975) o que tem sido mais amplamente utilizado. O sucesso estimado pelo método de Mayfield tende a ser menor do que quando calculado pela porcentagem simples, o que é esperado quando a maioria dos ninhos é encontrada já em andamento, situação que tende a subestimar a taxa de perda de ninhos

pela porcentagem simples (Mayfield 1961, 1975). No entanto, o sucesso aparente de ninhos de *A. luizae* foi menor do que o sucesso pelo método de Mayfield, provavelmente porque, proporcionalmente, muitos fracassos de ninhos ocorreram em poucos dias de observação.

Causas de fracasso

O nidoparasitismo por *M. bonariensis* foi a principal causa de insucesso de ninhos de *A. luizae* (43,9% das falhas). Os estudos que analisam as causas de insucesso de ninhos de espécies hospedeiras geralmente não incluem o nidoparasitismo como uma das causas, *i.e.*, consideram como um ninho que teve sucesso aquele que produziu algum filhote, legítimo ou não, avaliando o impacto do parasitismo de outras maneiras (*e.g.* Woodworth 1997, Fernandez & Mermoz 2000, Tuero *et al.* 2007). Tal procedimento inviabiliza a avaliação da extensão do nidoparasitismo como causa de insucesso de ninhos de *A. luizae*. A predação e o nidoparasitismo fazem parte de dois sistemas diferentes (predador-presa e parasita-hospedeiro) e, embora ambos possam levar ao fracasso do ninho de uma espécie, ou seja, à não produção de nenhum filhote legítimo naquele ninho, as consequências para a produtividade final do indivíduo reprodutor e, portanto, para a população desta espécie, podem ser bastante distintas (Ricklefs 1969, Pease & Grzybowski 1995). O parasitismo pode exercer pressões equivalentes às da predação, mesmo em uma situação hipotética em que for até cinco vezes menos frequente, como sugerido por Rothstein (1990). O fracasso de um ninho predado pode ser subsequentemente compensado com a re-nidificação de um novo ninho (Roper 2005), enquanto o fracasso por meio do nidoparasitismo pode implicar na continuidade da alocação do esforço reprodutivo parental naquele ninho já fracassado, enquanto ainda persistirem os parasitas, sem que haja a geração de um novo descendente legítimo (Rothstein 1990). Isso pode atrasar ou impedir a re-nidificação devido ao gasto energético ou de tempo, diminuindo as chances de sucesso reprodutivo (Gaston 1976, Payne 1977). Segundo Rothstein (1990), o gasto energético de produzir uma nova ninhada é menos de um terço do requerido para criar um indivíduo de *Molothrus* spp.

A predação foi a segunda maior causa de insucesso de ninhos de *A. luizae* (36,4%). Se o nidoparasitismo for desconsiderado como causa de insucesso, a predação torna-se a principal razão do fracasso, pois ocorreu em 75% dos ninhos que não produziram nenhum filhote, legítimo ou parasita ($n = 8$). A predação é tradicionalmente considerada como 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, como observado para as espécies de aves em uma área protegida do Cerrado (Borges & Marini 2010). Adicionalmente, alguns estudos na região temperada também apontam a predação como principal causa de fracasso (e.g. Ricklefs 1969, Rodrigues & Crick 1997)

Apenas um dos ninhos considerados predados no presente trabalho encontrava-se alterado, tendo sua abertura completamente alargada (havendo também a morte de um adulto na ocasião). Esse evento foi ocasionado provavelmente por um predador de grande porte, como mamíferos ou mesmo aves de rapina. O restante dos ninhos predados teve seu conteúdo desaparecido sem qualquer alteração evidente em sua arquitetura. A falta de evidências de predação sugere que potenciais predadores desses ninhos sejam serpentes e aves de pequeno porte, que frequentemente não deixam vestígios durante a predação (Woodworth 1997, Delhey *et al.* 2010). Skutch (1985) sugere que as serpentes sejam os principais predadores de ninhos na região neotropical, embora as aves têm sido cada vez mais documentadas como predadores, inclusive as da ordem Passeriformes (Rodrigues & Crick 1997, Lopes *et al.* 2005, Rodrigues 2005). Espécies de Passeriformes foram as principais responsáveis pelos eventos de predação de ninhos observados no Cerrado (França *et al.* 2009). Dentre as aves que não são de rapina, relatadas como predadores de ninhos por estes autores, já foram registradas em ambientes de campos rupestres ao menos em uma das duas áreas de estudo as seguintes espécies: *Guira guira*, *Nystalus chacuru*, *Elaenia chiriquensis*, *Cyanocorax cristatellus*, *Troglodytes musculus* e *Cypsnagra hirundinacea* (Costa 2007, dados não publicados). Outro tipo potencial de predador são os lagartos, comumente observados nas áreas de estudo (obs. pess.).

Produtividade

A produtividade de uma espécie é um dos principais elementos em estudos demográficos, mas é um parâmetro difícil de ser estimado e muito pouco reportado (Ricklefs & Bloom 1977, Murray 2000, Thompson *et al.* 2001, Anders & Marshall 2005). A produção anual de filhotes por ninho de *A. luizae* foi bastante baixa, mesmo considerando-se apenas a estação em que houve sucesso (0,11 filhotes/ninho). Como houve múltiplas tentativas reprodutivas por casal, até três em uma estação (veja Capítulo 1), o número de filhotes por fêmea é um pouco mais elevado (0,17 filhotes/fêmea na primeira estação).

Para *S. affinis* e *S. islerorum*, espécies também de baixo sucesso reprodutivo, Lopes & Marini (2005) encontraram uma produção bastante mais alta, de 0,93 e 0,36 filhotes/par, respectivamente. Para o furnarídeo *Pseudoseisura lophotes*, Nores & Nores (1994) estimam que o número de filhotes produzidos por ninhada é entre 1 e 3 ($x = 1,5$), provavelmente referindo-se somente aos ninhos com sucesso. Similarmente, o número médio de filhotes produzidos por ninhada de *Furnarius rufus* é 2,52 e, considerando os efeitos de múltiplas tentativas reprodutivas após o sucesso, 3,35 filhotes são produzidos em média por casal em cada estação (Fraga 1980). Faria *et al.* (2008) informam para duas estações reprodutivas consecutivas a proporção de casais de *Hylocryptus rectirostris* que tiveram sucesso reprodutivo (60 e 33%), o número de filhotes produzidos (4 e 6), incluindo o sexo dos filhotes, mas não informam explicitamente o número de filhotes produzidos por ninho ou por casal, embora este número possa ser deduzido (0,67 filhotes/ninho ativo em ambas as estações, e 0,8 e 1 filhotes/casal na primeira e na segunda estação, respectivamente).

O parâmetro mais adequado para medir a produtividade em estudos de ecologia de populações é o número de filhotes por fêmea (Murray 2000) ou, ainda mais desejável, o número de filhotes fêmeas produzidos por fêmeas adultas (Sæthe & Bakke 2000, Anders & Marshall 2005), denominado como “fecundidade da fêmea” por Sæthe & Bakke (2000). Uma vez que o sexo dos filhotes geralmente não é determinado, assume-se uma razão sexual de 1:1 (Sæthe & Bakke 2000, Anders & Marshall 2005). Utilizando-se deste parâmetro, a fecundidade de *A. luizae* foi de 0,083 filhotes fêmeas/fêmea adulta durante a estação de 2009-2010. No entanto, poucos estudos conduzidos na região neotropical individualizam os adultos que atendem os ninhos, e ainda mais raros são aqueles que consideram o sexo, mesmo que hipotético, dos filhotes. Alguns estudos recentes no Brasil têm inserido cálculos da “Taxa de fecundidade” como número de filhotes (independente do sexo) por fêmea. Porém, a maioria assume que o número de fêmeas refere-se ao número de ninhos encontrados, como se cada ninho fosse atendido por uma fêmea diferente (e.g. Medeiros & Marini 2007, Marini *et al.* 2009a, b). Há, ainda, alguma incerteza quando nestes estudos a “Taxa de fecundidade” é definida como o “número de filhotes 'eclodidos' de todas as ninhadas dividido pelo número de fêmeas presentes” (= número de ninhos), e é feita referência aos trabalhos de Aguilar *et al.* (1999) e Saether & Bakke (2000), não ficando claro a que se refere os “filhotes eclodidos”. Aguilar *et al.* (1999) definem 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. Os “filhotes eclodidos” podem se referir, então, aos filhotes que deixam o ninho (como em Sæthe & Bakke 2000) ou aos ninhegos que saíram do ovo com sucesso (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 “o número total de filhotes que voaram dividido pelo número total de ninhadas” ao longo do período desejado (uma ou mais estações). Thompson *et al.* (2001) revisaram artigos que estimam sucesso reprodutivo e produtividade, encontrando mais de 80 diferentes medidas de produtividade alternativas ao sucesso de ninhos. Tais diferenças metodológicas inviabilizam comparações na maioria dos casos.

A baixa produtividade de filhotes por fêmea estimada para *A. luizae* é um dos indicativos de que a população estudada possa estar em declínio. A característica naturalmente fragmentada do hábitat a qual a espécie é restrita – os afloramentos rochosos – somada a aparentemente baixa capacidade de vôo da espécie, sugere que eventos de colonização de longa distância são provavelmente raros (Freitas 2011). Desta forma, somente uma taxa de mortalidade de adultos extremamente baixa poderia compensar em termos demográficos a baixa produtividade.

Avaliação geral da relação de nidorapitismo entre *Asthenes luizae* e *Molothrus bonariensis*

Grau de parasitismo

A frequência de parasitismo em ninhos de *A. luizae* observada neste estudo (53,9%) é relativamente baixa se comparada com registros para outras espécies hospedeiras de *M. bonariensis* (66,5-68% em *Pseudoleistes virescens*; Mermoz & Reboreda 1999, Reboreda *et al.* 2003; 61-72,5% em *Zonotrichia capensis*; Sick 1958, King 1973, Fraga 1978). Dados de parasitismo por *M. bonariensis* em diversas espécies hospedeiras, compilados por Reboreda *et al.* 2003, mostram grande amplitude de variação nas frequências de parasitismo (3-94%), embora na maioria dos casos sejam maiores que 50%. A variação na frequência de parasitismo pode estar relacionada à facilidade de se encontrar o ninho do hospedeiro, por parte do parasita (Sick 1958, Mermoz & Reboreda 1999). Há evidências de que a frequência de parasitismo pode ser maior em áreas alteradas do que em áreas não-alteradas do Cerrado, podendo haver

ausência de parasitismo nestas últimas (Cavalcanti & Pimentel 1988, Borges & Marini 2010).

Há uma tendência da frequência de parasitismo aumentar conforme se aproxima o pico da estação reprodutiva (Fraga 1978) ou seu final (Mermoz & Reboreda 1999, Sackmann & Reboreda 2003). A frequência de parasitismo em *A. luizae* aumentou no pico da estação reprodutiva (75%), situado aproximadamente na metade da duração desta, na segunda quinzena de outubro.

A intensidade média de parasitismo em *A. luizae* de $2,4 \pm 1,7$ ovos/ninho, ao contrário da frequência, foi mais elevada do que em outras espécies (e.g. 1,13 a 2,3 ovos/ninho em *Zonotrichia capensis*, Emberizidae; Sick 1958, Fraga 1978, Reboreda *et al.* 2003), mesmo nos casos em que o número de parasitas em um ninho possa ser maior (até oito ovos em um ninho, com intensidade média de $2,1 \pm 0,1$ ovos/ninho em *Pseudoleistes virescens*; Icteridae Mermoz & Reboreda 1999). A intensidade média de parasitismo encontrada em 28 estudos compilados por Reboreda *et al.* (2003) foi de 1,5-2 ovos por ninho; apenas três apresentaram uma intensidade maior do que o encontrado em *A. luizae*: um estudo com *Troglodytes aedon* (intensidade de 5,7 ovos/ninho; Troglodytidae; Kattan 1985 apud Reboreda *et al.* 2003), e outros dois com *Mimus saturninus* (2,6 e 2,8 ovos/ninho; Mimidae; Mason 1986 e Salvador 1984 apud Reboreda *et al.* 2003).

