



Universidade de Brasília

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de Pós-Graduação em Ecologia

# **PERÍODO, DURAÇÃO E INTENSIDADE DAS MUDAS EM AVES DO BRASIL CENTRAL**



**MARIANA BATISTA SILVEIRA**

Brasília – DF

2011

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

**PERÍODO, DURAÇÃO E INTENSIDADE DAS MUDAS EM  
AVES DO BRASIL CENTRAL**

**MARIANA BATISTA SILVEIRA**

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

**PERÍODO, DURAÇÃO E INTENSIDADE DAS MUDAS EM  
AVES DO BRASIL CENTRAL**

**MARIANA BATISTA SILVEIRA**

**Banca Examinadora:**

---

**Prof. Dr. Miguel Ângelo Marini**

Orientador – UnB

---

**Prof. Dr. Carlos Bianchi**

Membro Titular – UniCEUB

---

**Prof. Dr. James Joseph Roper**

Membro Titular – UVV

---

**Prof. Dr. Ricardo Bomfim Machado**

Membro Suplente – UnB

**“There is a pleasure in the pathless woods,  
There is a rapture on the lonely shore,  
There is society, where none intrudes,  
By the deep sea, and music in its roar:  
I love not man the less, but Nature more”.**

**- Lord Byron**

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço, primeiramente, ao meu orientador por todo o apoio intelectual, logístico e emocional. Por muitas vezes, ele mesmo se referia a mim como um pai. Essa amizade muito me ajudou e incentivou. Tenho muita admiração por seu trabalho, estilo de orientação, os quais foram essenciais para que meu projeto pudesse ser realizado!

Dedico este trabalho aos meus pais, Clayton e Edilene, que me deram total apoio ao optar por esta caminhada. Agradeço imensamente ao meu pai pelas madrugadas a fio em que me acompanhou e me levou, permitindo que meu estudo de campo fosse possível. À minha mãe por todo incentivo e carinho que vão muito além desta minha jornada. À minha irmã, Luciana, pelo sincero apoio e motivação.

Tenho muito a agradecer ao meu padrinho, Lionel, o qual participou ativamente de toda a minha formação, desde pequenininha. Nenel, sem você eu não teria alcançado grande parte dos meus sonhos.

Faço uma dedicação, em especial, ao meu tio Kléber por ser fonte de muita inspiração no trabalho com as aves! Pudemos partilhar juntos essa grande realização, proporcionada pelo estudo de tão belos seres.

A toda minha família, dinda e padrinho, tios e tias, primos e primas por sempre me incentivarem, respeitarem e se interessarem pelo meu trabalho.

Aos meus colegas de laboratório e em especial aos amigos Yonara Lobo pelo companheirismo no campo e no dia-a-dia, Daniel Gressler por todos os anilhamentos compartilhados e trocas de idéias e André Guaraldo também pelo companheirismo no campo, pela troca de experiências e pela foto da capa. Aos amigos André e Luiza pela revisão da dissertação. Finalmente, agradeço a todos pelas boas risadas.

Aos meus amados amigos da vida que, ainda que distantes, sempre me incentivaram. Agradeço pela atenção, amizade e pela paciência. Muitos de vocês

cansaram de me ouvir negar coisas porque tinha “campo no outro dia”. Àqueles que se dispuseram a ir comigo a campo, espero que tenham gostado!

Aos professores Carlos Bianchi e James Roper que concordaram em ser membros da banca examinadora desta dissertação de mestrado e ao professor Ricardo Machado por ter aceitado o convite de membro suplente.

À coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, pela prontidão em resolver quaisquer problemas burocráticos.

A CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento do Pessoal de Nível Superior) pela concessão da bolsa de estudos.

À administração e funcionários da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE) pela permissão e suporte para a realização de nossos estudos na reserva.

A todos que participaram de alguma forma da minha empreitada... Muito obrigada!

## ÍNDICE

|   |    |
|---|----|
| <b>RESUMO</b> .....   | 1  |
| <b>ABSTRACT</b> .....   | 2  |
| <b>INTRODUÇÃO</b> .....   | 3  |
| <b>MÉTODOS</b> .....  | 6  |
| <i>Área de estudo</i> .....   | 6  |
| <i>Determinação das mudas</i> .....   | 7  |
| <i>Duração das mudas</i> .....  | 10 |
| <i>Intensidade das mudas</i> .....  | 10 |
| <i>Sobreposição da muda com a reprodução</i> .....                                  | 11 |
| <i>Análises estatísticas</i> .....  | 11 |
| <b>RESULTADOS</b> .....   | 12 |
| <i>Nystalus chacuru</i> .....   | 13 |
| <i>Phacellodomus rufifrons</i> .....  | 14 |
| <i>Lepidocolaptes angustirostris</i> .....  | 21 |
| <i>Elaenia cristata</i> .....   | 21 |
| <i>Elaenia chiriquensis</i> .....   | 22 |
| <i>Neothraupis fasciata</i> .....   | 23 |
| <i>Ammodramus humeralis</i> .....   | 24 |
| <i>Emberizoides herbicola</i> .....   | 25 |
| <i>Análise geral da duração da muda, intensidade da muda e massa corporal</i> ..... | 26 |
| <i>Sobreposição da muda com a reprodução</i> .....                                  | 27 |
| <b>DISCUSSÃO</b> .....  | 31 |
| <i>Padrão de muda das penas</i> .....   | 31 |

|   |    |
|---|----|
| <i>Período da muda</i> .....  | 32 |
| <i>Duração da muda</i> .....  | 33 |
| <i>Intensidade da muda</i> .....  | 35 |
| <i>Análise geral da duração da muda, intensidade da muda e massa corporal</i> ..... | 36 |
| <i>Sobreposição da muda com a reprodução</i> .....                                  | 37 |
| <i>Considerações para futuros estudos</i> .....                                     | 38 |
| <b>CONCLUSÃO</b> .....  | 39 |
| <b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....   | 40 |

## ÍNDICE DE FIGURAS

|   |    |
|---|----|
| FIGURA 1. Posição do Distrito Federal no mapa do Brasil e imagens de satélite da localização da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), com o local de estudo em destaque. (Fonte: Google Earth, com modificações). Acessado em 3/12/2010.....   | 7  |
| FIGURA 2. Padrão seguido para a atribuição do grau da muda às penas .....   | 9  |
| FIGURA 3. Padrão de muda das penas de oito espécies de aves do Cerrado. Em amarelo estão marcadas as penas nodais, em vermelho as penas terminais e as setas indicam a direção que se procede a muda, proximal (←) ou distal (→) .....  | 17 |
| FIGURA 4. Regressões lineares do dia do ano pelo grau total da muda das penas de voo de oito espécies de aves do Cerrado .....  | 18 |
| FIGURA 5. (a) Relação entre a duração da muda das penas de voo e massa corporal. (b) Relação entre intensidade média das penas e massa corporal. (c) Relação entre duração da muda das penas de voo e intensidade das mudas. ....   | 29 |
| FIGURA 6. Precipitação semanal média de 2009 e 2010 no DF; períodos reprodutivos e de muda de espécies de aves do Cerrado. Em azul claro, o período chuvoso; em verde, o período em que pode ocorrer sobreposição entre a muda e a reprodução. Os meses foram divididos em períodos de 10 dias (I, II e III)..... | 30 |

## ÍNDICE DE TABELAS

|  |    |
|--|----|
| TABELA 1. Frequência de rêmiges (secundárias e primárias) e retrizes em muda para <i>Nystalus chacuru</i> . O número em cada coluna indica a quantidade de indivíduos que apresentaram a pena focal em muda. As penas são identificadas como nodais, terminais e direcionais (← ou →) de acordo com a descrição nos métodos..... | 15 |
| TABELA 2. Estimativas das datas médias de início e término da muda, duração e intensidade da muda e massa corporal das espécies de aves do Cerrado. A data está em dias julianos, entre parênteses está o dia correspondente às regressões, sendo o dia 1 = 22/10. ....  | 16 |
| TABELA 3. Intensidades das mudas das penas de voo de oito espécies de aves do Cerrado em relação à última primária em muda. ....   | 19 |
| TABELA 4. Frequência de rêmiges (secundárias e primárias) e retrizes em muda para sete espécies de aves do Cerrado. Cada coluna indica a quantidade de indivíduos que apresentaram a pena focal em muda. As penas são identificadas como nodais, terminais e direcionais (← ou →). ....  | 20 |
| TABELA 5. Frequência de sobreposição de indivíduos com muda e placa de incubação e/ou protuberância cloacal, no período de estudo e em anilhamentos realizados entre 2002 e 2009 na mesma área de estudo. ....   | 28 |

## RESUMO

A muda, um evento chave no ciclo de vida das aves, é bem estudada em aves da região temperada, que apresentam alta sazonalidade. Entretanto, nos trópicos, onde a sazonalidade é menos pronunciada, a muda é pouco estudada. Nós estudamos a muda de oito espécies de aves do Cerrado do Brasil central para melhor entender os ciclos de muda de aves de um ambiente tropical. Nós capturamos as aves ( $n = 334$ ) com redes de neblina, descrevemos o período, duração e intensidade da muda das penas de voo. Os graus de muda das penas indicaram a direção da reposição e os pontos onde as séries da muda se iniciaram e terminaram. Em geral, a primária 1 foi a primeira pena de voo a cair e as primárias foram repostas na direção proximal-distal. S6 ou S5 foram as últimas rêmiges a completar o crescimento. As secundárias foram repostas em duas ou três séries. As retrizes apresentaram duas séries de muda, uma em cada lado da cauda, sendo R1 (nodal)  $\rightarrow$  R6 (terminal). Todas as espécies realizaram a muda das primárias de acordo com o padrão seguido pela maioria dos Passeriformes, exceto *Nystalus chacuru* (Galbuliformes). Em comparação com espécies da região temperada, as quais levam cerca de 40 – 70 dias para completar a muda, aves tropicais parecem ter metabolismo mais lento, levando cerca de 120 dias para terminar a muda. Espécies maiores levam mais tempo para realizar a muda, porém não crescem mais penas simultaneamente. Encontramos evidências de sobreposição da muda com a reprodução para quatro espécies, no entanto, esta sobreposição ocorreu durante curto período. Mais estudos são necessários para elucidar os mecanismos que atuam sobre a muda no ciclo anual das aves e para permitir comparações entre espécies tropicais e temperadas no intuito de melhor entender as diferentes pressões evolutivas que atuam sobre as aves.

*Palavras-chave: Cerrado, padrões de muda, Passeriformes, penas de voo, sobreposição muda com reprodução.*

## ABSTRACT

Molt, a key event in the avian life cycle, is well-studied in temperate birds with very seasonal life cycles. However, in the tropics, where life cycles are much less seasonal, and where species richness is greater, molt cycles are poorly understood. To better understand the molt cycle in tropical birds in a tropical, yet seasonal, environment, we examined molt in eight species of birds in the Cerrado of central Brazil. We captured birds ( $n = 334$ ) with mist nets, described timing, duration and intensity of flight-feather molt. Molt scores indicated directions of feather replacement and the points where molt series started and ended. The innermost primary usually was the first flight-feather to drop, and primaries were replaced in descending order, from proximal to distal. Secondaries S6 or S5 were typically the last remex to complete growth. Secondaries were replaced in two or three molt series. Rectrices were replaced in two series, one on each side of tail, with R1 as the nodal feather and R6 as the terminal feather. All species replaced their primaries according to the pattern presented by most passerines, except *Nystalus chacuru* (Galbuliformes). In comparison to similar temperate birds, whose molt cycles can take 40 – 70 days, tropical birds seem to have a slower metabolism, with a 122 days cycle. Larger species required a longer time to molt and did not grow a larger amount of feathers simultaneously. Our data showed molt-breeding overlap for four species. More molt pattern studies are needed to better elucidate the mechanisms that shape molt into avian annual cycle and to provide comparisons between temperate and tropical species aiming a better understanding of the distinct evolutionary pressures these birds face.

*Key words: Cerrado, flight-feathers, molt-breeding overlap, molt patterns, passerines.*

## INTRODUÇÃO

A muda é um processo componente da história de vida das aves e possui grande importância, uma vez que as penas estão sujeitas a diversas avarias químicas ou físicas que desgastam, quebram ou alteram sua coloração (Bergman 1982). Penas danificadas comprometem a termorregulação da ave, o desempenho no voo, o repertório comportamental, o isolamento térmico e a impermeabilidade da plumagem (Murphy & King 1992, Jenni & Winkler 1994, Swaddle & Witter 1997), conseqüentemente podem vir a comprometer o sucesso reprodutivo.

A muda que ocorre poucas semanas após a saída do juvenil do ninho apresenta muita variabilidade, portanto jovens não serão mais discutidos. A muda em aves adultas ocorre geralmente após sua reprodução (pós-nupcial) ou antes (pré-nupcial), e classifica-se por sua extensão como parcial ou completa (Sick 1997). A muda parcial envolve apenas a troca das penas do corpo e, em geral, ocorre antes do período reprodutivo, sendo considerada a muda pré-nupcial. A muda completa, geralmente coincidente com a pós-nupcial, envolve a troca das penas do corpo e de voo (rêmiges e retrizes). Porém, existe uma grande variabilidade entre espécies, populações e indivíduos nos vários aspectos da muda. Estas diferenças podem estar na fenologia, duração e seqüência, resultando em várias estratégias de muda. Algumas aves realizam a muda completa anualmente, em determinado período, e pouquíssimas podem vir a realizá-la duas vezes ao ano (Prys-Jones 1991).

Na medida em que a massa corporal da ave aumenta, o tempo necessário para a muda completa de suas penas também aumenta (Rohwer et al. 2009), o que pode ocupar grande parte do ciclo de vida da ave. Em vista disso, muitas das aves de porte maior trocam suas penas em séries, renovando apenas parte das penas de voo anualmente, evitando deste modo prejuízos à aerodinâmica do voo, mas, em contrapartida,

necessitando de dois a três anos para completar a muda (Edwards & Rohwer 2005, Rohwer et al. 2009). Algumas aves reduzem o tempo necessário para a muda repondo mais intensamente as penas (Ashmole 1968), ou seja, aumentam o número de penas que estão crescendo simultaneamente. Isto evita que as aves passem longos períodos com penas desgastadas e velhas.

