



Universidade de Brasília

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de Pós-Graduação em Ecologia

**INFLUÊNCIA DOS RECURSOS ALIMENTARES SOBRE A
REPRODUÇÃO DE *Neothraupis fasciata* (Aves, Thraupidae)**



Zélia da Paz Pereira

Brasília – DF

2011

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

**INFLUÊNCIA DOS RECURSOS ALIMENTARES SOBRE A
REPRODUÇÃO DE *Neothraupis fasciata* (Aves, Thraupidae)**

Zélia da Paz Pereira

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

Orientador: Miguel Ângelo Marini, Ph. D.

Brasília – DF

2011

Universidade de Brasília

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Dissertação de Mestrado

**INFLUÊNCIA DOS RECURSOS ALIMENTARES SOBRE A
REPRODUÇÃO DE *Neothraupis fasciata* (Aves, Thraupidae)**

Zélia da Paz Pereira

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Miguel Ângelo Marini

Orientador UnB

Profa. Dra. Ivone R. Diniz

Membro Titular - UnB

Dr. James J. Roper

Membro Titular - Econciência

Profa. Dra. Regina H. F. Macedo

Membro Suplente - UnB

AGRADECIMENTOS

Agradeço imensamente a Deus, que em todos os momentos de minha vida eu vi atuar para que eu pudesse alcançar meus objetivos profissionais e pessoais a fim de crescer e ser uma pessoa melhor. Cada vez mais creio e tenho fé em Sua assistência amiga e em como me ajuda nos pequenos e grandes momentos, mesmo quando me sinto abatida e exausta na caminhada, adquiro força e me reergo, graças a Sua luz.

Sou eternamente grata aos meus familiares e aos meus antepassados pela oportunidade de estar aqui e poder buscar melhorar cada vez mais, levando o nome e os sentimentos da minha família nos trilhos do crescimento e da prosperidade. Em especial agradeço aos meus pais, Milton e Manoela, aos meus irmãos, Paulo, Ednaldo e Daniela, e à minha tia Ilda, que sempre apoiaram minhas decisões e acreditaram quando eu investi em meus sonhos, mesmo que isso significasse estar longe deles.

Agradeço a Leandro, Luiz, Juliana, Madalena, Cyntia, Denis, Silvedi, Neander, Fábio e Luane, importantes em diversos momentos de crescimento, mesmo que estes fossem doídos e difíceis de aceitar, estavam ali e me apoiaram para melhorar e ajudaram a crescer minha própria decisão pessoal de vencer os empecilhos e dificuldades e buscar ser feliz. Não poderia deixar de agradecer também a Alan, Priscila, Sheila, Lílian, André, Yonara, Mariana, Luiza, Daniel, Nelma, Paulo, Pedro e Sebastião, todos amigos, companheiros e colegas importantes e que me auxiliaram em diversos momentos.

Quero agradecer aos professores que fizeram parte de toda a minha história acadêmica, Dona Célia, Maria Auxiliadora, Luiz, Olga, Marcus, Celine, e tantos outros que não mencionei, mas que estão no meu coração e na minha memória. Todos são exemplos de firmeza, de realização e amor à profissão.

Ao meu orientador, Miguel Ângelo Marini, por me receber em seu laboratório e me propiciar tantas oportunidades de crescimento e aprendizado. Admiro o profissional que ele é, e isso dá força e inspiração para seguir os mesmos passos e buscar a realização que enxergo nele. Mas, mais que isso, agradeço a pessoa amiga e maravilhosa com quem pude contar num momento em que minha vida mudou completamente. Muito obrigada Miguel!

Agradeço ao Dr. James J. Roper, à Profa. Dra. Ivone R. Diniz e a Profa. Dra. Regina H. F. Macedo, que aceitaram ser membros da banca examinadora do meu trabalho.

À coordenação e secretaria de Pós-Graduação em Ecologia pelo auxílio durante a realização do curso de mestrado. À CAPES, pela concessão de bolsa durante toda a vigência do curso, ao CNPq e ao Decanato de Pesquisa e Pós-Graduação (DPP/UnB) pelo apoio financeiro que permitiram a realização deste trabalho e participação em eventos científicos. À administração da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE) pela autorização da realização deste estudo na reserva.

À todos, finalmente, que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho.

ÍNDICE

RESUMO	02
ABSTRACT	04
INTRODUÇÃO	06
MÉTODOS	09
Área e período de estudo	09
Espécie de estudo	09
Recursos alimentares	10
Procura e monitoramento de ninhos	14
Volume dos ovos e taxa de crescimento de ninhegos	14
Análises estatísticas	15
RESULTADOS	16
Recursos alimentares	16
Reprodução	16
Teste das hipóteses	19
<i>Relação entre número de ovos por ninho e recursos alimentares</i>	19
<i>Relação entre volume de ovos e recursos alimentares</i>	19
<i>Relação entre taxa de crescimento de ninhegos e recursos alimentares</i>	21
DISCUSSÃO	24

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 29

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Mapa esquemático da área de estudo na ESECAE com 100 ha e 400 parcelas de 50x50 m, com localização dos 30 territórios de *Neothraupis fasciata* (linhas cinzas) determinados em 2005 (Duca 2007) e dos 30 pontos de coleta de recursos (círculos pretos), incluindo algumas delimitações vegetais presentes na área..... 12
- Figura 2.** Armadilha de solo utilizada para coleta de artrópodes na área de estudo da ESECAE. A) Detalhe da armadilha e B) Detalhe da armadilha com amostra após sete dias de exposição..... 13
- Figura 3.** Algumas espécies de plantas que ofertaram frutos na área de estudo da ESECAE entre agosto de 2009 e dezembro de 2010. A) *Psittacanthus robustus* (Mart., Loranthaceae); B) *Ouratea hexasperma* (St. Hil., Ochnaceae) e C) *Miconia albicans* (Sw., Melastomataceae)..... 13
- Figura 4.** Biomassa (g) de artrópodes coletados (A) e frutos estimados (B) na área de estudo da ESECAE entre agosto de 2009 e dezembro de 2010. Os números 1 e 2 após os meses indicam a 1ª e 2ª quinzena de cada mês, respectivamente..... 17
- Figura 5.** Proporção de ninhos das primeiras ninhadas de *Neothraupis fasciata* com ovos (.....) e ninhegos (-----) e variação da biomassa de artrópodes (—) e frutos (===) na ESECAE entre agosto e dezembro de 2009 (N = 19) (A) e 2010 (N = 16) (B). Os números 1 e 2 após os meses indicam a 1ª e 2ª quinzena de cada mês, respectivamente. Valores de biomassa de frutos devem ser multiplicados por 5..... 18

Figura 6. Relação entre o tamanho da ninhada de *Neothraupis fasciata* e as biomassas (g) de recursos referentes à semana anterior à postura dos ovos de cada ninho em cada território. A) artrópodes e frutos, B) somente artrópodes e C) somente frutos; (●) 2009 e (○) 2010..... 20

Figura 7. Relação entre o volume (cm³) dos ovos de *Neothraupis fasciata* e as biomassas (g) de: A) artrópodes e frutos, B) artrópodes e C) frutos, referentes à semana anterior à postura dos ovos de cada ninho em cada território. (●) 2009; (○) 2010..... 22

Figura 8. Relação entre a taxa de crescimento (g/dia) de ninhegos de *Neothraupis fasciata* e as biomassas de A) recursos (artrópodes e frutos), B) artrópodes e C) frutos referentes ao período de crescimento dos ninhegos em cada território. (●) 2009; (○) 2010..... 23

Figura 9. Duração estimada das fases do período reprodutivo considerando as primeiras ninhadas de *Neothraupis fasciata* em 2009 (N = 19) e 2010 (N = 16) na ESECAE. **O**: período de ovos (postura e incubação); **N**: período de ninhegos (eclosão e cuidado parental); e **F**: período de filhotes (após a saída dos ninhos); biomassa de artrópodes (—) e frutos (-----). Os números 1 e 2 após os meses indicam a 1^a e 2^a quinzena do mês, respectivamente. Valores de biomassa de frutos devem ser multiplicados por 5..... 24

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1. Volume médio dos ovos (cm ³) e número de ninhos de <i>Neothraupis fasciata</i> na ESECAE em 2009 e 2010 para ninhadas de 1, 2 e 3 ovos	21
---	----

*“Eu que reclamava que não tinha sapatos,
encontrei um homem que não tinha pés.*

Provérbio Chinês

RESUMO

A disponibilidade de alimento é o fator mais importante na determinação do período de reprodução das aves capaz de influenciar diversos parâmetros como tamanho da ninhada, crescimento de ninhegos e saída dos filhotes do ninho. Este estudo objetivou testar três hipóteses sobre a influência da disponibilidade de alimento na reprodução de *Neothraupis fasciata*, um traupídeo endêmico do Cerrado: a) na determinação do número de ovos por ninho e do volume dos ovos, b) na taxa de crescimento e período de ninhegos e c) período de filhotes após saída do ninho. O estudo foi realizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas - DF, onde foram amostrados recursos alimentares através de coletas de artrópodes e estimativa de oferta de frutos de agosto de 2009 a dezembro de 2010. A procura por ninhos foi realizada em todos os substratos com potencial para nidificação nas estações reprodutivas de 2009 e 2010. Foram calculados o volume dos ovos pelas medidas de comprimento e largura, e a taxa de crescimento dos ninhegos usando a massa corporal. Foi registrado para o ano de 2009 um pico de biomassa de artrópodes nas duas quinzenas de novembro e de frutos em outubro. O aumento de biomassa de artrópodes e frutos de 2010 foi constante e menos acentuado quando comparado a 2009. Em 2009, foi registrado um pico de ninhos com presença de ovos na primeira quinzena de setembro, e um pico de ninhos com presença de ninhegos na segunda quinzena de setembro e na primeira de outubro. Em 2010, o pico de ninhos com ovos ocorreu na segunda quinzena de setembro e primeira quinzena de outubro e de ninhegos nas duas quinzenas de outubro. Não houve relação entre o número e o volume de ovos colocados por ninho e os recursos alimentares do território de cada ninho. A taxa de crescimento dos ninhegos aumentou significativamente com a biomassa de artrópodes de cada território. O pico de artrópodes, em 2009, ocorreu quando já havia ocorrido a saída dos primeiros filhotes dos ninhos. E em 2010 houve baixa disponibilidade de recursos comparados a 2009 quando houve a saída dos filhotes dos ninhos. A reprodução de *N.*

fasciata foi relacionada aos recursos alimentares somente na fase de crescimento de ninhegos e saída dos filhotes do ninho, corroborando as hipóteses de que os recursos são importantes nestas fases, de forma a garantir o sucesso reprodutivo dos pais. *Neothraupis fasciata* foi capaz de sincronizar sua reprodução de acordo com a duração da estação e a disponibilidade de alimento no ambiente.