Elevada intensidade de parasitismo simula um tamanho de ninhada do ninho maior que o natural da espécie hospedeira. Somente este fato provavelmente tem um efeito negativo, pois o tamanho de ninhada das espécies é uma característica selecionada evolutivamente de forma a maximizar seu valor adaptativo (Ricklefs 2000). Há uma diversidade de fatores que potencialmente dirigem essa seleção (Martin 1996), e aqueles que não envolvem diretamente os custos da produção dos ovos podem atuar sobre uma ninhada aumentada por nidoparasitismo. Dentre esses custos, estão aqueles associados ao acréscimo da atividade parental durante o período de ninhegos, como um maior desgaste dos adultos para alimentar a ninhada (Rothstein 1990) e maiores taxas de predação (Martin *et al.* 2000). Apenas recentemente vem sendo provada a existência de custos provenientes de um maior número de ovos durante o período de incubação, como uma diminuição da eficiência da incubação, maiores gastos energéticos do adulto para aquecer os ovos (Monaghan & Nager 1997) e, em escala mais ampla, redução da sobrevivência dos ninhegos das segundas tentativas reprodutivas – mesmo em ninhadas de tamanho normal - e dos adultos que experimentaram uma ninhada maior (de Heij *et al.*

2006).

Biologia reprodutiva de Molothrus bonariensis nos ninhos de Asthenes luizae

A duração da estação reprodutiva de *M. bonariensis* nos ninhos de *A. luizae* observada no presente estudo (56 dias, de outubro a dezembro) é mais curta do que o relatado anteriormente para a espécie no Brasil por Sick (1958), de setembro a fins de janeiro. Na Argentina, a duração é também mais extensa, por volta de 100 a 120 dias (King 1973, di Giacomo 2005). Uma menor duração, em relação a época reprodutiva de *A. luizae*, resulta em uma baixa sobreposição das atividades reprodutivas das duas espécies (35%). Fraga (1978) encontrou 87% de sobreposição com *Z. capensis*; outros estudos apontam sobreposição quase total para esta ou outras espécies hospedeiras (King 1973, Mermoz & Reboreda 1999, Sackmann & Reboreda 2003).

Uma baixa sobreposição é vantajosa para *A. luizae*, pois elimina o nidoparasitismo como uma pressão negativa direta no sucesso reprodutivo em 65% do tempo de duração de sua estação reprodutiva. Esse período sem parasitismo encontra-se no início (49 dias) e no final (54 dias) da estação, o que teoricamente é tempo suficiente para ocorrerem dois ciclos de ninhos com sucesso (43 dias da postura à saída do filhote). No entanto, esse período não coincide com o pico de atividades reprodutivas da espécie, o que explica uma frequência de parasitismo mais alta do que a taxa de sobreposição. Além disso, a sobrevivência dos ninhos neste período sem parasitismo pode ser afetada indiretamente pelos custos a longo prazo nos casais reprodutores que experimentaram parasitismo em ninhos anteriores (de Heij *et al.* 2006).

O registro de adultos de *M. bonariensis* foi escasso em ambas as áreas de estudo. Em estudo prévio (Costa 2007), foi constatado uma sazonalidade na presença desta espécie no Alto da Boa Vista entre os anos de 2005 a 2007: excetuando-se uma observação de um bando em junho de 2006, a espécie foi registrada regularmente, aos pares ou solitária, entre os meses de agosto a dezembro. A presença sazonal de *M. bonariensis* é comum em outras áreas reprodutivas da espécie (Ridgely & Tudor 1989), onde a abundância de indivíduos é alta antes de iniciar a postura dos ovos, tornando-se progressivamente mais reduzida e fragmentada ao longo da estação reprodutiva, até desaparecer por completo em outras épocas do ano (King 1973). A escassez de registros do parasita nas áreas de estudo pode ser explicada pela conhecida tendência de espécies de *Molothrus* spp. possuírem habitats de reprodução, de alimentação e de pernoite distintos espacialmente, entre os quais deslocam-se diariamente (Curson *et al.*

2000, Chace *et al.* 2005).

O momento da postura é considerado fundamental para o êxito do parasita para que seus ovos sejam incubados suficientemente (Sick 1958, Rothstein 1990, Fiorini *et al.* 2009), embora o grau de sincronização varie conforme as espécies envolvidas. No estudo de Mermoz & Reboreda (1999) com *Pseudoleistes virescens*, a sincronização ocorreu em cerca de 80% dos casos; em 2,5% dos casos a postura do parasita ocorreu antes, e alguns ovos parasitas foram postos até 10 e 11 dias após a postura do hospedeiro. Em *Troglodytes aedeon*, apenas 47% dos eventos foram sincronizados com a postura do hospedeiro, e em 33 e 18% dos casos o parasitismo ocorreu antes ou depois, respectivamente (Kattan 1997). Dentre os ovos de *M. bonariensis* cujas datas de postura foram estimadas, somente os que foram sincronizados com a postura de *A. luizae* (50%) eclodiram, o que leva a supor que os demais ovos que eclodiram (n = 2) também foram postos sincronicamente.

A duração de todos os períodos reprodutivos de *M. bonariensis* são menores do que os de *A. luizae*. A diferença mais marcante situou-se no período de incubação, uma vez que a duração deste período é excepcionalmente longa em *A. luizae* (Capítulo 1). Essa diferença garante ainda certa flexibilidade na sincronização da postura do parasita com a do hospedeiro. O desenvolvimento mais rápido é comum em outras espécies de parasitas, o que confere vantagens principalmente pela eclosão antecipada dos ovos (Payne 1977, Perrins & Birkhead 1983; Bennet & Owens 2002, Gill 2007). O curto período de incubação é considerado uma adaptação que promove o parasitismo, pois espécies não parasitas aparentadas tendem a apresentar períodos de incubação mais longos, ao contrário do observado com o período de ninhegos (Payne 1977).

O tempo de incubação estimado no presente trabalho (16 dias) é superior ao relatado para a espécie em outros estudos, enquanto que a duração do período de ninhegos encontrada (15 dias) está dentro da variação da espécie (11-12 dias de incubação e 12-15 dias de período de ninhegos; Sick 1958, Fraga 1978). Apesar do período de incubação de *M. bonariensis* ser um pouco mais longo, a diferença em relação à *A. luizae* é mais pronunciada, pois os hospedeiros destes estudos também apresentam curtos períodos de incubação (12-13 dias em *Zonotrichia capensis*; Sick 1958, Fraga 1978). O maior período de incubação do parasita nas áreas de estudo pode ser devido aos mesmos fatores que promovem o longo período em *A. luizae*, e futuros estudos em outras regiões podem fornecer a base para se testar essa hipótese.

A duração do período de filhotes dependentes não foi observada em sua totalidade.

Gomes & Rodrigues (2010) observaram um filhote de *M. bonariensis* sendo alimentado por adultos de *A. luizae* até pelo menos 15 dias após ter deixado o ninho. No entanto, Sick (1958) relata que filhotes de *M. bonariensis* permaneceram cerca de sete dias sendo alimentados por *Z. capensis*; períodos bastante mais curtos que o observado em filhotes legítimos de *A. luizae* (48 dias; Capítulo 1). O efeito do tempo reduzido do período de ninhegos e filhotes dependentes do parasita sobre a performance de filhotes legítimos não pôde ser avaliado no presente trabalho porque não houve ninhegos de *A. luizae* sobreviventes até o final do período em ninhos parasitados. De certa forma, por esta razão, o cuidado parental reduzido necessitado pelo parasita pode ser considerado uma vantagem para *A. luizae*, pois uma segunda tentativa reprodutiva por parte do hospedeiro pode ser realizada mais rapidamente.

Ovos, ninhegos e filhotes de *M. bonariensis* são bastante distintos dos de *A. luizae*. Ao contrário dos ovos deste, que são de cor branca pura, os de *M. bonariensis* apresentaram uma enorme variação de cor e forma, embora consistentes quanto à presença de manchas. Os ovos desse parasita podem variar em relação à forma e à coloração, de totalmente brancos a manchados, sendo a frequência de cada tipo de ovo muito variável espacialmente (Hoy & Ottow 1964, Sick 1997, di Giacomo 2005). A coloração de fundo rosada e verde-azulado dos ovos parasitas predominaram nos ninhos de *A. luizae*, sendo também comuns em ovos encontrados no Rio de Janeiro onde, da mesma forma, a coloração creme é mais rara (Hoy & Ottow 1964). Embora ovos pintados sejam mais abundantemente encontrados, em algumas áreas até mais de 50% dos ovos podem ser totalmente brancos (Fraga 1978). Alguns hospedeiros rejeitam determinada forma (Mermoz & Reboreda 1999), e o esperado seria que o parasita colocasse ovos semelhantes ao do hospedeiro para ser aceito. No caso de *A. luizae* isso não ocorreu, mas também não foi detectado nenhum sinal de rejeição dos ovos. O mesmo para a coloração das comissuras dos ninhegos, que podem variar de branco puro a amarelo (Fraga 1978), mas nos ninhos de *A. luizae* ocorreu somente a primeira forma, diferente das de ninhegos do hospedeiro, que são amarelas. A rejeição de ninhegos parasitas, no entanto, é extremamente rara e ocorre somente em poucos sistemas parasita-hospedeiro (Rothstein 1990, Sato *et al.* 2010).

Os ovos de *M. bonariensis* analisados foram significativamente menores, mais estreitos, menos volumosos, mais leves e menos arredondados do que os de *A. luizae*. Ao contrário do observado, ovos arredondados são uma tendência comum entre espécies parasitas, supostamente evoluída para torná-los mais resistentes a choques mecânicos

(Hoy & Ottow 1964). Fraga (1978) encontrou ovos de *M. bonariensis* com maior índice de circularidade geral (*i.e.*, mais arredondados; 75,3 – 84,8 *versus* 67,6 – 83,7 nos ninhos de *A. luizae*), sendo significativamente mais arredondados aqueles que não apresentam manchas. Excluindo-se o ovo menos arredondado da amostra do presente trabalho, a amplitude dos demais índices de circularidade (76,9 - 83,7) é similar à apresentada por Fraga (1978), mesmo todos os ovos sendo manchados.

O tamanho e massa média dos ovos foi menor do que o relatado para a espécie em outros locais (*e.g.* Hoy & Ottow 1964, Fraga 1978, di Giacomo 2005), mas coincide com o tamanho de ovos provenientes do Rio de Janeiro analisados por Hoy & Ottow (1964). Segundo estes autores a diferença de tamanho e massa é tão pronunciada entre certas regiões (por exemplo, entre o Brasil e a Argentina), que é possível que se tratem de diferentes “raças” de *M. bonariensis*. Ovos parasitas menores do que os do hospedeiro parecem ser bastante raros, sendo mais comum serem de tamanhos similares ou maiores, o que garante sua aceitação e incubação apropriada pelo hospedeiro (Payne 1977). Apesar disso, os ovos relativamente pequenos de *M. bonariensis* não foram rejeitados por *A. luizae* e eclodiram normalmente.

Os ninhegos de *M. bonariensis* são, em média, um pouco maiores e duas vezes mais pesados do que os de *A. luizae* nos primeiros dias de vida. Porém, no final período de ninhegos do parasita, estes são um pouco menores, embora ligeiramente mais pesados, do que os ninhegos de *A. luizae* de mesma idade ou mesmo mais velhos. Ninhegos de *Z. capensis* também apresentam até a metade da massa corporal de *M. bonariensis* de mesma idade; porém, neste caso, a essa diferença persiste até o final do desenvolvimento (Sick 1958, King 1973, Fraga 1978). Os ninhegos de *M. bonariensis* deixaram o ninho com menos de 60% massa corporal dos adultos, enquanto *A. luizae* sai do ninho com massa mais próxima da de adultos de sua espécie (89%), seguindo o padrão geral de Passeriformes (Payne 1977). Espécies da família Cuculidae, parasitas ou não, deixam o ninho com cerca de 50-60% da massa corporal dos adultos (Payne 1977), o que dificulta a interpretação deste padrão como uma adaptação ao parasitismo.