A muda completa segue um padrão recorrente encontrado em Passeriformes da região temperada (Ashmole 1968, Yuri & Rohwer 1997). A muda nas primárias normalmente parte da primária 1 (P1 – mais interna) e se sucede em direção à primária 9 ou 10 (P9 ou P10 – mais externas), localizadas na ponta da asa, de uma forma mais ou menos regular. A maior parte dos Passeriformes apresenta 10 penas primárias, exceto os *Passeres novempennatae* que têm apenas nove primárias e se restringem à antiga superfamília Emberizidae (Sick 1997). As secundárias são substituídas a partir do meio da asa (secundária 1 – S1) seguindo em direção ao corpo da ave e a partir da secundária 9 (S9) para o centro da asa, geralmente terminando na S5 ou S6. Porém, a muda das secundárias 7, 8 e 9 (S7, S8 e S9) apresenta muita variação, sendo mais difícil identificar um padrão (Cardoso 2008). A troca anual das rêmiges é simétrica em ambas as asas (Sick 1997), exceto no caso de reposição por perda acidental das penas. Adicionalmente, em geral as primárias são trocadas durante todo o período da muda, portanto a P10 atinge seu tamanho final apenas após todas as penas de voo estarem trocadas. A muda das retrizes assume muita variação, podendo ocorrer de forma centrípeta ou centrífuga, estando normalmente renovadas concomitantemente à P8 ou P9 (Cardoso 2008).

A troca das penas exige tempo, energia e nutrientes, uma vez que a eficiência na produção de penas pelas aves é baixa e envolve outros processos que não somente a síntese de queratina (Lindström et al. 1993). Devido aos seus custos associados, a muda

raramente coincide com o período reprodutivo e com a migração, atividades que também apresentam alta demanda energética. Quando estas atividades se sobrepõem, poucas penas de voo são substituídas de cada vez, aparentemente na tentativa de minimizar os custos da muda (Payne 1972).

A descrição adequada do período e dos padrões de muda das penas das espécies de aves é fundamental para a compreensão de fatores ecológicos, evolutivos, fisiológicos e filogenéticos que afetam a muda e, conseqüentemente, a vida da ave. O tempo necessário para a muda das penas de voo influencia diretamente a reprodução (Ashmole 1968, Edwards 2008), a qual também é de fundamental importância para as espécies. O contrário também pode ocorrer, quando períodos reprodutivos mais extensos levam a ave a acelerar a muda (Dawson 2004). Estimativas do período necessário para a reposição completa de penas de voo, bem como de outros aspectos relacionados à renovação de plumagem, dependem de um conhecimento detalhado do processo da muda, o qual ainda é muito escasso. Aves da região temperada já foram alvo de diversos estudos relacionados a muda, com abordagens amplas (Morton & Morton 1990, Jenni & Winkler 1994, Yuri & Rohwer 1997, Voelker & Rohwer 1998, Butler et al. 2002), porém para a região tropical ainda há poucos trabalhos sobre o tema (Davis 1971, Foster 1975, Mallet-Rodrigues et al. 1995, Piratelli et al. 2000, Marini & Durães 2001, Rohwer et al. 2008), sendo a maioria com descrições ainda pouco detalhadas. Como espécies de regiões temperadas e tropicais estão sujeitas a diferentes pressões seletivas, costumam apresentar variação em suas estratégias de história de vida. Portanto, comparar a muda de espécies tropicais e temperadas pode oferecer novos pontos de vista a respeito dos fatores que podem afetar o período, duração e intensidade da muda das aves.

Tendo em vista a importância da muda para a história de vida das aves, descrevemos como a muda das penas de voo procede em oito espécies de aves do Cerrado, especificamente com relação ao padrão de muda, sequência (direção), período, duração e intensidade da troca das penas. Analisamos cada espécie de forma separada e posteriormente realizamos uma análise comparada entre todas as espécies. Em detalhes, avaliamos a relação entre: 1) a duração da muda e a massa corporal, 2) a intensidade da muda e a massa corporal, 3) a intensidade e a duração da muda, 4) a sobreposição da muda e o período reprodutivo. Além disso, investigamos se houve diferença nos parâmetros da muda de penas de voo entre machos e fêmeas de *Neothraupis fasciata* (única espécie do estudo que apresenta dimorfismo sexual).

## MÉTODOS

### *Área de estudo*

Realizamos o estudo em uma área demarcada de 100 ha (1 km x 1 km), localizada na porção noroeste da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), localizada a 50 km de Brasília, a nordeste do Distrito Federal, entre as coordenadas 15°42' a 15°38'S e 37°33' a 47°37'W (Fig. 1). A ESECAE representa um fragmento de 10.500 ha de Cerrado do Brasil Central, composto por várias fitofisionomias, como o cerrado típico, os campos sujos e limpos, as matas de galeria alagáveis e as veredas (Silva Jr. & Felfili 1996). O Cerrado é o segundo maior bioma do Brasil e da América do Sul (Ribeiro & Walter 1998), cobrindo uma extensão aproximada de 1,8 milhões de km<sup>2</sup> (Silva 1998) e constitui a maior e mais ameaçada savana tropical do mundo (Silva & Bates 2002). É o terceiro bioma mais rico em espécies de aves do país, com 856 espécies (Silva & Santos 2005). Seu clima apresenta duas estações bem definidas, uma seca, de maio a setembro, e outra chuvosa, de outubro a abril, com precipitação média anual variando de 600 a

2.000 mm, embora frequentemente possam ocorrer períodos sem chuva (veranicos) durante a estação chuvosa (Assad 1994).

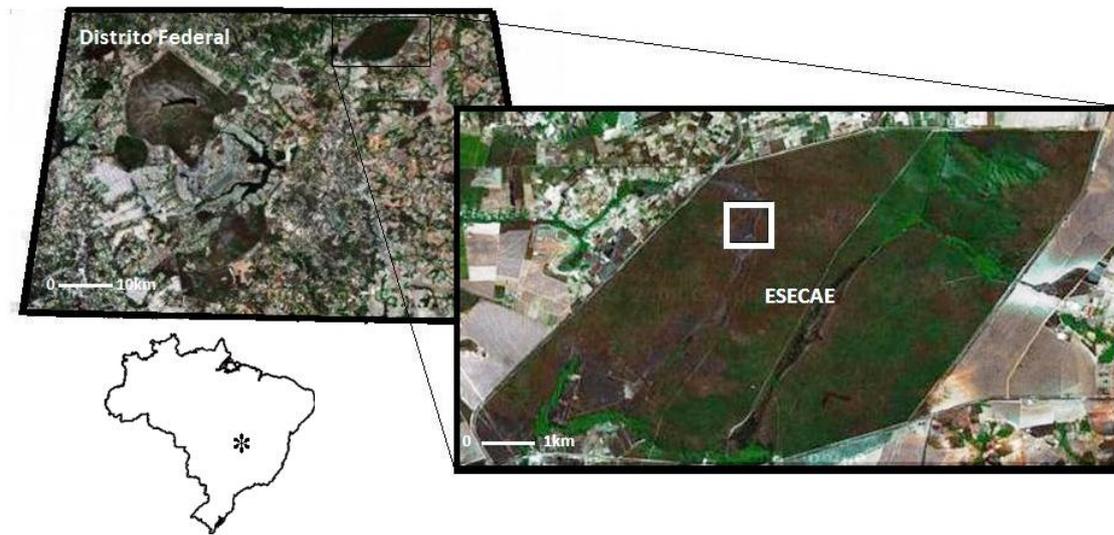


FIGURA 1. Posição do Distrito Federal no mapa do Brasil e imagens de satélite da localização da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), com o local de estudo em destaque. (Fonte: Google Earth, com modificações). Acessado em 3/12/2010.

#### *Determinação das mudas*

O período de amostragem estendeu-se de dezembro de 2009 a maio de 2010 e de outubro a novembro de 2010. Nestes períodos, visamos cobrir toda a época correspondente a muda pós-nupcial das aves estudadas. De junho a setembro não há registros de espécies em muda na região e nem em relatos para o Cerrado (Marini & Durães 2001), portanto não concentramos esforços de captura neste período. Para determinar as mudas, analisamos sete espécies de Passeriformes (*Phacellodomus rufifrons*, *Lepidocolaptes angustirostris*, *Elaenia cristata*, *Elaenia chiriquensis*, *Neothraupis fasciata*, *Ammodramus humeralis* e *Emberizoides herbicola*), e uma espécie de Galbuliformes (*Nystalus chacuru*) (nomenclatura segundo Remsen et al. 2010). As espécies para as quais menos de 15 indivíduos tiveram o grau de muda

classificado não foram analisadas. A cada dia de captura, utilizamos entre 10 e 20 redes de neblina. Todos os indivíduos que capturamos foram marcados com anilhas metálicas fornecidas pelo CEMAVE/ICMBio.

Estimamos a duração e a intensidade das mudas das penas de voo somente de indivíduos adultos, visto que jovens fazem a muda em período diferente ou às vezes nem chegam a realizá-la. O grau da muda (*score*), especificado a seguir, foi estimado de acordo com Newton (1966) e Yuri & Rowher (1997). Atribuímos os seguintes graus de muda para as penas primárias, secundárias e retrizes de cada indivíduo (Fig. 2), de acordo com seu estágio de crescimento: 0 (pena velha; não sofreu muda no ano), 1 (pena ausente ou canhão pequeno), 2 [canhão grande ou canhão com início da pena (*brush*)], 3 (canhão com pena ou pena até a metade do seu tamanho final), 4 (metade a três quartos de crescimento), 5 (três quartos ao tamanho total). Aves com 10 primárias, nove secundárias e seis retrizes receberam um grau máximo de muda de 125 (somatório dos graus das mudas das penas analisadas) quando completaram a muda. *Ammodramus humeralis*, *E. herbicola* e *N. fasciata* receberam o grau máximo de 120, visto que apresentam apenas nove primárias. *N. chacuru* recebeu grau máximo da muda de 140, já que contém 10 primárias, 12 secundárias e 6 retrizes. Avaliamos apenas o grau da muda das penas da asa esquerda e da metade esquerda da cauda, no entanto, as penas do lado direito dos indivíduos foram checadas regularmente para descartar eventos de muda assimétricas causadas por perdas ocasionais de penas.

Quando houve dúvida na atribuição precisa do grau da muda, medimos cada pena em muda com paquímetro digital com precisão de 0,1 mm. Em uma etapa paralela, obtivemos a média do comprimento final de cada pena primária, secundária e retriz das espécies de estudo, medindo-se penas de quatro indivíduos que estavam com o conjunto de penas totalmente crescido. A partir dessa base de dados de referência, calculamos a

razão entre o tamanho da pena em muda do indivíduo em análise e o tamanho total que ela poderia atingir na espécie, determinando-se assim o grau da muda daquela pena do indivíduo em questão. Dados de recaptura só foram incluídos quando houve um intervalo mínimo de 10 dias após a última captura.

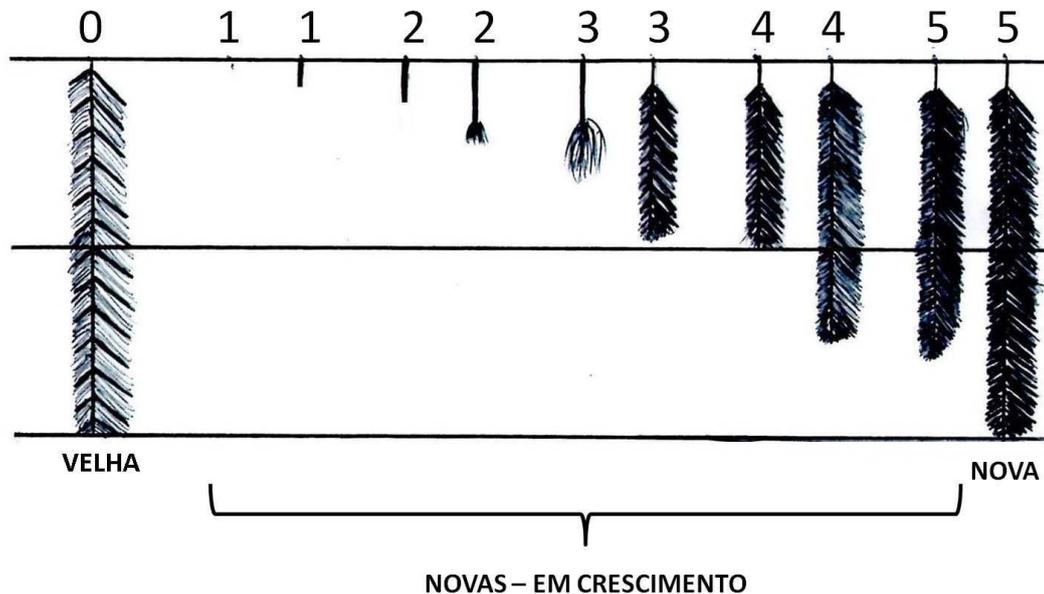


FIGURA 2. Padrão seguido para a atribuição do grau da muda às penas.

A partir da atribuição do grau da muda às penas, analisamos quais penas iniciam e terminam as séries da muda, bem como a direção em que esta procede, de acordo com Rohwer (2008). A pena que dá início à muda foi denominada nodal. Para ser caracterizada como tal, a pena deve apresentar uma das três condições a seguir: 1) estar entre duas penas velhas (grau da muda - 0); 2) ter uma pena vizinha velha (grau da muda - 0) e uma vizinha em crescimento, porém em comprimento menor que a pena focal; 3) estar entre duas penas em crescimento, porém ambas em comprimento menor do que a pena focal. Com relação ao final da muda, a última pena na série da muda foi denominada terminal. Para caracterizar a pena como terminal, o padrão deve ser inverso ao visto na pena nodal, ou seja, a pena focal deve apresentar a condição de estar entre

penas novas e/ou em crescimento, porém ambas em comprimento maior do que a pena focal. Finalmente, atribuímos a direção da troca das penas aos pares adjacentes que apresentaram diferentes graus de muda, sendo as direções distal ( $\rightarrow$ ), quando a pena focal em desenvolvimento está menos avançada do que a pena proximal vizinha e mais avançada do que a pena distal vizinha, ou proximal ( $\leftarrow$ ), quando a pena focal em desenvolvimento está mais avançada do que a pena proximal vizinha e menos avançada do que a pena distal vizinha.

