

Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul
Programa de Pós-Graduação em Zoologia

**História natural, com ênfase na biologia reprodutiva, de uma
população migratória de *Sporophila aff. plumbea* (AVES,
EMBERIZIDAE) do sul do Brasil**

Márcio Repenning
Orientador: Dr. Carla S. Fontana

Dissertação de Mestrado
Porto Alegre, 2012

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL

Faculdade de Biociências

Programa de Pós-Graduação em Zoologia

História natural, com ênfase na biologia reprodutiva, de uma população migratória de *Sporophila aff. plumbea* (AVES, EMBERIZIDAE) do sul do Brasil

Márcio Repenning

Orientador: Dra. Carla Suertegaray Fontana

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul

Av. Ipiranga 6681 – Caixa Postal 1429

Fone (051) 3320-3500 – Fax: (051) 3391564

Porto Alegre, RS, Brasil

2012

*Silbando piensan las aves
yo pienso ansina también.*

*Nadie sabe lo que dicen,
ellas lo deben saber.*

*Se me hace que las ideas
con las palabras se van*

*En el silbido parece
que se alargan, nada más.*

*Mesmo sin pensar en nada
las horas suelo silbar...*

Romildo Risso

Agradecimentos

Vinte de dezembro de 2005 foi o dia em que pela primeira vez eu vi uma patativa-de-bico-amarelo no seu habitat. Deste dia em diante estava convencido de que era necessário tentar estudar a vida desse passarinho tão raro. Seis anos depois estamos aqui para contar algumas descobertas sobre as patativas! Além do aprendizado acadêmico, essa dissertação incluiu experiências de vida marcantes e laços de amizade que jamais imaginara fazer. Muita gente me ajudou nessa empreitada e por isso quero deixar aqui meu obrigado a cada um.

Mais que agradecer, quero dedicar este trabalho em primeiro lugar a Carla. Obrigado por todas as oportunidades que me destes nestes 10 anos de convivência. Você abriu as portas da Ornitologia para mim e me ensinou e segue me ensinando para a vida e não apenas profissionalmente. Fostes insistente e incansável na resolução de questões que permitiram que eu descobrisse mais e mais sobre as patativas. Além de grande amiga te tenho como verdadeira mãe.

Dedico esta dissertação aos queridos amigos Joaca e Nair, Antônio e Ivonete e familiares, bem como a família Oliboni, Sr. Leonorino, D. Iracélia e o filho Lucas. Mesmo sem compreender exatamente o sentido da minha “lida” me receberam com a mais pura relação de confiança. Foram minhas famílias durante longos períodos de trabalho de campo: deram-me teto, comida e muitos ensinamentos e valores da lida campeira que vou carregar comigo para sempre. Sem o apoio incondicional de vocês seguramente não teria conseguido boa parte das informações apresentadas nesta dissertação. Os muitos causos sobre a vida cotidiana do homem serrano jamais serão esquecidos. Como bem dizia o Vô Joaca: *... pra cruzá o rio Lava-Tudo tem que atolá o “rrremo”, se não o nego dança no aguacero!*

Da mesma forma agradeço aos queridos amigos seu Sérgio e dona Nida, que muito nos ajudaram na parte logística desse trabalho e que com muito carinho sempre nos receberam durante nossas passagens em Vacaria.

Tenho que agradecer de forma especial ao Alemão Cristiano que inicialmente abraçou a idéia de ir a campo em tempos de “vacas magras” para avaliar a possibilidade de realizar estudos de longo prazo com espécies tão raras. Valeu alemão! Até que valeu a pena ter congelado no meio do trigal, para colher os resultados de hoje!

Agradeço a minha família em especial aos meus irmãos dos quais me orgulho, Alex, Leandro e Joni que me blindaram de muitas intempéries da vida e sempre me ajudaram naquilo que lhes estava ao alcance. Aos padrinhos Conceição e Vadinho quem considero os responsáveis pelo meu facínio pelos rios, matas e animais. A minha tia/mãe Elita por todo o carinho dedicado a mim. Acima de tudo sou agradecido ao meu pai Willy, quem sempre me deu suporte para que

eu realizasse toda minha formação acadêmica. Sua vitalidade e simplicidade imprecionates servem de inspiração para o trabalho pesado e superação dos momentos mais difíceis.

Muitos foram os colegas que ajudaram e me acompanharam nos trabalhos de campo. Agradeço ao Isma e a Mari pela cooperação no trabalho de campo na “*Cuxia*”. Bem como aqueles que em expedições pontuais me auxiliaram na coleta de dados, obrigado César, Jonas e Cristian. Aos colegas Eduardo Carrano, Gabriel De La Torre e Fabiano “tropeiro” pela grande ajuda nos trabalhos de campo no Paraná e ao Marcão pelas informações sobre localidades importantes para a espécie neste mesmo estado. Ao Gustavo Malacco e Dimas Pioli por terem nos apoiado nos trabalhos de campo em Minas Gerais.

Sou grato ainda aos amigos e colegas Cristian M. Joenck, Adrian E. Rupp, Geiser Trivelato, Dimas Rocha, Jean Barcik, e Leonardo Deconto por terem me concedido registros pessoais, bem como ao colega Wagner Nogueira por me alertar sobre os registros fotográficos mais recentes em novas localidades da patativa-de-bico-amarelo.

Agradeço as colegas de laboratório Cybele e Ursula pela ajuda com a organização de material coletado em campo.

Sou grato ao mestre e amigo W. A. Voss pelas traduções das descrições antigas em alemão e pelos gestos de incentivo para que eu seguisse firme na Ornitologia. Ao colega Fernando C. Straube por ter me disponibilizado literaturas de difícil acesso.

Agradeço imensamente a Dra. Ilsi Job Boldrini (UFRGS) e seus orientados pela determinação de milhares de gramíneas e asteráceas e também ao professor Henrich Hasenack (UFRGS) pela colaboração nas análises do ArcView, e ainda a Cibele Indruziak (IBAMA-RS) pela ajuda nas permissões para manutenção e transporte de espécime cativo, aspecto que foi muito importante na coleta de dados.

Sou grato ao amigo Nacho Areta pela agradável convivência em campo decorrente da admiração mútua que temos sobre essas incríveis criaturas “*semilleras*”. Em consequência disso, agradeço também pelos ensinamentos sobre muitos aspectos da vida dos papa-capins e pelo grande incentivo que me destes para estudar mais a fundo as vocalizações das espécies de *Sporophila*. No mesmo sentido, agradeço aos amigos Muchacho (Giovanni Maurício) e Bret, pelas valorosas discussões sobre diferentes temas que envolveram esta dissertação.

Agradeço aos curadores Luis Fabio Silveira (MZUSP), Marcos Raposo (MN), Pedro Scherer-Neto (MHNCI) que permitiram eu examinar os espécimes depositados em suas Instituições e ao Glayson Bencke (MCN), Alexandre Aleixo (MPEG), Miguel Â. Marini (UNB) e Mario Conhaft (INPA), que me enviaram espécimes para estudo. Também agradeço ao Dr. Ernst Bauernfeind (NMV) e Dr. Katrina van Grouw (BMNH) pelo envio de fotos e informações detalhadas sobre os espécimes coletados por J. Natterer.

Agradeço aos colegas, Nacho Areta, Bret Whitney, Bruno Rennó, Ciro Albano, Jeremy Minns, Vitor Piacentini, Fabio Shunck pela disponibilização de vocalizações de patativa, e ao Vitor e ao Nacho por terem me informado sobre espécimes antigos depositados em museus no exterior.

Agradeço aos Doutores Miguel Â. Marini, Adrián Di Giacomo, José Carlos Motta-Junior, por terem aceitado avaliar minha dissertação e pelas valorosas sugestões à mesma.

Não poderia deixar de agradecer aos anônimos capturadores de pássaros que confiaram em mim e muito me ajudaram cedendo informações precisas sobre a espécie estudada.

As entidades financiadoras Neotropical Grassland Conservancy e Fundação Grupo Boticário, bem como a Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Ministério do Meio Ambiente, IGRÉ Amigos da Água, Cemave, IBAMA, ICMBio, pelo apoio em diferentes fases do projeto.

A CAPES pela bolsa de estudo concedida durante dois anos.

Gracias as patativas e ao rio Lava-Tudo por terem me proporcionado a chance de estar aqui para escrever esta dissertação.

Sumário

Resumo.....	8
Abstract	10
Apresentação	12
Estrutura da dissertação.....	14
Referências Bibliográficas	16
CAPÍTULO 1.....	19
Biologia Geral.....	19
Diagnose e Morfologia.....	20
Sistemática e Taxonomia	22
Espécies relacionadas.....	24
Distribuição	24
Retração da distribuição	25
Migração	25
Habitat.....	27
Hábitos alimentares	27
Vocalizações	31
Desenvolvimento.....	31
Fenologia do canto	34
Contexto social e função das vocalizações.....	35
Comportamento.....	35
Locomoção.....	36
Auto manutenção.....	36
Tolerância.....	37
Territorialidade.....	37
Sistema de acasalamento.....	37
Reprodução	37
Muda e Ontogenia (Plumagem e coloração do bico)	37
Plumagem.....	37
Ninhegos	37
Juvenis.....	37
Macho de um 1 ano	38
Macho de 2 anos.....	38
Macho de 3 anos.....	38
Macho de 4 anos (plumagem definitiva).....	38
Fêmeas.....	38
Demografia e População	41
Razão sexual.....	41
Maturidade.	41
Longevidade.....	41
Sobrevivência dos adultos.....	41
Doenças e endoparasitos	41
Causas de Mortalidade.	42
Densidade populacional	42
Tamanho da população reprodutiva	42

Tendências populacionais	42
Declínio	42
Conservação	43
Efeitos da Atividade Humana	43
Captura	43
Degradação do Habitat	44
Construção de Usinas Hidrelétricas ou Pequenas Centrais Hidrelétricas.....	44
Contaminação por pesticidas ou outros contaminantes.....	45
Manejo de campo	45
Unidades de Conservação	45
Categoria de ameaça.....	46
Capítulo 2.....	47
Sistema Reprodutivo, Territorialidade e Seleção de Sítios de Nidificação	47
Introdução	48
Material e Métodos.....	52
Área de estudos	52
Trabalho em campo	55
Sistemas de acasalamento	56
Territorialidade.....	57
Filopatria	57
Tamanho dos Territórios	57
Estabilidade dos territórios.....	58
Seleção de sítio de nidificação e estrutura florística dos territórios	58
Análises estatísticas.....	62
Resultados	64
Sistema de acasalamento	64
Territorialidade.....	64
Filopatria	67
Distribuição espacial, estrutura e composição do habitat nos territórios.	70
Seleção de sítios de nidificação.....	72
Tamanho dos territórios	77
Estabilidade dos territórios.....	78
Perturbação ao habitat e estabilidade dos territórios	81
Estudo de caso: Como a queima de campo pode afetar o comportamento territorial?	
.....	81
Discussão.....	84
Sistemas de acasalamento	84
Territorialidade.....	85
Filopatria	86
Distribuição espacial, estrutura e composição do habitat nos territórios	88
Seleção de sítios de nidificação.....	89
Tamanho dos territórios	91
Estabilidade dos territórios.....	93
Perturbação ao habitat vs. Estabilidade dos territórios.....	94
Capítulo 3.....	96
Biologia da Reprodução e Sucesso Reprodutivo	96