Apesar de não ter sido observado o desenvolvimento do parasita e hospedeiro em um mesmo ninho, um ajuste hipotético do crescimento dos ninhegos, considerando-se a diferença entre as datas de eclosão, permitiu inferir a real discrepância das medidas das espécies ao longo do tempo. Esta discrepância é mais pronunciada nos primeiros dias de vida de *A. luizae*: um ninhego legítimo que nasceu em um ninho com dois parasitas pesava 3,2 g (idade estimada: 2 dias de vida), enquanto os parasitas pesavam cerca de

quatro a cinco vezes mais, com 12,5 e 17,5 g (idade estimada: 5 dias de vida). Gomes & Rodrigues (2010) observaram uma diferença ainda maior: dois ninhegos de *A. luizae* pesavam 2 e 2,5 g no dia em que o ninhego de *M. bonariensis* estava pesando 16 g. Em ambos os trabalhos, os ninhegos legítimos não foram observados nos dias subsequentes. É comum os ninhegos de *Molothrus* spp. superarem os do hospedeiro na competição por alimento, pois, além de geralmente eclodirem dos ovos antes, eles pedincham por comida mais vigorosamente e desenvolvem-se mais rapidamente (Rothstein 1975). As breves observações acerca da biologia reprodutiva de *A. luizae* realizadas por Vielliard (1990) e Studer & Teixeira (1993) também não incluem nenhum caso de co-ocorrência de ninhegos desenvolvidos ou filhotes fora dos ninhos de *A. luizae* e *M. bonariensis*. Baseando-se nestas observações, pode-se supor que não seja possível o desenvolvimento simultâneo dos ninhegos do hospedeiro e do parasita neste sistema, tal qual ocorre em outros hospedeiros (Payne 1977).

Outras adaptações pró- e contra-parasitismo (ou a ausência delas)

Muitas espécies de parasitas, incluindo *Molothrus* spp. furam ou removem um ou mais ovos do hospedeiro no momento - ou mesmo logo antes ou depois - da postura (Sick 1958, Payne 1977, Sealy 1992). Mais de uma hipótese tem sido proposta para explicar esse comportamento, sendo a mais aceita a “hipótese da eficiência de incubação”, que propõe que este comportamento aumenta a probabilidade do ovo parasita ser incubado adequadamente, principalmente quando menor que os ovos hospedeiros (Sealy 1992, Peer 2006, Fiorini *et al.* 2009). Outras explicações propõem que a redução do tamanho da ninhada aumenta as chances de sobrevivência do parasita por diminuir a competição entre os ninhegos, principalmente em hospedeiros maiores (“hipótese da redução da competição”; Sealy 1992, Fiorini *et al.* 2009); ou que este comportamento permite verificar o estágio de incubação dos ovos do hospedeiro, podendo em alguns casos forçar o abandono do ninho que estiver em estágio não favorável para parasitismo e, desta forma, provocar a construção de novo ninho gerando outra oportunidade de parasitismo (Peer 2006).

Asthenes luizae é uma espécie menor do que *M. bonariensis*, o que não suporta a hipótese da redução da competição; entretanto, possui ovos maiores, suportando a hipótese da eficiência de incubação. No entanto, não há qualquer evidência clara de que haja o comportamento de furar ou remover ovos por adultos de *M. bonariensis* neste sistema. Similarmente, o desaparecimento de alguns ovos não pode ser atribuído aos

ninhegos parasitas, por falta de evidências. O momento em que dois ovos de *A. luizae* desapareceram de dois ninhos parasitados coincidiu com a postura de ovos parasitas, mas, em um dos ninhos, também coincidiu com a eclosão de dois ovos parasitas e, no outro ninho, o ovo do hospedeiro desapareceu junto com um ninhego parasita recém-eclodido. Os demais ninhos parasitados acompanhados no período de incubação permaneciam com os dois ovos de *A. luizae*, que é o tamanho de ninhada padrão da espécie (Capítulo 1). Os dois ovos do hospedeiro que foram encontrados danificados nos ninhos não pertenciam a ninhos parasitados. Embora o comportamento do parasita de furar ovos também possa ocorrer em ninhos não parasitados, somente a observação deste comportamento poderia eliminar as outras possíveis causas de quebra destes ovos (falha de eclosão ou tentativa de predação) (Mermoz & Reboreda 1999). A frequência dos comportamentos de furar ou remover ovos por parte de adultos ou ninhegos parasitas varia entre as espécies parasitadas e entre regiões, podendo ser completamente ausentes em algumas situações (Sick 1958, Post & Wiley 1977, Kattan 1997, Fiorini *et al.* 2009).

Também não foram encontradas evidências que suportem a hipótese de que o parasitismo frequentemente reduz o sucesso de eclosão dos ovos do hospedeiro (Rothstein 1990). Dentre os ovos presentes no momento da eclosão e que não eclodiram ($n = 5$), apenas dois permaneceram no ninho, porém naqueles não-parasitados; os demais, desapareceram por causas desconhecidas.

Apesar do impacto de *M. bonariensis* observado nesse sistema, *A. luizae* não aparenta exercer nenhum comportamento de defesa contra o parasitismo. Gomes & Rodrigues (2010) relatam que *A. luizae* ignorou a presença de adultos de *M. bonariensis* que se aproximaram de 3 a 15 m de seus ninhos, embora um par tenha investido contra dois indivíduos de *Z. capensis*. Embora o ataque ao adulto parasita seja efetivo em alguns casos, a reação do hospedeiro pode ser completamente ignorada pelo parasita principalmente nas situações em que este é maior (Payne 1977).

As espécies de hospedeiros podem ser classificadas como “aceitadores” (*acceptors*) ou “rejeitadores” (*rejectors*), conforme o comportamento perante ao aparecimento de um ovo parasita no ninho: se a grande minoria ou nenhum indivíduo rejeita (aceitadores), ou se todos ou quase todos (> 88%) os indivíduos rejeitam (rejeitadores) (Rothstein 1975). A rejeição pode resultar em três comportamentos: (1) ejetar os ovos parasitas para fora dos ninhos e continuar a incubação, (2) “enterrá-los” pela adição de material de forração de ninho e fazer uma nova postura em cima, ou (3)

abandonar o ninho e re-nidificar em outro local (Payne 1977, Rothstein 1975, 1990).

O comportamento do hospedeiro de ejetar ovos parasitados de seus ninhos é essencialmente sem custos quando os ovos são facilmente distinguíveis e podem ser agarrados com o bico para serem removidos. Pelo contrário, a ejeção pode ser custosa se os ovos forem morfologicamente similares, pois o hospedeiro arriscaria remover seu próprio ovo por engano (“custo de reconhecimento”), ou se o bico do hospedeiro é pequeno, pois a remoção só poderia ser realizada furando o ovo do parasita, manobra que põem em risco a integridade de seu próprio ovo (Rothstein 1975, 1990). Apesar da aparência distintas dos ovos das duas espécies nesse sistema, poderia ocorrer que não seriam diferenciáveis no interior escuro dos ninhos de *A. luizae*, como proposto por alguns autores como a principal explicação para a ausência de rejeição por espécies que nidificam em ninhos fechados (Langmore *et al.* 2005). No entanto, ao menos sob a visão humana, é possível observar grande parte do interior dos ninhos de *A. luizae* mesmo pelo lado de fora. Além disso, outro argumento contra essa justificativa de ausência de rejeição baseia-se em um relato de discriminação exclusivamente tátil dos ovos: o furnarídeo *Furnarius rufus* ejeta ovos de *M. bonariensis* que possuam largura menor de 88% da de seus próprios ovos, mas aceitam ovos mais largos (Rothstein 1990). Essa fração da medida dos ovos de *A. luizae* (largura média = 18,5 mm; Capítulo 1), equivale a 16,28 mm, valor inferior ao ovo do parasita mais estreito encontrado em seus ninhos (16,35 mm), impossibilitando uma discriminação tátil baseada neste parâmetro. O único ovo de *M. bonariensis* que permaneceu sem ser incubado ou predado foi encontrado enterrado em um ninho abandonado. Interessantemente, esse ovo é o mais discrepante dentre os ovos parasitas encontrados (*cf.* Figura 3C): apesar de não ser o ovo mais estreito, ele possuía largura relativamente pequena (16,5 mm; largura média dos ovos = 17,0 mm), e comprimento maior que os demais (24,4 mm; comprimento médio = 21,6 mm; segundo maior valor da amostra = 22,2 mm), resultando em ser o ovo com o menor índice de circularidade (67,6; circularidade média = 79,0; segundo menor valor da amostra = 76,9) e o mais diferenciado dos ovos de *A. luizae*. Além disso, foi o único ovo do parasita que apresentou a tonalidade de fundo na cor creme. Algumas espécies que rejeitam ovos de *Molothrus* spp. exibem graus de tolerância aos ovos parasitas inversamente proporcionais à divergência destes com seus próprios ovos (Rothstein 1990). Porém, como esse ovo foi detectado somente oito dias após o desaparecimento dos ovos do hospedeiro, não é possível concluir se foi rejeitado ativamente.

A respeito do tamanho relativo do bico de *A. luizae*, as evidências apontam que a

espécie seria capaz de agarrar os ovos com o bico para serem removidos. Rothstein (1975) analisa esta capacidade calculando a razão do comprimento da tomia do bico (da região da comissura à ponta da maxila) pela largura do ovo parasita, sendo quanto maior esta razão mais provável que a espécie seja capaz de agarrar os ovos. Tentativamente, essa razão foi calculada para *A. luizae* utilizando-se a medida mais similar disponível (dados não publicados), o comprimento total do bico (*total culmen*, conforme Baldwin *et al.* 1931), que no entanto é certamente menor do que o comprimento da tomia. A razão entre o comprimento médio do bico (19,0 mm) e a largura média dos ovos parasitas encontrados (17,0 mm) é 1,12, valor próximo ao máximo encontrado para as espécies analisadas por Rothstein (1975), indicando que a espécie seria capaz de ejetar os ovos parasitas.

O comportamento de enterrar a ninhada parasitada deveria ocorrer nos casos em que a ejeção é impossível ou muito custosa, e seria aparentemente mais vantajosa do que abandonar o ninho parasitado e construir um novo ninho, pois diminui os custos de tempo e energia da re-nidificação (Rothstein 1990). Embora seja incomum (Rothstein 1975), o comportamento de enterrar pode ser a principal estratégia anti-parasitismo apresentada por algumas espécies (Clark & Robertson 1981). O casal de *A. luizae* cujo ovo parasita foi encontrado enterrado, realizou a segunda tentativa reprodutiva em um novo ninho, encontrado 11 dias depois. *Asthenes luizae* não reutiliza o mesmo ninho mais de uma vez (obs. pess.), por isso esta pode não ser uma estratégia viável.

O abandono de ninhos também foi incomum ($n = 2$) e ocorreu somente em ninhos não parasitados. *Asthenes baeri*, espécie congênere também parasitada por *M. bonariensis*, do mesmo modo costuma não abandonar ninhos parasitados, embora tenha exibido este comportamento uma vez quando dois de seus três ovos foram destruídos (Hoy & Ottow 1964).

A ausência de qualquer defesa anti-parasitismo permite classificar a espécie estudada como um hospedeiro “aceitador”. Duas hipóteses gerais podem explicar a ausência de rejeição nos sistemas em que os hospedeiros são parasitados com ovos distintos dos seus: “equilíbrio” e “atraso evolutivo” (*evolutionary lag*) (Rothstein 1990). A hipótese do equilíbrio prevê que os custos da rejeição são maiores do que os da aceitação, tornando-se esta última mais adaptativa, enquanto a segunda hipótese implica que a rejeição seria adaptativa mas não é comum ou detectável porque leva tempo até que novos variantes genéticos apareçam e se fixem por seleção (Rothstein 1990). Sob a primeira hipótese, os custos da rejeição para *A. luizae* não poderiam ser explicados pelo

risco de ejeção dos ovos devido ao tamanho de seus bicos, nem pelo risco de erro de reconhecimento dos ovos, além de não haver evidências do comportamento de abandono de ninhos parasitados. De qualquer forma, nenhum custo de rejeição é relevante para uma espécie que sempre perde todos seus descendentes legítimos em ninhos parasitados, como parece ser o caso de *A. luizae*, sendo, nestes casos, qualquer tipo de resposta, mesmo cessar a reprodução por uma estação, uma alternativa melhor (Rothstein 1990).