#### *Duração das mudas*

Realizamos regressões lineares para estimar o período inicial, a data de término e a duração da muda, conforme descrito por Pimm (1976), onde a data (medida como dia do ano) foi plotada em relação ao grau da muda. Por mais que os eixos pareçam invertidos em relação à convenção, Pimm (1976) sugere que esta é a regressão apropriada já que o período da muda será determinado a partir de medições de vários indivíduos. O intercepto- $y$  nas regressões realizadas a partir destes dados representa a data média de início das mudas. Para calcularmos a data média de término da muda, substituímos o  $x$  da fórmula da regressão pelo grau máximo que a muda daquela espécie pode atingir (e.g. 125 para *E. cristata*). Assim, obtivemos a duração média da muda para os indivíduos da população ao subtrair a data média de término da data média de início da muda. Em todas as regressões, o dia 1 corresponde a 22 de outubro.

#### *Intensidade das mudas*

O número médio de penas que estão sendo trocadas simultaneamente representa a intensidade da muda. Considerando-se que a última primária (a mais externa) termina seu crescimento apenas após ou pouco antes de todas as secundárias e retrizes já estarem trocadas (Underhill 1986), geramos a intensidade das mudas comparando cada

última primária que estava em muda com o número médio de penas de voo em crescimento naquele momento (Rohwer 2008).

#### *Sobreposição da muda com a reprodução*

Avaliamos a existência de sobreposição da muda com o período reprodutivo a partir da porcentagem de indivíduos capturados, no período de estudo, que apresentaram placa de incubação e/ou protuberância cloacal quando estavam realizando muda de penas de voo. Para fins comparativos, também utilizamos dados de anilhamento realizado de 2002 a 2009 na mesma região de estudo. No entanto, os dados de 2009 não incluem aqueles coletados para este estudo. Adicionalmente, mensuramos esta sobreposição por meio da comparação do período de muda, obtido no estudo, com os períodos reprodutivos já descritos na literatura e/ou obtidos por outros trabalhos na região para as espécies em questão. Não realizamos as análises de sobreposição para *E. chiriquensis*, uma vez que esta espécie normalmente não realiza a muda na nossa área de estudo. Junto aos dados de sobreposição, mensuramos a média da precipitação total semanal de 2009 e 2010 (dados não publicados, Embrapa Cerrados), a fim de visualizar se os períodos de reprodução e muda estão relacionados à época chuvosa no Cerrado.

#### *Análises estatísticas*

Realizamos uma regressão linear entre a duração da muda e a massa das oito espécies estudadas, com o objetivo de investigar se espécies maiores também tem períodos de muda maiores. Também fizemos uma regressão linear entre a intensidade da muda e a massa das espécies estudadas, objetivando investigar se aves maiores tem mais penas crescendo simultaneamente, ou seja, se apresentam intensidades maiores de mudas. Para explorar como a intensidade da muda se relaciona com a duração da muda fizemos uma regressão linear entre essas variáveis. Nas últimas duas regressões citadas anteriormente não incluímos *A. humeralis* e *E. herbicola* devido ao baixo tamanho amostral para a

intensidade de muda. Todas as regressões foram feitas usando o pacote BioEstat 4.0 (Ayres et al. 2005), considerando um nível de significância de 0,05.

## RESULTADOS

De todas as aves capturadas no período de estudo, classificamos o grau da muda de 334 indivíduos (incluindo recapturas) de oito espécies. *Elaenia chiriquensis* é a única espécie estudada que é migratória na área de estudo, no entanto não podem ser feitas relações com sua migração, uma vez que os indivíduos amostrados foram aqueles que não realizaram a migração de volta às suas áreas de invernada. N As primárias foram repostas em uma série única em sentido proximal-distal (exceto para *N. chacuru*), partindo da primária 1 (P1) e terminando na P9 ou P10, conforme o total de penas primárias que os indivíduos da família possuem. As secundárias foram repostas em duas ou três séries, seguindo, de modo geral, o padrão de S1-S6 (proximal-distal) e S7-S9 (distal-proximal), embora existam algumas variações (detalhadas mais abaixo). As retrizes também foram repostas em uma única série, partindo da R1, pena central, e seguindo distalmente para a R6.

As mudas apresentaram duração média de 122 dias, com variações em relação ao período. Considerando todas as espécies estudadas, encontramos espécies realizando muda completa desde outubro até maio/junho. A intensidade da muda foi relativamente constante ao longo da muda para todas as espécies, permanecendo em torno de 3,3 penas em crescimento simultâneo. Os maiores picos de intensidade que registramos foram para *E. chiriquensis* e *E. herbicola* (pico = 6 e 7, respectivamente). Todas as espécies aqui estudadas realizaram a muda após a reprodução ou com pequena sobreposição com o período reprodutivo, no caso de alguns indivíduos.

*Nystalus chacuru* (n = 21)

*Padrão de muda das penas* – a sequência da muda nas primárias segue a direção recorrente, proximal → distal, de P1 (nodal) a P8 (terminal). No entanto, encontramos uma sequência contrária, distal ← proximal, nas últimas primárias, sendo a P10 (nodal) substituída antes que a P9 (terminal) (Fig. 3). *Nystalus chacuru* apresenta um total de 12 secundárias, nas quais foram observadas muitas variações no padrão de muda (Tabela 1). Apesar disso, o padrão mais bem estabelecido para a muda das secundárias apresentou três séries (Fig. 3): (1) S12 (nodal) iniciando a série e finalizando, em direção distal (→), em S11 (terminal); (2) a segunda série partindo de S9 (nodal), em direção proximal (←), culminando em S11 (terminal) e, em direção distal (→), culminando em S3 (terminal); e (3) S1 (nodal), que seguiu em direção proximal (←) a S3 (terminal). Não conseguimos detectar um padrão recorrente na muda das retrizes (Tabela 1), pois todos os indivíduos apresentaram muita variação em relação aos outros. Nenhum deles seguiu o padrão comumente encontrado nos Passeriformes. Os indivíduos iniciaram a muda com a queda da primária P1, que se seguiu com a muda da S12. O término da muda também foi bem variável, ocorrendo na S3 conforme o padrão da troca das secundárias descrito anteriormente. A P10 começou a ser repostada quando a muda das primárias estava em P5 ou P6, de modo que a P9 foi a última das primárias a crescer. As retrizes aparentemente começaram a ser repostadas quando a primária mais externa em muda era a P2 ou P3 e, provavelmente, terminaram a reposição quando a P7 ou P8 estava por iniciar a muda.

*Período, duração e intensidade* – as capturas de indivíduos desta espécie estenderam-se de dezembro a maio. A data média do início da muda estimada pela regressão (Fig. 3) foi 7 de dezembro, finalizando em 8 de maio. A duração estimada da muda completa das penas de voo foi de 152 dias, a maior duração observada dentre as

espécies estudadas (Tabela 2). Observamos que a intensidade da muda foi pouco variável, aumentando um pouco até atingir o pico de 4,0 penas crescendo simultaneamente em P5 e P9 (Tabela 3). No entanto, observamos que a intensidade se manteve em média em 2,9 penas (Tabela 2).

*Phacellodomus rufifrons* (n = 37)

*Padrão de muda das penas* – a P1 foi a pena nodal da série de reposição das primárias e a muda procedeu distalmente (P1 → P10). Detectamos dois padrões evidentes para a muda das secundárias mais proximais (S9, S8 e S7): o padrão mais comum foi uma série iniciando em S8 (nodal), partindo em direção proximal (←) para S9 e em direção distal (→) para S5 (terminal) e a outra série partindo de S9 (nodal), distalmente (→), culminando em S5 (terminal) (Fig. 3). A outra série que detectamos, dentro das secundárias, partiu na S1 (nodal) culminando, também, em S5 (terminal) (Fig. 3). As retrizes apresentaram o padrão comum de muda, partindo de R1 para R6 (Tabela 4). Os indivíduos iniciaram a muda com a queda da secundária S8 ou S9, sendo seguida pela muda da P1. O término da muda se deu com o crescimento da quinta secundária (S5). As retrizes começaram a ser repostas quando a primária mais externa em muda era a P3 e, provavelmente, terminaram a reposição quando a P7 ou P8 estava por iniciar a muda.

*Período, duração e intensidade* – as capturas estenderam-se de outubro a maio. A data média do início da muda estimada pela regressão (Fig. 4) foi 1 de janeiro, finalizando em 5 de maio. Observamos muita assincronia entre os indivíduos, com alguns iniciando a muda no final de outubro e outros ao final de dezembro. A duração estimada da muda completa das penas de voo foi de 124 dias (Tabela 2). Observamos que a intensidade da muda se manteve relativamente baixa, em torno de 2,5, durante metade da muda das penas, de P1 até P6, havendo um aumento a partir daí, sendo o pico

TABELA 1. Frequência de rêmiges (secundárias e primárias) e retrizes em muda para *Nystalus chacuru*. O número em cada coluna indica a quantidade de indivíduos que apresentaram a pena focal em muda. As penas são identificadas como nodais, terminais e direcionais ( $\leftarrow$  ou  $\rightarrow$ ) de acordo com a descrição nos métodos.

|                       | Secundárias |     |     |    |    |    |    |    |    |    |    | Primárias |    |    |    |    |    |    |    |    |    | Retrizes |    |    |    |    |    |    |
|-----------------------|-------------|-----|-----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----------|----|----|----|----|----|----|
|                       | S12         | S11 | S10 | S9 | S8 | S7 | S6 | S5 | S4 | S3 | S2 | S1        | P1 | P2 | P3 | P4 | P5 | P6 | P7 | P8 | P9 | P10      | R1 | R2 | R3 | R4 | R5 | R6 |
| Nodal                 | 2           | 0   | 0   | 3  | 0  | 1  | 0  | 2  | 2  | 0  | 1  | 6         | 3  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 6        | 6  | 1  | 4  | 0  | 4  | 3  |
| Direção $\leftarrow$  | 0           | 1   | 3   | 0  | 3  | 1  | 3  | 2  | 0  | 3  | 6  | -         | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 6  | -        | 2  | 4  | 4  | 6  | 2  | -  |
| Direção $\rightarrow$ | 2           | 1   | 3   | 11 | 4  | 6  | 6  | 3  | 4  | 0  | 1  | -         | 3  | 2  | 7  | 9  | 8  | 4  | 2  | 3  | 0  | -        | 6  | 3  | 3  | 0  | 4  | -  |
| Terminal              | 0           | 1   | 0   | 0  | 2  | 1  | 0  | 1  | 0  | 3  | 0  | 0         | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 3  | 0        | 1  | 0  | 1  | 2  | 0  | 4  |
| Total crescendo       | 0           | 2   | 0   | 2  | 2  | 1  | 4  | 2  | 1  | 1  | 1  | 4         | 3  | 0  | 2  | 5  | 4  | 4  | 0  | 1  | 1  | 1        | 2  | 4  | 4  | 2  | 2  | 1  |

em P7 (4,0) (Tabela 3). Em P9 e P10 a intensidade da muda se manteve alta, próxima ao valor observado em P7.

TABELA 2. Estimativas das datas médias de início e término da muda, duração e intensidade da muda (dias) e massa corporal (g) das espécies de aves do Cerrado. A data está em dias julianos, entre parênteses está o dia correspondente às regressões, sendo o dia 1 = 22/10.

| <b>Espécie</b>                       | <b>Data início</b> | <b>Data término</b> | <b>Duração média</b> | <b>Intensidade média</b> | <b>Massa corporal</b> |
|--------------------------------------|--------------------|---------------------|----------------------|--------------------------|-----------------------|
| <i>Nystalus chacuru</i>              | 07/12 (48)         | 08/05 (200)         | 152                  | 2,9*                     | 50,7                  |
| <i>Phacellodomus rufifrons</i>       | 01/01 (73)         | 05/05 (197)         | 124                  | 2,6                      | 22,8                  |
| <i>Lepidocolaptes angustirostris</i> | 27/10 (6)          | 16/02 (121)         | 115                  | 2,6*                     | 30,3                  |
| <i>Elaenia cristata</i>              | 10/11 (20)         | 25/02 (128)         | 108                  | 3,3                      | 18,2                  |
| <i>Elaenia chiriquensis</i>          | 8/12 (49)          | 06/03 (137)         | 88                   | 4,3*                     | 15,4                  |
| <i>Neothraupis fasciata</i>          | 17/12 (58)         | 22/04 (184)         | 126                  | 3,1                      | 29,7                  |
| <i>Neothraupis fasciata</i> (fêmea)  | 20/12 (61)         | 26/04 (188)         | 127                  | 2,7                      | 29,7                  |
| <i>Neothraupis fasciata</i> (macho)  | 14/12 (55)         | 19/04 (181)         | 126                  | 3,6                      | 25,0                  |
| <i>Ammodramus humeralis</i>          | 27/01 (99)         | 27/05 (219)         | 120                  | 1,9*                     | 16,7                  |
| <i>Emberizoides herbicola</i>        | 14/01 (86)         | 02/06 (225)         | 139                  | 4,8*                     | 26,6                  |

\*Espécies com dados de intensidade incompletos.