Palavras-chave: disponibilidade de recursos, artrópodes, frutos, tamanho de ninhada, volume de ovos, taxa de crescimento.

ABSTRACT

Food availability is the most important factor determining the nesting period of birds affecting many reproductive parameters, such as clutch size, nestling growth and nestlings' period. This study tested three hypotheses about the influence of food availability on reproduction of the White-banded Tanager (*Neothraupis fasciata*), an endemic bird of Brazilian Cerrado: a) clutch size and the volume of eggs, b) nestlings growth rate and period, and c) fledglings period. The study was conducted at the Estação Ecológica de Águas Emendadas - DF, where food resources were sampled through collection of arthropods (pitfall traps) and estimated fruit availability, every 15 days, from August 2009 to December 2010. Nests were searched on all substrates with potential for nesting in the breeding seasons of 2009 and 2010. Measurements of length and width of eggs were used to calculate their volume and two weight estimates to calculate nestlings' growth rate. I recorded for 2009 a peak of arthropod biomass in November and fruits in October. The peak of arthropods and fruits of 2010 was constant and less marked when compared with 2009. I recorded a peak of nests with eggs in 2009, in the first half of September, while nestlings peaked in second half of September and early October. In 2010 the peak of nests with eggs occurred in the second half of September and first half of October and nestlings in all October. There was no relationship between clutch size and volume of eggs and food resources of each nesting territory. Nestlings' growth rate increased significantly with arthropod biomass in each territory, but was not affected by fruit biomass or arthropod and fruit biomass summed. The peak of arthropods in 2009 was produced when the first nestlings were being fed and fledglings leaving the nests. In 2010 was low resource availability, compared to 2009, when was the fledgling period. The White-banded Tanager breeding was related to food resources only during growth of nestlings and when fledglings were leaving the nests, supporting the hypothesis that resources are important

in these phases. *Neothraupis fasciata* was able to synchronize its reproduction according to the duration of season and food availability in the environment.

Key-words: food availability, arthropods, fruits, clutch size, egg volume, growth rate.

INTRODUÇÃO

Quando recursos alimentares são limitantes, a falta de alimento pode ter impacto sobre todos os aspectos da vida do organismo. No entanto, pela dificuldade de mostrar a sua limitação e complexidade de interações ecológicas, a importância relativa deste fator ainda é muito estudada (Sutherland et al 2005, Millon et al 2010, Robertson et al 2010). Para aves, a limitação de recursos influencia a reprodução e pode diminuir a produção de ovos e causar mortalidade e inanição de ninhegos e filhotes (Hogstedt 1981). Estas são capazes de perceber e aproveitar os pulsos de alimento no ambiente para se reproduzir e sobreviver (Yom-Tov 1974, Burke & Nol 1998, Crawford et al. 2006, Millon et al. 2010) porém, em ambientes sazonais os picos de abundância de recursos são dependentes das variações ambientais (ex. estações bem definidas) (Poulin et al. 1992) que podem interferir na fenologia tanto de recursos como de atividades das aves, intimamente relacionados.

David Lack (1947, 1948) foi um dos primeiros pesquisadores a propor a relação entre os recursos alimentares e parâmetros reprodutivos, apontando que o tamanho de ninhada característico de cada espécie é determinado pelo número de filhotes que os pais serão capazes de alimentar com êxito no futuro. Por consequência, isto dependeria da disponibilidade de alimento ao longo do tempo e da capacidade das aves em prever sua variação ao longo da estação reprodutiva (Martin 1987) a fim de tomar decisões de reprodução como a data da postura, número de ovos colocados, entre outros. A hipótese de Lack sobre a influência do alimento foi muito testada e refinada, incluindo trabalhos sobre a relação com esforço reprodutivo, expectativa de vida (Williams 1966, Gadgil & Bossert 1970, Cody 1971, Charnov & Krebs 1974, Goodman 1974), estabilidade ambiental (Cody 1966) e predação de ninhos (Skutch 1949).

O alimento é importante na fase de produção de ovos por influenciar seu tamanho (comprimento, largura e volume) e número no ninho (Lack 1947, 1948). Tais características

têm relação com a qualidade nutricional dos pais antes da postura, sendo que em boas condições de recursos alimentares, muitas espécies tendem a colocar ovos em maior número e volume (Anderson et al. 1980, Hogstedt 1981, Boekelheide & Ainley 1989, Penniman et al. 1990, Sydeman et al. 1991). Isto ocorre devido ao efeito modulatório da disponibilidade de alimento ser capaz de afetar os estádios de maturação dos ovários e determinar a data exata da postura de acordo com as condições de alimento no ambiente (Hau 2001, Jamienson 2007).

Após a eclosão dos ovos, se inicia a fase de cuidado com os ninhegos, que constitui fase de elevado custo energético (Gill 1995), e os recursos alimentares disponíveis no ambiente são essenciais para garantir um bom crescimento e desenvolvimento dos ninhegos (Bryant 1969, Drent & Prins 1987, Lepage et al. 1998). A fase de cuidado com os ninhegos é extremamente importante, já que o consumo energético e de proteínas afeta diretamente a taxa de crescimento dos ninhegos e, conseqüentemente, no tamanho final do adulto (Johnson 1971, Jorgensen & Blix 1985, Boag 1987). A relação de disponibilidade de alimento com o período de ninhegos devem estar associados para otimizar o crescimento e sobrevivência dos mesmos (Gibb 1950). Assim, em ambientes sazonais, a relação de disponibilidade de alimento com esta fase da reprodução das aves deve ser de que estas sejam capazes de antecipar ou coincidir seu pico sazonal de nascimento e cuidado com os ninhegos de acordo com a oferta de alimento também sazonal no ambiente (Gibb 1950). A maioria dos estudos com esta temática verificou que o momento de pico de disponibilidade de alimento no ambiente afeta a taxa de crescimento e o tamanho final do ninhego (Brockelman 1975, Winkler & Wallin 1987, Tinbergen & Boerlijst 1990, Perrins 1991, Lepage et al. 1998).

Outra idéia é de que o alimento é importante na fase de ninhegos, mas é mais importante ainda quando os filhotes saem do ninho (Thomson 1950). Isso devido ao fato de que filhotes de espécies altriciais, após saírem de seus ninhos, ainda dependem dos pais por alguns meses para se alimentar e se desenvolver (Gill 1995, Podulka et al. 2004). Caso não haja recursos

durante este período de tempo o sucesso dos indivíduos é comprometido. As aves poderiam regular esta fase de forma a coincidir com a abundância de alimento para os filhotes recém saídos dos ninhos (Anderson et al. 1982, Sydeman et al. 1991, Vieyra et al. 2009).

As hipóteses de Lack (1947, 1948) sobre a relação do alimento com o tamanho da ninhada (número, tamanho e volume dos ovos), de Gibb (1950) sobre a relação do alimento com a fase de cria de ninhegos e de Thomson (1950) sobre a saída de filhotes do ninho buscam entender em que fase o alimento é mais importante e qual a sua contribuição na variação dos diferentes aspectos de cada fase. É possível verificar, nas diferentes hipóteses, a relação entre a sazonalidade de recursos alimentares importantes para a reprodução e como as aves respondem a isso. No entanto, em ambientes sazonais, como as savanas, ocorre um longo período de seca e baixa disponibilidade de recursos e num curto espaço de tempo, após isso, na estação chuvosa podem ocorrer um ou dois picos de abundância de recursos (Sinclair 1978). As aves, nestes ambientes, necessitam aproveitar a oportunidade de recursos disponíveis no ambiente e direcionar as decisões reprodutivas de forma a maximizar seu sucesso reprodutivo.

A variação nos recursos alimentares, no Cerrado, um ambiente savânico, se dá por ser este um bioma sazonal com estação seca bem definida entre os meses de maio a setembro e estação chuvosa nos demais meses (Eiten 1972, Ratter et al. 1997, Ribeiro & Walter 1998). Esta sazonalidade influencia a disponibilidade de insetos e frutos ao longo do tempo, sendo que frutos carnosos e a maioria das ordens de insetos têm sua abundância elevada no período de chuvas (Batalha & Mantovani 2000, Pinheiro et al. 2002).

As características deste bioma o torna um ambiente ideal para estudos de reprodução que abordem a sazonalidade na disponibilidade de alimento e investimento em reprodução pelas aves. Nesse sentido, os objetivos deste estudo foram estimar a biomassa de recursos alimentares (artrópodes e frutos) disponíveis nos territórios reprodutivos de *Neothraupis*

fasciata e verificar suas influências sobre a reprodução desta espécie. Se *N. fasciata* é capaz de prever a disponibilidade de alimento, espera-se que isso influencie suas decisões reprodutivas. Assim, testaremos as três hipóteses sobre a limitação do alimento em reprodução: 1) o número e volume de ovos por ninho (Lack 1947, 1948), 2) a taxa de crescimento de ninhegos (Gibb 1950), e 3) o período de saída dos filhotes dos ninhos (Thomson 1950).

MÉTODOS

Área e período de estudo. - O estudo foi realizado, entre agosto de 2009 e dezembro de 2010, na Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE) no Distrito Federal (15°31'12'' a 15°35'50''S e 47°31'54'' a 47°40'31''W), na qual, no ano de 2002, foi delimitada uma área de estudo de 100 ha (1 km por 1 km), a qual foi subdivida em 400 parcelas de 50 por 50, com o objetivo de estudar aspectos da história de vida e reprodução de aves do Cerrado. Para obter uma descrição da área ver Duca et al. (2009) e Marini et al. (2009). O clima da região é do tipo sazonal com precipitação média anual de 1.600 mm e temperatura média anual de 24,4 °C (Nimer 1989).

Espécie de estudo. - O tiê-do-cerrado, *Neothraupis fasciata* (Lichtenstein 1823), é uma ave residente, com ampla distribuição no Cerrado brasileiro, vive em bandos familiares que comportam um casal e ajudantes de ninho, em geral filhotes de estações reprodutivas anteriores (Alves & Cavalcanti 1990). Os ninhos desta espécie são construídos, em sua maioria, a menos de um metro de altura, possuem forma de tigela e são rodeados por touceiras de capim (Alves & Cavalcanti 1990, Duca 2007, Duca & Marini 2011). A postura é de um, dois ou três ovos, com período de incubação médio de 13 dias, tempo de permanência dos

ninhegos no ninho de 9 dias (Duca 2007, Alves & Cavalcanti 1990) e com sucesso reprodutivo de aproximadamente 29% (Duca & Marini 2011, Duca 2007).