Introdução	97
Materiais e Métodos	99
Área de estudos	99
Trabalho em campo	99
Observação focal dos ninhos	100
Caracterização dos ninhos, ovos, ninhegos e <i>fledglings</i>	101
Tamanho de ninhadas e produtividade.....	102
Monitoramento de ninhos.....	102
Sobrevivência dos ninhos.....	103
Análises estatísticas.....	108
Resultados	108
Fenologia da reprodução	108
Descrição de ninhos	112
Postura, tamanho de ninhadas e incubação	120
Descrição dos ovos.....	125
Desenvolvimento e cuidado de ninhegos	126
Cuidado parental “pós-ninhego” e independência	132
Sucesso Reprodutivo	134
Múltiplas tentativas de reprodução	139
Causas de perda de ninhos	140
Parasitismo por mosca <i>Phylornis</i>	143
Predadores	145
Demografia e sucesso aparente das ninhadas.....	146
Discussão.....	148
Fenologia da reprodução	148
Descrição dos ninhos.....	152
Postura, tamanho de ninhadas e incubação	153
Descrição dos ovos.....	156
Desenvolvimento e cuidado de ninhegos	157
Cuidado “pós-ninhego” e independência	160
Sucesso reprodutivo	161
Múltiplas tentativas de reprodução	165
Causas de perda de ninhos	167
Parasitismo por mosca <i>Phylornis</i>	168
Predadores	170
Demografia e sucesso aparente de ninhadas	170
Considerações Finais e Perspectivas.....	173
Referências Bibliográficas	177

Índice de Figuras de Tabelas

Tabela 1.1 Medidas morfométricas de machos (M) e fêmeas (F) de <i>S. aff. plumbea</i> (machos e fêmeas). Amplitude = medidas mínimas e máximas; SD = desvio padrão.....	21
Figura 1.1. Macho adulto de: [A] <i>Sporophila p. plumbea</i> , Itararé (SP); [B] <i>S. aff. plumbea</i> , São Joaquim (SC); [C] <i>S. falcirostris</i> , Itatiaia (RJ) – foto: Luiz Rebemboim; [D] <i>S. p. witheleyana</i> , Pacaraima (RR) – foto: Robson Czaban; [E] <i>S. i. intermedia</i> , Boa Vista (RR) – foto: Anselmo dAffonseca; [F] <i>S. leucoptera</i> , Tremembé (SP) - foto: Roberto Gallaci.....	22
Figura 1.2. Distribuição de <i>Sporophila aff. plumbea</i>	26
Figura 1.3. Número de registro e frequência relativa de forrageio de gramíneas por <i>Sporophila aff. plumbea</i> ao longo das estações reprodutivas de 2008-2009 e 2009-2010, nos campos de altitude do sul do Brasil.....	29
Tabela 1.2. Riqueza de gramíneas exploradas por <i>Sporophila aff. plumbea</i> em relação a fenologia das espécies hibernais (microtéricas) e estivais (megatéricas) nas estações reprodutivas de 2008-2009 e 2009-2010, nos campos de altitude do sul do Brasil. *Os números romanos representam as semanas de cada mês.	30
Figura 1.4. Proporção das gramíneas consumidas preferencialmente por <i>Sporophila aff. plumbea</i> ao longo das estações reprodutivas de 2008-2009 e 2009-2010, nos campos de altitude do sul do Brasil. *3O = terceira semana de outubro e 3M = terceira semana de março.	30
Figura 1.5: Tipo e funções de vocalizações de <i>Sporophila aff. plumbea</i> nos campos altitude do sul do Brasil. (A) Vocalização emitida pelos machos durante a escolha do local dos ninhos; (B) sequência de chamados emitida pelos machos durante enfrentamentos territoriais ou voz de contato para a fêmea pareada; (C) chamado utilizado por machos e fêmeas para estimular os <i>fledglings</i> a segui-los (condução); (D) chamado dos <i>fledglings</i> ; (E) chamado dos <i>fledglings</i> no momento que recebem alimento; (F e G) chamados de advertência de fêmeas, (H) canto de advertência dos machos; (I) canto de demarcação de território (introdução); (J) porção complexa do canto (gorgeio).....	33
Figura 1.6. Repertório de chamados de machos e fêmeas de <i>S. aff. plumbea</i> (n = 54 indivíduos) no sul do Brasil. Todas as notas serviram para o contato entre adultos. Os chamados (F, N e O) serviram também como vocalização de alerta aos filhotes.	34
Figura 1.7. Ontogenia da plumagem e coloração do bico de acordo com a idade e sexo em <i>Sporophila aff. plumbea</i> . Acima, da esquerda para direita, machos de 1, 2, 3 e 4 anos, respectivamente. Abaixo, da esquerda para a direita, indivíduo juvenil em diferentes estágios, respectivamente. Abaixo, à direita fêmeas de 1 a mais de 3 anos.....	40
Figura 1.8. Representação esquemática da distribuição porcentual dos eventos fisiológicos do ciclo anual de <i>Sporophila aff. plumbea</i> . Estimativas da duração dos períodos de cada evento feitas com base em informações gerais para a espécie e não para cada indivíduo.....	41
Figura 1.9: Estimativa da área potencial de reprodução de <i>Sporophila aff. plumbea</i> (cor de laranja, Área total: 293.822 ha). Avaliação feita com base em 30 coordenadas geográficas de áreas onde a espécie foi encontrada reproduzindo (pontos pretos). As informações utilizadas para fazermos os filtros em relação à área total (retângulo) foram: altitude máxima e mínima que a espécie foi encontrada (700-950 s.n.m.); declividade do terreno média (15°) e tipo de habitat (tendo como base o gradiente de tensão entre a matriz de floresta e os campos de topo do	

planalto [amplitude máxima do gradiente considerada foi de 15 km de distância da matriz florestal]). Construído através do programa ARCVIEW com a colaboração do prof. Henrich Hasenak do Centro de Recursos Idrisi do Departamento de Ecologia da UFRGS.	43
Figura 2.1. Distribuição das áreas de estudo na região dos Campos de Cima da Serra do sudeste de Santa Catarina e nordeste do Rio Grande do Sul. Área dos campos do vale do rio Lava-Tudo, municípios de Lages e São Joaquim, Santa Catarina (1). Área junto ao vale do rio Leão, município de Vacaria (2) e área próxima ao vale do rio das Antas, município de Bom Jesus (3).	54
Figura 2.2. Vista dos campos do vale do rio Lava-Tudo, município de Lages, à direita do rio, e município de São Joaquim, à esquerda do rio, Santa Catarina (Área 1).	54
Figura 2.3. Mosaico de campos arbustivos e fragmentos de floresta com araucárias junto ao vale do rio Leão, município de Vacaria, Rio Grande do Sul (Área 2).	55
Figura 2.4. Mosaico de campos arbustivos e fragmentos de floresta com araucárias, próximo ao vale do rio das Antas, município de Bom Jesus, Rio Grande do Sul (Área 3).	55
Figura 2.5. Ilustração de marcação (anilhamento) de ninhegos e adultos. À esquerda, ninhego com cerca de cinco dias de vida, à direita, macho adulto.	56
Figura 2.6. Representação da distribuição espacial das amostras e subamostras utilizadas durante o levantamento de características fitossociológicas dos sítios de nidificação (parcela central = ninho) e parcelas periféricas aos ninhos e locais sem ninhos denominados não-ninho (parcela central mais quatro parcelas controle). Retirado de Rovedder (2011).	60
Figura 2.7. Ilustração da estratificação da vegetação dos campos nos territórios de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> . Os números 1, 2 e 3 representam os três estratos definidos <i>a priori</i> , antes da realização das amostragens. As barras verticais indicam medidas de folhas de gramíneas estoloníferas (15 cm) em mancha de campo ralo, medidas de arbustos baixos e touceiras de <i>Saccharum angustifolium</i> (~80 cm) e arbustos altos <i>Escallonia megapotamica</i> , <i>Eupatorium polystachyum</i> e inflorescência de <i>Eryngium horridum</i> (~170 cm).	61
Figura 2.8. Representação do método utilizado para estimar a densidade da vegetação em vista lateral (Cobertura Lateral %) em cada parcela amostrada.	62
Figura 2.9. Representação da postura de recepção para cópula. A fêmea fotografada é de <i>Sporophila hypoxantha</i> , contudo mostra o mesmo tipo de movimento realizado pelas fêmeas de <i>S. aff. plumbea</i>	65
Figura 2.10. Abundância de indivíduos de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> por sexo e idade ao longo de quatro estações reprodutivas (2007-2008 até 2010-2011) nos campos de altitude do Sul do Brasil. 1S = primeira semana de setembro e 3 A = terceira semana de abril.	65
Figura 2.11. Machos territoriais de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> . (A) Macho de 4 anos (B) macho de 2 anos, ambos em disputa de canto territorial; (C) macho em postura de duelo levantando o corpo verticalmente e mostrando as marcas brancas nas asas, (D) peito projetado à frente, cabeça e pescoço delgados para ressaltar o volume do bico, e (E) movimentos rápidos de abrir fechar as asas relacionadas a sinais visuais e sons mecânicos produzidos pelas asas.	66
Figura 2.13. Taxa de retorno anual aos mesmos territórios reprodutivos e localidades de machos de três anos ou mais de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> monitorados nas temporadas de 2007-2008 a 2010-2011 nos campos de altitude do sul do Brasil.	68

Figura 2.14: Taxa de retorno anual aos mesmos territórios reprodutivos e localidades de machos pardos de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> monitorados nas temporadas 2007-2008 a 2010-2011 nos campos de altitude do sul do Brasil.....	68
Figura 2.15. Taxa de retorno anual aos mesmos territórios reprodutivos e localidades de fêmeas de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> monitoradas nas temporadas de 2007-2008 a 2010-2011 nos campos de altitude do sul do Brasil.....	69
Figura 2.16. Taxa de retorno anual (filopatria natal) dos indivíduos de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> obtida a partir do monitoramento de <i>fledglings</i> anilhados nas temporadas de 2007-2008 a 2010-2011 nos campos de altitude do sul do Brasil.	69
Figura 2.17. Distribuição espacial de nove territórios de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> dentro de uma parcela da área amostrada de 1.000 ha de campos e fragmentos de floresta com araucária junto ao vale do rio Lava-Tudo, Lages / São Joaquim, Santa Catarina. Polígonos azuis - machos cinza de três anos ou mais; polígonos brancos - machos pardos de um ou dois anos. Os territórios contíguos seguem ao longo de um córrego de campo (ver detalhe Figura 2.18).	70
Figura 2.18. Foto ilustrando um típico córrego de campo em uma ribanceira do vale do rio Lava-Tudo em Lages / São Joaquim, Santa Catarina. Córregos como este formam canchadas povoadas com arbustos, e, é associada a esse tipo de ambiente que <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> ocorre.....	71
Figura 2.19. Fisionomia geral da área de um território típico de <i>Sporophila</i> aff <i>plumbea</i> . As arvoretas <i>Schinus therebintifolius</i> (entre rochas), <i>Agarista eucalipitoides</i> e <i>Acca sellowiana</i> emergentes na vegetação de campo arbustivo servem de poleiros de canto para os machos territoriais.	72
Tabela 2.1. Comparação estatística entre a estrutura da vegetação associada ao sítio de nidificação (ninho) (108 sub-parcelas = 27 parcelas) e parcelas em áreas controle sem ninho (não-ninho) (135 sub-parcelas = 27 parcelas) de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> . Valores apresentados abaixo foram obtidos a partir da soma dos <i>ranks</i> do teste Mann-Whitney (<i>Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance</i> para 54 casos). Os valores estatisticamente significativos ($P < 0,05$) estão em negrito.	74
Figura 2.20. Representação espacial dos dois primeiros eixos de ordenação obtidos através de uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA), com base em uma matriz de distâncias Euclidianas da estrutura da vegetação entre amostras de locais com ninhos (•) e não-ninhos (□) de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> . Eixo 1 (68,6%) e Eixo 2 (16,96%).	75
Figura 2.21. Representação espacial dos dois primeiros eixos de ordenação obtidos através de uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA), com base em uma matriz de distâncias Euclidianas, da abundância da vegetação entre amostras de locais com ninhos (•) e não-ninhos (□) de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> . Eixo 1 (37,83%) e Eixo 2 (13,63%).	75
Tabela 2.2. Frequência de ocorrência (F) das principais espécies de planta que compõem os campos nativos nas áreas estudadas no sul do Brasil.....	76
Figura 2.22. Tamanho das áreas dos territórios conforme a idade dos machos de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> nos campos de altitude do sul do Brasil.	77
Figura 2.23. Disposição espacial de três territórios de <i>Sporophila</i> . aff. <i>plumbea</i> que se mantiveram estáveis (polígonos azuis) durante quatro temporadas de reprodução (2007-2008 a 2010-2011). Territórios (polígonos amarelos) não se mantiveram estáveis por mais de dois anos	