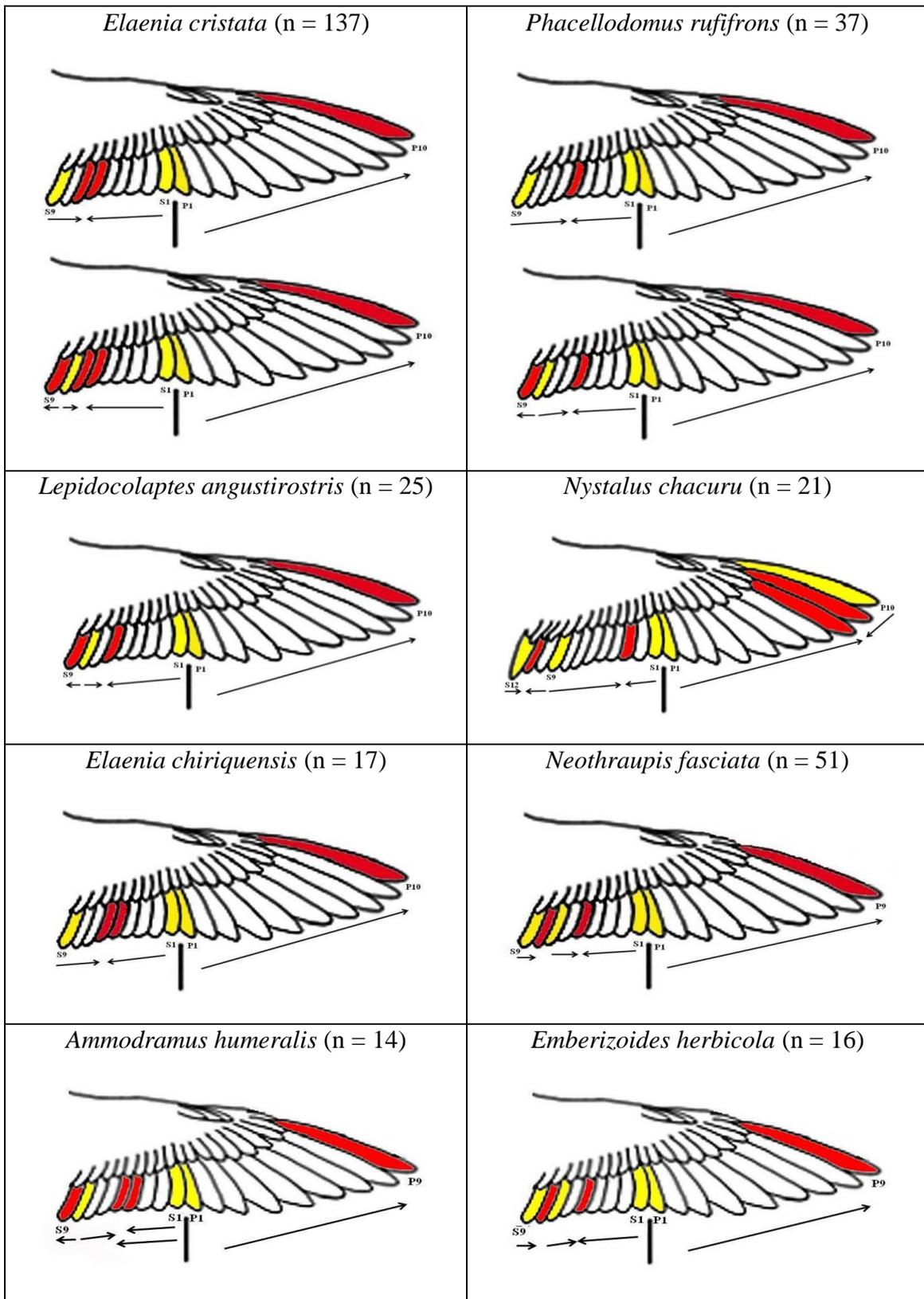


FIGURA 3. Padrão de muda das penas de oito espécies de aves do Cerrado. Em amarelo estão marcadas as penas nodais, em vermelho as penas terminais e as setas indicam a direção que se procede a muda, proximal ( $\leftarrow$ ) ou distal ( $\rightarrow$ ).

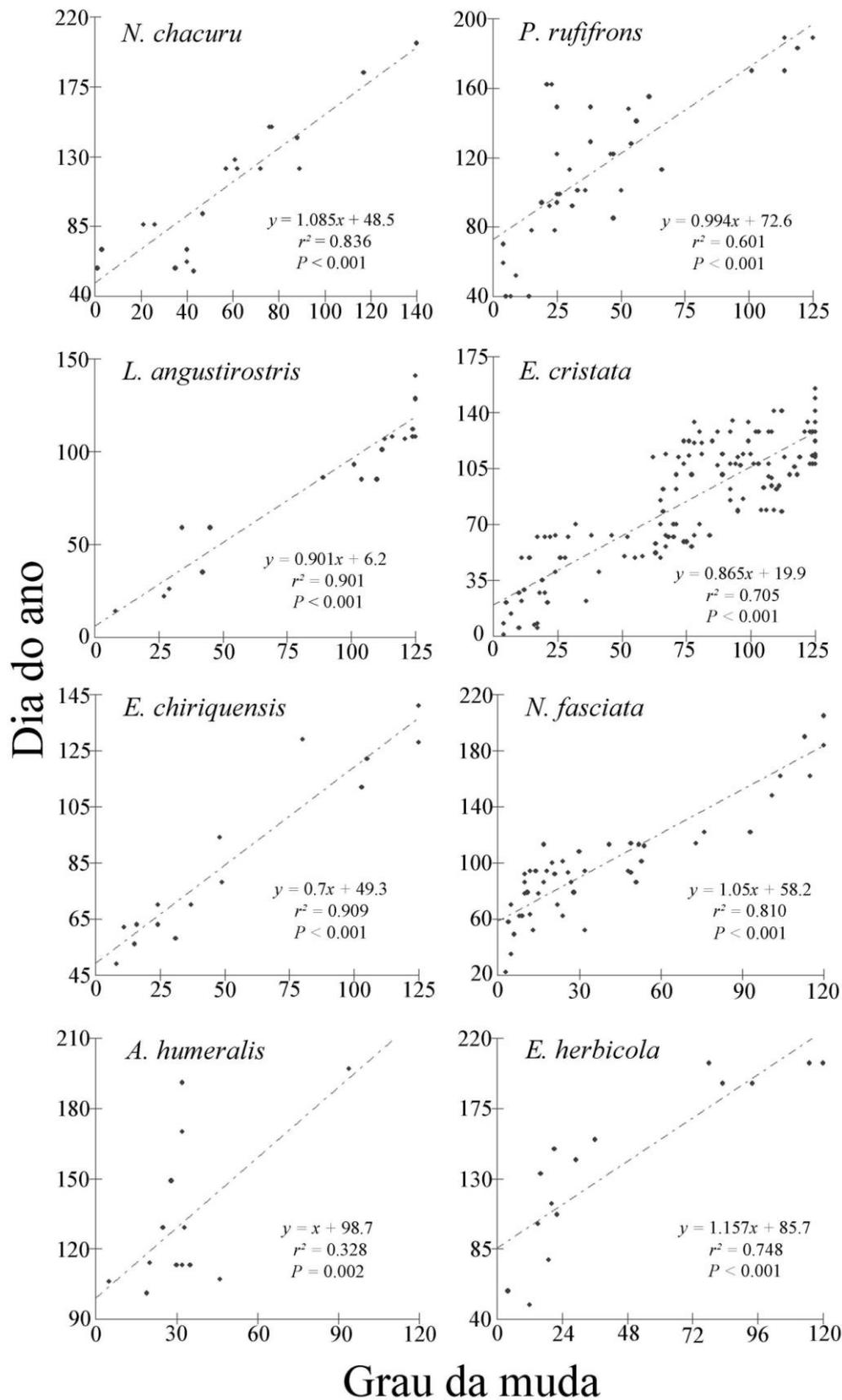


FIGURA 4. Regressões lineares do dia do ano pelo grau total da muda das penas de voo de oito espécies de aves do Cerrado.

TABELA 3. Intensidades das mudas das penas de voo de oito espécies de aves do Cerrado em relação à última primária em muda.

|   | Primária mais externa em crescimento |         |         |         |         |         |         |         |         |     |
|---|--------------------------------------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|-----|
|   | P1                                   | P2      | P3      | P4      | P5      | P6      | P7      | P8      | P9      | P10 |
| <i>Nystalus chacuru</i>                       |                                      |         |         |         |         |         |         |         |         |     |
| Média de penas de voo crescendo               | 1                                    |         | 3.5     | 2.2     | 4       | 2.8     |         | 3       | 4       |     |
| Número de indivíduos                          | 3                                    | 0       | 2       | 5       | 4       | 4       | 0       | 1       | 1       | 0   |
| <i>Phacellodomus rufifrons</i>                |                                      |         |         |         |         |         |         |         |         |     |
| Média de penas de voo crescendo               | 2.7                                  | 2.5     | 1.8     | 2.9     | 2.7     | 2.3     | 4       | 1       | 3       | 3.5 |
| Número de indivíduos                          | 3                                    | 4       | 5       | 7       | 6       | 4       | 1       | 1       | 1       | 1   |
| <i>Lepidocolaptes angustirostris</i>          |                                      |         |         |         |         |         |         |         |         |     |
| Média de penas de voo crescendo               |                                      | 3       |         | 2       | 3       | 4       | 1.5     |         | 2       | 2.4 |
| Número de indivíduos                          | 0                                    | 1       | 0       | 2       | 1       | 1       | 2       | 0       | 1       | 8   |
| <i>Elaenia cristata</i>                       |                                      |         |         |         |         |         |         |         |         |     |
| Média de penas de voo crescendo               | 1.3                                  | 2.5     | 2.2     | 1.9     | 3       | 3.7     | 4.7     | 5.9     | 4.2     | 3.9 |
| Número de indivíduos                          | 3                                    | 4       | 5       | 9       | 12      | 14      | 21      | 16      | 14      | 19  |
| <i>Elaenia chiriquensis</i>                   |                                      |         |         |         |         |         |         |         |         |     |
| Média de penas de voo crescendo               |                                      |         | 4       | 4.5     | 4.7     | 4       | 6       |         | 3       | 4   |
| Número de indivíduos                          | 0                                    | 0       | 3       | 2       | 3       | 2       | 1       | 0       | 2       | 2   |
| <i>Neothraupis fasciata</i>                   |                                      |         |         |         |         |         |         |         |         |     |
| Média de penas de voo crescendo (ambos sexos) | 1.3                                  | 2       | 2.3     | 1.3     | 5.3     | 5       | 5.5     | 2.5     | 2.7     | X   |
| Fêmeas  | 1.5                                  | 2.1     | 2       | 2       | 4       | 4.5     | 3       | 2       | 3       | X   |
| Machos  | 1                                    | 1.5     | 2.6     | 1.2     | 6.5     | 6       | 8       | 3       | 2.5     | X   |
| Número de indivíduos                          | (2 + 2)                              | (8 + 2) | (4 + 5) | (1 + 5) | (2 + 2) | (2 + 1) | (1 + 1) | (1 + 1) | (1 + 2) | X   |
| <i>Ammodramus humeralis</i>                   |                                      |         |         |         |         |         |         |         |         |     |
| Média de penas de voo crescendo               |                                      | 2.7     | 1       | 2       | 1       |         |         |         | 3       | X   |
| Número de indivíduos                          | 0                                    | 3       | 4       | 4       | 1       | 0       | 0       | 0       | 1       | X   |
| <i>Emberizoides herbicola</i>                 |                                      |         |         |         |         |         |         |         |         |     |
| Média de penas de voo crescendo               |                                      | 2.5     |         | 7       | 7       |         | 3       |         | 4.7     | X   |
| Número de indivíduos                          | 0                                    | 2       | 0       | 1       | 1       | 0       | 1       | 0       | 3       | X   |

TABELA 4. Frequência de rêmiges (secundárias e primárias) e retrizes em muda para sete espécies de aves do Cerrado. Cada coluna indica a quantidade de indivíduos que apresentaram a pena focal em muda. As penas são identificadas como nodais, terminais e direcionais (← ou →).