Recursos alimentares - *Neothraupis fasciata* é uma espécie de dieta generalista, alimenta-se de itens como insetos e frutos e forrageia predominantemente no chão ou no estrato baixo da vegetação (Alves 1991). Foi registrado que esta espécie se alimenta de cupins, formigas, louva-deus, lagartas, borboletas, mariposas, grilos, gafanhotos, entre outros (Alves 1991). Dentre as plantas com frutos consumidos por *N. fasciata* cita-se *Didymopanax macrocarpum* (Cham., Araliaceae), *Miconia pohliana* (Cogn., Melastomataceae), *Myrcia dictiophylla* (O. Berg, Melastomataceae), *Ouratea hexasperma* (St. Hil., Ochnaceae), *Palicourea rígida* (Kunth, Rubiaceae), entre outros (Alves 1991). Assim, as coletas de recursos alimentares (artrópodes e frutos) foram realizadas nestes estratos, entre agosto de 2009 e dezembro de 2010, a cada 15 dias. As coletas foram realizadas em 30 territórios de *N. fasciata* estabelecidos em 2005, por Duca (2007) (Fig. 1). Consideramos que os territórios devem ter mudado pouco entre 2005 e 2009, uma vez que foi registrada pouca mudança na localização deles entre os anos de 2003 e 2005 (Duca 2007).

Artrópodes. – A amostragem de artrópodes foi realizada com auxílio de armadilhas de solo, método padrão de amostragem de artrópodes presentes no solo e na vegetação próxima (Southwood 1978). As armadilhas foram distribuídas de forma a contemplar os territórios determinados por Duca (2007) e de forma a otimizar a logística em campo durante as atividades de colocação do álcool nas armadilhas e retirada das amostras, sem prejudicar as demais atividades em campo. Foram distribuídos conjuntos de cinco armadilhas distantes aproximadamente 10 m entre si em cada um dos 30 territórios de *N. fasciata*, totalizando 150 armadilhas. Estas foram confeccionadas com dois copos plásticos de 500 mL, um enterrado

ao nível do solo com um orifício no fundo e outro, que encaixava neste último, com pequenos orifícios laterais ao nível de 200 mL, de forma a não transbordar solução em períodos de chuva. Foram colocados 200 mL de solução conservante (álcool etílico a 70%) em cada armadilha e expostas em campo por sete dias a cada quinze dias (Fig. 2). Foi realizada a monitoração das armadilhas para reposição de álcool em caso deste ter evaporado, o que ocorreu em meses quentes, como setembro. No laboratório, as amostras foram coadas, lavadas e secadas em estufa a 50°C por 48 horas para estabilização da massa. Posteriormente, cada conjunto de amostras foi pesado em balança analítica de precisão.

Frutos. – Para amostrar a disponibilidade de frutos, foram percorridas a cada 15 dias, três transeções retilíneas de 30 m de comprimento e 8 m de largura definidos aleatoriamente em cada um dos 30 territórios de *N. fasciata*. Foi utilizado o método de contagem na copa (Chapman et al. 1992) de forma a representar mais fielmente a quantidade real de frutos produzida pelos indivíduos. Este método consiste em estabelecer, em cada indivíduo, uma subamostra (ramo, galho ou pequena área da copa) em que seja possível realizar a contagem dos frutos e, posteriormente, extrapolar o número de frutos de toda a planta com base no número de ramos, galhos ou área total da planta. Foram considerados nesta metodologia todos os arbustos e árvores que estavam disponibilizando frutos carnosos maduros.

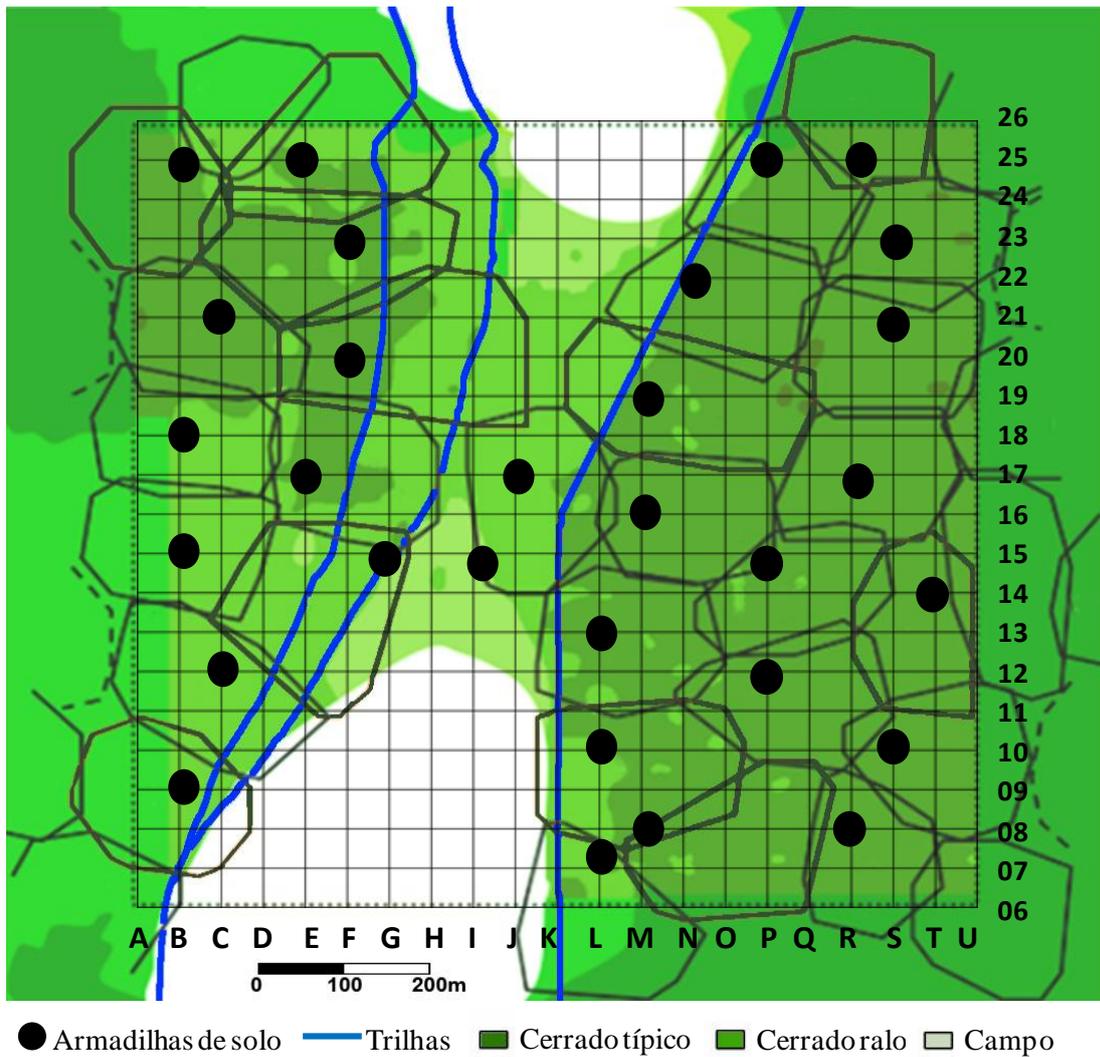


Figura 1. Mapa esquemático da área de estudo na ESECAE com 100 ha e 400 parcelas de 50x50 m, com localização dos 30 territórios de *Neothraupis fasciata* (linhas cinzas) determinados em 2005 (Duca 2007) e dos 30 pontos de coleta de recursos (círculos pretos), incluindo algumas trilhas e delimitações vegetais presentes na área.



Figura 2. Armadilha de solo utilizada para coleta de artrópodes na área de estudo da ESECAE. A) Detalhe da armadilha e B) Detalhe da armadilha com amostra após sete dias de exposição.

Em plantas com pequeno número de frutos como *Eugenia calycina* (Cambess., Myrtaceae), a contagem foi realizada de forma direta, sem o uso do método de contagem na copa. Amostras dos frutos foram coletadas e pesadas em balança de precisão, posteriormente a biomassa dos frutos foi multiplicada pelo número de frutos estimado pelo método de Chapman et al. (1992) para obtenção da biomassa de frutos ofertada em cada território (Fig. 3).



Figura 3. Algumas espécies de plantas que ofertaram frutos na área de estudo da ESECAE entre agosto de 2009 e dezembro de 2010. A) *Psittacanthus robustus* (Mart., Loranthaceae); B) *Ouratea hexasperma* (St. Hil., Ochnaceae) e C) *Miconia albicans* (Sw., Melastomataceae).

Procura e monitoração de ninhos. - A procura por ninhos de *N. fasciata* foi realizada em todos os substratos com potencial para nidificação dentro dos territórios estabelecidos em 2005 por Duca (2007). Além disso, comportamentos como indivíduos carregando material de construção de ninho, cópulas, vocalização de ninhegos, comportamento de defesa de território/ninho, indivíduos carregando alimentos em direção a algum local específico, entre outros, foram utilizados como indícios para seguir indivíduos e encontrar possíveis ninhos.

Para cada ninho encontrado, foi realizada a identificação do seu estágio (construção, incubação, presença de ninhegos, ou inativo) e sua localização, tendo como referência os pontos da área de estudo. Cada ninho encontrado foi monitorado pelo menos duas vezes por semana desde sua descoberta até o momento em que se tornou inativo. Quando o ninho estava próximo às fases de postura do primeiro ovo, eclosão de ninhegos e saída de filhotes, as visitas foram mais frequentes para definir melhor a data exata de ocorrência destes eventos.

Quando foram encontrados ninhos vazios ou com suspeita de abandono, foi procedida a colocação de uma folha no ninho e, nas checagens posteriores, em se verificando a presença da folha o ninho foi considerado inativo. Um ninho foi considerado predado quando ovos ou ninhegos desapareceram antes da idade mínima de eclosão (13 dias) e saída do ninho (9 dias), respectivamente, ou onde foram encontrados vestígios de predação (ninho destruído, ovos quebrados ou ninhegos mortos). Ninhos foram considerados bem sucedidos, quando houve a saída de pelo menos um dos filhotes.

Volume dos ovos e taxa de crescimento de ninhegos. - Foram medidos o comprimento e a largura dos ovos, com paquímetro. Os ovos têm formas variáveis, porém todos próximos à forma de elipse, sendo utilizada a seguinte fórmula para o cálculo do volume dos ovos:

$$V = \frac{4}{3} \cdot \pi \cdot \frac{\text{Comprimento}}{2} \cdot \frac{\text{Largura}}{2}$$

Foram registradas duas medidas de massa corporal dos ninhegos, uma no início do crescimento, com 2 dias de idade, e outra aos 8 dias, pois os filhotes saem do ninho a partir do nono dia (Alves & Cavalcanti 1990; Duca 2007). A taxa de crescimento de ninhegos foi determinada pela subtração das massas final e inicial dividido pelo número de dias entre as medições (g/dia).