em sucessivas estações reprodutivas. Círculos amarelos representam os ninhos em cada uma das estações reprodutivas. No polígono A os ninhos 2, 3 e 4 distaram respectivamente 22, 28 e 7 m em relação ao ninho 1. No polígono B os ninhos 2, 3 e 4 distaram respectivamente 10,5, 5 e 4 m em relação ao ninho 1. No polígono C os ninhos 2, 3 e 4 distaram respectivamente 31, 2,8 e 9 m em relação ao ninho 1. Córrego em meio ao campo (linha azul clara). 78

Figura 2.24. Tamanho das áreas dos territórios estáveis e não-estáveis ao longo de sucessivas estações reprodutivas (2007 a 2012) de *Sporophila* aff. *plumbea* nos campos de altitude do sul do Brasil. 79

Figura 2.25. Territórios que foram estabelecidos de forma isolada e de forma contígua nas áreas de estudo ao longo de sucessivas estações reprodutivas (2007 a 2012) de *Sporophila* aff. *plumbea* nos campos de altitude do sul do Brasil. 80

Tabela 2.3. Padrão de ocupação de territórios estáveis em diferentes temporadas de reprodução. Nas linhas cada número representa um indivíduo e números repetidos em anos distintos remetem ao mesmo indivíduo. (-) anos cujo território não foi amostrado; (linha cinza claro) território defendido pelo mesmo macho por pelo menos três estações de reprodução consecutivas, (linha cinza escuro) territórios que tiveram diferentes machos em cada ano. 81

Figura 3.1. Caracterização esquemática das estimativas de camuflagem dos ninhos de *Sporophila* aff. *plumbea* em vista lateral a dois metros de distância do ninho (A) ninho aproximadamente 80 % ou 0,80 coberto pela vegetação, (B) 15% ou 0,15 encoberto; e vista superior (C) ninho aproximadamente 98 % ou 0,98 coberto pela vegetação (D) 8% ou 0, 08 encoberto. 106

Figura 3.2. Número cumulativo de ninhos ativos e adultos capturados por semanas de *Sporophila* aff. *plumbea* durante três temporadas reprodutivas 2007-2010 nos campos de altitude do sul do Brasil. Terceira semana de outubro (3O) até Terceira semana de março (3M). 110

Figura 3.3. Número absoluto de ninhos nos diferentes estágios de desenvolvimento (desde a construção até o abandono do ninho pelos filhotes), indivíduos que deixaram os ninhos “fledglings” e indivíduos com muda pós-juvenil completa (PJM) registrados nas três áreas de estudo nos campos de altitude do sul do Brasil nas temporadas reprodutivas de 2007-2008 até 2009-2010. Terceira semana de outubro (3O) até Terceira semana de março (3M). 111

Figura 3.4. Riqueza de espécies de gramíneas nativas com inflorescências abertas e frutos (cariópses) amadurecidos avaliado em amostragens semanais desde o final do inverno até o início do outono. O fotoperíodo representa o comprimento dos dias medidos em minutos. Terceira semana de outubro (3O) até Terceira semana de março (3M). 112

Figura 3.5. Sítios de nidificação de *Sporophila* aff. *plumbea*. À esquerda ninho com dois ninhegos situado em *Schinus terebinthifolius* (Anacardiaceae) a 1,5 m do solo entre afloramentos rochosos em terreno muito acidentado. À direita em primeiro plano, ninho com dois ovos situado em *Eupatorium multicrenulatum* a 0,50 m do solo. Ao fundo o rio Lava-Tudo. 113

Figura 3.6. Espécies de plantas utilizadas por *Sporophila* aff. *plumbea* para estabelecimento de seus ninhos na região dos campos de altitude do sul do Brasil. 115

Figura 3.7. Espécies de planta suporte utilizadas para fixação dos ninhos de *Sporophila* aff. *plumbea* discriminando quatro distintas sub-localidades onde a espécie foi estudada nos campos de altitude do sul do Brasil. 115

Figura 3.8. Sequência de dias ilustrando a evolução da construção dos ninhos. Baseada nos ninhos que foram encontrados com menos de um dia de atividade de construção nos campos de altitude do sul do Brasil.....	116
Figura 3.9. Avaliação quali-quantitativa dos materiais utilizados na confecção dos ninhos (n = 14) de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> por dia de atividade de construção, nos campos de altitude do sul do Brasil.....	117
Figura 3.10. À esquerda, teia de aranha, <i>Agraoctenus lagotis</i> (Licosidae) e à direita inflorescência de <i>Eragrostis airoides</i> , ambos materiais muito utilizados na confecção dos ninhos de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> nos campos de altitude do sul do Brasil.....	117
Tabela 3.1. Lista das espécies de gramíneas cujas inflorescências são utilizadas por <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> na confecção de seus ninhos nos campos de altitude do sul do Brasil.....	118
Figura 3.11. Padrão de atividade de construção de ninho ao longo do dia, observado em 14 ninhos diferentes que tiveram suas idades determinadas entre um e quatro dias.....	119
Figura 3.12. Exemplo de ninho mal construído. Ilustração do momento em que o fundo cede e o ninhego está caindo (terceira tentativa de reprodução de um mesmo casal) (Foto: Ismael Franz).	119
Tabela 3. 2. Medidas dos ninhos de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> nos campos de altitude do sul do Brasil	122
Figura 3.13. Atividade média (\pm EP) de atendimento aos ninhos (n = 12, 38 h de observação), (A) tempo de permanência fora e dentro do ninho; (B) tempo de permanência da fêmea incubando e (C) frequência de visitação ao ninho por unidade de tempo em <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> durante três temporadas reprodutivas (2007-2008 – 2010-2011) nos campos de altitude do sul do Brasil.....	123
Figura 3.14. Comportamento de incubação (A) fêmea incubando; (B) levantando; (C) realocando os ovos com o bico. Um segundo ninho (D) ilustrando o comportamento de sombreamento dos ovos num momento de sol intenso sobre o ninho.	124
Tabela 3. 3. Tamanho das ninhadas de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> por mês/ano durante quatro temporadas reprodutivas (2007-2008 – 2010-2011) nos campos de altitude do sul do Brasil..	125
Figura 3.16. Padrões de coloração e forma dos ovos de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> nos campos de altitude do sul do Brasil.....	126
Figura 3.17. Massa dos ninhegos (n = 81) de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> nos campos de altitude do sul do Brasil. Uma representação do desenvolvimento diário desde a eclosão até os filhotes terem atingido 12 dias de idade. A linha tracejada marca o momento que os filhotes abandonam os ninhos.....	127
Figura 3.18. Caracterização básica de cada etapa do desenvolvimento de nihegos: 1) Indivíduos de algumas horas após eclosão até um dia de vida; completamente nu com penugem úmida ou grudada a pele. 2) Dois dias de vida; com penugem bem solta, aparecem os primeiros sinais de formação das rêmiges. 3) Três dias de vida; rêmiges já extrovertendo a pele das asas e olhos iniciando a abertura. 4) Quarto dia de vida; olhos abertos e canhões de rêmiges bem desenvolvidos, ptéilas ventrais conspícuas. 5) Quinto dia de vida; surgem os primeiros sinais de canhões de retrizes, rêmiges ainda mais desenvolvidas e o bico se torna mais escuro com o enrijecimento da ranfoteca. 6) Sexto dia de vida; começam a abrir as rêmiges e já é conspícua a ptérila dorsal, começam a abrir os canhões de coberteiras da porção ventral e das asas. 7) Sétimo	

dia de vida; rêmiges mais desenvolvidas e surgem os primeiros canhões na cabeça. 8) Oitavo dia de vida; começa a abrir os canhões das retrizes e da cabeça e canhões do ventre e peito já bem abertos. 9) Nono dia de vida; coplexada a abertura das rêmiges e asas completamente empenadas com a completa abertura das coberteiras das asas. 10) Representa indivíduos entre o décimo e o décimo primeiro dia de vida; dorso, ventre e asas completamente empenados, canhões das retrizes abertos porém curtos (cerca de 4 mm de comprimento apenas).....	128
Figura 3.19. Frequência média de visitas (\pm EP) aos ninhos (n =16, 60 h de observação) de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> para alimentação de ninhegos nos campos de altitude do sul do Brasil	129
Figura 3.20. Tempo médio \pm EP de permanência no ninho (<i>brooding</i>) por visita de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> nos campos de altitude do sul do Brasil (n =16 ninhos, 60 h de observação).....	130
Figura 3.22. Jovem de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> , macho, anilhado com cinco dias de vida em 20/12/2009 (esquerda) e observado aos cuidados do seu pai social (direita) em 11/01/2010, portanto com 27 dias de vida. É possível observar que o indivíduo jovem ainda não completou plenamente a muda pós-juvenil.....	133
Figura 3.23. Estimativa de sobrevivência diária (TSD) dos ninhos de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> (n = 90) considerando três temporadas de reprodução (2007-2008 até 2009-2010) nos campos de altitude do sul do Brasil. A curva (= linha contínua) representa uma tendência quadrática para explicar a variação temporal nas (TSDs) calculada pelo programa MARK. As curvas com pontos e traços representam os valores mínimos e máximos das TSDs.....	134
Tabela 3.4 Modelos preditivos testados das estimativas de sobrevivência diária dos ninhos de ao longo de um ciclo reprodutivo de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> nos campos de altitude do sul do Brasil considerando as estações reprodutivas de 2007-2008 até 2009-2010.Os modelos são baseados nos critérios de informação de Akaike's corrigido para amostras pequenas (AIC _c). Δ AIC _c : Diferença em AIC _c entre cada modelo confrontando com o melhor modelo. K: número de parâmetros avaliados. AIC _c Peso: uma medida de suporte relativo de cada modelo dentro do conjunto candidato de modelos.	135
Figura 3.24. Avaliação de ninhos de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> que foram sucesso ou fracassaram considerando suas alturas em relação ao solo.	137
Figura 3.25. Estimativas de sobrevivência diária dos ninhos de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> em relação a idade dos ninhos (22 dias desde a postura do primeiro ovo) calculado com o programa MARK incluindo idade dos ninhos como variável de predição.....	138
Figura 3.26. Ninhos de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> que foram sucesso ou fracassaram construídos em diferentes espécies de planta nos campos de altitude do sul do Brasil.....	138
Tabela 3.5. Síntese dos resultados de segundas e terceiras tentativas de nidificação ao longo de três temporadas de reprodução. Nas colunas referentes às distintas tentativas de reprodução o sucesso do ninho é (0) e a perda da ninhada é (1) e número de ovos não determinado é (x)....	141
Tabela 3.6. Síntese dos destinos dos ninhos de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> com a determinação das causas que levaram ninhos ao fracasso em três temporadas de reprodução (2007-2008 até 2009-2010) nos campos de altitude do sul do Brasil.....	142
Figura 3.27. Ninhadas de de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> nos campos de altitude do sul do Brasil que fracassaram; A) predação da fêmea enquanto incubava, B) ninho destruído pela ação de	