|                                      | Secundárias |    |    |    |    |    |    |    |    | Primárias |    |    |    |    |    |    |    |    |     | Retrizes |    |    |    |    |    |
|--------------------------------------|-------------|----|----|----|----|----|----|----|----|-----------|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|----------|----|----|----|----|----|
|                                      | S9          | S8 | S7 | S6 | S5 | S4 | S3 | S2 | S1 | P1        | P2 | P3 | P4 | P5 | P6 | P7 | P8 | P9 | P10 | R1       | R2 | R3 | R4 | R5 | R6 |
| <i>Phacellodomus rufifrons</i>       |             |    |    |    |    |    |    |    |    |           |    |    |    |    |    |    |    |    |     |          |    |    |    |    |    |
| Nodal                                | 7           | 8  | 4  | 4  | 0  | 0  | 0  | 1  | 7  | 7         | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0   | 14       | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  |
| Direção ←                            | 10          | 5  | 5  | 0  | 2  | 3  | 6  | 8  | -  | 0         | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | -   | 0        | 0  | 0  | 1  | 1  | -  |
| Direção →                            | 7           | 15 | 14 | 7  | 0  | 0  | 0  | 1  | -  | 7         | 5  | 11 | 11 | 9  | 5  | 3  | 3  | 2  | -   | 14       | 6  | 2  | 1  | 2  | -  |
| Terminal                             | 9           | 4  | 3  | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0         | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 2  | 0   | 0        | 0  | 0  | 0  | 2  |    |
| Total crescendo                      | 6           | 10 | 7  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 6  | 3         | 4  | 3  | 7  | 4  | 3  | 1  | 2  | 2  | 1   | 8        | 3  | 1  | 1  | 2  | 1  |
| <i>Lepidocolaptes angustirostris</i> |             |    |    |    |    |    |    |    |    |           |    |    |    |    |    |    |    |    |     |          |    |    |    |    |    |
| Nodal                                | 0           | 3  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1         | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 5   | 0        | 0  | 0  | 0  | 1  |    |
| Direção ←                            | 4           | 1  | 0  | 4  | 6  | 4  | 2  | 1  | -  | 0         | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | -  | 0   | 0        | 0  | 1  | 0  | -  |    |
| Direção →                            | 0           | 6  | 11 | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | -  | 1         | 2  | 2  | 3  | 2  | 3  | 2  | 2  | 4  | -   | 5        | 1  | 0  | 1  | 2  | -  |
| Terminal                             | 4           | 0  | 0  | 4  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0         | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 4  | 0   | 0        | 0  | 0  | 0  | 2  |    |
| Total crescendo                      | 0           | 3  | 2  | 3  | 2  | 2  | 2  | 1  | 1  | 1         | 1  | 0  | 2  | 1  | 1  | 2  | 0  | 2  | 3   | 2        | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  |
| <i>Elaenia cristata</i>              |             |    |    |    |    |    |    |    |    |           |    |    |    |    |    |    |    |    |     |          |    |    |    |    |    |
| Nodal                                | 21          | 19 | 6  | 4  | 4  | 0  | 0  | 3  | 22 | 8         | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 28  | 1        | 2  | 2  | 0  | 1  |    |
| Direção ←                            | 22          | 11 | 23 | 33 | 26 | 26 | 25 | 23 | -  | 1         | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | -  | 1   | 2        | 2  | 1  | 2  | -  |    |
| Direção →                            | 22          | 45 | 48 | 10 | 6  | 4  | 2  | 4  | -  | 8         | 16 | 18 | 24 | 29 | 44 | 42 | 33 | -  | 29  | 38       | 32 | 28 | 25 | -  |    |
| Terminal                             | 21          | 10 | 19 | 25 | 5  | 4  | 4  | 1  | 3  | 1         | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 33 | 0   | 1        | 1  | 1  | 1  | 25 |    |
| Total crescendo                      | 22          | 20 | 21 | 19 | 20 | 15 | 15 | 16 | 12 | 9         | 4  | 6  | 13 | 15 | 18 | 30 | 20 | 26 | 17  | 20       | 27 | 23 | 26 | 23 |    |
| <i>Elaenia chiriquensis</i>          |             |    |    |    |    |    |    |    |    |           |    |    |    |    |    |    |    |    |     |          |    |    |    |    |    |
| Nodal                                | 7           | 2  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 5  | 5         | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0   | 0        | 0  | 0  | 0  | 0  |    |
| Direção ←                            | 2           | 1  | 0  | 0  | 1  | 4  | 4  | 5  | -  | 0         | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | -  | 0   | 0        | 0  | 0  | 0  | -  |    |
| Direção →                            | 7           | 6  | 7  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | -  | 5         | 7  | 8  | 5  | 6  | 3  | 3  | 4  | 4  | -   | 1        | 1  | 0  | 0  | 3  | -  |
| Terminal                             | 2           | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0         | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 4  | 0   | 0        | 0  | 0  | 0  | 3  |    |
| Total crescendo                      | 6           | 3  | 4  | 0  | 0  | 1  | 0  | 3  | 3  | 3         | 5  | 7  | 5  | 3  | 3  | 1  | 2  | 4  | 1   | 1        | 1  | 1  | 1  | 3  |    |
| <i>Neothraupis fasciata</i>          |             |    |    |    |    |    |    |    |    |           |    |    |    |    |    |    |    |    |     |          |    |    |    |    |    |
| Nodal                                | 10          | 6  | 8  | 2  | 3  | 0  | 0  | 0  | 14 | 9         | 3  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | X  | 12  | 0        | 0  | 0  | 0  | 0  |    |
| Direção ←                            | 11          | 14 | 4  | 5  | 6  | 4  | 5  | 14 | -  | 3         | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | -  | X  | 0   | 1        | 0  | 0  | 1  | -  |    |
| Direção →                            | 10          | 10 | 22 | 10 | 3  | 1  | 0  | 0  | -  | 10        | 16 | 16 | 10 | 7  | 4  | 6  | 5  | -  | X   | 13       | 9  | 4  | 1  | 1  | -  |
| Terminal                             | 11          | 8  | 2  | 4  | 4  | 1  | 1  | 0  | 0  | 3         | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 3  | X  | 0   | 0        | 0  | 0  | 1  | 1  |    |
| Total crescendo                      | 9           | 9  | 10 | 5  | 5  | 2  | 1  | 5  | 6  | 4         | 10 | 5  | 7  | 4  | 3  | 1  | 3  | 2  | 4   | 6        | 5  | 2  | 2  | 1  |    |
| <i>Ammodramus humeralis</i>          |             |    |    |    |    |    |    |    |    |           |    |    |    |    |    |    |    |    |     |          |    |    |    |    |    |
| Nodal                                | 1           | 3  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 2  | 2         | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | X  | 4   | 0        | 0  | 0  | 0  | 0  |    |
| Direção ←                            | 4           | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 2  | -  | 0         | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | -  | X  | 0   | 0        | 0  | 0  | 0  | -  |    |
| Direção →                            | 1           | 6  | 9  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | -  | 2         | 3  | 8  | 5  | 1  | 0  | 1  | 1  | -  | X   | 4        | 1  | 1  | 0  | 0  | -  |
| Terminal                             | 4           | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0         | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | X  | 0   | 0        | 0  | 0  | 0  | 0  |    |
| Total crescendo                      | 1           | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1         | 2  | 1  | 4  | 1  | 0  | 1  | 1  | X  | 1   | 1        | 1  | 0  | 0  | 0  |    |
| <i>Emberizoides herbicola</i>        |             |    |    |    |    |    |    |    |    |           |    |    |    |    |    |    |    |    |     |          |    |    |    |    |    |
| Nodal                                | 3           | 1  | 2  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 2  | 2         | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | X  | 6   | 0        | 0  | 0  | 2  | 1  |    |
| Direção ←                            | 3           | 2  | 0  | 0  | 1  | 2  | 3  | 2  | -  | 0         | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | -  | X  | 0   | 0        | 0  | 2  | 1  | -  |    |
| Direção →                            | 3           | 2  | 12 | 3  | 0  | 0  | 0  | 0  | -  | 2         | 4  | 2  | 2  | 1  | 1  | 3  | 4  | -  | X   | 6        | 7  | 2  | 2  | 4  | -  |
| Terminal                             | 3           | 2  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0         | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 4  | X  | 0   | 0        | 0  | 1  | 0  | 4  |    |
| Total crescendo                      | 2           | 2  | 4  | 2  | 0  | 0  | 2  | 1  | 1  | 1         | 2  | 1  | 2  | 1  | 0  | 1  | 2  | 4  | 4   | 6        | 3  | 2  | 2  | 2  |    |

*Lepidocolaptes angustirostris* (n = 25)

*Padrão de muda das penas* – a P1 foi a pena nodal da série de reposição das primárias e a muda procedeu distalmente, da P1 → P10. O padrão de muda das secundárias foi uma série partindo de S8 (nodal), proximal (←) e distalmente (→), e a outra série iniciando em S1 (nodal) até S6 (terminal para ambas as séries) (Fig. 3). As retrizes apresentaram o padrão comum de muda, partindo de R1 para R6 (Tabela 4). Os indivíduos iniciaram a muda com a queda da primária (P1) e a finalizaram com o crescimento da sexta secundária (S6). Antes que a primeira secundária começasse a muda (S8) as retrizes começaram a ser trocadas, terminando antes que a última secundária (S6) tivesse alcançado seu comprimento final.

*Período, duração e intensidade* - as capturas estenderam-se de outubro a março. A data média do início da muda estimada pela regressão (Fig. 4) foi 27 de outubro, finalizando em 16 de fevereiro. Todos os indivíduos amostrados iniciaram a muda das penas em novembro e terminaram em fevereiro, havendo variação apenas dentro do mês. A duração estimada da muda completa das penas de voo foi de 115 dias (Tabela 2). Mesmo com a ausência de dados para as primárias 1, 2, 3 e 8, consideramos *L. angustirostris* nas análises, uma vez que estas penas não estão envolvidas nos picos de intensidade, geralmente concentrados entre P4 e P7. Sendo assim, observamos um aumento na intensidade da muda a partir de P4, com pico em P6 (4,0) e queda em P7, mantendo-se aparentemente estável até P10 (Tabela 3).

*Elaenia cristata* (n = 137)

*Padrão de muda das penas* – a P1 foi a pena nodal da série de reposição das primárias e a muda procedeu distalmente, da P1 → P10. Detectamos dois padrões evidentes para a muda das secundárias mais proximais (S9, S8 e S7): um padrão mostrou a série partindo

de S9 (nodal), distalmente ( $\rightarrow$ ), culminando em S7 (terminal) e, no outro padrão a série se inicia em S8 (nodal), partindo em direção proximal ( $\leftarrow$ ) para S9 e em direção distal ( $\rightarrow$ ) para S7 (Fig. 3). A outra série que detectamos, dentro das secundárias, tinha início na S1 (nodal) culminando na S6 (terminal) (Fig. 3). As retrizes apresentaram o padrão comum de muda, partindo de R1 para R6 (Tabela 4). Os indivíduos iniciaram a muda com a queda da primária (P1), sendo seguida pela muda da S9 ou da S8, dependendo do padrão. Em alguns casos, a primeira secundária só veio a cair após a P2 já ter iniciado sua muda; o término da muda se deu com o crescimento da sexta secundária (S6). As retrizes começaram a ser repostas quando a primária mais externa em muda era a P3 e terminaram a muda quando a P9 ou a P10 estava por iniciar a muda.

*Período, duração e intensidade* – as capturas estenderam-se de outubro a março. A data média do início da muda estimada pela regressão (Fig. 4) foi 10 de novembro, finalizando em 25 de fevereiro. Praticamente todos os indivíduos amostrados iniciaram a muda das penas em novembro e terminaram em fevereiro, havendo variação apenas dentro do mês. A duração estimada da muda completa das penas de voo foi de 108 dias (Tabela 2). O número de penas crescendo simultaneamente aumentou progressivamente a partir de P4 (1,9) até P8 (5,9 - pico) e decresceu em P9 (Tabela 3). De P9 a P10 verificamos uma intensidade estável de cerca de quatro penas sendo trocadas ao mesmo tempo.

*Elaenia chiriquensis* (n = 17)

*Padrão de muda das penas* – a P1 foi a pena nodal da série de reposição das primárias e a muda procedeu distalmente, da P1  $\rightarrow$  P10. O padrão de muda das secundárias foi uma série partindo de S9 (nodal), seguindo distalmente ( $\rightarrow$ ) e culminando em S6 (terminal) e a outra série iniciando em S1 (nodal) até S5 (terminal) (Fig. 3). As retrizes apresentaram

o padrão comum de muda, partindo de R1 para R6 (Tabela 4). Os indivíduos iniciaram a muda com a queda da primária (P1), sendo seguida pela muda da S9; o término da muda se deu com o crescimento da quinta secundária (S5); as retrizes começaram a ser repostas quando a primária mais externa em muda era a P5 ou P6 e terminaram a reposição quando a P10 estava por iniciar a muda.

*Período, duração e intensidade* – as capturas estenderam-se de dezembro a março. A data média do início da muda estimada pela regressão (Fig. 4) foi 8 de dezembro, finalizando em 6 de março. A duração média da muda completa das penas de voo foi de 88 dias (Tabela 2). Não conseguimos capturar indivíduos apresentando as primárias mais externas (P1, P2 e P8) em crescimento, portanto a intensidade não pôde ser bem avaliada (Tabela 3). A máxima média de penas crescendo simultaneamente foi de 6,0 em P7, com uma intensidade média de 4,3 ao longo da muda.

*Neothraupis fasciata* (n = 51)

*Padrão de muda das penas* – a P1 foi a pena nodal da série de reposição das primárias e a muda procedeu distalmente, da P1 → P9. As retrizes apresentaram o padrão comum de muda, partindo de R1 para R6 (Tabela 4). Encontramos muita variação no processo da muda no que se refere às três secundárias mais proximais (S9, S8 e S7). As três puderam ser avaliadas como nodais de uma das séries das secundárias em indivíduos diferentes. No entanto, o padrão de muda mais pronunciado envolvendo estas secundárias foi uma série partindo de S9 (nodal) em sentido distal para S8 (terminal) e outra série partindo de S7 (nodal) em sentido distal para S5 (terminal). A outra série que detectamos, dentro das secundárias, tinha início na S1 (nodal) culminando na S5 (terminal) (Fig. 3). Os indivíduos iniciaram a muda com a queda da primária (P1), sendo seguida pela muda da S9 ou da S7, dependendo do padrão; em alguns casos, a

primeira secundária só veio a cair após a P2 já ter iniciado sua muda; o término da muda se deu com o crescimento da quinta secundária (S5); as retrizes começaram a ser repostas quando a primária mais externa em muda era, provavelmente, a P2 e terminaram a muda concomitantemente à P8.

*Período, duração e intensidade* – as capturas estenderam-se de dezembro a maio. A data média do início da muda estimada pela regressão (Fig. 4) foi 17 de dezembro, finalizando em 22 de abril. Quando separamos machos e fêmeas na análise, não encontramos muita variação, mas os machos iniciaram a muda em média seis dias antes que as fêmeas, terminando também um pouco mais cedo, sete dias antes (Tabela 2). A duração estimada da muda completa das penas de voo foi de 126 dias para ambos os sexos analisados em conjunto. Ao longo de quase toda a muda, os machos apresentaram intensidades de muda maiores que as intensidades das fêmeas, sendo o pico dos machos em P7 (8,0) e das fêmeas em P6 (4,5) (Tabela 3). Para ambos os sexos a intensidade se mostrou mais baixa até P4, aumentando a partir daí e voltando a decair em P8 nos machos e em P7 nas fêmeas. Quando analisamos os dois sexos em conjunto, percebemos que a intensidade se mantém baixa também até P4, assumindo seus maiores valores de P5 a P7 e decaindo em P8 e P9 (Tabela 3).

#### *Ammodramus humeralis* (n = 14)

*Padrão de muda das penas* – utilizamos 14 indivíduos a fim de realizar as análises de muda de *A. humeralis*. Os indivíduos iniciaram a muda das penas primárias e secundárias mais ou menos ao mesmo tempo na maioria dos casos, sendo a P1 e/ou a S8 as primeiras penas a caírem. A P1 foi a pena nodal da série de muda das primárias e a muda procedeu distalmente, da P1 → P9 (Tabela 4). O padrão mais encontrado para a muda das secundárias foi uma série partindo de S8 (nodal), proximal (←) e distalmente

(→), e a outra série iniciando em S1 (nodal) até S5 ou S4 (uma delas sendo a terminal) (Fig. 3). Não foi possível determinar a última secundária a completar seu crescimento, porém os dados permitem estimarmos que podem ser a secundária S5 ou S4. As retrizes apresentaram o padrão comum de muda, partindo de R1 para R6 (Tabela 4). A última pena de voo a ser trocada foi, provavelmente, a S5 ou S4, visto que quando a última primária (P9) estava sendo trocada, as retrizes já haviam sido completamente repostas e ainda havia quatro rêmiges secundárias para iniciar a muda.