Análises estatísticas. – As variáveis de biomassa dos recursos, proporção de ninhos com dois e três ovos entre 2009 e 2010, volume dos ovos e crescimento de filhotes foram comparadas entre anos (teste t de Student) para verificação da possibilidade de agrupar os dados dos dois anos nas análises. Foi verificado se existem diferenças (ANOVA de duas vias) no volume dos ovos entre anos (2009 e 2010) e entre ninhos com 2 e 3 ovos. Nesta análise, ninhos com 1 ovo foram eliminados devido ao baixo número amostral não significativo nas análises. Regressões lineares (Zar 1999) foram procedidas para verificação de relação entre número de ovos por ninho, volume dos ovos e taxa de crescimento de ninhegos com as biomassas de recursos (artrópodes e frutos) e as biomassas de artrópodes e frutos em separado. Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa BioEstat 4.0 (Ayres et al. 2003), considerando o nível de significância de 5%. Os valores dos resultados são apresentados como média ± desvio padrão.

Para geração do ovo é necessário considerar as condições prévias à sua produção. As correlações do número de ovos por ninho e volume dos ovos foram realizadas utilizando a biomassa média dos recursos da quinzena anterior à data da postura dos ovos. Para análise da taxa de crescimento de ninhegos, foi considerada a média da biomassa de recursos das

quinzenas anterior e posterior à fase em que os ninhegos estavam sendo alimentados. Para análise geral dos períodos em que os ninhos estavam com ovos, ninhegos ou filhotes saindo do ninho, foram utilizados somente ninhos do início da estação reprodutiva, com estimativas das possíveis datas de postura dos ovos, eclosão dos ninhegos e saída dos filhotes do ninho.

RESULTADOS

Recursos alimentares. – Entre agosto de 2009 e dezembro de 2010 foram coletados 4.800 g de artrópodes nos 30 territórios. Em 2009 houve um pico de biomassa de artrópodes no mês de novembro com média de 614 ± 19 g, porém em 2010, no mesmo período, o aumento de biomassa foi menos acentuado comparado à 2009 e bem distribuído nos meses de outubro a dezembro (Fig. 4A). Foram estimados 8.950 g de frutos, sendo que para 2009, outubro foi o mês de pico com média de 1.559 ± 1.204 g. A abundância de frutos em 2010 foi menor quando comparada a 2009 (Fig. 4B). Nos dois anos a abundância de recursos tende a diminuir a partir do mês de dezembro.

Reprodução. – Considerando as primeiras ninhadas de *Neothraupis fasciata*, em 2009 o pico de ninhos com presença de ovos ocorreu na segunda quinzena de setembro, enquanto o pico de ninhegos no ninho ocorreu na segunda quinzena de setembro e primeira de outubro (Fig. 5A). O pico de disponibilidade de frutos foi na segunda quinzena de outubro e de artrópodes nas duas quinzenas de novembro (Fig. 5A). Em 2010 o pico de ninhos com ovos ocorreu na segunda quinzena de setembro e primeira quinzena de outubro e de ninhegos na primeira e segunda quinzenas de outubro (Fig. 5B). Em 2010 houve atraso de 16 dias na reprodução de *N. fasciata* quando comparado a 2009.

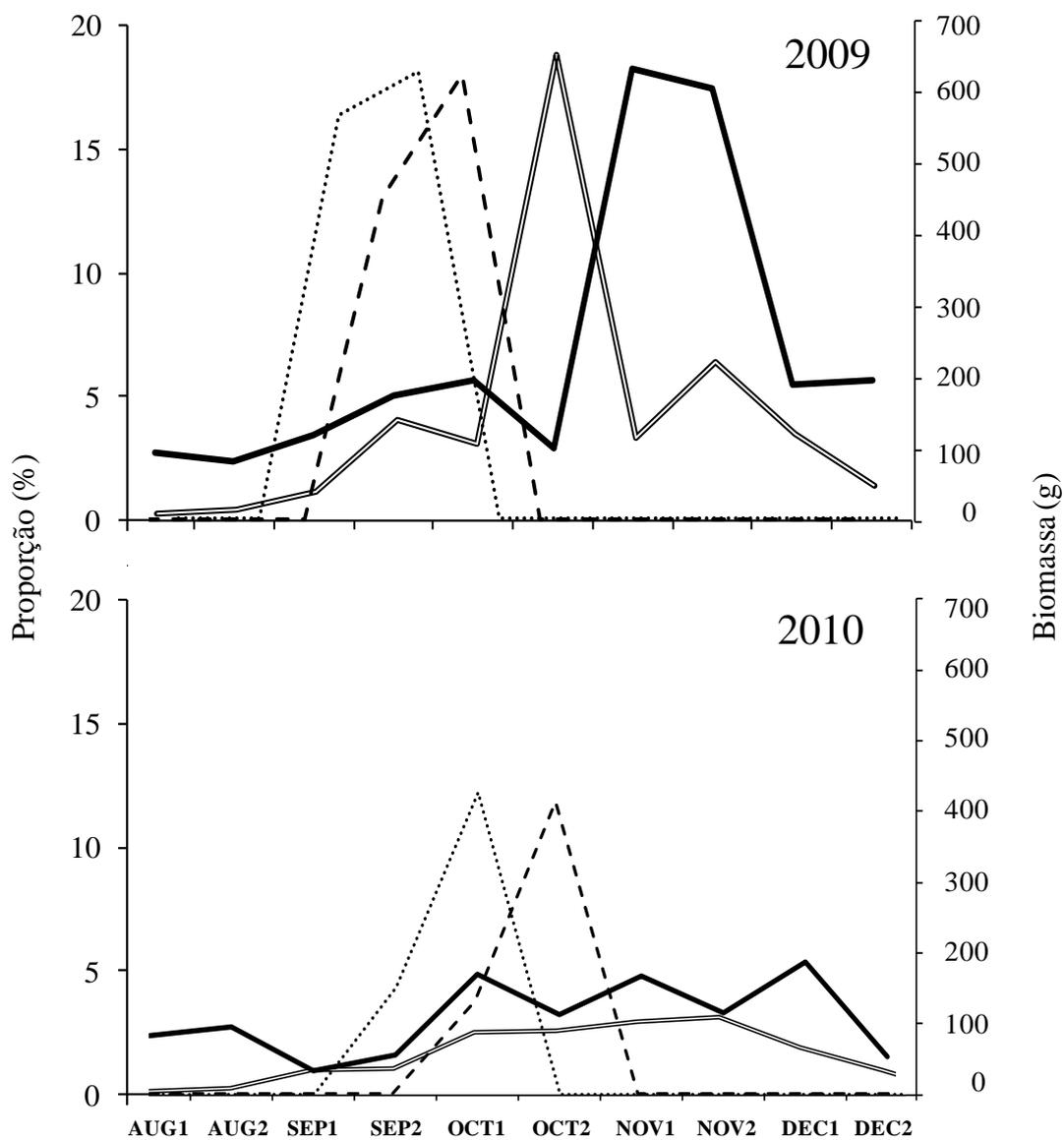


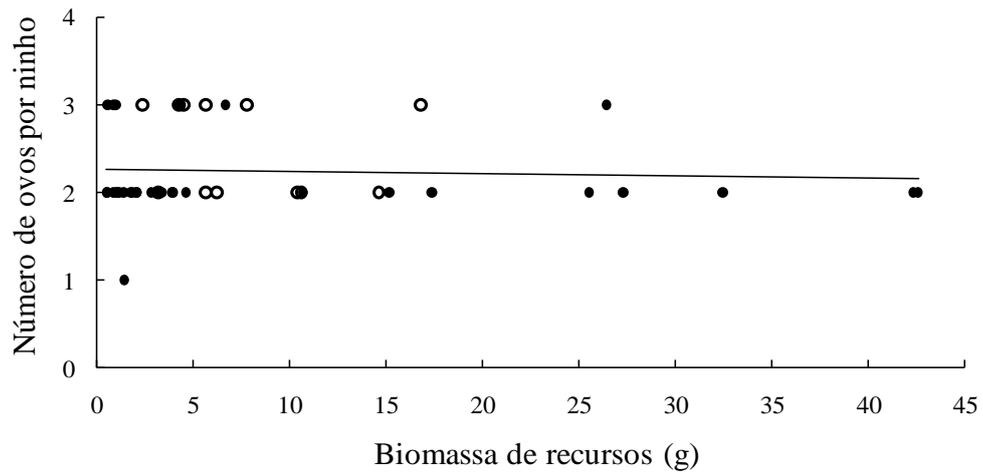
Figura 5. Proporção de ninhos das primeiras ninhadas de *Neothraupis fasciata* com ovos (.....) e ninhegos (-----) e variação da biomassa de artrópodes (—) e frutos (===) na ESECAE entre agosto e dezembro de 2009 (N = 19) (A) e 2010 (N = 16) (B). Os números 1 e 2 após os meses indicam a 1ª e 2ª quinzena de cada mês, respectivamente. Valores de biomassa de frutos devem ser multiplicados por 5.

Teste das hipóteses

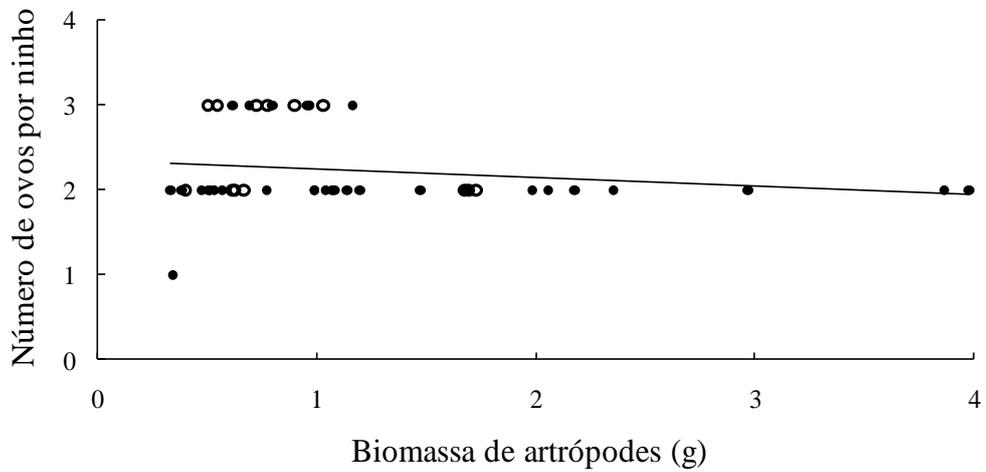
Relação entre número de ovos por ninho e recursos alimentares. - Foram encontrados em média $2,1 \pm 0,5$ ($n = 32$) ovos por ninho em 2009 e $2,4 \pm 0,5$ ($n = 14$) em 2010. Não há diferença na proporção de ninhos com 2 e 3 ovos entre 2009 e 2010 ($t = 1.815$, g.l. = 44, $P = 0,076$). O número de ovos colocados por ninho não está relacionado à biomassa conjunta de artrópodes e frutos ($r^2 = 0,031$; $n = 46$; $P = 0,521$) referentes à semana anterior à postura (Fig. 6A), padrão que se mantém mesmo quando os dois tipos de recursos são analisados separadamente (Artrópodes: $r^2 = 0,034$; $n = 46$; $P = 0,852$; Fig. 6B; Frutos: $r^2 = 0,018$; $n = 46$; $P = 0,640$; Fig. 6C).