pisoteio do gado, C) ninho com ovo que não eclodiu em decorrência do calor da queimada (o ninho não foi abandonado pela fêmea).....	142
Figura 3.28. Parasitismo de mosca (<i>Phylornis seguyi</i>) em ninhegos de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> nos campos de altitude do sul do Brasil: A) mosca adulta fazendo a postura de seus ovos no ninho com um ninhego de três dias de idade. B) dois <i>fledglings</i> que foram parasitados por 3 e 4 larvas respectivamente e que sobreviveram. C) ninhego morto com cerca de cinco dias e mais de 20 larvas de distintos tamanhos retiradas do seu corpo. D) ninho após ter se tornado inativo repleto de pupas fixadas em seu fundo.....	144
Figura 3.29. Sazonalidade no parasitismo de ninhegos de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> por moscas (<i>Phylornis seguyi</i>) ao longo de três temporadas de reprodução (2007/08 até 2009/10) nos campos de altitude do sul do Brasil.....	145
Figura 3.30. Produção de filhotes medido pela relação entre o número de ovos colocados e a quantidade de ninhegos que conseguiram abandonar os ninhos de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> ao longo de três temporadas de reprodução (2007-2008 até 2009-2010) nos campos de altitude do sul do Brasil.....	147
Tabela 3.7. Demografia das ninhadas de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> com estimativa de sucesso bruto e predação aparente ao longo de três temporadas de reprodução (2007-2008 até 2009-2010) nos campos de altitude do sul do Brasil.....	147
Anexo 1. Inflorescências das gamíneas (Poaceae) consumidas por <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> , nos campos de altitude do sul do Brasil.....	199
Anexo 2. Comportamento de forrageio e características da dietas de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> nos campos de altitude do sul do Brasil. * Ilustrações de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> ; 1-8, macho adulto de em sequência explorando sementes de <i>Andropogon</i> cf. <i>macrothrix</i> a partir de um poleiro oblicuo; 9-12, fêmea em poleiro vertical prendendo com os pés a haste da inflorescência de <i>Andropogon</i> cf. <i>selloanus</i> e separando uma semente do resto da espiga para depois macerarla; 13-16, fêmea capturando a inflorescência de <i>Piptochaetium stipoides</i> acima de sua cabeça, puxando para o poleiro e prendendo com os pés para poder explorar as sementes ao lado de seu corpo; 17, macho pardo prestes a acessar uma inflorescência distante de seu poleiro; 18, fêmea com sementes armazenadas no palato para serem entregues ao filhote; 19, fêmea capturada quando alimentava os ninhegos, carregando uma aranha dentro do bico; 20, fêmea com bico entreaberto repleto de sementes para serem entregues aos filhotes.	200
Anexo 3. Parâmetros relacionados à morfometria de ovos e relação de proporção da massa dos ovos de alguns Passeriformes neotropicais apresentados para efeito de comparação com os resultados obtidos para <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> nos campos de altitude do sul do Brasil.....	201

Resumo

A patativa-de-bico-amarelo (*Sporophila* aff. *plumbea*), é um raro papa-capim que se reproduz nos campos de altitude da região sul do Brasil. Nenhum aspecto de sua história natural foi estudado em detalhes. Historicamente vem sendo tratado como sinônimo de *Sporophila plumbea plumbea* (Wied 1930). Esta última tem suas áreas de reprodução associada ao bioma Cerrado, possui porte mais delgado e bico preto nos machos adultos. Diferenças significativas na morfologia, coloração, segregação nas áreas de reprodução e no uso do habitat permitem que tratemos *S. aff. plumbea* (nome provisório) como um táxon a parte de *S. p. plumbea* (subespécie nominal). Encontramos *S. aff. plumbea* pela primeira vez em dezembro de 2005 e estudamos sua história natural nos campos do planalto das araucárias do Rio Grande do Sul (RS) e Santa Catarina (SC) de 2007-2008 até 2010-2011. Focamos nosso estudo na biologia reprodutiva por meio do monitoramento de 133 ninhos e de 71 territórios reprodutivos pesquisando nas três áreas, de 650 ha e 200 ha (RS) e 1.000 ha (SC) onde a espécie era registrada. Adicionalmente, desde 2009 até o presente investigamos suas áreas de reprodução nos Campos Gerais do Paraná, e áreas de invernagem no Brasil Central. Hoje sabemos que: (1) quanto à sua **biologia geral**, *Sporophila* aff. *plumbea* que mede 12 cm e pesa 12 g, é um migrante de longa distância com área de reprodução documentada desde o norte do PR até o canto nordeste do RS. Junto com caboclinhos e coleiras, após a reprodução, emigra dos campos de altitude do sul do Brasil para o Cerrado do Brasil central. Apresenta grande poder de voo e tem um vasto repertório vocal com canto complexo. É especialista de habitat, vivendo somente em campos densamente povoados com arbustos altos em regiões de vales (700 a 900 m de altitude), no interior do planalto meridional brasileiro. Sua área de reprodução estimada é de 293.822 ha, sua densidade populacional é de 0,015 casais reprodutivos por ha e sua população reprodutivamente ativa é de 4.407 casais. Trata-se de uma especialista em sementes de gramíneas com preferência por espécies com sementes relativamente grandes como *Piptochaetium stipoides* e *Paspalum guenoarum*. Responde de forma negativa a degradação de seu habitat, com fortes evidências de declínio populacional e deve ser considerada uma espécie Criticamente Ameaçada de Extinção no Brasil em virtude das múltiplas ameaças sobre as suas populações. (2) Quanto à **territorialidade e sistema de acasalamento**, trata-se de uma espécie que chega para reproduzir no sul de sua distribuição a partir de meados de outubro, desaparecendo por completo em março. Os machos chegam uma semana antes das fêmeas e disputam por territórios reprodutivos. Um mês mais tarde chegam os machos mais jovens. A espécie é monogâmica embora tenhamos registrado os primeiros casos de bigamia no gênero. Os machos mais velhos defendem os territórios (média 1,41 ha) mais estáveis e apresentam as maiores taxas de retorno (41%) aos mesmos territórios (filopatria), isto observado em três sucessivas temporadas reprodutivas. Fêmeas e jovens também se mostram filopátricos, mas em menor grau. Seus

territórios não ocupam os campos de forma contínua e detectamos quantitativamente que a espécie seleciona locais específicos para nidificar dentro da matriz campestre estudada. A dinâmica da territorialidade na espécie foi diretamente afetada pelas perturbações ao seu habitat e pela idade dos machos. (3) A **reprodução** de *S. aff. plumbea* dura 3,8 meses e tem correlação com fotoperíodo e a fenologia das gramíneas. A nidificação é sincrônica com um pico nos meses de novembro e dezembro. O ninho é uma taça aberta construído (em 5 dias apenas pela fêmea) basicamente com teias de aranha e inflorescências de *Eragrostis* spp., a 70 cm do solo em média e predominantemente em arbustos dos gêneros *Eupatorium*, *Escallonia* e *Myrcia*. O tamanho das posturas é de dois ovos em média com ninhadas de três ovos restritas ao início do período reprodutivo. A postura é realizada a intervalo médio de um dia e a incubação na maioria das vezes inicia com a postura do primeiro ovo. A incubação, tarefa exclusiva das fêmeas dura 12 dias e a eclosão dos filhotes é sincrônica. O período de ninhegos dura 10 dias e a tarefa de cuidado da prole é biparental. Após os filhotes deixarem os ninhos machos se encarregaram de cuidar de forma exclusiva seus filhotes machos e as fêmeas seus filhotes fêmeas. A sobrevivência diária dos ninhos estimada (90 ninhos monitorados de 2007-2010) pelas modelagens construídas no programa MARK foi de 0,94 e variou temporalmente na estação de reprodução. O sucesso reprodutivo aparente é de 36% e o sucesso reprodutivo estimado (MARK) é de 20%. O modelo quadrático é o que melhor explica as variações nas taxas de sobrevivência de ninhos junto com as variáveis de camuflagem e altura dos ninhos. Outras hipóteses testadas como variação interanual, idade dos ninhos e tipo de planta suporte não se mostraram determinantes na sobrevivência dos ninhos. Múltiplas tentativas de reprodução ocorrem na ordem de 1,75 (máximo três) ninhos em média por fêmea em cada estação de reprodução, mostrando-se uma importante estratégia para produção de descendentes bem sucedida. A predação foi a principal causa de perda de ninhadas (40,7%), seguida do abandono dos ninhos e o pisoteio pelo gado (37%). O parasitismo de ninhegos por *Phylornis segyi* esteve correlacionado com os ninhos mais tardios na estação e com períodos de maiores temperaturas e ocasiona baixa mortalidade de filhotes. Lagartos e cobras foram observados predando ninhos e fortes evidências sugerem que aves e mamíferos também atuem como predadores de ninhos. Uma média de 82,4% dos ovos eclodiu; a produção anual de filhotes foi de 0,57/ninho e apenas 1/3 dos ovos geraram filhotes que voaram (*fledglings*).

Palavras-chave: cuidado bi-parental, história de vida, Oscine sul-americano, sucesso reprodutivo, predação, seleção de habitat, territorialidade.