Devido às razões mencionadas, a hipótese do atraso evolutivo é a melhor explicação para a falta de rejeição nesse sistema, bem como em outros que envolvem hospedeiros de *Molothrus* spp. do tipo “aceitadores” (Rothstein 1990). Sob esta hipótese, a rejeição ao parasitismo é ausente quando a espécie (ou população) hospedeira entrou em contato com o parasitismo há relativamente pouco tempo. Essa hipótese tem sido usada para explicar a aparente falta de defesas de hospedeiros em regiões de recente expansão de *M. bonariensis* e outros *Molothrus* spp. na América do Norte (Rothstein 1990, Post *et al.* 1993). Apesar disso, Rothstein (1975) não encontrou clara separação geográfica entre os tipos de hospedeiros (aceitadores e rejeitadores) em áreas de diferentes graus de contato com o parasita.

Uma das dificuldades em se analisar as hipóteses relacionadas ao estado de “aceitador” de *A. luizae* está na dificuldade de se avaliar o grau de contato histórico entre as espécies. Sabe-se que as espécies de *Molothrus* spp. são originárias da região neotropical (Friedmann 1655 *apud* Rothstein 1990), mas não são encontrados dados concretos a respeito de sua distribuição histórica em certos habitats específicos, como em ambientes de altitude e, especificamente, nos campos rupestres. Atualmente, *M. bonariensis* está distribuída por praticamente toda a América do Sul – e em expansão na América do Norte (Post *et al.* 1993) - sendo ausente em algumas áreas densamente florestadas da Amazônia e encontrada principalmente em habitats abertos e semi-abertos, abundantemente em áreas de cultivo e associada a gados (Ridgely & Tudor 1989). Há suposições de que a espécie colonizou recentemente a região da Serra do Cipó (Vielliard 1990), possivelmente em resposta à expansão agrícola, mas que deve ser muito rara em outras áreas de campos rupestres mais remotas e preservadas, onde não há agricultura e a presença de gado seria diluída ou inexistente nas encostas rochosas íngremes (BirdLife International 2010). Por essa razão é sugerido que este parasita não deve representar uma ameaça para *A. luizae* ao longo de toda a sua distribuição (BirdLife International 2010), sugestão que carece de verificação futura.

Registros compilados por Vasconcelos & Rodrigues (2010) mostram cinco localidades de campos rupestres em Minas Gerais com registro de *M. bonariensis* e sete com registros de *A. luizae*, sendo apenas duas coincidentes: a Serra Resplandecente e a Serra do Cipó. No entanto, a ausência de registros de *M. bonariensis* 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, distintas espacialmente (King 1973, Curson *et al.* 2000, Chace *et al.* 2005). Chace *et al.* (2005) apontam três principais fatores que predizem a ocorrência e abundância de *M. ater* em uma escala de paisagem: a distância até a área de alimentação mais próxima, a densidade destas áreas e a preferência da espécie por certos locais de alimentação. Hábitats de alimentação são frequentemente compostos de áreas abertas, sendo muito exploradas as paisagens antrópicas (pastagens, áreas agrícolas, currais, gramados, áreas de *camping*, áreas urbanas e rurais; Chace *et al.* 2005), que tem se tornado cada vez mais comuns na região da Serra do Cipó com a crescente expansão urbana e exploração turística. Portanto, a suposição de que *M. bonariensis* pode não afetar *A. luizae* em outros pontos de sua distribuição, baseada na ausência de agricultura e gado nestas áreas (BirdLife International 2010), deve ser revisada, levando-se em consideração que o parasita é potencialmente capaz de deslocar-se diariamente distâncias superiores a 20 km entre as áreas de reprodução, alimentação e pernoite (Curson *et al.* 2000).

Assim como o tempo de contato entre hospedeiro e parasita, o tamanho da população do hospedeiro também é considerado como um fator atuante sob a hipótese do atraso evolutivo. Populações pequenas requerem ainda mais tempo de exposição ao parasitismo para que as características genéticas da rejeição apareçam e sejam fixadas (Rothstein 1975). A BirdLife International (2010) apresenta uma estimativa de densidade populacional para *A. luizae* de 10 indivíduos por km², mas a espécie ainda carece de estimativas baseadas em dados confiáveis obtidos por métodos padronizados (mas veja Freitas 2011).

Impacto do nidoparasitismo por *Molothrus bonariensis*

Comparações das taxas de sobrevivência calculadas pelo método de Mayfield não revelaram nenhuma diferença significativa entre ninhos parasitados e não parasitados e entre as espécies de parasita e hospedeiro. No entanto, é possível que em algumas das comparações a ausência de diferença estatisticamente significativa seja devido à falta de evidências necessárias para detectá-las, expressas nas grandes variâncias das taxas,

causadas pelo baixo tamanho das amostras (*i.e.*, há a possibilidade de se estar cometendo um erro estatístico do tipo II, aceitando a hipótese nula – de que as taxas não diferem - quando ela é falsa). Por esta razão, foram realizadas comparações das porcentagens correspondentes às TSP dos períodos de incubação e de ninhegos e da TSF ao longo de todo o ciclo do ninho, visando verificar a extensão potencial destas diferenças entre pares de taxas de sobrevivência, desconsiderando-se os efeitos de um baixo tamanho amostral. Com exceção de três comparações, todas as diferenças entre as porcentagens mostraram-se estatisticamente significativas, indicando que, se as proporções amostradas realmente refletirem o padrão real ocorrente na população, um maior volume de dados deverá seguir o mesmo padrão (porém com variâncias menores), gerando diferenças detectáveis entre as taxas calculadas pelo método de Mayfield. Baixo tamanho amostral é frequente em estudos de ecologia animal, principalmente tratando-se de espécies incomuns como são muitas vezes aquelas ameaçadas de extinção. Em tais casos, deve-se interpretar com cuidado os resultados estatisticamente não significativos, principalmente na tomada de decisões conservacionistas (Taylor *et al.* 1993).

As taxas de sobrevivência dos 'ninhos' parasitados e não parasitados (independente do conteúdo) foram muito semelhantes, embora maiores naqueles parasitados. Maiores diferenças são encontradas durante o período de ninhegos, enquanto durante o período de incubação nem mesmo a diferença entre as porcentagens de sucesso foram significativas. Isso significa que mais ninhos foram perdidos por predação quando não continham parasitas. Esse padrão contraria suposições anteriores de que a presença de parasitas aumenta as taxas de predação do ninho, baseadas em vocalizações mais altas e frequentes dos ninhegos parasitas (Dearborn 1999). O menor sucesso de *A. luizae* em ninhos parasitados deve-se, portanto, a outros fatores que não a persistência do ninho em si.

A diferença do sucesso reprodutivo do hospedeiro em ninhos parasitados e não parasitados, associado a medidas do grau de parasitismo, fornece o impacto do parasitismo nos hospedeiros (Payne 1977). Todas as taxas de sobrevivência de *A. luizae* foram menores em ninhos parasitados do que em ninhos não parasitados. Durante o período de incubação as diferenças são menos pronunciadas, não sendo significativa nem mesmo a diferença entre as porcentagens de sucesso, corroborando a ausência de observações durante o estudo de danos aos ovos do hospedeiro por parte do parasita. Durante o período de ninhegos, as diferenças são bastante maiores (parasitado *versus* não parasitado), tanto entre as TSD (0,7143 *versus* 0,9506), quanto, e principalmente,

entre as TSP (0,0012 *versus* 0,3632) e as TSF (0,0003 *versus* 0,1139). Acredita-se que a ausência de diferença estatística entre tais taxas de sobrevivência, em que uma é mais de 300 vezes menor do que a outra, deva-se à uma insuficiência de amostragem.

O sucesso de *M. bonariensis* foi maior do que o de *A. luizae* mesmo em ninhos não parasitados, exceto em relação a sobrevivência de ninhegos. A TSD dos ninhegos de *A. luizae* em ninhos não parasitados foi um pouco maior do que esta para *M. bonariensis* (0,9506 *versus* 0,9429). No entanto, as TSP durante o mesmo período apresentam padrão inverso, sendo um pouco menores em *A. luizae* (0,3632 *versus* 0,4137), embora nem mesmo a diferença entre as porcentagens mostrou-se significativa. Ao contrário, a TSF de *A. luizae* nos ninhos não parasitados é menos da metade da sobrevivência do parasita (0,1139 *versus* 0,2922), sendo significativa a diferença entre as porcentagens relativas. Em ninhos parasitados, a sobrevivência de *A. luizae* é bastante menor do que a de *M. bonariensis*, marcadamente durante o período de ninhegos (mais de 300 vezes menor; TSP = 0,0012 *versus* 0,4137) e na sobrevivência final (mais de 900 vezes menor; TSF = 0,0003 *versus* 0,2922), sendo significativas todas as diferenças entre as porcentagens relativas a estas taxas.

Embora seja uma informação importante, o sucesso reprodutivo de *M. bonariensis* é desconhecido para a maioria das espécies hospedeiras e é bastante variável entre aquelas espécies analisadas (Reboreda *et al.* 2003, Astié & Reboreda 2009). Astié & Reboreda (2009) calculam a qualidade dos hospedeiros de *M. bonariensis* como a razão entre o número de filhotes que deixam o ninho com sucesso pelo número de ovos detectados. Utilizando-se desta abordagem, *A. luizae* pode ser considerado um hospedeiro de alta qualidade, pois a proporção de filhotes com sucesso por ovo parasita foi de 0,42 (cinco de 12 ovos), bastante superior ao encontrado para outras 10 espécies analisadas por estes autores (0,03 a 0,28; Astié & Reboreda 2009). A combinação de diversas características do hospedeiro e do parasita são importantes para determinar o sucesso do parasita, e alguns aspectos relacionados à história de vida do hospedeiro são particularmente relevantes, como o tamanho da ninhada e a duração do período de incubação (Astié & Reboreda 2009). O sistema observado entre *A. luizae* e *M. bonariensis* é favorável para o parasita, pois o tamanho da ninhada, a duração do período de incubação e o tamanho dos ninhegos do hospedeiro são relativamente pequenos (Capítulo 1), além da postura do parasita ser sincronizada com a do hospedeiro, permitindo uma incubação eficiente, eclosão antecipada e baixa competição, resultando em sucesso “garantido” do parasita na ausência de predação.

Ao contrário do observado por outros estudos, que mostram que o principal impacto do parasitismo no sucesso reprodutivo da maioria das espécies hospedeiras é a destruição de seus ovos por bicadas de *M. bonariensis* (e.g. Reboreda *et al.* 2003, Sackmann & Reboreda 2003), o efeito negativo do parasitismo para *A. luizae* é expressado principalmente durante o período de ninhegos. Enquanto não foi observada qualquer evidência clara de danos nos ovos do hospedeiro por parte do parasita, o único ninhego legítimo que chegou a sair do ovo em ninhos parasitados (dentre seis ovos sobreviventes até o momento da eclosão) não foi observado por mais de um dia.