Relação entre volume dos ovos e recursos alimentares. - O volume dos ovos foi semelhante entre os dois anos ($t = 1,23$; g.l. = 46; $p = 0,58$). O volume médio dos ovos não variou entre anos (2009 e 2010) ($F = 1,71$; g.l. = 46; $p = 0,41$), entre ninhos com 2 e 3 ovos ($F = 2,09$, g.l. = 46, $p = 0,11$) e nem houve interação entre ano*número de ovos ($F = 2,92$; g.l. = 46; $p = 0,17$) (Tabela 1). Não houve relação entre o volume dos ovos e a biomassa de recursos (artrópodes e frutos) ($r^2 = 0,018$; $n = 46$; $P = 0,197$) (Fig. 7A), e nem tão pouco com a biomassa somente de artrópodes ($r^2 = 0,026$; $n = 46$; $P = 0,173$) (Fig. 7B) e a biomassa somente de frutos ($r^2 = 0,013$; $n = 46$; $P = 0,152$) (Fig. 7C).

A)



B)



C)

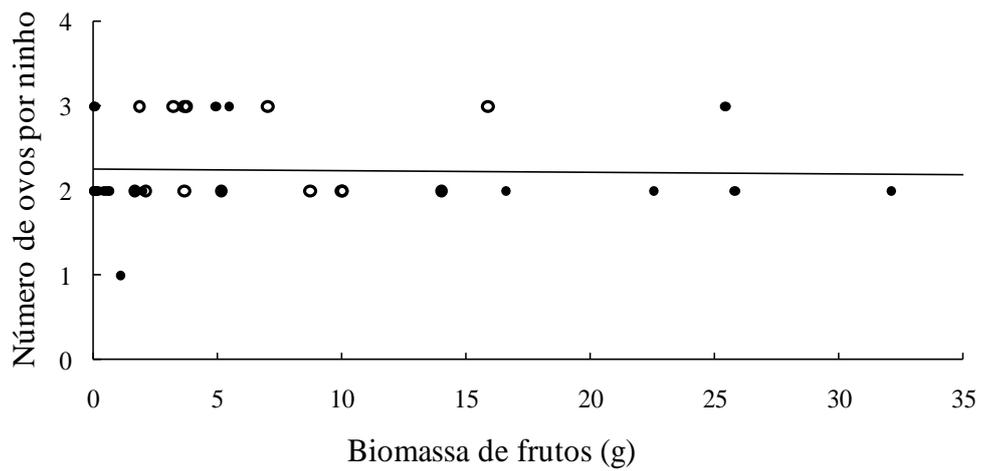


Figura 6. Relação entre o tamanho da ninhada de *Neothraupis fasciata* e as biomassas (g) de recursos referentes à semana anterior à postura dos ovos de cada ninho em cada território. A) artrópodes e frutos, B) somente artrópodes e C) somente frutos; (●) 2009 e (○) 2010.

Relação entre taxa de crescimento de ninhegos e recursos alimentares. - A taxa média de crescimento dos ninhegos por ninho foi de $2,38 \pm 0,39$ g/dia (N = 11) em 2009 e de $2,49 \pm 0,46$ g/dia (N = 8) em 2010 ($t = 1,023$; g.l. = 18; $P = 0,314$). Não houve diferença entre as taxas de crescimento nas estações reprodutivas. A taxa de crescimento dos ninhegos aumentou significativamente com o aumento na biomassa de artrópodes disponíveis nos territórios ($r^2 = 0,457$; g.l. = 18; $P = 0,002$) (Fig. 8B), porém não houve relação com a biomassa de recursos (artrópodes e frutos) ($r^2 = 0,081$; g.l. = 18; $P = 0,156$; Fig. 8A), ou de frutos ($r^2 = 0,051$; g.l. = 18; $P = 0,117$) (Fig. 8C).

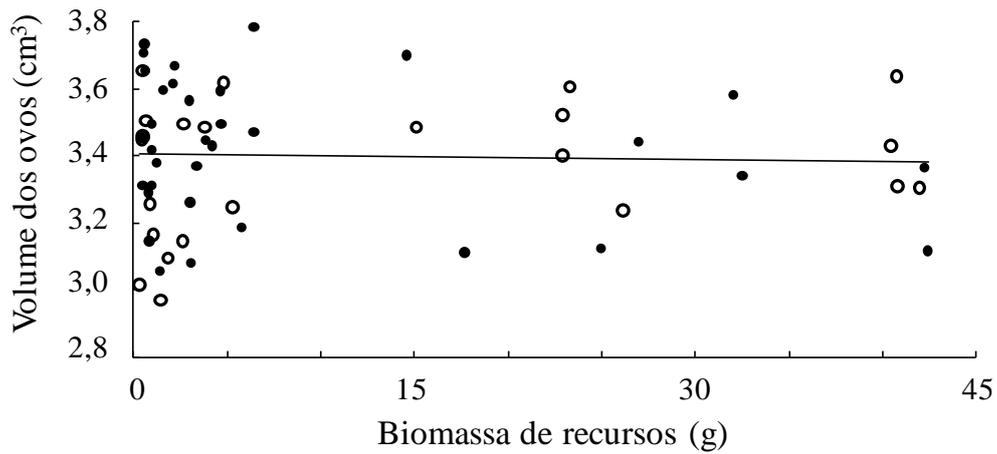
Tabela 1. Volume médio dos ovos (cm³) e número de ninhos de *Neothraupis fasciata* na ESECAE em 2009 e 2010 para ninhadas de 1, 2 e 3 ovos.

Número de ovos	2009		2010	
	Número de ninhos	Volume (cm ³)	Número de ninhos	Volume (cm ³)
1	3	3,41 ± 0,32	2	3,34 ± 0,28
2	37	3,44 ± 0,13	14	3,44 ± 0,11
3	7	3,34 ± 0,59	7	3,40 ± 0,61
Total	47	3,48 ± 0,40	23	3,42 ± 0,23

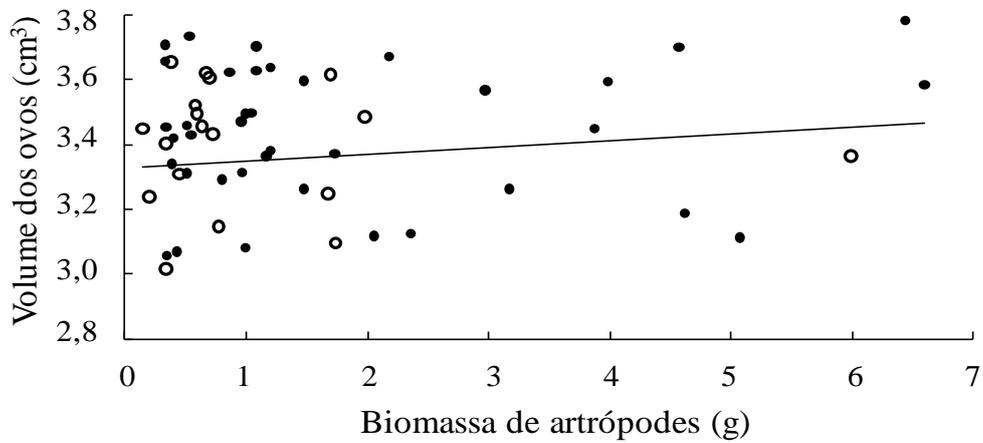
* Volume (média ± desvio padrão)

Os primeiros ninhos com ovos, bem como o período anterior de postura, ocorreram no período de aumento inicial, porém de baixa biomassa de artrópodes e frutos tanto em 2009 como em 2010 (Fig. 9). Considerando que estas ninhadas fossem bem sucedidas, os primeiros ninhegos eclodiriam e se desenvolveriam 13 dias após este período, e em seguida, 9 dias mais tarde, ocorreria a saída dos primeiros ninhegos (Fig. 9). Verifica-se, ao mesmo tempo, que há um aumento na disponibilidade de frutos e artrópodes de forma gradativa e maior no fim de outubro de 2009 (Fig. 9). A saída dos filhotes do ninho se dá a partir do início de outubro, quando a disponibilidade de artrópodes aumenta nos territórios. Nos dois anos de estudo ocorreu uma visível diminuição dos recursos a partir da primeira quinzena de dezembro.