Abstract

Sporophila aff. *plumbea* (patativa-de-bico-amarelo) is a rare Seedeater that breeds in highland grasslands of southern Brazil. No aspect of its natural history had been studied previously. Historically this Seedeater has been considered as being the same as *Sporophila plumbea plumbea* (Wied 1930) which breeds in the Cerrado biome, has a relatively slender body and a characteristic black bill in adult males. Statistically significant differences in morphology and color, and segregation in breeding areas and habitat use allow us to infer that *S. aff. plumbea* (provisory name) is a true species and does not belong to *S. p. plumbea* (nominal species). We first found *S. aff. plumbea* in December 2005, and studied its natural history in the grasslands of the *Araucaria* plateau in Rio Grande do Sul (RS) and Santa Catarina (SC) states from 2007 - 2008 until 2010-2011. We focused our study on reproductive biology, by monitoring 133 nests and 71 breeding territories, conducting studies in three areas of 650 ha and 200 ha (RS) and 1,000 ha (SC) where the species was known to be present. Additionally, from 2009 to the present we have investigated their breeding sites in the *Campos Gerais do Paraná* (PR, Paraná State) and wintering grounds in central Brazil. Based on our study, we currently know that (1) **biology:** *Sporophila* aff. *plumbea* is 12 cm long and weighs 12 g; is a long-distance migrant with a well-documented breeding area from northern PR to northeast RS; after breeding, it migrates from southern to central Brazil (Cerrado) together with other species of *Sporophila* (*capuchinos*); is a strong flier and has a wide vocal repertoire with complex songs; is a habitat specialist, living only in fields with dense stands of tall shrubs in areas of hill valleys (700 to 900 m altitude) in the interior of the Southern Brazilian Plateau; the breeding area is estimated to be 293,822 ha; the density is 0.015 breeding pairs per hectare, with an actively reproducing population of 4,407 pairs; it is a grass-seed specialist with a preference for relatively large seeds such as *Piptochaetium stipoides* and *Paspalum guenoarum*; it responds negatively to habitat degradation, with strong evidence of population decline, and should be considered a Critically Endangered species in Brazil because of the multiple threats to the populations. (2) **Territoriality and mating system:** the species arrives to breed in the southern part of its range from mid-October, disappearing altogether in March; the males arrive a week before the females and compete for reproductive territories; the younger males arrive a month later. The species is monogamous, although we have recorded the first cases of bigamy in the genus (2.5%); older males defend more stable territories (average 1.41 ha) and feature the highest rates of return (41) to the same territories (philopatry), observed in three successive reproductive seasons; females and young are also philopatric, but to a lesser degree; their territory does not occupy the fields on an ongoing basis and the species quantitatively selects specific places to nest within the grassland matrix; the dynamics of territoriality was directly affected by habitat disturbance and by the age of males. (3) **Reproduction:** *S. aff. plumbea* breeds for a mean period of 3.8 months,

and the breeding season is correlated with photoperiod and phenology of the grasses; nesting peaks in November and December; the nest is an open cup constructed (in 5 days, only by the female) basically with cobwebs and inflorescences of *Eragrostis* spp., averaging 70 cm above the ground, and in shrubs of the genus *Eupatorium*, *Escallonia* and *Myrcia* predominantly; the clutch size is two eggs on average, with a maximum of three eggs, restricted to the beginning of the reproductive period; the eggs are laid one a day on average, and incubation most often starts with the laying of the first egg; incubation, performed only by females, lasts 12 days, and hatching of nestlings is synchronous. The nestling period lasts 10 days and both parents care for the offspring; after fledging, the male exclusively cares for young males while the female cares for young females; daily estimated survival rate (DSR) of nests (90 nests monitored from 2007-2010) as modeled by the MARK program, was 0.94 and varied temporally in the breeding season. Apparent reproductive success was 36%, and the estimated reproductive success (MARK) was 20%. The quadratic model best explained the changes in survival rates of nests, along with camouflage and height of the nest from the ground; other hypotheses tested, including year-to-year variation, age of the nest, and species of support plant did not prove to be important factors for nest survival; multiple breeding attempts (maximum three) occur, averaging 1.75 nests per female in each breeding season, seemingly an important strategy for the species to produce descendants. Predation was the main cause of nest loss (40.7%), followed by abandonment of nests and trampling by cattle (37%). Parasitism of nestlings by the fly *Phylornis seguyi* was correlated with the nests later in the breeding season and with periods of higher temperatures and low mortality of hatchlings; lizards and snakes have been observed preying on nests, and strong evidence suggests that birds and mammals also predate on nests. An average of 82.4% eggs hatched; the annual production of offspring was 0.57 per nest, and only 1/3 of eggs generated fledglings.

Key-words: parental care, life history, South American Oscine, breeding success, predation, habitat selection, territoriality.

Apresentação

A região neotropical apresenta a maior biodiversidade de aves do mundo. Muito desta diversidade esta representada por táxons endêmicos a esta região biogeográfica (Stotz, et al. 1996). Todavia, o conhecimento a respeito da biologia básica das espécies que aqui vivem é considerado incipiente, especialmente se comparado com o que se sabe sobre as espécies de zonas temperadas do hemisfério norte (Echeverry-Galves e Córdoba-Córdoba 2008). Os campos sul-americanos contemplam uma grande diversidade de aves endêmicas restritas a estes ambientes sendo a região centro sul-americana (Cerrado, Pampa e Savana do Beni) e centro andina (Puna) as áreas detentoras de maiores diversidade destas aves (Stotz et al. 1996).

Os papa-capins, “semilleros ou seedeaters” do grupo *Sporophila* (Cabanis, 1844) contemplam algumas das espécies mais emblemáticas das diferentes formações campestres; são elementos marcantes nos campos subtropicais sul-americanos na primavera e verão (Sick 1997). Trata-se de um gênero que possui cerca de 30 espécies de porte pequeno dotadas de bico cuneiforme propício para macerar sementes de gramíneas. A maioria das espécies são estritamente de paisagens abertas, i.e., de diferentes formações de campos, savanas e áreas úmidas (Meyer de Schauensee, 1952). Em virtude de seus hábitos alimentares (especializados em sementes de poáceas e ciperáceas) muitas espécies podem apresentar grande mobilidade sazonal de suas populações. A complexidade inerente a estes deslocamentos permanece insuficientemente conhecida (Silva 1999). Suspeita-se que em várias espécies os movimentos migratórios de certas populações e o sedentarismo em outras possa levar ao isolamento temporal e espacial de populações reprodutivas, ou mesmo, apresentar papel importante na redução da capacidade de troca gênica entre as mesmas (Areta 2010).

De modo geral a história natural de cada uma das espécies do gênero *Sporophila* é pobremente conhecida. Somente na última década é que o grupo vem ganhando mais atenção, talvez em virtude de problemas de conservação relacionados, sobremaneira a perda de habitat, ou ainda pela condição de um grupo em franca radiação adaptativa, o que permite explorar muitas questões relacionadas ao isolamento de linhagens evolutivas e mecanismos de especiação (Areta et. al 2011, Campagna et al. 2011). Algumas espécies tiveram significativo incremento no conhecimento sobre sistemática e evolução (Stiles 2004, Lijtmaer et al. 2004, de las Casas 2004, Areta 2008, Areta 2009, Campagna et al. 2009, Areta 2010, Areta et al. 2011, Areta e Repenning 2011a, Facchinetti et al. 2011), biologia básica (reprodução, migração, uso de habitat) (Francisco 2006, Lima 2008, Facchinetti et al. 2008, Francisco 2009, Areta e Almirón 2009, Oliveira et al. 2010). Recentemente três novas formas de plumagens de caboclinhos foram descritas formalmente (Areta et al. 2011, Repenning et al. 2010b, Areta e Repenning 2011b), o que chega a ser surpreendente, por se tratarem de aves conspícuas e teoricamente fáceis de serem encontradas em campo.

Em dezembro de 2005, inventariando aves de ambientes abertos na região dos campos de altitude do planalto gaúcho e catarinense encontramos formações de campos arbustivos desconhecidas de muitos botânicos, e mais ainda, de ornitólogos. Campos que abrigavam uma avifauna muito interessante sob o ponto de vista da qualidade de suas espécies. Foi nestas formações campestres com grande densidade de arbustos e gramíneas cespitosas que encontramos o raro *Sporophila* cinza-azulado com bico amarelo. Até então, apenas William Belton e Paul Schwartz tinham registrado este pássaro no RS, de onde coletaram dois espécimes havia mais de 30 anos (Belton 1985).

Não convictos da identidade destes espécimes observados como sendo representantes de *Sporophila plumbea* (Wied 1830), e após uma revisão de escassa literatura tratando desta “forma” (Hellmayr 1938, Ridgely e Tudor 1989, Belton 1994, Sick 1997, Willis 2004), fizemos os seguintes questionamentos: seria realmente apropriado considerar estes espécimes como uma variação fenotípica dentro de *S. plumbea*? Qual seria seu habitat nos campos do sul do Brasil? Quando se reproduz? Como é seu ninho, ovos, hábitos alimentares e estatus de ocorrência? Perguntas estas tão elementares, mas que no nosso entendimento necessitavam de respostas e estudar sua biologia básica seria o primeiro passo para alcançá-las.

É recorrente em estudos sobre a história de vida de aves mencionarmos que as espécies neotropicais possuem sua biologia básica pobremente conhecida (Vuilleumier 1993, Stutchbury e Morton 2001). No entanto, o desconhecimento acerca deste raro *Sporophila* do sul do Brasil, pareceu-nos um caso extremo. Com o gradativo acúmulo de informações sobre sua biologia ao longo dos cinco anos que envolveram este estudo questões mais refinadas sobre o comportamento migratório, demografia, territorialidade, seleção de habitat, preferência alimentar, biologia reprodutiva e sucesso reprodutivo, foram sendo levantadas. Concomitantemente, estudando sua plumagem, canto, distribuição e taxonomia, descobrimos que *Sporophila* aff. *plumbea*, como provisoriamente tem sido chamada por nós, de fato trata-se de uma espécie a parte dos demais papa-capins conhecidos (Fontana et al. 2008, Repenning e Fontana 2010) e encontra-se em processo de descrição formal (Repenning e Fontana *in prep.*).

Numa segunda etapa de embasamento teórico sobre diferentes questões da história de vida de outros Passeriformes pudemos chegar à conclusão de que conhecer os detalhes da autoecologia dessas aves pode ser de grande valia para cunhar as mais diferentes teorias evolutivas. O reconhecimento de atributos relacionados às variações geográficas na história de vida de aves, sobretudo de Passeriformes, tem sido exercitado desde a década de 40 por Moreau (1944), Lack (1947) e Skutch (1949), e ainda segue sendo um tema atual (Ricklefs 2000, Martin 2004). Ciente dos inúmeros debates propostos pelos mesmos autores, e outros mais, sobre fatores que influenciam no tamanho de ninhadas, na fenologia da reprodução, territorialidade e migração de

Passeriformes, por exemplo, um questionamento amplo envolvendo nosso estudo foi inevitável: *Sporophila* aff. *plumbea*, um pássaro canoro, reconhecido como migratório, granívoro e dependente de campos de uma zona subtropical sul-americana, teria na sua história de vida afinidades com pássaros tropicais ou de clima temperado? Dentro desta questão geral consideramos que o estudo traz descobertas interessantes, abordadas ao longo do texto.

A situação de ameaça da espécie tem sido motivo de preocupação dado a degradação do habitat campestre no sul do Brasil. De forma bastante especulativa sua categoria de ameaça foi proposta para o RS por Bencke et al. (2003) como espécie Em Perigo de Extinção, com base nas informações dos dois exemplares coletados no RS (Belton 1994) e informações de cunho genérico (capturadores destes pássaros). A perda e degradação do habitat combinada com a captura de espécimes silvestres seriam as principais causas de declínio populacional deste papacapim, assim como sugerido para outros congêneres “simpátricos” (Fontana et al. 2008, Reppening et al. 2010a). Adicionalmente, conhecer detalhes de sua história de vida seria extremamente relevante para poder traçar estratégias de manejo e conservação que garantam populações viáveis deste raro *Sporophila*. Foram essas questões e as anteriormente mencionadas que nos motivaram para realizar este estudo.