*Período, duração e intensidade* – as capturas estenderam-se de janeiro a maio. A data média do início da muda estimada pela regressão (Fig. 4) foi 27 de janeiro, finalizando em 27 de maio. Uma vez que não se observou sincronismo na população, o início da muda variou de janeiro até o início de fevereiro. A duração estimada da muda completa das penas de voo foi de 120 dias (Tabela 2). Não conseguimos indivíduos apresentando as primárias mais externas (P1, P6, P7 e P8) em crescimento, portanto a intensidade não pôde ser bem avaliada (Tabela 3). Uma vez que as primárias P6 e P7 costumam representar os picos de intensidades, *A. humeralis* não foi incluído nas análises relativas à intensidade de muda.

#### *Emberizoides herbicola* (n = 16)

*Padrão de muda das penas* – a P1 foi a pena nodal da série de reposição das primárias e a muda procedeu distalmente, da P1 → P9. As retrizes apresentaram o padrão comum de muda, partindo de R1 para R6 (Tabela 4). Encontramos variação no processo da muda quando se refere às três secundárias mais proximais (S9, S8 e S7). As três foram avaliadas como nodais de uma das séries das secundárias em indivíduos diferentes. No entanto, o padrão de muda mais pronunciado envolvendo estas secundárias foi uma série partindo de S9 (nodal) em sentido distal para S8 (terminal) e outra série partindo

de S7 (nodal) em sentido distal para S5 (terminal) (Fig. 3). A outra série que detectamos, dentro das secundárias, iniciou na S1 (nodal) culminando na S5 (terminal) (Fig. 3). Os indivíduos iniciaram a muda com a queda da primária (P1), sendo seguida pela muda da S9 ou da S7, dependendo do padrão. Em alguns casos, a P1 iniciou a muda após uma das secundárias mais proximais (S9, S8 e S7) terem começado a sua reposição. O término da muda se deu com o crescimento da quinta secundária (S5). Aparentemente, as retrizes começaram a ser repostas em consonância à P1.

*Período, duração e intensidade* – as capturas estenderam-se de dezembro a maio (Fig. 4). A data média do início da muda foi 14 de janeiro, finalizando em 2 de junho. A duração estimada da muda completa das penas de voo foi de 139 dias (Tabela 2). Não conseguimos indivíduos apresentando as primárias mais externas (P1, P3, P6 e P8) em crescimento, portanto a intensidade não pôde ser bem avaliada (Tabela 3). Sendo assim *E. herbicola* não foi incluído nas análises relativas à intensidade de muda.

#### *Análise geral da duração da muda, intensidade da muda e massa corporal*

Encontramos efeito significativo da massa na duração da muda (Fig. 5a,  $r^2 = 0,561$ ,  $P = 0,019$ ), portanto é possível visualizar uma tendência de aumento na duração da muda concomitantemente com a massa corporal das espécies. *Nystalus chacuru* foi a maior espécie estudada (50,7g) e necessitou de 152 dias para realizar a muda, maior período registrado no nosso trabalho. Quando plotamos a intensidade da muda em relação à massa corporal, não encontramos correlação (Fig. 5b,  $r^2 = 0,250$ ,  $P = 0,313$ ). Contudo, espécies que tiveram mais penas crescendo simultaneamente mostraram uma leve tendência, porém não significativa, a completarem a muda mais rápido (Fig. 5c,  $r^2 = 0,343$ ,  $P = 0,129$ ).

### *Sobreposição da muda com a reprodução*

Apenas *N. chacuru*, *P. rufifrons* e *L. angustirostris* não apresentaram indivíduos com evidências reprodutivas no período da muda. Capturamos indivíduos de *E. cristata* com placa de incubação (n = 7) do final de outubro até início de dezembro e de *N. fasciata* com placa e protuberância cloacal (n = 13) do início de janeiro até o início de fevereiro. *Ammodramus humeralis* apresentou protuberância cloacal no final de janeiro (n = 1) e *E. herbicola* (n = 3) em janeiro e no início de fevereiro. Quando comparamos a porcentagem de indivíduos que apresentaram evidências reprodutivas, no nosso período de estudo, com indivíduos de anilhamentos realizados a longo prazo na mesma região, pudemos notar semelhanças em *E. cristata* e aumento de casos de sobreposição para *A. humeralis*, *E. herbicola* e *L. angustirostris* (Tabela 5). Além disso, quando comparamos o período de muda encontrado neste estudo com os períodos reprodutivos já conhecidos para as espécies, observamos sobreposição um pouco mais acentuada (Fig. 6). Em observações no campo, *N. fasciata* realmente se manteve em reprodução durante parte do período de muda, sendo que a maioria dos indivíduos já estavam com ninhos na fase de filhotes (Gressler & Marini, dados não publicados). Os períodos de muda e reprodução coincidem em grande parte com a época chuvosa no Distrito Federal (Fig. 6).

TABELA 5. Frequência de sobreposição de indivíduos com muda e placa de incubação e/ou protuberância cloacal, no período de estudo e em anilhamentos realizados entre 2002 e 2009 na mesma área de estudo.

| Espécies                             | Dez/09 - Dez/10       |                    | 2002 - 2009           |                    |
|--------------------------------------|-----------------------|--------------------|-----------------------|--------------------|
|                                      | Indivíduos analisados | % com sobreposição | Indivíduos analisados | % com sobreposição |
| <i>Nystalus chacuru</i>              | 21                    | 0                  | 17                    | 0                  |
| <i>Phacellodomus rufifrons</i>       | 37                    | 0                  | 44                    | 0                  |
| <i>Lepidocolaptes angustirostris</i> | 25                    | 0                  | 27                    | 7                  |
| <i>Elaenia cristata</i>              | 137                   | 5                  | 175                   | 4                  |
| <i>Neothraupis fasciata</i>          | 59                    | 22                 | 49                    | 6                  |
| <i>Ammodramus humeralis</i>          | 14                    | 7                  | 25                    | 20                 |
| <i>Emberizoides herbicola</i>        | 16                    | 19                 | 18                    | 28                 |

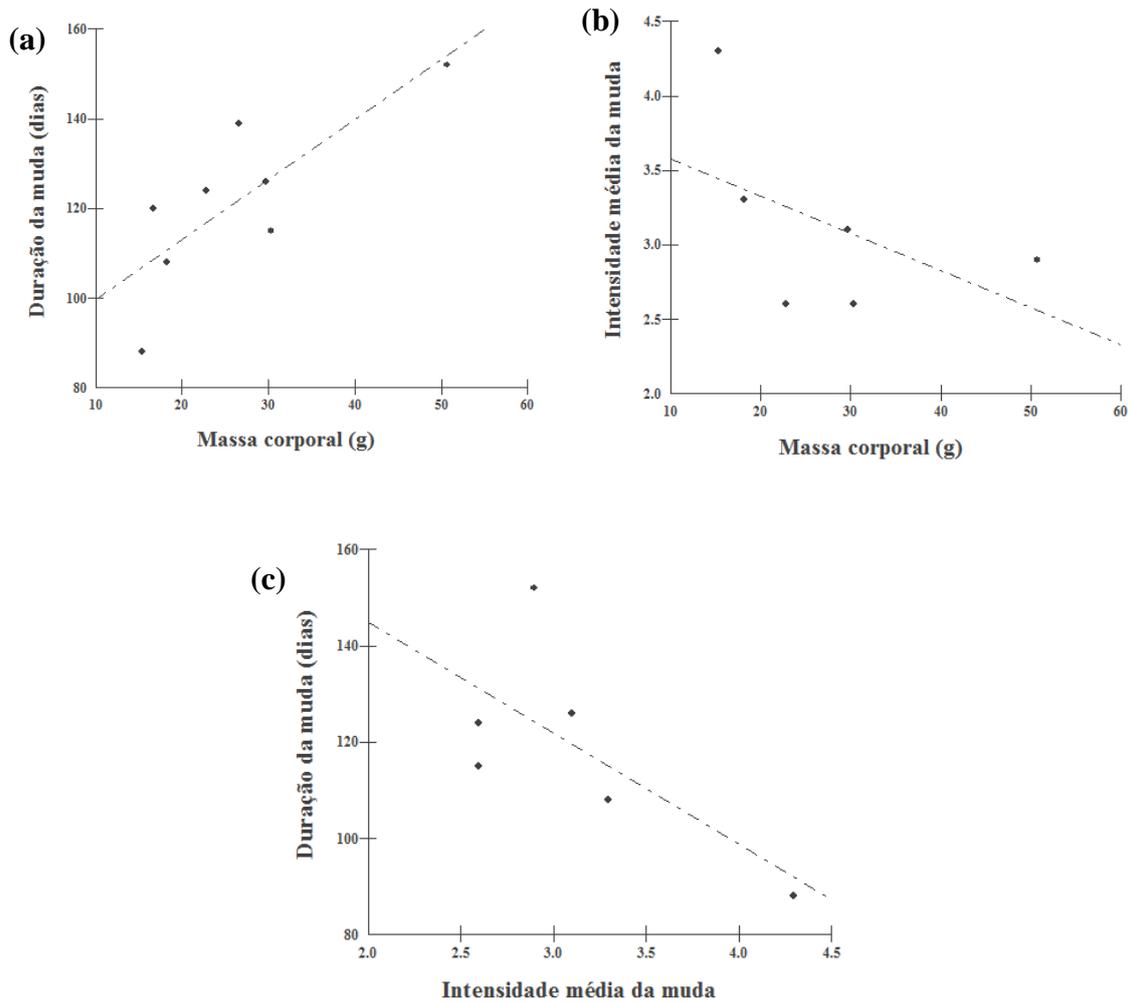


FIGURA 5. (a) Relação entre a duração da muda das penas de voo e massa corporal (g). (b) Relação entre intensidade média das penas e massa corporal (g). (c) Relação entre duração da muda das penas de voo e intensidade das mudas.

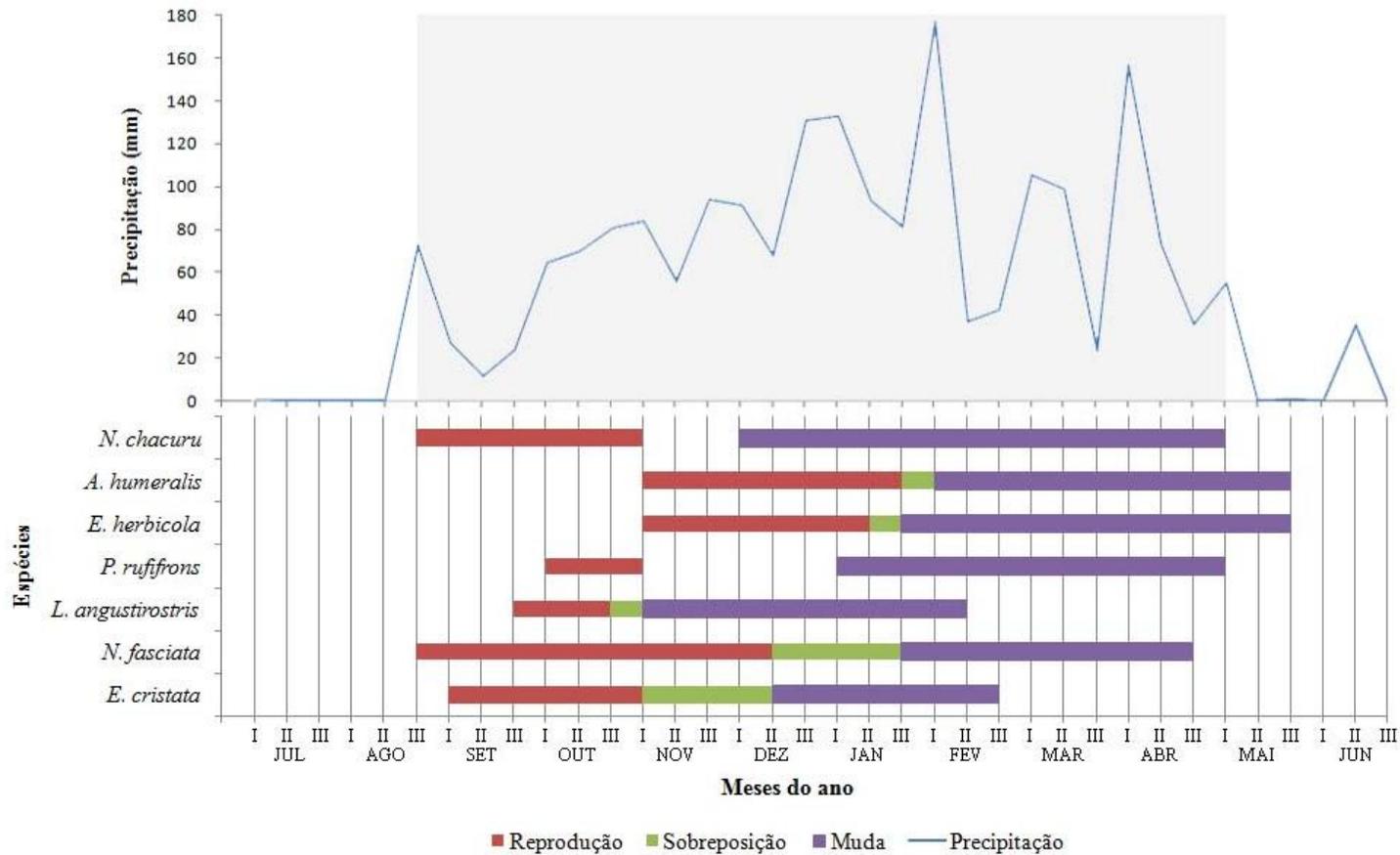


FIGURA 6. Precipitação semanal média de 2009 e 2010 no DF; períodos reprodutivos e de muda de espécies de aves do Cerrado. Em azul claro, o período chuvoso; em verde, o período em que pode ocorrer sobreposição entre a muda e a reprodução. Os meses foram divididos em períodos de 10 dias (I, II e III).