A)



B)



C)

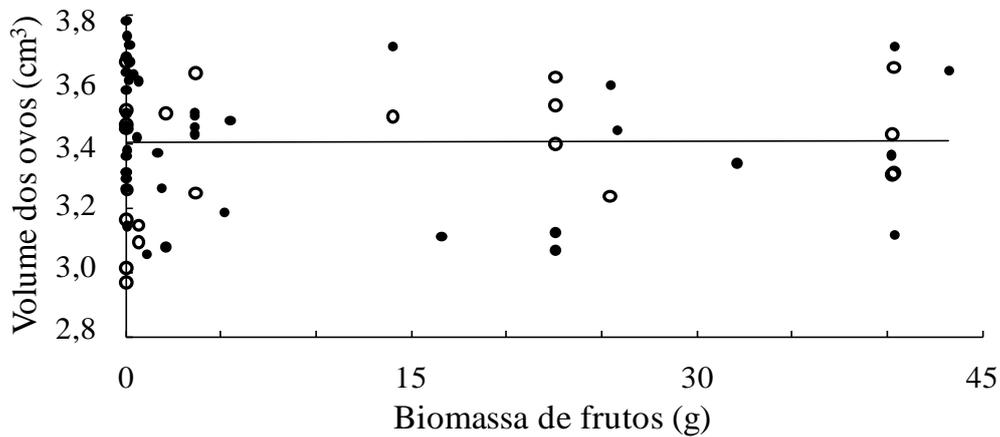
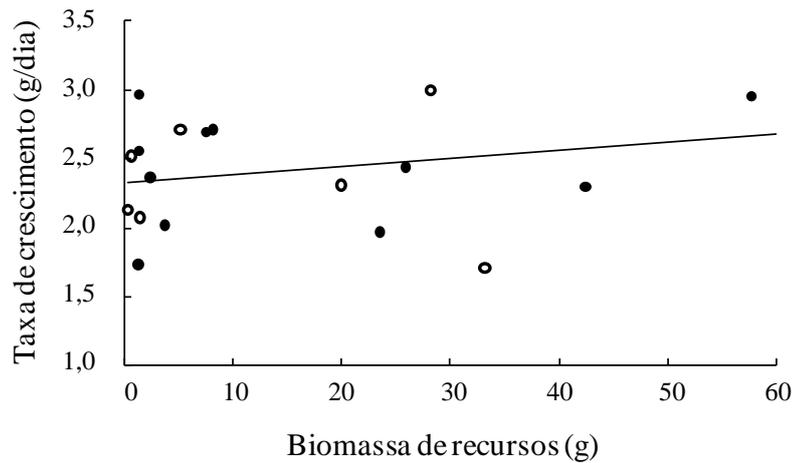
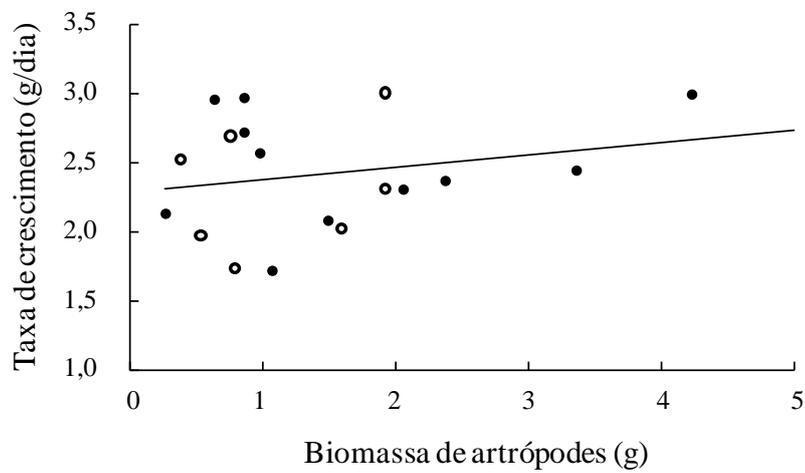


Figura 7. Relação entre o volume (cm³) dos ovos de *Neothraupis fasciata* e as biomassas (g) de: A) artrópodes e frutos, B) artrópodes e C) frutos, referentes à semana anterior à postura dos ovos de cada ninho em cada território. (●) 2009; (○) 2010.

A)



B)



C)

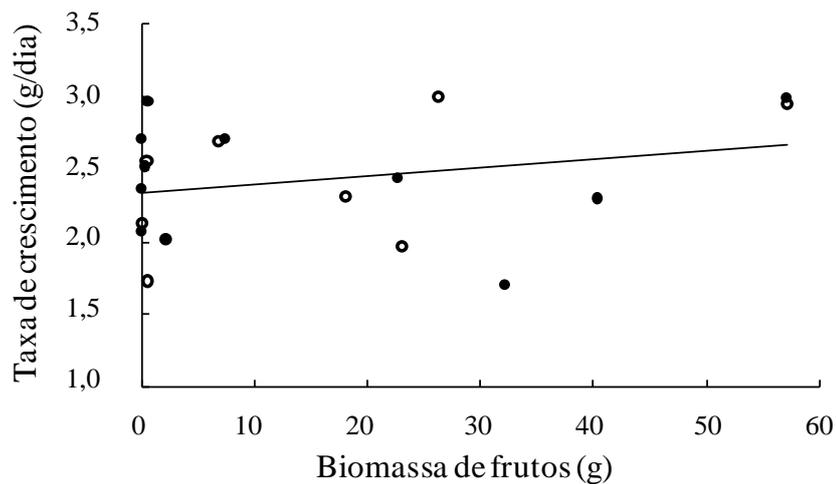


Figura 8. Relação entre a taxa de crescimento (g/dia) de ninhegos de *Neothraupis fasciata* e as biomassas de A) recursos (artrópodes e frutos), B) artrópodes e C) frutos referentes ao período de crescimento dos ninhegos em cada território. (●) 2009; (○) 2010.

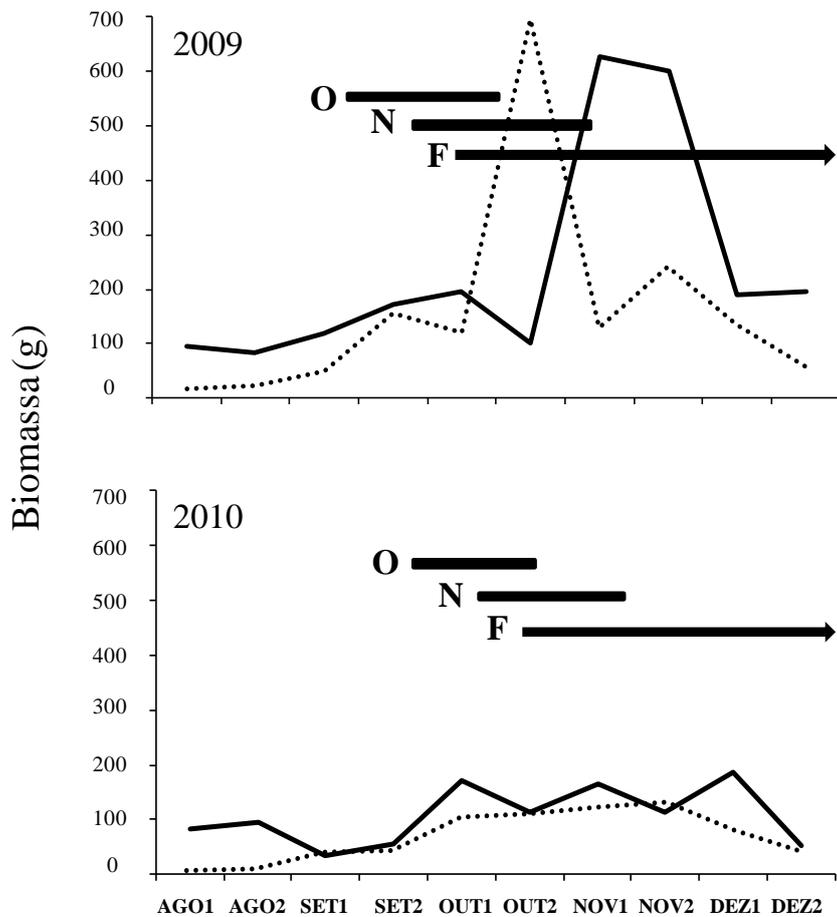


Figura 9. Duração estimada das fases do período reprodutivo considerando as primeiras ninhadas de *Neothraupis fasciata* em 2009 (N = 19) e 2010 (N = 16) na ESECAE. **O**: período de ovos (postura e incubação); **N**: período de ninhegos (eclosão e cuidado parental); e **F**: período de filhotes (após a saída dos ninhos); biomassa de artrópodes (—) e frutos (-----). Os números 1 e 2 após os meses indicam a 1ª e 2ª quinzena do mês, respectivamente. Valores de biomassa de frutos devem ser multiplicados por 5.

DISCUSSÃO

Houve um pico de biomassa de artrópodes nas duas quinzenas do mês de novembro de 2009 e um pico menos acentuado entre outubro e dezembro de 2010. As causas das flutuações

nas abundâncias de artrópodes não são totalmente compreendidas, porém há estudos que mostram um padrão de abundância positivamente correlacionado com a temperatura máxima e a umidade do ambiente (Pinheiro et al. 2002). O ano de 2010 foi um ano em que a estação seca foi prolongada com baixos índices de umidade e elevadas temperaturas (Embrapa Cerrados, dados não publicados) que podem ter influenciado o pico de biomassa deste recurso.

A abundância dos frutos também foi diferente entre os anos. Foi registrado um pico de biomassa no mês de outubro de 2009, o que não ocorreu no ano de 2010. Apesar da fenologia das plantas do Cerrado ser complexa e relacionada a diferentes fatores (Batalha & Mantovani 2000), plantas com frutos são frequentes durante a estação chuvosa, especialmente as zoocóricas que são atrativas por longo tempo (Batalha & Mantovani 2000, Oliveira-Filho e Ratter, 2002, Lenza & Klink 2006). Assim como para artrópodes, fatores climáticos podem ter influenciado em sua fenologia, especialmente por 2010 ter sido um ano mais quente e seco.

Neothraupis fasciata se reproduz no período em que há aumento na disponibilidade de recursos, entre setembro e dezembro. No ano de 2010, um ano com baixa disponibilidade de recursos, comparado a 2009, e com estação seca prolongada, houve registro de menor número de ninhos no início da estação reprodutiva. Em ambientes variáveis, o investimento reprodutivo ocorre em anos em que as condições de alimento são boas para reprodução, o que evidencia que a qualidade do ano pode ser acessada pelos adultos de alguma forma, (Hirschfield & Tinkle 1975, Korpimaki & Lagerstrom 1988). Quando os recursos são escassos, os investimentos em reprodução são maximizados de forma a aumentar o sucesso em um tempo mais curto como também as chances que as aves têm para reproduzirem (Lack 1947, Martin 1987, Hau 2001). Em outro trabalho realizado em ambiente savânico africano o aumento na disponibilidade de artrópodes foi devido principalmente à aumento nos níveis de

precipitação, podendo ocorrer um ou dois picos de abundância (Sinclair 1978). Aves insetívoras de savanas africanas também nidificam na estação chuvosa, quando as fêmeas são capazes de obter alimento suficientemente abundante para realizar sua postura e alimentação dos filhotes (Sinclair 1978). No nosso estudo, foi possível verificar que quando os filhotes deixam os ninhos ainda encontram uma oferta razoável de recursos alimentares disponíveis no ambiente.