Estrutura da dissertação

Essa dissertação foi dividida em três capítulos de modo a facilitar apresentação das informações. Cada um dos capítulos não teve como pretensão corresponder a um artigo científico. Isto porque há muita informação de cunho descritivo, mesclada com informações quantitativas, o que vem sendo cada vez menos aceito pelos periódicos científicos. Inserimos nesta dissertação alguns detalhes que certamente não serão publicados, pois será, talvez, a única oportunidade de disponibilizar tais informações. Pretendemos, portanto, para a publicação de artigos científicos, compartimentar melhor alguns dos temas tratados, assim como explorar outros aspectos com dados que não puderam ser avaliados até aqui, como a questão da fecundação extra-par, por exemplo. Outra vantagem desse tipo de apresentação é a possibilidade de exploração ampla de fotografias em complementação aos textos.

O primeiro Capítulo traz uma descrição geral sobre a biologia básica da espécie foco considerando toda sua área de reprodução e também de distribuição fora do período reprodutivo. Toda a informação sobre a biologia da espécie apresentada neste capítulo é produto do presente estudo (dados pessoais e ou cedidos por colaboradores). Nele apresentamos na forma de itens (ficha técnica) uma breve diagnose em relação aos outros congêneres mais semelhantes morfológicamente; fazemos uma avaliação de sua sistemática e taxonomia; apresentamos um mapa com sua distribuição estimada e com uma avaliação qualitativa de seus movimentos

sazonais; mostramos seu habitat numa escala ampla dentro de sua área de distribuição; avaliamos sua dieta e de forma breve seu comportamento de forrageamento; descrevemos em detalhes suas vocalizações e as funções sociais de determinadas vozes; reportamos os comportamentos mais comuns observados para espécie; caracterizamos sua muda de penas e ontogenia de suas plumagens; e, por fim, estimamos o tamanho de sua área potencial de reprodução e o número de casais reprodutivos e sintetizamos os problemas relativos a sua conservação e propomos um estatus de ameaça regional (Fontana et. al. 2003) e global (IUCN 2011).

O segundo Capítulo versa sobre os sistemas de reprodução, territorialidade e seleção de sítios de nidificação. As informações para a confecção deste capítulo são provenientes de três áreas estudadas na região dos Campos de Cima da Serra no nordeste do RS e sudeste de SC. Apresentamos no mesmo, informações inéditas sobre grau de filopatria para o gênero, os tipos de sistemas de acasalamento e evidências de paternidade cruzada. Testamos quantitativamente a especificidade da espécie na escolha dos locais de nidificação e como a espécie tem seu comportamento territorial afetado pelo manejo com fogo, pratica usual nas áreas estudadas (Boldrini 2009). Utilizamos informações da literatura para discutir comparativamente os resultados encontrados.

O terceiro Capítulo é o mais extenso e versa sobre a biologia reprodutiva da espécie. Neste apresentamos informações de cunho descritivo como descrição de ninhos e ovos e comportamento de cuidado parental. Caracterizamos a fenologia da reprodução e etapas da nidificação. Avaliamos o tamanho das ninhadas e quantas ninhadas por temporada cada fêmea é capaz de produzir. Avaliamos quantitativamente o comportamento de cuidado parental e os aspectos da demografia de ninhadas e motivos de fracasso dos ninhos. Por fim, utilizando um programa poderoso de modelagem (MARK; Dinsmore e Dinsmore 2007) e estimamos a sobrevivência diária e o sucesso dos ninhos. Além disso, pudemos testar seis hipóteses relacionadas a fatores que afetam a sobrevivência de ninhos. Comparamos de forma crítica nossos resultados obtidos para cada item estudado da biologia reprodutiva de *S. aff. plumbea* com informação disponível na literatura para outros congêneres e Passeriformes de uma forma geral.

As Considerações Finais e Perspectivas foram resumidas logo após o Capítulo 3 e tiveram um caráter de conclusão geral do estudo. A seguir apresentamos a lista da bibliografia que foi consultada na elaboração dos três capítulos e considerações. Um pequeno apêndice com tabela de dados compilados da literatura e ilustrações, foi incorporado após a lista de referências bibliográficas.

O projeto fez parte de um projeto mais amplo tratando da biologia de cinco espécies de Passeriformes especialistas de campo intitulado Biologia reprodutiva de Passeriformes campestres ameaçados de Extinção do sul do Bioma Mata Atlântica, RS, SC e contou com o patrocínio do grupo Boticário para a Conservação da Natureza e da Neotropical Grassland Conservancy, além de recursos próprios dos executores.

Este projeto contou com licença do SISBIO/IBAMA (licença nº 13310-1 e 13310-2) que permitiu a captura, marcação e coleta de sangue das aves estudadas *in situ*, coleta de material botânico, bem como manutenção e transporte de indivíduos em cativeiro (“chamas”). O CEMAVE/ICMBIO concedeu-nos a permissão para o anilhamento (licença nº 2968/1) e as anilhas metálicas.

Referências Bibliográficas

- ARETA, J. I. 2008. The Entre Rios Seedeater (*Sporophila zelichi*): a species that never was. **J. Field Ornithol.** 79:352–363.
- ARETA, J. I. 2009. Paedomorphosis in *Sporophila* seedeaters. **Bull. Brit. Ornith. Club.** 129:98–103.
- ARETA, J. I., & ALMIRÓN, D. 2009. Comentarios sobre la presencia, voces y alimentación del Corbatita Overo (*Sporophila lineola*) a orillas de los ríos Paraná e Iguazú en Misiones, Argentina. **Cotinga** 31:108–111.
- ARETA, J. I. 2010. Sistemática y especiación en los Capuchinos (Aves: *Sporophila*). **PhD Dissertation**, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- ARETA, J. I & REPENNING, M. 2011 a. Systematics of the Tawny-bellied Seedeater (*Sporophila hypoxantha*). I. Geographic variation, ecology, and evolution of vocalizations. **Condor.** 113:664-677
- ARETA, J. I & REPENNING, M. 2011 b. Systematics of the Tawny-bellied Seedeater (*Sporophila hypoxantha*). II. Taxonomy and evolutionary implications of the existence of a new tawny morph. **Condor.** 113:678-690.
- ARETA, J. I., J. I. NORIEGA, L. PAGANO, & I. ROESLER. 2011. Unraveling the ecological radiation of the capuchinos: systematics of Dark-throated Seedeater *Sporophila ruficollis* and description of a new dark-collared form. **Bull. Brit. Ornith. Club.** 131:4–23.
- BELTON, W. 1985. Birds of Rio Grande do Sul, Brazil. Pt. 2. Formicariidae through Corvidae. **Bull. Am. Mus. Nat. Hist.** 178:369-636.
- BELTON, W. 1994. **Aves do Rio Grande do Sul, distribuição e biologia.** São Leopoldo: Editora Unisinos. 584 p. il
- BENCKE, G. A.; FONTANA, C. S.; DIAS, R. A.; MAURÍCIO, G. N. & MÄHLER Jr., J. K. F. 2003. Aves. Pp. 189 - 480. In: FONTANA, C. S.; BENCKE, G. A. & REIS, R. E. (eds.).

Livro vermelho da fauna ameaçada de extinção no Rio Grande do Sul. Porto Alegre: EDIPUCRS. 632p.

CAMPAGNA, L., LIJMAER, D. A., KERR, K.C.R., BARREIRA, A. S., HEBERT, S. C. LOUGHEED, P. D. N. & TUBARO, P. 2009. DNA Barcodes provide new evidence of a recent radiation in the genus *Sporophila* (Aves ; Passeriformes). **Mol. Ecol. Resour.** 10, 449-458.

CAMPAGNA, L., BENITES, P., LOUGHEED, S. C., LIJMAER, D. A., DI GIACOMO, A. S, EATON, M. D & TUBARO, P. 2011. **Proc. R. Soc. B.** *publicado* online 30 November 2011

DE LAS CASAS, J. C. 2004. Evaluación del estado taxonómico del Semillero de Tumaco *Sporophila insulata* (Fringillidae; Emberizinae) utilizando métodos morfológicos y genéticos. **Tesis (Pregrado)**. Universidade Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.

DI GIACOMO, A. 2005. Aves de la Reserva El Bagual, p. 201–465. In A. G. Di Giacomo and S. F. Krapovickas [eds.], **Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, provincia de Formosa, Argentina. Inventario de Fauna de vertebrados y de la flora vascular de un área protegida del Chaco Húmedo.** Temas de Naturaleza y Conservación. Monografía de Aves Argentinas 4. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, Argentina.

ECHEVERRY-GALVES, M.Á., & CÓRDOBA-CÓRDOBA, S. Una visión general de la reproducción y muda de aves en el Neotrópico. In '**Proceedings of the VIII Neotropical Ornithological Congress**', 2008, Maturín, Venezuela. (Ed. M. Raymond), pp. 197-205

FACCHINETTI, C.; DI GIACOMO, A. & REBOREDA, J. C. 2008. Parental care in Tawny-bellied (*Sporophila hypoxantha*) and Rusty-collared (*S. collaris*) Seed eaters. **Wilson J. Ornithol.** 120:879-883

FACCHINETTI, C., MAHLER, B., DI GIACOMO, A. & REBOREDA, J. C. 2011. Stages of plumage maturation of the Tawny-bellied Seed eater: evidence of delayed plumage maturation and cryptic differentiation between juveniles and females. **Condor.** 113:1-8.

FONTANA, C. S.; ROVEDDER, C. E., REPENNING, M. & GONÇALVES, M. L. 2008. Estado atual do conhecimento e conservação da avifauna dos Campos de Cima da Serra do sul do Brasil, Rio Grande do Sul e Santa Catarina. **Rev. Bras. Ornit.** 16:281-307.

FRANCISCO, M. R. 2006. Breeding biology of the Double-collared Seed eater (*Sporophila caerulescens*). **Wilson J. Ornithol.** 118:85-90.

FRANCISCO, M. R. 2009. First description of nests and eggs of the White-bellied Seed eater (*Sporophila leucoptera*). **Wilson J. Ornithol.** 121:628-630.

HELLMAYR, K. E. 1938. *Catalogue of Birds of the Americas and adjacent islands. Part XI.* Field Museum of Natural History Publications 430, **Zoology Series, Vol III.**

LIJMAER, D.; SHARPE, N. M. M.; TUBARO, P. & LOUGHEED, S. C. 2004. Molecular phylogenetics and diversification of the genus *Sporophila* (Aves: Passeriformes). **Mol. Phyl. Evol.** 33:562–579.