Analisando o sucesso aparente de 'todos os ninhos', parasitados ou não, como a proporção de ninhos que produziram algum filhote de qualquer das espécies, obtêm-se uma estimativa do sucesso potencial de *A. luizae*: 38,5% (cinco de 13 ninhos com ovos ou ninhegos). Esta é proporção de ninhos que não foram predados nem abandonados, sobrevivendo até a saída do ninhego e que, na ausência de parasitismo, produziriam no mínimo cinco filhotes de *A. luizae*. Esse valor é bastante mais elevado do que o sucesso aparente observado de *A. luizae* (7,7%). O sucesso de Mayfield de 'todos os ninhos' foi $0,1626 \pm 0,011$, também bastante superior ao sucesso observado de *A. luizae* ($0,0675 \pm 0,004$). Essas estimativas sugerem que na ausência do parasitismo *A. luizae* apresentaria um sucesso reprodutivo, embora ainda baixo, similar ou mesmo superior a da maioria dos Passeriformes brasileiros analisados anteriormente (Alves & Cavalcanti 1990, Aguilar *et al.* 2000, Amaral & Macedo 2003, Lopes & Marini 2005, Francisco 2006, Pinho *et al.* 2006, Medeiros & Marini 2007, Soares 2007, Faria *et al.* 2008, Gressler 2008, Nóbrega & Pinho 2010). Tais diferenças entre o sucesso "real" (observado) e o sucesso "potencial" (sucesso de 'ninhs' independentemente do conteúdo) de *A. luizae* sugerem que a implantação de um plano de manejo de controle de *M. bonariensis* poderia ser uma estratégia efetiva para elevar seu sucesso reprodutivo.

Planos de manejo tem sido propostos e executados com diversas espécies que sofrem com o nidoparasitismo, principalmente na América do Norte (Ortega *et al.* 2005b). Manejo de *Molothrus* spp. teve início quando o controle letal de *M. ater* se tornou parte do plano de manejo de *Dendroica kirtlandii* (Parulidae) nos Estados Unidos, na década de 70 (Ortega *et al.* 2005a, Rothstein & Peer 2005). Após a redução do parasita, associada com outras estratégias de manejo, verificou-se um aumento do tamanho populacional desta espécie de hospedeiro que, da categoria global de Ameaçada em 1988, passou para Vulnerável entre 1994 e 2004, sendo atualmente classificada como Quase-Ameaçada pela BirdLife International (2010).

Os estudos de nidoparasitismo por *Molothrus* spp. na América do Norte mostram grande avanço desde a década de 50, tanto em quantidade quanto em relação ao foco de investigação, que passou de história natural ao manejo (Ortega *et al.* 2005a). Ainda assim, restam muitas questões não esclarecidas sobre o mesmo tema (Ortega *et al.* 2005a). Por exemplo, é questionado se o manejo de nidoparasitas poderia gerar uma consequência biológica resultante da interferência no processo co-evolutivo necessário para o estabelecimento genético de defesas naturais por parte do hospedeiro (Kus & Whitfield 2005). É ainda questionado se o manejo realmente contribui para o aumento do número de indivíduos da população, mesmo quando a produtividade de filhotes indubitavelmente se eleva (Rothstein & Peer 2005).

Na América do Sul, ainda se nota grande carência de tais estudos, que parecem avançar localmente, principalmente na Argentina (*e.g.* Fernandez & Mermoz 2000, Reboreda *et al.* 2003, Astié & Reboreda 2009). No entanto, ainda há grandes lacunas de conhecimento sobre a história natural das espécies, que impedem a avaliação – ou mesmo a documentação – do nidoparasitismo na América do Sul (Ortega *et al.* 2005b).

Manejo de *M. bonariensis* tem sido realizado como parte do plano de recuperação de algumas espécies endêmicas e ameaçadas, como *Atlapetes pallidiceps* (Emberizidae), no Equador (BirdLife International 2010b) e *Agelaius xanthomus* (Icteridae) em Porto Rico (Cruz *et al.* 2005). A remoção do parasita, associada a outras estratégias de manejo, foi eficaz em diminuir as taxas de parasitismo e aumentar a produtividade de filhotes destas duas espécies, mas ambas continuam globalmente ameaçadas, principalmente devido à distribuição muito restrita (BirdLife International 2010).

O manejo de espécies parasitas de ninho é uma alternativa relativamente mais fácil de ser aplicada do que as relacionadas à reversão de habitats perdidos e alterados – a causa mais comum de extinção de espécies (Primack & Rodrigues 2001) - mas não contribui para a auto-sustentabilidade das populações de hospedeiros, devendo sempre ser associada com medidas complementares (Ortega *et al.* 2005b). Sugere-se que o manejo de *Molothrus* spp. deva ser considerado em espécies ameaçadas quando a frequência de parasitismo exceder 50%, ou mesmo 20-30% por dois ou mais anos; no entanto, é altamente recomendável aplicar esse parâmetro com flexibilidade (Rothstein & Peer 2005). Apesar de *A. luizae* apresentar uma frequência de parasitismo relativamente alta para uma espécie ameaçada (53,9%) e grandes diferenças entre as estimativas de sucesso “real” e “potencial” (*i.e.*, sucesso observado da espécie e sobrevivência dos 'ninhos' independente do conteúdo), os dados disponíveis são ainda aquém do necessário

para uma proposta de manejo do parasita. Embora o monitoramento de ninhos para coleta de um maior volume de dados possa ser custosa, essa alternativa pode economizar fundos a longo prazo se os dados mostrarem que o controle é desnecessário (Rothstein & Peer 2005) ou provavelmente ineficaz.

Sugere-se, portanto, a necessidade de melhor avaliação do sucesso reprodutivo e produtividade de *A. luizae*, bem como de outros parâmetros demográficos, em estudos de longa duração e envolvendo outras populações, com o objetivo de avaliar se os resultados aqui encontrados consistem um padrão espacial e temporalmente. Apenas com estes dados será possível analisar a viabilidade das populações, incorporando as principais fontes de insucesso reprodutivo de *A. luizae* (predação e parasitismo) e, a partir desta, avaliar as possibilidades de manejo (e.g. Woodworth 1999). Opções de manejo do parasitismo, mesmo quando consideradas pertinentes para atingir os objetivos propostos (evitar a extinção da espécie-alvo), devem passar por inúmeras análises detalhadas de viabilidade, pois envolvem graves questões éticas e financeiras (Ortega *et al.* 2005b), além dos potenciais efeitos negativos de se eliminar localmente um processo natural, que é o parasitismo de ninhos (Rothstein & Peer 2005).

Anexo 1. Sucesso de *Asthenes luizae* e *Molothrus bonariensis* em ninhos parasitados e não parasitados, durante os períodos de incubação e de ninhegos e ao longo de todo o ciclo do ninho, calculado pelo método de Mayfield (1961) e expresso em porcentagens. *Comparação (teste exato de Fisher) do sucesso de *A. luizae* entre ninhos não parasitados e parasitados, e de *M. bonariensis* com *A. luizae* em ninhos não parasitados e parasitados, nesta ordem.

	períodos	não parasitados	parasitados	p*
Ninhos	incubação	31,35	43,65	0,11
	ninhegos	36,32	55,53	<0,05
	todo o ciclo	11,39	24,24	<0,05
<i>Asthenes luizae</i>	incubação	31,35	24,80	0,34
	ninhegos	36,32	0,12	<0,001
	todo o ciclo	11,39	0,03	<0,001
<i>Molothrus bonariensis</i>	incubação	-	70,62	<0,001; <0,001
	ninhegos	-	41,37	0,56; <0,001
	todo o ciclo	-	29,22	<0,001; <0,001

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo contribuiu para o conhecimento da história natural das espécies de aves tropicais e da relação de nidoparasitismo com *Molothrus bonariensis*, ainda muito deficientes.

Este trabalho revela características até então desconhecidas acerca da biologia reprodutiva de *Asthenes luizae*, como o desenvolvimento dos ninhegos, descrição dos jovens, duração dos períodos de construção de ninhos, incubação, ninhegos e filhotes dependentes, participação de dois adultos na incubação e dispersão dos filhotes. A maioria das características condizem com padrão geral de Furnariidae, com exceção da duração do período de incubação, que é um dos maiores da família. Outros aspectos da biologia reprodutiva da espécie permanecem desconhecidos, como a sincronia da postura e eclosão dos ovos, variações naturais na duração dos períodos, divisão quantitativa do esforço no cuidado biparental, fatores que influenciam na escolha do local de nidificação e na disposição do ninho. Informações aqui relatadas podem basear hipóteses a serem testadas acerca da história de vida de *A. luizae*.

O baixo sucesso reprodutivo, dentre os menores da região neotropical, e baixa produtividade de filhotes, mostrados pelo presente estudo, constituem uma preocupação em relação à conservação de *A. luizae*. Altas taxas de parasitismo e de predação são as principais ameaças à reprodução desta espécie. A espécie não mostrou nenhum comportamento de defesa anti-parasitismo, e hipóteses a serem investigadas no futuro são postuladas. O parasitismo por *M. bonariensis* parece exercer um enorme impacto na aptidão reprodutiva, impedindo a produção de filhotes legítimos em ninhos parasitados no presente, além de potenciais efeitos negativos na sobrevivência e reprodução futuras. Acredita-se que o baixo tamanho amostral foi o principal impedimento em detectar o impacto do parasitismo no sucesso de *A. luizae* de forma quantitativa.

Os atributos da história de vida de *A. luizae*, como pequeno tamanho de ninhada e prolongado desenvolvimento, especialmente durante período de ovos e filhotes dependentes, longa estação reprodutiva e baixa produtividade condizem com o padrão de ritmo de vida de aves tropicais. Pequeno número de ninhada e desenvolvimento lento favorecem o parasitismo, enquanto a longa estação reprodutiva é um dos principais escapes da espécie a essa ameaça.

O sucesso reprodutivo extremamente reduzido em uma espécie ameaçada de extinção e com distribuição restrita, como é o caso de *A. luizae*, deve ser investigado em

termos de sua consequência para a viabilidade populacional. Apenas uma taxa de mortalidade de adultos extremamente baixa, ou altas taxas de imigrações, poderiam compensar em termos demográficos a baixa produtividade de filhotes estimada por fêmea. Caso contrário, pode-se inferir que a população estudada provavelmente esteja em declínio.

Torna-se urgente, portanto, a obtenção de maiores informações que permitam avaliar o sucesso reprodutivo e produtividade de *A. luizae* de forma mais segura, e a determinação de outros parâmetros demográficos, como longevidade e mortalidade de adultos. Abordagens em escala de paisagem, englobando um mapeamento refinado dos afloramentos rochosos podem estimar o acesso de *M. bonariensis* às áreas mais remotas. Estudos de longa duração com maior abrangência geográfica permitirão acessar a dinâmica das populações, revelando se o número de indivíduos da espécie está tendendo ou não ao declínio. Somente com essas informações será possível avaliar as possibilidades de manejo de forma segura. O primeiro passo foi dado com o presente estudo, que forneceu os dados primários fundamentais para a conservação de *Asthenes luizae*, uma espécie ameaçada e endêmica de um dos ambientes mais restritos do Brasil: os campos rupestres da Cadeia do Espinhaço.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguilar, T. M., Leite, L. O., & Marini, M. Â. (1999). Biologia da nidificação de *Lathrotriccus euleri* (Cabanis, 1968) (Tyrannidae) em fragmentos de mata de Minas Gerais. *Ararajuba*, 7(2), 125-133.
- Aguilar, T. M., Maldonado-Coelho, M., & Marini, M. Â. (2000). Nesting biology of the gray-hooded flycatcher (*Mionectes rufiventris*). *Ornitologia Neotropical*, 11, 223-230.
- Alves, M. A. S., & Cavalcanti, R. B. (1990). Ninhos, ovos e crescimento de filhotes de *Neothraupis fasciata*. *Ararajuba*, 1, 91-94.
- Amaral, M. F., & Macedo, R. H. F. (2003). Breeding patterns and habitat use in the endemic Curl-crested Jay of central Brazil. *Journal of Field Ornithology*, 74(4), 331-340.
- Anders, A. D., & Marshall, M. R. (2005). Increasing the Accuracy of Productivity and Survival Estimates in Assessing Landbird Population Status. *Conservation Biology*, 19(1), 66-74.
- Andrade, M. A., Andrade, M. V. G., Gontijo, R. G. R., & Souza, P. O. (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.
- Astíe, A. A., & Rebores, J. C. (2009). Shiny Cowbird parasitism of a low quality host: effect of host traits on a parasite's reproductive success. *Journal of Field Ornithology*, 80(3), 224-233.
- Badyaev, A. V. (1997). Avian life history variation along altitudinal gradients: an example with cardueline finches. *Oecologia*, 111, 365-374.
- Baldwin, S. P., Oberholser, H. C., & Worley, L. G. (1931). Measurements of birds. *Scientific Publications of the Cleveland Museum of Natural History*, 2, 1-165.
- Ball, G. F. (1983). Functional Incubation in Male Barn Swallows. *Auk*, 100, 998-1000.
- Benites, V. D. M., Caiafa, A. N., Mendonça, E. D. S., Schaefer, C. E., & Ker, J. C. (2003). Solos e vegetação nos Complexos Rupestres de Altitude da Mantiqueira e do Espinhaço. *Floresta e Ambiente*, 10(1), 76-85.
- Bennett, P. M., & Owens, I. P. F. (2002). *Evolutionary Ecology of birds: Life Histories, Mating Systems and Extinction*. Oxford University Press, Oxford.
- Best, L. B., & Stauffer, D. F. (1980). Factors affecting nesting success in riparian bird communities. *Condor*, 82, 149-158.