## **DISCUSSÃO**

### *Padrão de muda das penas*

A sequência da muda das primárias e das secundárias em aves do Cerrado segue os padrões tipicamente encontrados para Passeriformes da região temperada (Ashmole 1968, Yuri & Rohwer 1997, Voelker & McFarland 2002, Ryder & Rimmer 2003). As primárias apresentaram muda proximal-distal, iniciando em P1 e terminando na última primária. Uma vez que as penas primárias mais externas afetam mais a eficiência do voo (Jenni & Winkler 1994) e se desgastam mais facilmente do que as primárias mais internas (Langston & Rohwer 1995), este padrão pode ser uma resposta adaptativa das espécies. As secundárias, de modo geral, apresentaram duas séries que se iniciam em S1 e S9, separadamente, e seguem para o centro das secundárias, geralmente culminando na S5 ou na S6. Porém, as secundárias 7, 8 e 9 (S7, S8 e S9) mostraram muita variação, sendo mais difícil identificar um padrão comum a todas as espécies. Alguns estudos realizados na região temperada tratam a S6 como tendo um padrão de muda individual, não participando da série S7-S9 ou da S1-S5 (Jenni & Winkler 1994, Voelker 2000, Voelker & McFarland 2002). No entanto, consideramos a S6 parte de uma das séries das secundárias, podendo variar entre as espécies. O tamanho e o formato das primárias tende a diferir pouco umas das outras, produzindo expectativas de uma sequência de muda bem determinada. Porém, como as secundárias são mais uniformes entre si, há razão para esperar uma ordem de muda mais irregular (Barta et al. 2006). Em todas as espécies, a última pena reposta foi uma secundária, contudo, sua muda sempre ocorreu próximo à troca da última primária. De fato, é esperado que a primária mais externa termine seu crescimento após ou pouco antes de todas as secundárias e retrizes já estarem trocadas (Underhill 1986, Morton & Morton 1990).

No caso de *N. chacuru*, a única espécie não Passeriformes do estudo, encontramos variação na sequência de muda das primárias. A muda segue a reposição clássica proximal-distal até P8 e, a partir daí, dá um salto para P10 e só então a P9 é repostada. Padrão semelhante já foi encontrado em outras espécies de não Passeriformes da região temperada (Rasmussen 1988, Shugart & Rohwer 1996), no entanto se tratavam de indivíduos jovens ou subadultos. *Nystalus chacuru*, entretanto, apresentou a P10 com comprimento final bem menor do que sua antecedente, P9. Como esta espécie apresentou três secundárias a mais do que as espécies do estudo, num total de 12 secundárias, encontramos mais variações nos padrões de muda das suas secundárias.

As retrizes parecem ser trocadas em uma série única, de R1-R6. Este padrão já foi encontrado em estudos semelhantes (Butler et al. 2002, Voelker & McFarland 2002), entretanto alguns trabalhos consideram que o padrão típico para Passeriformes envolve duas séries: R1-R5 e R6 (Jenni & Winkler 1994, Yuri & Rohwer 1997, Voelker & Rohwer 1998). Contudo, não encontramos evidências de que R6 pudesse constituir uma série individual. *Lepidocolaptes angustirostris* foi a espécie que realizou a muda da cauda mais lentamente, o que pode ser uma adaptação para evitar prejuízos ao forrageamento, uma vez que dendrocolaptídeos têm o hábito de forragear nos troncos apoiando-se com a cauda.

#### *Período da muda*

Encontramos na área de estudo aves que realizam muda completa após a reprodução (a maioria de dezembro a fevereiro/março) ou em sobreposição com parte do período reprodutivo. Embora a maioria das espécies de aves tropicais apresente muda pós-nupcial (Keast 1968, Foster 1975, Stutchbury & Morton 2001), em ambientes menos sazonais, Barta et al. (2006) sugerem, a partir de modelos, que na região tropical as aves devem apresentar estratégias de muda muito variáveis, podendo ocorrer antes da

reprodução, ou parte antes e outra depois da reprodução, ou, ainda, não ocorrer naquele ano. Apesar de o nosso estudo ter sido feito em uma área tropical, o Cerrado apresenta forte sazonalidade de precipitação, alternando estações secas e chuvosas bem marcadas. Esta sazonalidade pode influenciar na expressão deste padrão de muda completa pós-nupcial, semelhante ao que é encontrado em ambientes temperados, com alta sazonalidade como sugere Barta et al. (2006). Os recursos alimentares (artrópodes e frutos) (Pereira 2011) não pareceram ter relação com o período da muda, pois, mantêm-se relativamente constantes na região de estudo a partir de dezembro e assim seguem até que as aves terminem as mudas em junho. Neste aspecto, nossa expectativa era de que a disponibilidade de recursos estivesse relacionada ao período da muda, dado que a nutrição tem papel importante na eficiência da muda (Murphy & King 1992, Murphy & Taruscio 1995).

#### *Duração da muda*

As espécies aqui estudadas apresentaram durações de muda bem maiores do que as já relatadas para espécies de regiões de clima temperado. Na região tropical, mudas que duram de 90 a 150 dias são comuns (Keast 1968). A duração média da muda das espécies foi de 122 dias, enquanto na região temperada as durações variam de 42-71 dias (Thompson 1991, Young 1991, Voelker & Rohwer 1998, Voelker 2000, Voelker & McFarland 2002), chegando a ser, na maioria das vezes, o dobro na região tropical. Vários fatores podem contribuir para as durações mais longas encontradas neste estudo, porém a taxa metabólica das espécies tropicais pode ser o principal. Espécies tropicais apresentam um ritmo de vida bem mais lento (“slow pace of life”), com metabolismo mais baixo do que as espécies da região temperada (Wikelski et al. 2003, Stutchbury & Morton 2008). Isto aparentemente se reflete na velocidade com que as espécies realizam a muda. Por exemplo, diferentes indivíduos de *Saxicola torquata* que vivem parte nos

trópicos (África) e o restante na região norte temperada (Europa) apresentam diferentes taxas metabólicas, inclusive na época de muda, sendo os indivíduos da África aqueles que apresentam o metabolismo mais baixo (Wikelski et al. 2003).

Apesar da maior sazonalidade local quando comparada a outros locais da região tropical, ainda estamos tratando de espécies que vivem sob menor efeito de sazonalidade do que aquelas que vivem em maiores latitudes, por exemplo. Nestes locais onde a sazonalidade é mais pronunciada, as aves geralmente tendem a realizar a muda mais rapidamente (Barta et al. 2006), visto que o período com condições ideais para a realização das atividades vitais para o ciclo de vida das aves é reduzido, havendo uma pressão maior para acelerar estes processos. Apesar da sazonalidade no Cerrado, existem condições climáticas apropriadas para que as espécies sobrevivam ao longo do ano sem grandes dificuldades, aparentemente não havendo um limite final para o fim da muda.

Além disso, todas as espécies do estudo são residentes, exceto por *E. chiriquensis*. Passeriformes migratórios da região temperada geralmente realizam a muda antes de migrarem (Rohwer & Manning 1990). Em consequência disso, tem pouco tempo após a reprodução para trocar as penas e então se prepararem pra migrar, selecionando períodos de muda mais curtos em espécies migratórias, mas não em espécies residentes (Kjellén 1994, De La Hera 2009). É importante que a muda termine antes da migração e/ou antes de haver condições desfavoráveis (e.g. baixa disponibilidade de recursos e baixas temperaturas) (Dawson 2004). Talvez por esses aspectos, apenas *E. chiriquensis* tenha aproximado sua duração de muda (88 dias) às espécies dos estudos em regiões temperadas acima citadas (42-71 dias, maioria espécies migratórias), visto que a necessidade de migrar deve limitar o término da muda. Em vista disso, as espécies residentes estudadas provavelmente estão sob menor pressão

seletiva para acelerar o processo da muda, corroborando o padrão encontrado de muda mais lenta e menos intensa nos trópicos.

Os machos de *N. fasciata* começaram a muda seis dias mais cedo do que as fêmeas. *Dendroica petechia* parece seguir o mesmo padrão, com os machos iniciando a muda 5-6 dias antes das fêmeas (Rimmer 1988), fato que se repete em outros estudos sobre muda em Passeriformes (Mewaldt & King 1978, Tianen 1981). Uma vez que *N. fasciata* sobrepõe seu período reprodutivo com parte do período da muda, este atraso no início da muda das fêmeas pode ser consequência de uma inabilidade fisiológica de começar a muda tão cedo quanto os machos, devido aos maiores custos energéticos causados pela própria reprodução para a fêmea, como: formação do ovo, incubação e cuidado com os ninhegos. Contudo, tanto os machos quanto as fêmeas tiveram a duração da muda semelhante, com a adição de apenas um dia para as fêmeas (127 dias). As fêmeas apresentaram intensidade de muda menor que os machos, portanto, de alguma forma devem compensar com um aumento na taxa diária de crescimento das penas e diminuição na massa e qualidade destas.

#### *Intensidade da muda*

A intensidade da muda foi relativamente constante para todas as espécies. Mudanças com intensidades pouco variadas podem refletir uma pressão seletiva para a manutenção da eficiência do voo durante o período de muda (Yuri & Rohwer 1997). De modo geral, a intensidade atingiu seu pico nas penas primárias intermediárias e decaiu nas mais externas, que são penas mais longas e mais importantes para o voo (Jenni & Winkler 1994). As intensidades de muda observadas foram menores (pico médio = 4,7) do que as registradas por Yuri & Rohwer (1997) (pico = 6,8) na região temperada. Apenas *E. herbicola* e *E. chiriquensis* tiveram valores de intensidades semelhantes (pico = 7 e 6, respectivamente) aos encontrados por Yuri & Rohwer (1997), no entanto o tamanho

amostral para *E. herbicola* é muito pequeno. Já para *E. chiriquensis*, esperávamos maior intensidade de muda, uma vez que foi a espécie do estudo com menor duração de muda. Entretanto, diante das maiores durações de muda que verificamos neste estudo, realmente esperávamos encontrar menores intensidades de muda, quando comparadas aos estudos com aves da região temperada.

*Análise geral da duração da muda, intensidade da muda e massa corporal*

Observamos uma tendência para aves de maior massa corporal terem maior duração da muda. Na medida em que a massa corporal da ave aumenta, o tempo necessário para completar a muda de suas penas também aumenta (Keast 1968), porque a taxa de crescimento das penas não aumenta na mesma medida em que aumenta o comprimento das penas (Rohwer et al. 2009). Deste modo, uma vez que aves de maior porte levam mais tempo para realizar a muda, esperávamos que apresentassem mais penas crescendo simultaneamente para contrabalancear este aumento. No entanto, não observamos relação significativa entre o número de penas crescendo simultaneamente e a massa corporal. De modo semelhante, observamos uma relação negativa, mas não significativa, entre a duração e a intensidade da muda. Ter mais penas crescendo simultaneamente é uma das principais estratégias tomadas pelas aves para diminuir o tempo necessário para completar sua muda (Hall & Fransson 2000, Ryder & Rimmer 2003, Dawson 2004). No nosso caso, as espécies aumentaram a duração da muda com a massa corporal, porém não parecem utilizar da estratégia de aumentar a intensidade da muda para diminuir o tempo necessário para a troca das penas de voo. Todavia, não foi possível testar estas hipóteses adequadamente devido ao reduzido tamanho amostral obtido durante este estudo.

### *Sobreposição da muda com a reprodução*

A sobreposição encontrada para as espécies não foi muito extensa, uma vez que os indivíduos que apresentaram evidências reprodutivas se concentraram apenas no início do período da muda. De fato, estudos anteriores constataram que a reprodução e a muda geralmente se sobrepõem pouco ou não se sobrepõem (Ralph & Fancy 1994, Tallman & Tallman 1997). *Neothraupis fasciata* inicia a muda quando boa parte de seus ninhos, em geral, está em estágio avançado, com ninhegos já na metade final do desenvolvimento (Gressler & Marini, dados não publicados). Esta estratégia é recorrente em outros casos (Stutchbury & Rohwer 1990, Yuri & Rohwer 1997), provavelmente devido à redução de custos energéticos que proporciona aos indivíduos por meio do deslocamento temporal destas duas atividades. Tanto os machos quanto as fêmeas de *N. fasciata* alimentam seus filhotes (Manica 2008), o que pode explicar a similaridade de seus períodos de muda. *Elaenia cristata* também inicia a muda quando os ninhos já estão em estágios mais avançados (segunda quinzena de novembro). Neste período, *E. cristata* apresenta pouquíssimos ninhos sendo iniciados, uma queda brusca no número de ninhos com ovos e, a partir daí, restam apenas ninhos com ninhegos (Marini et al. 2009).

Existem três cenários para explicar o porquê da sobreposição da muda com a reprodução: 1) os recursos seriam abundantes por apenas um breve período e escassos posteriormente, portanto a muda e a reprodução deveriam se completar no período de superabundância; 2) os recursos são relativamente uniformes durante a estação reprodutiva, porém recursos específicos essenciais para a reprodução estão disponíveis apenas em um determinado momento do ciclo reprodutivo; e 3) as espécies podem conseguir diminuir as necessidades energéticas para a muda ou para a reprodução para que essas atividades possam ocorrer simultaneamente (Foster 1975). Entretanto, estes cenários se encaixam apenas quando há sobreposição total desses dois períodos. No

presente estudo, a sobreposição observada para as espécies é breve e nenhum desses panoramas parece explicar tal padrão. Até mesmo quando analisamos dados de anilhamentos realizados ao longo de sete anos na área de estudo, não encontramos alta porcentagem de indivíduos com sobreposição destas atividades. A sobreposição pode ocorrer em períodos de alta disponibilidade de recurso, permitindo a maximização do uso de recursos neste período (Keast 1968). No entanto, o período de muda que observamos ocorreu principalmente em uma época de baixa disponibilidade de recursos (Pereira 2011), o que sugere que o gasto energético é pouco limitante para a muda. *Elaenia cristata* não tem seu sistema imune suprimido quando está em muda no Cerrado, o que também sugere que a muda não é uma atividade energeticamente custosa (Machado-Filho et al. 2010).