LIMA, E. M. C. 2008. TAXONOMIA, DISTRIBUIÇÃO E CONSERVAÇÃO DOS

- “CABOCLINHOS” DO COMPLEXO *Sporophila bouvreuil* (Aves: Emberizidae). **Dissertação (Mestrado)** Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia. 246 p.
- MARTIN, T. E. 2004. Avian life-history evolution has an eminent past: does it have a bright future? **Auk** 121: 289-301
- MEYER DE SCHAUENSEE, R. 1952. A review of the genus *Sporophila*. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia** 54, 153–198.
- OLIVEIRA, L. S. DE, L. M. S. SOUSA, P. V. DAVANÇO & M. R. FRANCISCO. 2010. Breeding behavior of the Lined Seedeater (*Sporophila lineola*) in Southeastern Brazil. **Ornitologia Neotropical** 21:251-261.
- REPENNING, M. & FONTANA, C. S. 2010. The Plumbeous seedeater (*Sporophila plumbea*) of upland grasslands from southern Brazil: is it a new species?. **Proceedings of the International Ornithological Congress** 25: 969.
- REPENNING, M., ROVEDDER, C. E. & FONTANA, C. S. 2010 a. Distribuição e biologia de aves nos campos de altitude do sul do Planalto Meridional Brasileiro. **Rev. Bras. Ornit.** 18(4) 283-306.
- REPENNING, M., ROVEDDER, C. & AND FONTANA, C. S. 2010 b. Another color morph of *Sporophila* Seedeater from *capuchinos* group (Aves – Emberizidae). **Iheringia. Sér. Zool.** 100 (4) 369-378.
- RIDGELY, R. S. & TUDOR, G. 1989. **The birds of South America. Vol I.** Austin, Texas: University of Texas Press.
- SICK, H. 1997. **Ornitologia brasileira.** Rio de Janeiro, Brasil: Ed. Nova Fronteira.
- SILVA, J. M. C. 1999. Seasonal movements and conservation of seedeaters of the genus *Sporophila* in South America. Pp. 272-280. *In.*: Vickery, P. D. e Herkert, J. R. (eds.). **Ecology and conservation of grassland birds of the Western Hemisphere.** Lawrence, Cooper Ornithological Society (Studies in Avian Biology, 19).
- STILES, G. 2004. The Tumaco Seedeater (*Sporophila insulata*, Emberizidae): a species that never was? **Ornitologia Neotropical** 15:17–30.
- STOTZ, D. F., FITZPATRICK, J. W., PARKER III, T. A. & MOSKOVITS, D. K. 1996. **Neotropical birds: ecology and conservation.** Chicago: University of Chicago Press.
- STUTCHBURY, B. J. M., & MORTON, E. S. 2001. **Behavioral ecology of tropical birds.** (London: Academic Press) 163
- VUILLEUMIER, F. 1993. Biogeografía de las aves en el neotrópico: ierarquías conceptuales y perspectivas para futuras investigaciones. **Rev. Chil. Hist. Nat.** 66:11-51.
- WILLIS, E.O. 2004. Birds of a habitat spectrum in the Itirapina savanna, São Paulo, Brazil (1982-2003). **Braz. Journ. Biol.** 64:901-910.

CAPÍTULO 1

Biologia Geral

Diagnose e Morfologia

Por se tratar de uma espécie de ampla distribuição, a patativa (*Sporophila plumbea*) apresenta polimorfismo relacionado ao tamanho e coloração, bem como muita variação nas vocalizações conforme as diferentes regiões geográficas que habita. A população foco deste estudo é a mais robusta morfologicamente, e de distribuição mais meridional. Será tratada ao longo desta dissertação como patativa-de-bico-amarelo (*Sporophila. aff. plumbea*). Os indivíduos desta população medem em média 12 cm de comprimento e 12 g de massa. Apresentam claro dimorfismo sexual, sendo as fêmeas de coloração parda amarronzada com bico variando de um preto amarronzado até o amarelo brilhante conforme a idade. Os machos em plumagem final são cinza-azulados com as rêmiges negras com uma mancha branca no meio formando um espéculo nas asas. O bico dos machos adultos é completamente amarelo brilhante. O bico é robusto como de *S. collaris* e a maxila superior arqueada. Os jovens de ambos os sexos apresentam a coloração geral similar a das fêmeas até o primeiro ano de vida. O bico robusto e escuro destes jovens lembra jovens de *S. collaris* e *S. leucoptera*. À medida que a idade dos machos vai avançando a coloração do bico vai mudando e já no segundo ano de vida podem apresentar um bico completamente amarelo. Os machos atingem a plumagem definitiva onde a coloração cinza suprime totalmente a coloração parda somente no quarto ano de vida. (Tabela 1.1) (ver item muda).

Todas as outras populações de *Sporophila plumbea* (Cerrado, ao sul do rio Amazonas), incluindo a subespécie *S. p. witheleyana* (norte do rio Amazonas) são de menor tamanho (média de 10 cm) com machos apresentando bico mais delgado e coloração escura ou frequentemente preta. A coloração geral da plumagem é cinza tendendo para tons de cinza-chumbo (Figura 1.1).

Tabela 1.1 Medidas morfométricas de machos (M) e fêmeas (F) de *S. aff. plumbea* (machos e fêmeas). Amplitude = medidas mínimas e máximas; SD = desvio padrão.

Variável (mm)	Machos		Fêmeas	
	Média (n)	Amplitude (SD)	Média (n)	Amplitude (SD)
Cúlmen	11,36 (83)	10,40-12,42 (0,42)	11,24 (37)	10,80-11,90 (0,27)
Larg. bico	8,28 (81)	7,60-9,00 (0,24)	8,41 (34)	7,85-9,00 (0,23)
Narina ponta	7,20 (82)	6,54-7,82 (0,29)	7,21 (35)	6,70-7,90 (0,25)
Tarso	14,4 (82)	13,40-15,20 (0,44)	14,35 (36)	13,40-15,30 (0,49)
Altura bico	8,17 (81)	7,60-8,90 (0,25)	8,16 (36)	7,44-8,88 (0,29)
Cúlmen exposto	10,03 (73)	8,98-11,00 (0,35)	9,9 (28)	9,10-10,62 (0,32)
Asa	65,8 (60)	62-68,5 (1,53)	62,91 (37)	58,50-67 (1,97)
Cauda	46,7 (59)	43-51 (1,54)	44,95 (37)	42,50-49 (1,54)
Comprimento total	119,7 (55)	115,5-125 (2,34)	118,0 (24)	114,5-123,5 (1,95)
Peso (g)	12,01 (74)	10,30-13,70 (0,62)	11,88 (36)	10,20-14,80 (1,01)

A espécie que mais se assemelha a *S. aff. plumbea*, talvez, seja *Sporophila intermedia*. A coloração do bico e coloração da plumagem dos machos cinza pode ter considerável sobreposição entre essas duas espécies. Entretanto, *S. intermedia* tem bico ainda mais robusto com a maxila superior mais arqueada e asas mais curtas e arredondadas. Além disso, *S. intermedia* é sedentária, alopatrica à *S. aff. plumbea* e de distribuição tropical. Estudos sobre variações de plumagem mostraram que *S. intermedia/S. insularis* (Restal 2002) fazem parte do complexo “*S. americana*” (Stiles 1996).

Outros *Sporophila* spp. cinzas (*Grey Seed eaters*) (Restall 2006) como *S. falcirostris* ou *S. schistacea* se assemelham com *S. aff. plumbea* na cor do bico e plumagem e espécimes taxidermizados de *S. aff. plumbea* já foram equivocadamente etiquetados em coleções como *Sporophila falcirostris*. Contudo, as duas primeiras são espécies florestais, com bicos dotados de adaptações para alimentação de sementes de bambus (maxila superior muito angulada e bico volumoso). A maxila superior nessas espécies é duas vezes mais estreita do que a inferior.



Figura 1.1. Macho adulto de: [A] *Sporophila p. plumbea*, Itararé (SP); [B] *S. aff. plumbea*, São Joaquim (SC); [C] *S. falcirostris*, Itatiaia (RJ) – foto: Luiz Rebemboim; [D] *S. p. witheleyana*, Pacaraima (RR) – foto: Robson Czaban; [E] *S. i. intermedia*, Boa Vista (RR) – foto: Anselmo dAffonseca; [F] *S. leucoptera*, Tremembé (SP) - foto: Roberto Gallaci.

Sistemática e Taxonomia

Sporophila aff. plumbea é um nome provisório a um táxon atualmente sem nome apropriado, cuja descrição formal está em curso (Repenning e Fontana *in prep.*). Esse *Sporophila* cinza de bico-amarelo dos campos de altitude da região Sul do Brasil sempre foi

muito pouco conhecido pelos ornitólogos. Johann Natterer coletou cinco espécimes no sul de São Paulo e Paraná, onde passou desde os Campos Gerais até a região de Curitiba em 1820-1821 (Hellmayr 1838, Straube 1993, E. Bauernfeind *in litt.*). Emil Kaempfer em 1930 coletou um espécime na fazenda Monte Alegre, nos Campos Gerais do Paraná (Naumburg 1935). William Belton e Paul Schwartz coletaram em 1970 e 1971 dois indivíduos (macho e fêmea) em Vacaria, Rio Grande do Sul (RS) (Belton 1985). Edwin O. Willis mencionou ter visto um *S. aff. plumbea* (bico-amarelo) em Itirapina, São Paulo (Willis 2004). Isto resume o desconhecimento e o número de ornitólogos em diferentes décadas que tiveram contato em campo com espécimes atribuíveis a *S. aff. plumbea* até o presente estudo. A informação contida em Sick (1997) é vaga e indica que o autor propriamente também não conheceu a espécie em campo. Os espécimes coletados por E. Kaempfer e W. Belton chegaram a ser determinados e etiquetados equivocadamente como *S. falcirostris* (J. I. Areta e V. Piacentini *in litt.*, obs. pess.).

Os espécimes de Natterer e aqueles coletados no Rio Grande do Sul acabaram sempre incluídos em *Sporophila p. plumbea* (Wied 1830) em estudos de revisões taxonômicas e, conseqüentemente em guias de campo, sem que nenhum tipo de sugestão para serem tratados como subespécie ou variação geográfica, por exemplo, fosse feita (Hellmayr 1838, Sharpe 1888, Belton 1994, Ridgely e Tudor 1989). O espécime de Kaempfer não foi revisado por nenhum autor que compilou informações sobre *S. falcirostris*, e, portanto o equívoco inicial na determinação deste foi mantido nas avaliações da história de vida de *S. falcirostris* (Collar et al. 1992, Straube et al. 2004).

Bertoni (1901) descreveu a espécie *Spermophila aurantirostris*, com base em um espécime que posteriormente foi perdido, tornando as possibilidades para examiná-lo nulas, conforme L. A. Amarilla (*in litt* - Curador do MHNP). Portanto, permanecerá insolúvel a questão acerca do nome *S. aurantirostris* de Bertoni. Este nome foi sinonimizado como *Sporophila plumbea plumbea* (Hellmayr 1938) sem qualquer menção ao exame do material Tipo. Algumas evidências da descrição original de Bertoni (1901), como o ambiente da coleta, a descrição do canto e a coloração da plumagem, nos dão subsídios para pensar que este espécime poderia tratar-se uma *Sporophila leucoptera*.

Espécies relacionadas

Sporophila aff. *plumbea* tem elementos suficientes de sua história de vida para ser considerada uma espécie plena, com boa diagnose, segregação no uso de habitat e na área de reprodução em relação à *S. p. plumbea* (parapátrica) e à *S. p. witheleyana* (alopátrica). O que reconhecemos hoje como *Sporophila plumbea* (*latu sensu*) na verdade pode ser um complexo com pelo menos três espécies-irmãs, formando um grupo monofilético dentro do gênero. A relação evolutiva de *S. plumbea* (*latu sensu*) com outros congenerês é desconhecida (Repenning e Fontana *in prep.*).

Distribuição

O habitat parece ser o aspecto mais importante para compreender o padrão de distribuição de *S. aff. plumbea*. Em acordo com a distribuição do habitat atualmente *S. aff. plumbea* tem uma área de reprodução bastante fragmentada e limitada ao interior do planalto dos três estados do sul do Brasil: Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. No Paraná ocorre durante a reprodução em uma faixa restrita de campos nas regiões de menor altitude do Segundo Planalto Paranaense, no norte deste estado. Esta região inclui os municípios de Jaguariaíva, Arapoti, Piraí do Sul, Tibagi, Castro, Ventania e Ponta Grossa. Em migração há registros aleatórios pela região denominada de Campos Gerais do Paraná. Em Santa Catarina reproduz em uma estreita faixa dos Campos do Planalto Catarinense, próximos a fronteira com o Rio Grande do Sul que inclui os municípios de São Joaquim, a leste, até Campos Novos, a oeste. No Rio Grande do Sul pode ser encontrada no canto nordeste do estado, na região denominada Campos de Cima da Serra. Os registros mais meridionais e, a leste, foram nos município de Jaquirana e Bom Jesus, respectivamente, até Esmeralda, mais a oeste.