- BirdLife International (2010) IUCN Red List for birds. Disponível em: <<http://www.birdlife.org>>. Acesso em: 20/X/2010.
- Borges, F. J. A., & Marini, M. Â. (2010). Birds nesting survival in disturbed and protected Neotropical savannas. *Biodiversity and Conservation*, 19, 223-236.
- Brussard, P. F. (1991). The role of ecology in biological conservation. *Ecological Applications*, 1(1), 6-12.
- Burton, N. H. K. (2007). Intraspecific latitudinal variation in nest orientation among ground-nesting passerines: a study using published data. *The Condor*, 109, 441-446.
- Carvalho, C. B. V., Macedo, R. H. F., & Graves, J. A. (2007). Reproduction of Blue-black Grassquits in central Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 67(2), 275-281.
- Carrara, L. A., & Rodrigues, M. (2001). Breeding biology of the Rufous-fronted Thornbird *Phacellodomus rufifrons*, a Neotropical ovenbird. *International Journal of Ornithology*, 4(3-4), 209-217.
- Cavalcanti, R. B., & Pimentel, T. M. (1988). Shiny cowbird parasitism in central Brazil. *The Condor*, 90, 40-43.
- Chace, J., Farmer, C., Winfree, R., Curson, D. R., Jensen, W. E., Goguen, C. B., Robinson, S. K. (2005). Cowbird (*Molothrus* spp.) ecology: a review of factors influencing distribution and abundance across spatial scales of cowbirds. *Ornithological Monographs* 57, 45-70.
- Cirne, M. P., & López-Iborra, G. M. (2005). Breeding biology of Chestnut-capped Blackbirds in rice paddies in southern Brazil. *Journal of Field Ornithology*, 76(4), 411-416.
- Clark, K. L., & Robertson, R. J. (1981). Cowbird parasitism and evolution of anti-parasite strategies in the yellow warbler. *Wilson Bulletin*, 93(2), 249-258.
- Costa, L. M. (2007). Comunidade de aves dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço: um estudo no Alto da Boa Vista, Serra do Cipó, Minas Gerais . Monografia de Conclusão de Curso. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brasil.
- Costa, L. M., & Rodrigues, M. (2007). Novo registro de nidificação do beija-flor-de-gravata-verde *Augastes scutatus* estende período reprodutivo da espécie. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 15(1), 131-134.
- Cordeiro, P. H. C., Melo-Júnior, T. A., & Vasconcelos, M. F. (1998). A range extension for Cipó Canastero *Asthenes luizae* in Brazil. *Cotinga*, 10, 64-65.
- Crick, H. Q. P., Baillie, S. R., & Leech, D. I. (2010). The UK Nest Record Scheme: its value

- for science and conservation: Capsule A review of its methodology, analytical procedures and uses. *Bird Study*, 50(3), 254-270.
- Cruz, A., López-Ortiz, R., Ventosa-Febles, E. A., Wiley, J. W., Nakamura, T. K., Ramos-Alvarez, K. R., & Post, W. (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., Goguen, C. B., & Mathews, N. E. (2000). Long-distance commuting by brown-headed cowbirds in New Mexico. *The Auk*, 117(3), 795-802.
- D'Angelo Neto, S., Luz, G. R. D., & Vianna, M. D. O. P. (2006). Observações sobre o parasitismo de *Molothrus rufoaxillaris* sobre *Gnorimopsar chopi* e outros aspectos de sua história natural no norte de Minas Gerais: por que *Agelaioides fringillarius* não é parasitado?. *Unimontes Científica*, 8(1), 53-58.
- Dayton, P. K. (2003). The Importance of the Natural Sciences to Conservation. *The American naturalist*, 162(1), 1-13.
- Dayton, P. K., & Sala, E. (2001). Natural History: the sense of wonder, creativity and progress in ecology. *Scientia Marina*, 65(Suppl. 2), 199-206.
- de Heij, M. E., Den Hout, P. J. Van, & Tinbergen, J. M. (2006). Fitness cost of incubation in great tits (*Parus major*) is related to clutch size. *Proceedings of the royal society B*, 273, 2353-2361.
- de la Peña, M. R. (1987). *Nidos y huevos de las aves Argentinas*. Editado pelo autor, Santa Fe.
- Dearborn, D. C. (1999). Brown-headed cowbird nestling vocalizations and risk of predation. *Auk*, 116(2), 448-457.
- Delhey, K., Carrizo, M., Verniere, L. C., Mahler, B., & Peters, A. (2010). Seasonal variation in reproductive output of a neotropical temperate suboscine, the firewood-gatherer (*Anumbius annumbi*). *Auk*, 127(1), 222-231.
- Derryberry, E., Claramunt, S., O'Quin, K. E., Aleixo, A., Chesser, T., Remsen-Jr, J. V., et al. (2010). *Pseudasthenes*, a new genus of ovenbird (Aves: Passeriformes: Furnariidae). *Zootaxa*, 2416, 61-68.
- di Giacomo, A. G. (2005) *Aves de la Reserva El Bagual*, pp. 201-465. In: di Giacomo, A. G., & Krapovickas S. F. (orgs.). Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, Provincia de Formosa, Argentina. Inventario de la fauna de vertebrados y de la flora vascular de un área protegida del Chaco Húmedo. Aves Argentinas Asociación Ornitológica del Plata (Temas de Naturaleza y Conservación 4) , Buenos Aires.

- Dias, R. A., Gonçalves, M. S. S., & Bastazini, V. A. G. (2009). First nesting record of the Bay-Capped Wren-Spinetail *Spartonoica maluroides* (Aves, Furnariidae) in Brazil, with nest and nestling descriptions and notes on breeding behavior. *Iheringia. Série Zoologia*, 99(4), 449-455.
- Drummond, G. M., Machado, A. B. M., Martins, C. S., Mendonça, M. P., & Stehmann, J. R. (eds.). (2008). *Listas vermelhas das espécies da fauna e flora ameaçadas de extinção em Minas Gerais*. 2. ed. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte
- Dunning, J. B., Jr. 2007. *CRC Handbook of avian body masses*. 2. ed. CRC Press, Boca Raton.
- Faria, L. C. P., Carrara, L. A., & Rodrigues, M. (2008). Biologia reprodutiva do fura-barreira *Hylocryptus rectirostris* (Aves: Furnariidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 25(2), 172-181.
- Fernandez, G. J., & Mermoz, M. E. (2000). Effect of predation and cowbird parasitism on the nesting success of two sympatric neotropical marshbirds. *Wilson Bulletin*, 112(3), 354-364.
- Fiorini, V. D., Tuero, D. T., & Reboreda, J. C. (2009). Shiny cowbirds synchronize parasitism with host laying and puncture host eggs according to host characteristics. *Animal Behaviour*, 77(3), 561-568.
- 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), 1-49.
- Forzza, R. C., Leitman, P. M., Costa, A. F., Carvalho Jr., A. A., Peixoto, A. L., Walter, B. M.T., Bicudo, C., Zappi, D., Costa, D. P., Lleras, E., Martinelli, G., Lima, H. C., Prado, J., Stehmann, J. R., Baumgratz, J. F. A., Pirani, J. R., Sylvestre, L., Maia, L. C., Lohmann, L. G., Queiroz, L. P., Silveira, M., Coelho, M. N., Mamede, M. C., Bastos, M. N. C., Morim, M. P., Barbosa, M. R., Menezes, M., Hopkins, M., Secco, R., Cavalcanti, T. B., & Souza, V. C. (2010). *Lista de Espécies da Flora do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010>>. Acesso em: 3/XI/2010.
- Fraga, R. M. (1978). The Rufous-collared Sparrow as a host of the Shiny Cowbird. *Wilson Bulletin*, 90(2), 271-284.
- Fraga, R. M. (1980). The breeding of rufous horneros (*Furnarius rufus*). *Condor*, 82, 58-68.
- França, L. C., & Marini, M. Â. (2009). Teste do efeito de borda na predação de ninhos

- naturais e artificiais no Cerrado. *Zoologia*, 26(2), 241-250.
- França, L. F., & Marini, M. Â. (2010). Negative population trend for Chapada Flycatchers (*Suiriri islerorum*) despite high apparent annual survival. *Journal of Field Ornithology*, 81(3), 227-236.
- França, L. F., Sousa, N. O. D. M., Santos, L. R., Duca, C., Gressler, D. T., Borges, F. J. A., Lopes, L. E., Manica, L. T., Paiva, L. V., Medeiros, R. C. S., & Marini, M. Â. (2009). Passeriformes: nest predators and prey in a Neotropical Savannah in Central Brazil. *Zoologia*, 26(4), 799-802.
- Francisco, M. R. (2006). Breeding biology of the double-collared seedeater (*Sporophila caerulescens*). *Wilson Journal Of Ornithology*, 118(1), 85-90.
- Freitas, G. H. S. (2011). História natural de dois furnarídeos (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, Brasil
- Gaston, A. J. (1976). Brood Parasitism by the Pied Crested Cuckoo *Clamator jacobinus*. *Journal of Animal Ecology*, 45(2), 331-348.
- Geffen, E., & Yom-Tov, Y. (2000). Are incubation and fledging periods longer in the tropics?. *Journal of Animal Ecology*, 69, 59-73.
- Gill, F.B. 2007. *Ornithology*. 3. ed. W. H. Freeman and Company, Nova Iorque.
- Giocomo, J. J., Moss, E. D., Buehler, D. A., & Minser, W. G. (2008). Nesting biology of grassland birds at Fort Campbell, Kentucky and Tennessee. *Wilson Journal Of Ornithology*, 120(1), 111-119.
- Giulietti, A. M.; Pirani, J. R., & Harley, R. M. (1997). *Espinhaço Range region, Eastern Brazil*, pp. 397–404. In: Davis, S. D., Heywood, V. H., Herrera-MacBryde, O., Villalobos, J., & Hamilton, E. C. (eds.). *Centres of plant diversity: a guide and strategy for their conservation*. Volume 3: The Americas. Information Press, Oxford.
- Gomes, H. B. (2006). Nidificação e padrão de canto de *Asthenes luizae* (Aves: Furnariidae) na Serra do Cipó, Minas Gerais. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brasil.
- Gomes, H. B., & Rodrigues, M. (2010). The Nest of the Cipó Canastero (*Asthenes luizae*), an Endemic Furnariid from the Espinhaço Range, Southeastern Brazil. *The Wilson Journal of Ornithology*, 122(3), 600-603.
- Greeney, H. F. (2008a). Nest orientation of the Spotted Barbtail, *Premnoplex brunnescens*, is strongly correlated with stream flow. *Journal of Ethology*, 27(2), 203-208.