As aves do Cerrado parecem dividir os meses de mais chuva e melhores condições climáticas (setembro a abril) para se reproduzirem na primeira metade e posteriormente realizar a muda. Portanto, a muda parece ter relação simplesmente com a chegada do fim da reprodução, evidenciada pelas baixas porcentagens de sobreposição encontradas. A maioria das espécies realiza a muda após a estação reprodutiva, e a muda é considerada muito mais regular do que a reprodução (Snow 1962, Fogden 1972). Entretanto, o período de muda no Cerrado pode apresentar variações. Nestes casos o início da muda pode ser atrasado em algumas semanas quando a reprodução se estende ou se inicia tardiamente (Keast 1968), ou então, em vista disso, alguns indivíduos podem iniciar a muda mesmo durante suas atividades reprodutivas.

#### *Considerações para futuros estudos*

Existem evidências de que as aves que realizam a muda em períodos mais curtos apresentam penas com menor massa e menor qualidade do que aves com mudas mais lentas (Dawson et al. 2000, Dawson 2004, De La Hera 2009). Para realizarem mudas

mais rápidas, as espécies aumentam a intensidade da muda (Hall & Fransson 2000, Dawson 2004) e também diminuem a taxa de aumento da massa nas penas (Dawson 2004). Em vista disso, estudos estimando a massa e a qualidade das penas de aves da região tropical podem ser interessantes na tentativa de elucidar estes aspectos e permitir estudos comparativos dos efeitos das maiores durações e menores intensidades de muda aqui apresentadas. Além disso, muitos aspectos ainda precisam ser investigados, como a influência de hormônios para o início da muda, análises das mudas por grupos funcionais, comparações entre aspectos da muda de aves tropicais residentes X aves tropicais migratórias, bem como comparações da muda nos trópicos em diferentes latitudes.

## **CONCLUSÃO**

A muda é um componente essencial no ciclo anual das aves, no entanto pouco se conhece a esse respeito em relação a aves tropicais. Neste estudo, fornecemos dados detalhados sobre o padrão das mudas de oito espécies do Cerrado, bem como de suas durações, períodos e intensidades. As espécies estudadas, de modo geral, seguem o padrão direcional de muda frequentemente encontrado para outros Passeriformes da região temperada. Trocam as penas de voo após a reprodução, havendo evidências de que alguns indivíduos chegam a sobrepor o início da muda com o fim da reprodução. Corroboram o ritmo de vida lento atribuído às espécies tropicais ao realizarem a muda, em média, em 122 dias e com baixas intensidades. Mais estudos sobre os padrões de muda são necessários para a melhor compreensão dos mecanismos evolutivos e das estratégias de história de vida que moldam a muda dentro dos ciclos anuais das aves, assim como para permitir comparações entre espécies de regiões temperadas e tropicais que estão sob diferentes pressões seletivas.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ashmole, N. P. 1968. Breeding and molt of the White tern (*Gygis alba*) on Christmas Island, Pacific Ocean. *Condor* 70:35-55.
- Assad, E. D. 1994. Chuva nos cerrados. Análise e espacialização. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), Brasília, DF.
- Ayres, M., M. Ayres-Jr., D. L. Ayres, & A. A. S. Santos. 2005. BioEstat 4.0: aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. Sociedade Civil Mamirauá, Belém, PA.
- Barta, Z., A. I. Houston, J. M. McNamara, R. K. Welham, A. Hedenström, T. P. Weber, & O. Feró. 2006. Annual routines of non-migratory birds: optimal moult strategies. *Oikos* 112:580-593.
- Bergman, G. 1982. Why are the wings of *Larus f. fuscus* so dark? *Ornis Fennica* 59:77-83.
- Butler, L. K., M. G. Donahue, & S. Rohwer. 2002. Molt-migration in western tanagers (*Piranga ludoviciana*): age effects, aerodynamics, and conservation implications. *Auk* 119:1010-1023.
- Cardoso, H. 2008. Introdução ao estudo da muda em Passeriformes europeus. Associação Portuguesa de Anilhadores de Aves (APAA), Carvalhal, AB.
- Davis, J. 1971. Breeding and molt schedules of the Rufous-collared sparrow in coastal Perú. *Condor* 73:127-146.
- Dawson, A. 2004. The effects of delaying the start of moult on the duration of moult, primary feather growth rates and feather mass in Common Starlings *Sturnus vulgaris*. *Ibis* 146:493-500.
- Dawson, A., S. A. Hinsley, P. N. Ferns, R.H.C. Bonser, & L. Eccleston. 2000. Rate of moult affects feather quality: a mechanism linking current reproductive effort to

- future survival. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 267:2093-2098.
- De La Hera, I., J. Pérez-Tris, & J. L. Tellería. 2009. Migratory behaviour affects the trade-off between feather growth rate and feather quality in a passerine bird. *Biological Journal of the Linnean Society* 97:98-105.
- Edwards, A. E. 2008. Large-scale variation in flight feather molt as a mechanism enabling biennial breeding in albatrosses. *Journal of Avian Biology* 39:144-151.
- Edwards, A. E., & S. Rohwer. 2005. Large-scale patterns of molt activation in the flight feathers of two albatross species. *Condor* 107:835-848.
- Fogden, M. P. L. 1972. The seasonality and population dynamics of equatorial forest birds in Sarawak. *Ibis* 114:307-343.
- Foster, M. S. 1975. The overlap of molting and breeding in some tropical birds. *Condor* 77:304-314.
- Hall, K. S. S., & T. Fransson. 2000. Lesser Whitethroats under time-constraint moult more rapidly and grow shorter wing feathers. *Journal of Avian Biology* 31:583-587.
- Jenni L., & R. Winkler. 1994. *Moult and ageing of European Passerines*. Academic Press Limited, London, UK.
- Keast, A. 1968. Moult in birds of the Australian dry country relative to rainfall and breeding. *Journal of Zoology* 155:185-200.
- Kjellén, N. 1994. Moult in relation to migration in birds: a review. *Ornis Svecica* 4:1-21.
- Langston, N. E., and S. Rohwer. 1995. Unusual Patterns of Incomplete Primary Molt in Laysan and Black-Footed Albatrosses. *Condor* 97:1-19.
- Lindström, A., H. Visser, & S. Daan. 1993. The energetic cost of feather synthesis is proportional to basal metabolic rate. *Physiological Zoology* 66:490-510.

- Machado-Filho, R. A. N., G. M. Balsamão, and M. Â. Marini. 2010. Seasonal differences in immune profiles and body conditions of migratory and permanent resident neotropical flycatchers. *Condor* 112:579-590.
- Mallet-Rodrigues, F., G. D. A. Castiglioni, & L. P. Gonzaga. 1995. Muda e seqüência de plumagens em *Ramphocelus bresilius* na restinga de Barra de Maricá, Estado do Rio de Janeiro (Passeriformes: Emberizidae). *Ararajuba* 3:88-93.
- Manica, L. T. 2008. Reprodução cooperativa em *Neothraupis fasciata*: ajudantes de ninho realmente ajudam? Dissertação de mestrado, Universidade de Brasília, Brasília, DF.
- Marini, M. Â., N. O. M. Sousa, F. J. A. Borges, & M. B. Silveira. 2009. Biologia reprodutiva de *Elaenia cristata* (Aves: Tyrannidae) em cerrado do Brasil central. *Neotropical Biology and Conservation* 4:3-12.
- Marini, M. Â., & R. Durães. 2001. Annual patterns of molt and reproductive activity of Passerines in South-Central Brazil. *Condor* 103:767-775.
- Mewaldt, L. R., & J. R. King. 1978. Latitudinal variation of postnuptial molt in Pacific Coast White-crowned Sparrows. *Auk* 95:168-179.
- Morton, M. A., & M. L. Morton. 1990. Dynamics of postnuptial molt in free-living mountain White-crowned sparrows. *Condor* 92:813-828.
- Murphy, M. E., & J. R. King. 1992. Energy and nutrient use during moult by White-crowned Sparrows *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Ornis Scandinavica* 23:304-313.
- Murphy, M. E., & T. G. Taruscio. 1995. Sparrows increase their rates of tissue and whole-body protein synthesis during the annual molt. *Comparative Biochemistry and Physiology* 111:385-396.
- Newton, I. 1966. The moult of the Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula*. *Ibis* 108:41-67.

- Payne, R. B. 1972. Mechanisms and control of molt. *In* D. S. Farner, J. R. King, & K. C. Parks [eds.], *Avian Biology*, Volume II. Academic Press, New York, NY.
- Pereira, Z. P. 2011. Influência dos recursos alimentares sobre a reprodução de *Neothraupis fasciata* (Aves, Thraupidae). Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília, DF.
- Pimm, S. 1976. Estimation of duration of bird molt. *Condor* 78:550.
- Piratelli, A. J., M. A. C. Siqueira, & L. O. Marcondes-Machado. 2000. Reprodução e muda de penas em aves de sub-bosque na região leste de Mato Grosso do Sul. *Ararajuba* 8:99-107.
- Prys-Jones, R. M. 1991. The occurrence of biannual primary molt in passerines, p. 150-152. *In* S. Rohwer, R. E. Ricklefs, V. G. Rohwer, & M. M. Cople [eds.], *Allometry of the duration of flight feather molt in birds*. *PLoS Biology* 7:1-9.
- Ralph, C. J., & S. G. Fancy. 1994. Timing of breeding and molting in six species of Hawaiian honeycreepers. *Condor* 96:151-161.
- Rasmussen, P. C. 1988. Stepwise molt of remiges in Blue-Eyed and King Shags. *Condor* 90:220-227.
- Remsen Jr., J. V., C. D. Cadena, A. Jaramillo, M. Nores, J. F. Pacheco, M. B. Robbins, T. S. Schulenberg, F. G. Stiles, D. F. Stotz, & K. J. Zimmer. 2010. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. Disponível em <<http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>>.
- Ribeiro, J. F., & B. M. T. Walter. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. *In* S. M. Sano, & S. P. Almeida [eds.], *Cerrado: Ambiente e Flora*. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), Planaltina, DF.
- Rimmer, C. C. 1988. Timing of the definitive prebasic molt in Yellow Warblers at James Bay, Ontario. *Condor* 90:141-156.

- Rohwer, S. 2008. A primer on summarizing molt data for flight feathers. *Condor* 110:799-806.
- Rohwer, S., and J. Manning. 1990. Differences in timing and number of molts for Baltimore and Bullock's orioles: implications to hybrid fitness and theories of delayed plumage maturation. *Condor* 92:125-140.
- Rohwer, S., R. E. Ricklefs, V. G. Rohwer, & M. M. Cople. 2009. Allometry of the duration of flight feather molt in birds. *PLoS Biology* 7:1-9.
- Rohwer, V. G., S. Rohwer, & J. H. Barry. 2008. Molt scheduling of western neotropical migrants and up-slope movement of Cassin's vireo. *Condor* 110:365-370.
- Ryder, T. B., & C. C. Rimmer. 2003. Latitudinal variation in the definitive prebasic molt of Yellow Warblers. *Wilson Bulletin* 115:325-332.
- Shugart, G. W., & S. Rohwer. 1996. Serial descendant primary molt or staffelmauser in Black-Crowned Night-Herons. *Condor* 98:222-233.
- Sick, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Nova Fronteira, Rio de Janeiro.
- Silva, J. M. C. 1998. Integrating biogeography and conservation: An example with birds and plants of the Cerrado region, parte II. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 70:881-888.
- Silva, J. M. C., & J. M. Bates. 2002. Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: A tropical savanna hotspot. *BioScience* 52:225-233.
- Silva, J. M. C., & J. M. Felfili. 1996. *A Vegetação da Estação Ecológica de Águas Emendadas*. SEMATEC, IEMA, Brasília, DF.
- Silva, J. M. C., & M. P. D. Santos. 2005. *Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação*. Ministério do Meio Ambiente (MMA), Brasília, DF.
- Snow, D. W. 1962. A Field study of the Black and White Manakin, *Manacus manacus*, in Trinidad. *Zoologica* 47:65-104.

- Stutchbury, B. J. M., & E. S. Morton. 2001. Behavioural ecology of tropical birds. Academic Press, San Diego.
- Stutchbury, B. J. M., & E. S. Morton. 2008. Recent advances in the behavioral ecology of tropical birds. *Wilson Journal of Ornithology* 120:26-37.
- Stutchbury, B. J. M., & S. Rohwer. 1990. Molt patterns in the tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Canadian Journal of Zoology* 68:1468-1472.
- Swaddle, J. P., & M. S. Witter. 1997. The effects of molt on the flight performance, body mass, and behavior of European starlings (*Sturnus vulgaris*): an experimental approach. *Canadian Journal of Zoology* 75:1135-1146.
- Tallman, D. A., & E. J. Tallman. 1997. Timing of breeding by antbirds (Formicariidae) in an aseasonal environment in Amazonian Ecuador. *Ornithological Monographs* 48:783-789.
- Thompson, C. W. 1991. The sequence of molts and plumages in Painted Buntings and implications for theories of delayed plumage maturation. *Condor* 93:209-235.
- Tianen, J. 1981. Timing of the onset of postnuptial moult in the Willow Warbler (*Phylloscopus trochilus*) in relation to breeding in southern Finland. *Ornis Fennica* 58:56-63.
- Underhill, L. G. 1986. A graphical method to determine the ordering of moult, illustrated with data from the Blackshouldered Kite *Elanus caeruleus*. *Bird Study* 33:140-143.
- Voelker, G. 2000. Molt of the Gray Vireo. *Condor* 102:610-618.
- Voelker, G., & S. L. McFarland. 2002. Molt patterns and molting grounds of Lucy's and Virginia's Warblers: similar yet different. *Wilson Bulletin* 114:255-263.
- Voelker, G., & S. Rohwer. 1998. Contrasts in scheduling of molt and migration in eastern and western Warbling-vireos. *Auk* 115:142-155.

- Wikelski, M., L. Spinney, W. Schelsky, A. Scheuerlein, & E. Gwinner. 2003. Slow pace of life in tropical sedentary birds: a common-garden experiment on four Stonechat populations from different latitudes. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 270:2383-2388.
- Young, B. E. 1991. Annual molts and interruption of the fall migration for molting in Lazuli Buntings. *Condor* 93:236-250.
- Yuri, T., & S. Rohwer. 1997. Molt and migration in the Northern Rough-winged Swallow. *Auk* 114:249-262.