A espécie começou a reprodução quando a disponibilidade de recursos alimentares aumentou, mas esta ocorreu com 16 dias de atraso em 2010 do que em 2009, provavelmente em resposta à estação mais seca e menor disponibilidade de alimentos. Da mesma forma, aves insetívoras de savanas africanas também se reproduzem durante a estação chuvosa, quando a abundância de artrópodes aumenta, provavelmente devido a um aumento na precipitação (Sinclair, 1978). Esse atraso no início da reprodução de *N. fasciata* já foi relatado em nosso local de estudo em 2004, quando a estação seca também foi maior que em 2003, 2005 e 2006 (Duca e Marini 2011). Esses estudos sugerem que as aves são capazes de acessar as condições de reprodução, como foi demonstrado para as aves que alteram os seus investimentos reprodutivos em resposta às mudanças na oferta de recursos no ambiente (Korpimaki e Lagerstrom 1988, Perrins 1991, Seki e Takano 1998, Dawson 2009). Essa capacidade das aves de mudar seu período de reprodução em relação à abundância de recursos pode auxiliar a acompanhar as mudanças de recursos devido à mudança climática, como tem sido demonstrado para *Ficedula hypoleuca* (Both e Visser, 2005).

Foi demonstrado que a abundância de recursos diminui a partir da primeira quinzena de dezembro e que conforme se aproximam os meses de novembro e dezembro, o número de ninhos também tende a diminuir. Quando o período de boas condições para reprodução está próximo ao fim, provavelmente torna-se inviável investir em novas tentativas reprodutivas, principalmente pela redução da abundância dos recursos, fator limitante no investimento

parental (Melo & Macedo 1997) e capaz de gerar mortalidade de ninhegos e filhotes por inanição (Hogstedt 1981). Isto evidencia que *N. fasciata* modula sua reprodução de acordo com a duração da estação (Duca 2007) e confirmado neste trabalho de acordo com a disponibilidade de recursos.

O tamanho de ninhada e o volume dos ovos foi independente da variação dos recursos disponíveis nos territórios de *N. fasciata* não suportando a hipótese de Lack (1947, 1948). Além disso, análises gerais para os dois anos (2009 e 2010) revelam que o período de postura ocorreu em períodos de baixa biomassa dos recursos alimentares. A hipótese de Lack é sustentada principalmente por trabalhos realizados nas regiões temperadas, onde o inverno é rigoroso e a postura de ovos na primavera é custosa devido às condições corporais prévias dos adultos terem sido afetadas (Schaffer 1974, Slagsvold et al. 1984, Monaghan et al. 1989, Bêty et al. 2003). Em ambientes tropicais sazonais, como o Cerrado, conforme se inicia a estação chuvosa, os recursos aumentam gradativamente, e como uma ave despende entre 23 e 25 horas para produção de um ovo (Jamieson 2007) possivelmente uma pequena quantidade de recursos é suficiente para a produção de ovos. Outro fator explicativo é o clima, que tem relação com recursos no ambiente, mas que pode interferir diretamente na época de postura e tamanho de ninhada de diversas aves (Haftorn & Reinertsen 1985, Dickey et al. 2008). Alguns estudos evidenciam a influência indireta do clima no tamanho de ninhada, como para tentilhões-de-Darwin em que há influência da precipitação e suas variações ao longo dos anos (ex. eventos de El Niño) com o tamanho de ninhada (Grant & Boag 1980, Boag & Grant 1984). O fator que interfere na produção de ovos de *N. fasciata* no Cerrado não é diretamente a disponibilidade de alimento, sugerindo a necessidade de estudos sobre fatores que determinam o tamanho de ninhada, como, por exemplo, a influência da predação, principal causa de falha reprodutiva de aves tropicais (Skutch 1949). Este fator associado à abundância de alimento explica a variação no tamanho de ninhada ao longo do gradiente latitudinal

(Griebeler et al. 2010) mostrando que são dois fatores que exercem pressão seletiva sobre o tamanho de ninhada das aves.

Também não houve relação da biomassa de recursos com o volume dos ovos. Entretanto, Briskie & Sealy (1990), encontraram para *Empidonax minimus* uma fraca relação entre o volume dos ovos e a disponibilidade de alimento, verificando que nos anos de baixa abundância de artrópodes os ovos são menores. Nesse sentido, outro componente, além do ambiental (disponibilidade de alimento) deve ser considerado, como o componente genético, o qual é responsável, por exemplo, por aproximadamente 70% da determinação do tamanho dos ovos de *P. major* (Jones 1973, van Noordwijk 1981) e possivelmente pode ser o responsável pelo volume pouco variável dos ovos de *N. fasciata*.

A taxa de crescimento dos ninhegos foi fortemente relacionada à biomassa de artrópodes, mas não às biomassas de frutos ou artrópodes e frutos em conjunto. E isso está de acordo com os registros de que *N. fasciata* consome mais insetos do que frutos durante a estação chuvosa (Alves 1991). Os frutos são ricos apenas em água, pigmentos e minerais (Almeida 1998, Silva et al. 2008), mas artrópodes, no entanto, são ricos em proteínas e lipídeos (Conconi and Rodríguez 1977, Barker et al. 1998) essenciais para formação de tecidos, crescimento e ganho de massa (Montevecchi et al. 1984, Gill 1995). Artrópodes são tão importantes na dieta de ninhegos e filhotes (Morton 1973, Holmes, 1975) que algumas espécies frugívoras, incluem artrópodes na dieta de seus filhotes, como registrado para *Euphonia hirundinacea* (Sargent 1993).

Verificamos que para o ano de 2009 o período de ninhegos ocorreu um pouco antes e durante o período de abundância de recursos como postulado pela hipótese de Gibb (1950). Além disso, a taxa de crescimento dos ninhegos aumentou significativamente com o aumento da biomassa de artrópodes. Isto pode ser explicado pelo fato de artrópodes possuírem grande quantidade de lipídeos e proteínas, essenciais para o crescimento dos ninhegos (Gill 1995,

Barker et al. 1998). Apesar disso, o pico de artrópodes ocorreu em novembro de 2009, quando a maioria dos filhotes das primeiras ninhadas já havia deixado seus ninhos.

O alimento não foi importante na determinação do número e volume dos ovos no ninho, e aparentemente do período de postura. Entretanto, foi importante por influenciar a taxa de crescimento dos ninhegos e sua abundância se sobrepôs principalmente com parte do período de ninhego e o início do período de filhotes fora do ninho, como proposto por Gibb (1950) e Thomson (1950). A sobreposição do período de ninhego com recursos alimentares já foi demonstrado para outras espécies, como *Parus major* (Perrins 1991). No entanto, os dois anos deste estudo tiveram grandes diferenças na abundância de recursos, especialmente no meio e fim das estações reprodutivas, quando o pico de artrópodes e frutos em 2009 coincidiu muito com o período de filhotes. *Neothraupis fasciata* sai do ninho em média com 11,7 dias e o mais cedo com 9 dias de idade, quase sem retrizes e completa seu desenvolvimento fora do ninho (Duca & Marini 2011). Este estudo, portanto, demonstra que *N. fasciata* mudou seu período de postura de ovos das primeiras tentativas em cada estação reprodutiva, parecendo sincronizar o período de maior disponibilidade de recursos com o período de ninhegos e filhotes saindo do ninho.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA, S. P. 1998. Frutas nativas do Cerrado. Caracterização físico-química e fonte potencial de nutrientes. Pages 244-285 *in*: Cerrado: ambiente e flora (Sano, S. M., Almeida, S. P. Eds.). EMBRAPA-CPAC, Planaltina, DF.
- ALVES, M. A. S. 1991. Dieta e forrageamento de *Neothraupis fasciata* em cerrado do Distrito Federal, Brasil (Passeriformes: Emberizidae). *Ararajuba* 2:25-29.

- ALVES, M. A. S., & CAVALCANTI, R. B. 1990. Ninhos, ovos e crescimento de filhotes de *Neothraupis fasciata*. Ararajuba 1:91-94.
- ANDERSON, D. W., F. GRESS, & MAIS, K. F. 1982. Brown Pelicans: influence of food supply on reproduction. Oikos 39:23–31.
- ANDERSON, D. W., GRESS, F., MAIS, K. F., & KELLY, P. R. 1980. Brown Pelicans as anchovy stock indicators and their relationships to commercial fishing. California Cooperative Fisheries Investigation Report 21:54–61.
- AYRES, M., AYRES, M. Jr., AYRES, D. L., & SANTOS, A. S. 2003. BioEstat 3.0. Aplicações estatísticas nas áreas de Ciências Biológicas e Médicas. Belém: Sociedade Civil Manirauá, MCT-CNPq, Conservation International.
- BARKER, D., FITZPATRICK, M. P., & DIERENFELD, E. S. 1998. Nutrient composition of selected whole invertebrates. Zoo Biology 17:123-134.
- BATALHA, M. A., & MANTOVANI, W. 2000. Reproductive phenological patterns of Cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. Revista Brasileira de Biologia 60:129-145.
- BÊTY, J., GAUTHIER, G., & GIROUX, J.-F. 2003. Body condition, migration, and timing of reproduction in Snow Geese: a test of the condition-dependent model of optimal clutch size. American Naturalist 162: 110-121.
- BOAG, P. T. 1987. Effect of nestling diet protein on growth and adult size of zebra finches (*Poephila guttata*). Auk 104:155-166.
- BOAG, P. T., & GRANT, P. R. 1984. Darwin's Finches (*Geospiza*) on Isla Daphne Major, Galapagos: breeding and feeding ecology in a climatically variable environment. Ecological Monographs 54:463-489.

- BOEKELHEIDE, R. J., & AINLEY, D. G. 1989. Age, resource availability and breeding effort in Brandt's cormorant. *Auk* 106:389-401.
- BOTH, C., & VISSER, M. E. 2005. The effect of climate change on the correlation between avian life-history traits. *Global Change Biology* 11:1606–1613.
- BRISKIE, J. V., & SEALY, S. G. 1990. Variation in size and shape of Least flycatcher eggs. *Journal of Field Ornithology* 61:180-191.
- BROCKELMAN, W. Y. 1975. Competition, the fitness of offspring, and optimal clutch size. *American Naturalist* 109:677-699.
- BRYANT, E. H. 1969. The fates of immatures in mixtures of two housefly strains. *Ecology* 50:1049-1069.
- BURKE, D. M., & NOL, E. 1998. Influence of food abundance, nest-site habitat, and forest fragmentation on feeding Ovenbirds. *Auk* 115:96-104.
- CHAPMAN, C. A., CHAPMAN, L., WANGHAM, R., HUNT, R., GEBO, D., & GARDNER, L. 1992. Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica* 24:527-531.
- CHARNOV, E. L., & KREBS, J. R. 1974. On clutch-size and fitness. *Ibis* 116:217-219.
- CODY, M. L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 20:174-184.
- CODY, M. L. 1971. Ecological aspects of reproduction. Em: *Avian Biology*, vol 1 (Eds. Farner, D. S.; King, J. R.). New York: Academic Press.
- CONCONI, J. R. E., AND H. B., RODRÍGUEZ. 1977. Valor nutritivo de ciertos insectos comestibles de México y lista de algunos insectos comestibles del mundo. *Anales del Instituto de Biología de la UNAM, Serie Zoología* 48:165-186.
- CRAWFORD, R. J. M., BARHAM, P. J., UNDERHILL, L. G., SHANNON, L. J., COETZEE, J. C., DYER, B. M., LESHORO, T. M., & UPFOLD, L. 2006. The influence of food availability on breeding success of African penguins *Spheniscus demersus* at Robben Island, South Africa. *Biological Conservation* 132:119-125.