- Greeney, H. F. (2008b). Nestling growth and plumage development of the spotted barbtail (*Premnoplex brunnescens*). *Kempffiana*, 4(1), 21-29.
- Greeney, H. F. (2008c). The Spotted Barbtail (*Premnoplex brunnescens*): a review of taxonomy, distribution, and breeding biology, with additional observations from northeastern Ecuador. *Boletín SAO*, 18(1), 1-9.
- Gressler, D. T. 2008. Biologia e sucesso reprodutivo de *Sicalis citrina* Pelzeln, 1870 (Aves: Emberizidae) no Distrito Federal. Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília, Brasil.
- Hailman, J. P., & Woolfenden, G. E. (1985). Nest-defense of the Florida Scrub Jay and the problem of "incubation" by male passerines. *Wilson Bulletin*, 97(3), 370-372.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1), 1-9.
- Hau, M., Perfito, N., & Moore, I. (2008). Timing of breeding in tropical birds: mechanisms and evolutionary implications. *Ornitologia Neotropical*, 19(Suppl.), 39-59.
- Hensler, G. L., & Nichols, J. D. (1981). The Mayfield method of estimating nesting success: a model, estimators and simulation results. *Wilson Bulletin*, 93(1), 42-53.
- Hoy, G., & Ottow, J. (1964). Biological and oological studies of the Molothrine cowbirds (Icteridae) of Argentina. *Auk*, 81, 186-203.
- Jacobi, C. M., & del Sarto, M. C. L. (2007). Pollination of two species of *Vellozia* (Velloziaceae) from high-altitude quartzitic grasslands, Brazil. *Biological Journal of the Linnean Society*, 21(2), 325-333.
- Jehle, G., Adams, A. A. Y., Savidge, J. A., & Skagen, S. K. (2004). Nest survival estimation: a review of alternatives to the Mayfield estimator. *Condor*, 106, 472-484.
- Jetz, W., Sekercioglu, C. H., & Böhnig-Gaese, K. (2008). The worldwide variation in avian clutch size across species and space. *PLoS Biology*, 6(12), 2650-2657.
- Johnson, D. H. (1979). Estimating nest success: the Mayfield method and an alternative. *Auk*, 96(4), 651-661.
- Kattan, G. H. (1997). Shiny cowbirds follow the "shotgun" strategy of brood parasitism. *Animal Behaviour*, 53, 647-654.
- Kennedy, E. D., & White, D. W. (1992). Nest building in house wrens. *Journal of Field Ornithology*, 63(1), 35-42.
- King, J. R. (1973). Reproductive relationships of the rufous-collared sparrow and the Shiny Cowbird. *Auk*, 90, 19-34.

- Kirwan, G. M., Bodrati, A., & Cockle, K. (2010). The nest of the bay-ringed tyrannulet (*Phylloscartes sylviolus*), a little-known atlantic forest endemic, supports a close relationship between phylloscartes and pogonotriccus. *Ornitologia Neotropical*, *21*, 397-408.
- Kus, B. E., & Whitfield, M. J. (2005). Parasitism, productivity, and population growth: response of least bell's vireos (*Vireo bellii pusillus*) and southwestern willow flycatchers (*Empidonax traillii extimus*) to cowbird (*Molothrus* spp.) control. *Ornithological Monographs*, *57*, 16-27.
- Lagos, A. R., Marques, R. V., Moreno, A. B., Silva, K. V. K. A., & Alves, M. A. S. (2005). Incubation and rearing-effort partitioning of wing-banded hornero *Furnarius figulus* (Passeriformes: Furnariidae). *Brazilian Journal of Biology*, *65*(2), 281-286.
- Langmore, N. E., Kilner, R. M., Butchart, S. H. M., Maurer, G., Davies, N. B., Cockburn, A., Macgregor, N. A., Peters, A. Magrath, M. J. L., & Dowlingd, D. K. (2005). The evolution of egg rejection by cuckoo hosts in Australia and Europe. *Behavioral Ecology*, *16*(4), 686-692.
- Lima, A. M. X., & Roper, J. J. (2009). Population dynamics of the black-cheeked gnateater (*Conopophaga melanops*, Conopophagidae) in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, *25*, 605-613.
- Llambías, P. E., Ferretti, V., Cardoni, D. A., & Maldonado, J. E. (2009). Breeding Success and Social Mating System of the Bay-capped Wren-Spintail (*Spartonoica maluroides*). *Wilson Journal Of Ornithology*, *121*(4), 803-807.
- Lombardo, M. P., Bosman, R. M., Faro, C. A., Houtteman, S. G., & Kluisza, T. S. (1995). Effect of Feathers as Nest Insulation on Incubation Behavior and Reproductive Performance of Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *Auk*, *112*(4), 973-981.
- Lopes, L. E., & Marini, M. Â. (2005). Biologia reprodutiva de *Suiriri affinis* e *S. islerorum* (Aves: Tyrannidae) no Cerrado do Brasil central. *Papéis Avulsos de Zoologia*, *12*, 127-141.
- Lopes, L. E., Fernandes, A. M., & Marini, M. Â. (2005). Predation on vertebrates by Neotropical passerine birds. *Lundiana*, *6*(1), 57-66.
- Machado, A. B. M., Drummond, G. M., & Paglia, A. P. (eds.). (2008). *Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília. Fundação Biodiversitas. Série Biodiversidade n° 19, Belo Horizonte.
- Madeira, J. A., & Fernandes, G. W. (1999). Reproductive phenology of sympatric taxa of *Chamaecrista* (Leguminosae) in Serra do Cipó, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*,

15, 463-479.

- Maia, V. C., & Fernandes, G. W. (2007). *Myrciariamyia admirabilis*, a new species of gall midge (Diptera, Cecidomyiidae) associated with *Erythroxylum suberosum* (Erythroxylaceae). *Zootaxa*, 1554, 41 – 48.
- Mallet-Rodrigues, F., Parrini, R., Pimentel, L. M. S., & Bessa, R. (2010). Altitudinal distribution of birds in a mountainous region in southeastern Brazil. *Zoologia*, 27(4), 503-522.
- Manolis, J. C., Andersen, D. E., & Cuthbert, F. J. (2000). Uncertain nest fates in songbird studies and variation in Mayfield estimation. *Auk*, 117(3), 615-626.
- Marini, M. A., & Durães, R. (2001). Annual patterns of molt and reproductive activity of passerines in south-central Brazil. *Condor*, 103, 767-775.
- Marini, M. Â., & Garcia, F. I. (2005). Conservação de aves no Brasil. *Megadiversidade*, 1(1), 95-102.
- Marini, M. Â., Lobo, Y., Lopes, L. E., França, L. F., & Paiva, L. V. (2009a). Biologia reprodutiva de *Tyrannus savana* (Aves, Tyrannidae) em cerrado do Brasil Central. *Biota Neotropica*, 9(1), 55-63.
- Marini, M. Â., Sousa, N., Borges, F., & Silveira, M. (2009b). Biologia reprodutiva de *Elaenia cristata* (Aves: Tyrannidae) em cerrado do Brasil central. *Neotropical Biology and Conservation*, 4(1), 2-12.
- Martin, T. E. (1995). Avian Life History Evolution in Relation to Nest Sites, Nest Predation, and Food. *Ecological Monographs*, 65(1), 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(4), 263-272.
- Martin, T. E., & Li, P. (1992). Life history traits of open- vs. cavity-nesting birds. *Ecology*, 73(2), 579-592.
- Martin, T. E., & Roper, J. J. (1988). Nest predation and nest-site selection of a western population of the hermit thrush. *Condor*, 90, 51-57.
- Martin, T. E., Scott, J., & Menge, C. (2000). Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proceedings of the Royal Society of London series B*, 267, 2287-2293.
- Massoni, V., & Reboreda, J. C. (1998). Costs of brood parasitism and the lack of defenses on the yellow-winged blackbird - shiny cowbird system. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42, 273-280.
- Mayfield, H. F. (1961). Nesting success calculated from exposure. *Wilson Bulletin*, 73(3),

255-261.

- Mayfield, H. F. (1975). Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bulletin*, 87(4), 456-466.
- Medeiros, R. C. S., & Marini, M. Â. (2007). Biología reproductiva de *Elaenia chiriquensis* (Lawrence) (Aves, Tyrannidae) em Cerrado do Brasil Central. *Revista Brasileira de Zoologia*, 24(1), 12-20.
- Melo, E. D. (2000). Polygonaceae da Cadeia do Espinhaço, Brasil. *Acta Botânica Brasílica*, 14(3), 273-300.
- Mermoz, M. E., & Reboreda, J. C. (1999). Egg-laying behaviour by shiny cowbirds parasitizing brown-and-yellow marshbirds. *Animal Behaviour*, 58, 873-882.
- Mezquida, E. T. (2001). La reproducción de algunas especies de Dendrocolaptidae y Furnariidae en el desierto del Monte Central, Argentina. *Hornero*, 16(1), 23-30.
- Mezquida, E. T. (2004). Patrones de orientación de los nidos de Passeriformes en una zona árida del centro-oeste de Argentina. *Ornitología Neotropical*, 15(2), 145-153.
- Monaghan, P., & Nager, R. G. (1997). Why don't birds lay more eggs?. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(7), 270-274.
- Moreno, J., Merino, S., Lobato, E., Rodríguez-Gironés, M. A., & Vásquez, R. A. (2007). Sexual Dimorphism and Parental Roles in the Thorn-Tailed Rayadito (Furnariidae). *The Condor*, 109(2), 312-320.
- Murray, B. G. (2000). Measuring annual reproductive success in birds. *Condor*, 102, 470-473.
- Murray, D. L., & Fuller, M. R. (2000). *A Critical Review of the Effects of Marking on the Biology of Vertebrates*, pp. 15-64. In: Boitani, L., & Fuller, T. K. (eds.). *Research techniques in animal ecology: Controversies and Consequences*. Columbia University Press, Nova Iorque.
- Narosky, S., Fraga, R., & de la Peña, M. (1983). *Nidificación de las aves Argentinas (Dendrocolaptidae y Furnariidae)*. Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires.
- Nóbrega, P. F. A. D., & Pinho, J. B. (2010). Biología reproductiva e uso de habitat por *Cantorchilus leucotis* (Lafresnaye, 1845) (Aves, Troglodytidae) no Pantanal, Mato Grosso, Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 50(31), 511-517
- Nores, A. I., & Nores, M. (1994). Nest building and nesting behavior the brown cacholote. *Wilson Bulletin*, 106(1), 106-120.
- Noss, R. F. (1996). The Naturalists Are Dying off. *Conservation Biology*, 10(1), 1-3.
- Oliveira, C. M., & Frizzas, M. R. (2008). Insetos de Cerrado: distribuição estacional e

- abundância. *Boletim de pesquisa e desenvolvimento, Embrapa Cerrados*, 216, 1-26.
- Ortega, C., Chace, J. F., & Peer, B. D. (2005a). Research directions and cowbird (*Molothrus* spp.) management. *Ornithological Monographs* 57, 1-5.
- Ortega, C., Cruz, A., & Mermoz, M. E. (2005b). Issues and controversies of cowbird (*Molothrus* spp.) management. *Ornithological Monographs* 57, 6-15.
- Payne, R. B. (1977). The Ecology of Brood Parasitism in Birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8, 1-28.
- Pearman, M. (1990). Behaviour and vocalizations of an undescribed Canastero *Asthenes* sp. from Brazil. *Bulletin of British Ornithological Club*, 110(3), 145-153.
- Pease, C. M., & Grzybowski, J. A. (1995). Assessing the consequences of brood parasitism and nest predation on seasonal fecundity in passerine birds. *Auk*, 112(2), 343-363.
- Peer, B. D. (2006). Egg destruction and egg removal by avian brood parasites: adaptiveness and consequences. *Auk*, 123(1), 16-22.
- Perkins, D. W., & Vickery, P. D. (2007). Nest Success of Grassland Birds in Florida Dry Prairie. *Southeastern Naturalist*, 6(2), 283-292.
- Perrins, C. M., & T. R. Birkhead. (1983). *Avian ecology*. Blackie, Glasgow
- Petersen, A. J. (1955). The breeding cycle in the bank swallow. *Wilson Bulletin*, 67(4), 235-286.
- Petersen, K. L., & Best, L. B. (1985). Nest-site selection by sage sparrows. *Condor*, 87, 217-221.
- Pinheiro, F., Diniz, I. R., Coelho, D., & Bandeira, M. P. S. (2002). Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology*, 27, 132-136.
- Pinho, J. B., Lopes, L. E., Morais, D. H. D., & Fernandes, A. M. (2006). Life history of the Mato Grosso Antbird *Cercomacra melanaria* in the Brazilian Pantanal. *Ibis*, 148, 321-329.
- Porto, G. R., & Piratelli, A. (2005). Etograma da maria-preta, *Molothrus bonariensis* (Gmelin) (Aves, Emberizidae, Icterinae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 22(2), 306-312.
- Post, W., & Wiley, J. W. (1977). Reproductive interactions of the shiny cowbird and the yellow-shouldered blackbird. *Condor*, 79, 176-184.
- Post, W., Cruz, A., & McNair, D. B. (1993). The North American invasion pattern of the shiny cowbird. *Journal of Field Ornithology*, 64(1), 32-41.
- Powell, L. A. (2007). Approximating variance of demographic parameters using the delta