- DAWSON, A. 2009. Control of the annual cycle in birds: endocrine constraints and plasticity in response to ecological variability. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363:1621-1633.
- DICKEY, M.-H., GOUTHIER, G., & CADIEUX, M.-C. 2008. Climatic effects on the breeding phenology and reproductive success of an arctic-nesting goose species. *Global Change Biology* 14:1973-1985.
- DRENT, R. H., & PRINS, H. H. T. 1987. The herbivore as prisoner of its food supply. *Andel, J. van, Bakker, P., Snaydon, R. W. (eds) Disturbance in grasslands. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishares.*
- DUCA, C. G. S. 2007. *Biologia e conservação de Neothraupis fasciata (Aves: Emberizidae) no Cerrado do Brasil Central. Tese de Doutorado, Universidade de Brasília, Brasília.*
- DUCA, C., YOKOMIZO, H., MARINI, M. Â., & POSSINGHAM, H. P. 2009. Cost-efficient conservation for the white-banded tanager (*Neothraupis fasciata*) in the Cerrado, central Brazil. *Biological Conservation* 142: 563- 574.
- DUCA, C. G. S., & MARINI, M. Â. 2011. Variation in breeding of Shrike-like tanager in Brazil. *Willson Journal of Ornithology* 123:(no prelo).
- EITEN, G. 1972. The Cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38:201-341.
- GADGIL, M., & Bossert, W. H. 1970. Life historical consequences of natural selection. *American Naturalist* 104:1-24.
- GIBB, J. A. 1950. The breeding biology of Great and Blue titmice. *Ibis* 92:507-539.
- GILL, F. 1995. *Ornithology. 2ª ed. New York: W. H. Freeman and Company.*
- GOODMAN, D. 1974. Natural selection and a cost ceiling on reproductive effort. *American Naturalist* 108:247-268.
- GRANT, P. R., & BOAG, P. T. 1980. Rainfall on the Galápagos and the demography of Darwin's finches. *Auk* 97:227-244.

- GRIEBELER, E. M., CAPRANO, T., & BÖHNING-GAESE, K. 2010. Evolution of avian clutch size along latitudinal gradients: do seasonality, nest predation or breeding season length matter? *Journal of Evolutionary Biology* 23:888-901.
- HAFTORN, S., & REINERTSEN, R. E. 1985. The effect of temperature and clutch size on the energetic cost of incubation in a free-living blue tit *Parus caeruleus*. *Auk* 102:470-478.
- HAU, M. 2001. Timing of breeding in variable environments: tropical birds as a model system. *Hormones and Behavior* 40:281-290.
- HIRSCHFIELD, M. F., & TINKLE, D. W. 1975. Natural selection and the evolution of reproductive effort. *Proceedings of National Academy Sciences* 72:2227-2231.
- HOGSTEDT, G. 1981. Effect of additional food on reproductive success in the Magpie (*Pica pica*). *Journal of Animal Ecology* 50:219-229.
- HOLMES, R. T., AND R. W. STURGES. 1975. Bird community dynamics and energetics in a northern hardwoods ecosystem. *Journal of Animal Ecology* 44:175-200.
- JAMIESON, B. G. M. 2007. Reproductive biology and phenology of birds. New Hampshire: Science Publishers.
- JOHNSON, N. F. 1971. Effect of levels of dietary protein on wood duck growth. *Journal of Wildlife Management* 35:798-802.
- JONES, P. J. 1973. Some aspects of the feeding ecology of the great tit *Parus major*. Oxford: University Press.
- JORGENSEN, E., & BLIX, A. S. 1985. Effects of climate and nutrition on growth and survival of willow ptarmigan chicks. *Ornis Scandinavica* 16:99-107.
- KORPIMAKI, E., & LAGERSTROM, M. 1988. Survival and natal dispersal of fledglings of Tengmalm's owl in relation to fluctuating food conditions and hatching date. *Journal of Animal Ecology* 57:433-441.
- LACK, D. 1947. The significance of clutch size. *Ibis* 89:302-352.

- LACK, D. 1948. The significance of clutch size. Some interspecific comparisons. *Ibis* 90:25-45.
- LENZA, E., & KLINK, C. A. 2006 Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica* 29:627-638.
- LEPAGE, D., GAUTHIER, G., & REED, A. 1998. Seasonal variation in growth of Greater snow goose gosling: the role of food supply. *Oecologia* 114:226-235.
- MARINI, M. A., LOBO, Y, LOPES, L. E., FRANÇA, L. F., & PAIVA, L. V. 2009. Biologia reprodutiva de *Tyrannus savanna* (Aves, Tyrannidae) em cerrado do Brasil Central. *Biota Neotropica* 9: 55-63.
- MARTIN, T. E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:453-487.
- MELO, C., & MACEDO, R. H. F. 1997. Mortalidade em ninhadas de *Guira guira* (Cuculidae): competição por recursos? *Ararajuba* 5:45-52.
- MILLON, A., PETTY, S. J., & LAMBIN, X. 2010. Pulsed resources affect the timing of first breeding and lifetime reproductive success of tawny owls. *Journal of Animal Ecology* 79:426-435.
- MONAGHAM, P., & NAGER, R. G. 1997. Why don't birds lay more eggs? *Trends in Ecology and Evolution* 12:270-274.
- MONTEVECCHI, W. A., R. E., RICKLEFS, I. R., KIRKHAM, AND D., GABALDON. 1984. Growth energetics of nestlings Northern Gannets (*Sula bassunus*). *Auk* 101:334-341.
- MORTON, E. S. 1973. On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. *American Naturalist* 107:8-22.
- NIMER, E. 1989. *Climatologia do Brasil*. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.

- OLIVEIRA-FILHO, A. T., & RATTER, J. A. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado Biome. Oliveira, P.S.; R. J. Marquis (eds) *The Cerrados of Brazil, ecology and natural history of a Neotropical Savanna*. New York: Columbia University Press.
- PENNIMAN, T. M., COULTER, M. C., SPEAR, L. B., & BOEKELHEIDE, R. J. 1990. Western gull. Ainley, D. G. & Boekelheide R. J. (eds) *Seabirds of the Farallon Islands: ecology, structure and dynamics of an upwelling-system community*. Stanford: University Press, Palo Alto.
- PERRINS, C. M. 1991. Tits and their caterpillar food supply. *Ibis* 133:49-54.
- 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.
- PODULKA, S., ROHRBAUGH, R. W. Jr, & BONNEY, R. 2004. *Handbook of bird biology*. Ithaca: Princeton University Press.
- POULIN, B., LEFEBVRE, G., & MCNEIL, R. 1992. Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. *Ecology* 73:2295-2309.
- RATTER, J. A., RIBEIRO, J. F., & BRIDGEWATER, S. 1997. The Brazilian Cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* 80:223-230.
- RIBEIRO, J. F., & WALTER, B. M. T. 1998. *Fitofisionomias do bioma Cerrado*. Em: Sano, S. M., Almeida, S. P. (eds) *Cerrado: ambiente e flora*. EMBRAPA-CPAC, Planaltina, DF.
- ROBERTSON, B. A., HUTTO, R. L., & FONTAINE, J. J. 2010 Evaluating food availability and nest predation risk as sources of bias in aural bird surveys. *Journal of Field Ornithology* 81: 420-429.
- SARGENT, S. 1993. Nesting biology of the Yellow-throated Euphonia: large clutch size in Neotropical frugivore. *Wilson Bulletin* 105:285-300.
- SCHAFFER, W. M. 1974. Optimal reproductive effort in fluctuating environments. *American Naturalist* 108:783-790.

- SILVA, M. R., D. B. C. L. LACERDA, G. G., SANTOS AND D. M. O., MARTINS. 2008. Caracterização química de frutos nativos do cerrado. *Ciência Rural* 38:1790-1793.
- SEKI, S.-I., & TAKANO, H. 1998. Catterpillar abundance in the territory affects the breeding performance of great tit *Parus major minor*. *Oecologia* 114:514-521.
- SINCLAIR, A. R. E. 1978. Factors affecting the food supply and breeding season of resident birds and movements of Palearctic migrants in a tropical African savannah. *Ibis* 120: 480-497.
- SKUTCH, A. F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91:430-455.
- SLAGSVOLD, T., SANDVIK, J., ROFSTAD, G., LORENTSE, Ö., & HUSBY, M. 1984. On the adaptative value of intraclutch egg-size variation in birds. *Auk* 101:685-697.
- SOUTHWOOD, T. R. E. 1978. *Ecological Methods*. London: Chapman & Hall.
- SUTHERLAND, W. J., NEWTON, I., GREEN, R. E. 2005. *Bird ecology and conservation, a handbook of techniques*. Oxford: University Press.
- SYDEMAN, W. J., PENNIMAN, J. F., PENNIMAN, T. M., PYLE, P., & AINLEY, D. G., 1991. Breeding performance in the Western Gull: effects of parental age, timing of breeding and year in relation to food availability. *Journal of Animal Ecology* 60:135-149.
- THOMSON, C. B. A. L. 1950. Factors determining the breeding seasons of birds: an introductory review. *Ibis* 92:173-184.
- TINBERGEN, J. M., & BOERLIJST, M. C. 1990. Nestling weight and survival in individual great tits (*Parus major*). *Journal of Animal Ecology* 59:1113- 1127.
- VAN NOORDWIJK, A. J. 1981. Genetic and environmental variation in clutch size of great tit. *Netherlands Journal of Zoology* 31:342-372.

- VIEYRA, L., VELARDE, E., & EZCURRA, E. 2009. Effects of parental age and food availability on the reproductive success of Heermann's Gulls in the Gulf of California. *Ecology* 90:1084–1094.
- WILLIAMS, G. C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist* 100:687-690.
- WINKLER, D. W., & WALLIN, J. 1987. Offspring size and number: a life history model linking effort per offspring and total effort. *American Naturalist* 129:708-720.
- YOM-TOV, Y. 1974. The effect of food and predation on breeding density and success, clutch size and laying date of the Crow (*Corvus corone* L.). *Journal of Animal Ecology* 43:479-498.
- ZAR, J. L. 1999. *Biostatistical analysis*. 4^a ed. Englewood Cliffs: Prentice Hall.