- method: a reference for avian biologists. *Condor*, 109, 949-954.
- Primack R.B., & Rodrigues, E. (2001). *Biologia da Conservação*. Midiograf, Londrina.
- Rappole, J. H., & Tipton, A. R. (1991). New harness design for attachment transmitters of radio to small passerines. *Journal of Field Ornithology*, 62(3), 335-337.
- Reboreda, J. C., Mermoz, M. E., Massoni, V., Astié, A. A., & Rabuffetti, F. L. (2003). Impacto del parasitismo de cría del tordo renegrado (*Molothrus bonariensis*) sobre el éxito reproductivo de sus hospedadores. *Hornero*, 18(2), 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, Brasil.
- Remsen, J. V. (2003) *Family Furnariidae (ovenbirds)*, pp. 162–357. In: del Hoyo, J., Elliot, A., & Christie, D. A. (eds). *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 8. Lynx Edicions, Barcelona.
- Ribeiro, J. F., & Walter, B. M. T. (1998). *Fitofisionomias do bioma Cerrado*, pp. 87-166. In: Sano, S. M., & Almeida, S. P. (eds.). *Cerrado: ambiente e flora*. Embrapa Cerrados, Brasília.
- Ribeiro, K. T., Nascimento, J. S., Madeira, J. A., & Ribeiro, L. C. (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(1), 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., & Bloom, G. (1977). Components of avian breeding productivity. *Auk*, 94, 86-96.
- Ridgely, R. S., & Tudor, G. (1989). *The birds of South America*. Vol. 1. Oxford University Press, Oxford.
- Robinson, W. D., Hau, M., Klasing, K. C., Wikelsi, M., Brawn, J. D., Austin, S. H., Tarwater, C. E., & Ricklefs, R. E. (2010). Diversification of life histories in new world birds. *Auk*, 127(2), 253-262.
- Robinson, W. D., Robinson, T. R., Robinson, S. K., & Brawn, J. D. (2000). Nesting success of understory forest birds in central Panama. *Journal of Avian Biology*, 31, 151-164.

- Rodrigues, M. (2005). Corruíra, *Troglodytes musculus* (Troglodytidae) preda ninho de sabiá-barranco, *Turdus leucomelas* (Turdidae). *Revista Brasileira de Ornitologia*, 13(2), 187-189.
- Rodrigues, M., & Costa, L. M. (2006). Diversidade e conservação de aves na Serra do Cipó, Minas Gerais. *Atualidades Ornitológicas*, 130, 28.
- Rodrigues, M., & Crick, H. Q. P. (1997). The breeding biology of the Chiffchaff *Phylloscopus collybita* in Britain: a comparison of an intensive study with records of the BTO Nest Record Scheme. *Bird Study*, 44, 374-383.
- Rodrigues, M., Freitas, G. H. S., Costa, L. M., Dias, D. F., & Varela, M. L. M. (2011). Avifauna, Alto do Palácio, Serra do Cipó National Park, state of Minas Gerais, southeastern Brazil. *Check List*, 7(2), 151-161.
- Roper, J. J. (2005). Try and try again: nest predation favors persistence in a neotropical bird. *Ornitologia 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. *Ecology*, 21, 481-508.
- Rothstein, S. I., & Peer, B. D. (2005). Conservation solutions for threatened and endangered cowbird (*Molothrus* spp.) hosts: separating fact from fiction. *Ornithological Monographs* 57, 98-114.
- Rubio, T. C., & Pinho, J. B. (2008). Biologia reprodutiva de *Synallaxis albilora* (Aves: Furnariidae) no Pantanal de Poconé, Mato Grosso. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 48(17), 181-197.
- Sackmann, P., & Rebores, J. C. (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.-E., & Bakke, Ø. (2000). Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology*, 81(3), 642-653.
- Santos, L. R. D., & Marini, M. Â. (2010). Breeding biology of White-rumped Tanagers in central Brazil. *Journal of Field Ornithology*, 81(3), 252-258.
- Sato, N. J., Tokue, K., Noske, R. A., Mikami, O. K., & Ueda, K. (2010). Evicting cuckoo nestlings from the nest: a new anti-parasitism behaviour. *Biology letters*, 6(1), 67-9.
- Sealy, S. G. (1992). Removal of yellow warbler eggs in association with cowbird parasitism. *Condor*, 94, 40-54.

- Sede, S. M., Morrone, O., Giussani, L. M., & Zuloaga, F. O. (2008). Phylogenetic Studies in the Paniceae (Poaceae): a Realignment of Section *Lorea* of *Panicum*. *Systematic Botany*, 33(2), 284-300.
- Sick, H. (1958). Notas biológicas sobre o gaudério, "*Molothrus bonariensis*" (Gmelin) (Icteridae, Aves). *Revista Brasileira de Biologia*, 18(4), 417-431.
- Sick, H. (1997). *Ornitologia brasileira*. 2. ed. Nova Fronteira, Rio de Janeiro.
- Silva-Júnior, M. C. (2005). *100 árvores do Cerrado: guia de campo*. Redes de sementes do cerrado, Brasília.
- Simon, J. E., & Pacheco, S. (2005). On the standardization of nest descriptions of neotropical birds. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 13(2), 143-154.
- Skutch, A. F. (1962). The constancy of incubation. *Wilson Bulletin*, 74(2), 115-152.
- Skutch, A. F. (1969). *Life Histories of Central American Birds III: Families Cotingidae, Pipridae, Formicariidae, Furnariidae, Dendrocolaptidae, and Picidae*. Pacific Coast Avifauna, (Cooper Ornithological Society) No 35., Berkeley.
- Skutch, A. F. (1985). Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds, reviewed. *Ornithological Monographs*, 36: 575-594.
- Smith, L. B., & Ayensu, E. S. (1976). A Revision of American Velloziaceae. *Smithsonian Contributions to Botany*, 30, 1-172.
- Soares, C. G. D. (2007). Biologia e conservação de *Neothraupis fasciata* (Aves: Thraupidae) no cerrado do Brasil central. Tese de Doutorado, Universidade de Brasília, Brasília, Brasil.
- Souza, F. L., & Santos, C. A. (2007). Climate and nest opening orientation in *Furnarius rufus* (Furnariidae). *Iheringia, Série Zoologia*, 97(3), 293-295.
- Souza, V. C., & Lorenzi, H. (2005). *Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II*. Instituto Plantarum, Nova Odessa.
- Studer, A., & Teixeira, D. M. (1993). Notas sobre a biologia reprodutiva de *Asthenes luizae* Vielliard, 1990 (Aves, Furnariidae), p. 44. In: Cirne, M. P. (ed.). Resumos do III Congresso Brasileiro de Ornitologia. Editora da Universidade Católica de Pelotas. Pelotas.
- Studer, A., & Vielliard, J. (1990). The nest of the Wing-banded Hornero *Furnarius figulus* in Northeastern Brazil. *Ararajuba*, 1, 39-41.
- Stutchbury, B. J. M., & Morton, E. S. (2001). *Behavioral ecology of tropical birds*. Academic Press, London.

- Stutchbury, B. J. M., & Morton, E. S. (2008). Recent advances in the behavioral ecology of tropical birds. *Wilson Journal Of Ornithology*, 120(1), 26-37.
- Sykes Jr., Paul W., Jr., Bocetti, C. I., & Moore, L. A. (1993). Male Kirtland's Warbler with incubation patch. *Wilson Bulletin*, 105(2), 356-359.
- Tarwater, C. E., & Brawn, J. D. (2010). Family living in a Neotropical bird: variation in timing of dispersal and higher survival for delayed dispersers. *Animal Behaviour*, 80(3), 535-542.
- Taylor, B. L., & Gerrodette, T. (1993). The Uses of Statistical Power in Conservation Biology: The Vaquita and Northern Spotted Owl. *Conservation Biology*, 7(3), 489-500.
- Thompson, B. C., Knadle, G. E., Brubaker, D. L., & Brubaker, K. S. (2001). Nest success is not an adequate comparative estimate of avian reproduction. *Journal of Field Ornithology*, 72(4), 527-536.
- Tuero, D. T., Fiorini, V. D., & Reboreda, J. C. (2007). Effects of Shiny Cowbird *Molothrus bonariensis* parasitism on different components of House Wren *Troglodytes aedon* reproductive success. *Ibis*, 149, 521-529.
- 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(4), 348-362.
- Vasconcelos, M. F., & Rodrigues, M. (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), 1-29.
- Vasconcelos, M. F., D'Angelo-Neto, S., & Fjeldså, J. (2008a). Redescription of Cipó Canastero *Asthenes luizae*, with notes on its systematic relationships. *Bulletin of British Ornithological Club*, 128(3), 179-186.
- Vasconcelos, M. F., D'Angelo-Neto, S., & Rodrigues, M. (2002). A range extension for the Cipó Canastero *Asthenes luizae* and the consequences for its conservation status. *Bulletin of British Ornithological Club*, 122(1), 7-10.
- Vasconcelos, M. F., Ribeiro, F. M. F., & Pardini, H. (2008b). Primeiro registro do João-cipó (*Asthenes luizae*) no Parque Nacional das Sempre-Vivas, Minas Gerais. *Atualidades Ornitológicas*, 145, 15.
- Vaurie, C. (1980). Taxonomy and geographical distribution of the Furnariidae (Aves, Passeriformes). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 166(1), 1-357.

- Viana, L. R., Fernandes, G. W., & Silva, C. A. (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.
- Vielliard, J. M. 1995. *Guia sonoro das aves do Brasil*. Sociedade Brasileira de Ornitologia e Fundação O Boticário de Proteção à Natureza, Campinas. (CD-ROM 1).
- Voss, M. A., Rutter, M. A., Zimmerman, N. G., & Moll, K. M. (2008). Adaptive value of thermally inefficient male incubation in Barn Swallows (*Hirundo rustica*). *Auk*, 125(3), 637-642.
- Webb, T. J., Olson, V. A., Székely, T., & Freckleton, R. P. (2010). Who cares? Quantifying the evolution of division of parental effort. *Methods in Ecology & Evolution*, 1, 221-230.
- Wesolowski, T., & Tomialojc', L. (2005). Nest sites, nest depredation, and productivity of avian broods in a primeval temperate forest: do the generalisations hold? *Journal of Avian Biology*, 36(5), 361-367.
- Wiersma, P., Muñoz-Garcia, A., Walker, A., & Williams, J. B. (2007). Tropical birds have a slow pace of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(22), 1-6.
- Wikelski, M., Hau, M., & Wingfield, J. C. (2000). Seasonality of reproduction in a neotropical rain forest bird. *Ecology*, 81(9), 2458-2472.
- Wilmers, T. J., Bowman, R., & Samuel, D. E. (1985). Notes on incubation by male Kestrels in West Virginia, Pennsylvania, and Southern Quebec. *North American Bird Bander*, 10(1), 6-8.
- 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(1), 67-76.
- Yom-Tov, Y., Christie, M. I., & Iglesias, G. J. (1994). Clutch size in passerines of southern South America. *Condor*, 96, 170-177.
- Zyskowski, K., & Prum, R. O. (1999). Phylogenetic analysis of the nest architecture neotropical ovenbirds (Furnariidae). *Auk*, 116(4), 891-911.