Fora do período reprodutivo existem registros para regiões de campos do Cerrado de São Paulo (Itirapina em Julho - em migração) (Willis 2004) e Minas Gerais, no Triângulo Mineiro (D. Piolli e G. Malacco, com. pes., obs. pess.) e Jacutinga região sul deste estado (G. Malacco e G. Trivelato *in litt.*). Portanto *S. aff. plumbea* pode ser considerada endêmica do Brasil (Figura 1.2).

Retração da distribuição

Uma documentação da retração área de distribuição de *S. aff. plumbea* pode ser abstraída pelas coletas feitas por Johann Natterer em 1821 nos arredores de Curitiba (Hellmayr 1938). Região esta onde a espécie não mais ocorre atualmente (Straube et al. 2009).

Migração

Toda população de *S. aff plumbea* tem hábitos migratórios. A migração parece estar associada à disponibilidade de alimento (sementes de Poaceae) o qual apresenta forte sazonalidade, sobretudo nas áreas de reprodução (Sick 1997, ver capítulo 3). Enquadra-se na categoria de migrante de longa distância (Silva 1999), pois entre sua área de reprodução e de presumível invernagem, conta com registros de mais de 1.000 km de distância entre si. Em seus deslocamentos inter-regionais utiliza pelo menos duas eco-regiões ou biomas, o Cerrado (fora do período reprodutivo) e os campos associados ao bioma Mata Atlântica (durante a reprodução) (Figura 1.2).

Indivíduos reprodutivamente ativos começam a chegar às áreas de reprodução em meados de outubro (primeira data 13/10) e começam a abandonar estas áreas já em fins de janeiro, desaparecendo completamente das mesmas áreas na primeira semana de março. Registros escassos de indivíduos desta população de patativa no outono e inverno indicam que os indivíduos chegam até o sul de Minas Gerais, região do Triângulo Mineiro (Indianópolis e Nova Ponte) e Jacutinga, região que talvez tenha potenciais sítios de invernagem da espécie. Todos os registros se deram em áreas abertas do bioma Cerrado em formações localmente conhecidas como Campos de Murunduns. São campos altos com alguns arbustos espalhados, terrenos secos ou úmidos situados nas cabeceiras (nascentes) de arroios da região. Há registros também de indivíduos utilizando campos hidromórficos (obs. pess., G. Malacco, *in litt.*).

O padrão biogeográfico de sua migração tem extrema congruência com os movimentos migratórios de outras duas espécies congêneres, *Sporophila melanogaster* e *Sporophila*

hypoxantha, população “regiolect” dos campos de altitude do sul do Brasil (Repenning et al. 2010a, Areta e Repenning 2011a). Evidências a respeito de como os indivíduos migram são escassas. Baseado no pouco que se sabe sobre migração para outras espécies do gênero, e por observações de movimentos de curta distância dentro da área de reprodução de *S. aff. plumbea*, especulamos que sua migração deva ocorrer na forma de voos intermitentes entre fragmentos de campos que sustentem considerável abundância de sementes (Repenning et al. 2009).

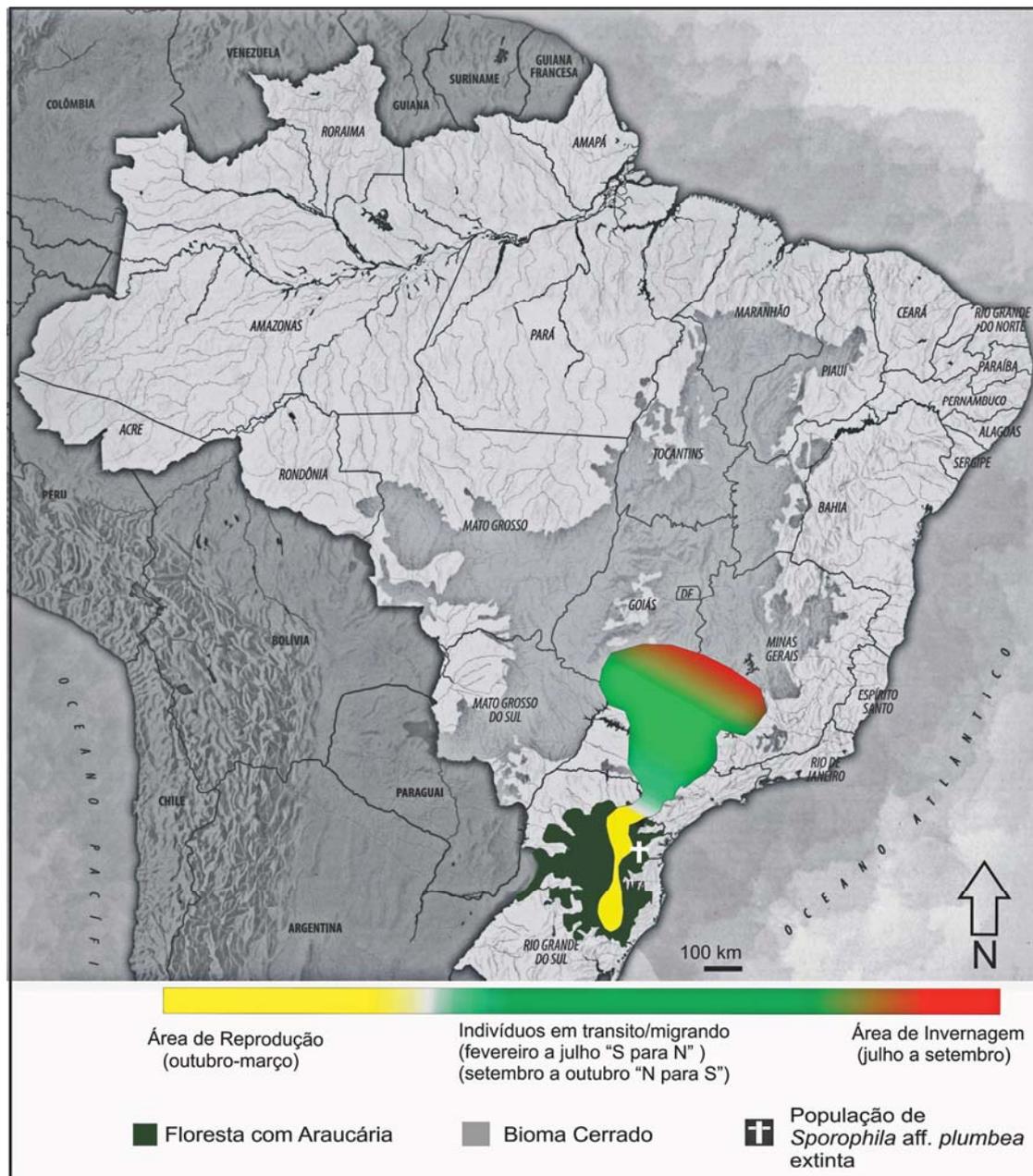


Figura 1.2. Distribuição de *Sporophila aff. plumbea*.

Habitat

Trata-se de um pássaro com muitas especificidades quanto ao habitat. A orografia, a dinâmica hidrológica e o clima parecem importantes condicionantes da ocorrência da espécie, sobretudo na região que compreende a área de reprodução ao longo do sul do Planalto Meridional Brasileiro. É encontrada em encaves de campos associados às formações de floresta com araucária (*Araucaria angustifolia*). Encaves estes que representam uma zona de tensão (transição) entre a matriz florestal e dos campos aplainados dos platôs. Seu habitat, no geral, compreende campos com grande densidade de arbustos altos tais como *Baccharis* spp., *Eupatorium* spp. (Asteraceae), *Escallonia megapotamica* (Escalloniaceae), *Myrcia bombicina* (Myrtaceae) (ver Capítulo 2). Estas formações arbustivas recobrem encostas íngremes dentro de vales montanhosos nos baixos cursos (foz) de rios ou grandes arroios. No contexto do planalto sul brasileiro pode ser considerada uma espécie típica das áreas de baixada, limitada a altitudes médias de 800 (700-900) metros.

Hábitos alimentares

A dieta de *Sporophila* aff. *plumbea* é baseada no consumo predominante de frutos (cariópse) de gramíneas nativas. Podem incluir eventualmente sementes de ciperáceas e asteráceas. Realizam dezenas de movimentos característicos de forrageamento para acessar os grãos, os quais são apanhados diretamente das inflorescências (ver sobre comportamento). Cerca de 15 espécies de gramíneas foram consumidas com certa regularidade nos campos de altitude do sul do Brasil, de um total de 30 espécies das quais a espécie se utilizou para consumo durante a estação reprodutiva (Figura 1.3; ver Anexo 1).

A espécie consumiu apenas 46% das 64 espécies de gramíneas com sementes que foram inventariadas nas áreas estudadas, denotando preferência por determinados grãos. Num levantamento quantitativo sobre sua alimentação observamos que o número de espécies de gramíneas consumidas (sementes) em média foi de 27% de todas as espécies com sementes disponíveis no ambiente (Tabela 1.2). *Piptochaetium stipoides*, *Paspalum plicatulum* e *P. guenoarum* foram os três capins consumidos em maiores proporções no início, meio e final do

período reprodutivo, respectivamente, respeitando a fenologia observada para cada uma dessas espécies (Figura 1.4). Nas áreas onde *S. aff. plumbea* se reproduz em sintopia com outros congêneres ela é a espécie que explora os grãos maiores (obs. pess.).

O alimento entregue aos filhotes, embora não quantificado em números absolutos, pareceu ter predomínio de sementes descascadas. Térmitas foram os invertebrados usualmente mais entregues aos ninhegos ou *fledglings*. Pequenas aranhas também compuseram a dieta dos filhotes, pois em pelo menos seis oportunidades pudemos ter a certeza de que os adultos entregaram aos filhotes este tipo de item. Em três oportunidades registramos fêmeas e em uma oportunidade um macho (indivíduos capturados) carregando pequenos pedaços de casca de ovo misturados com sementes para entregar aos ninhegos. Os adultos carregam o alimento destinado aos filhotes sempre armazenado na região do palato. Pode haver a formação de uma espécie de massa alimentar composta apenas de sementes ou por uma mescla de sementes com pequenos artrópodes. O alimento fica oculto dentro do bico dos adultos que por vezes pode ser mantido entreaberto quando porta muito alimento (ver Anexo 2).

O forrageamento no solo ocorre raríssimas vezes nas áreas reprodutivas e quando ocorre parece estar associado à ingestão de pequenos artrópodes, grãos de areia ou mesmo fontes alternativas de cálcio como cascas de ovos de outras aves caídos no solo (ou mesmo casca de ovos de galinha doméstica). Durante o período reprodutivo, sobretudo quando estão alimentando a prole costumam capturar insetos (térmitas) com muita eficiência utilizando-se de voos acrobáticos. Neste período também, inspecionam teias de aranha na vegetação arbustiva seca, a fim de capturar pequenos artrópodes que eventualmente estejam presos nas teias ou as próprias aranhas.

Locais que sofrem com a queima de campo claramente são afetados quanto à disponibilidade de sementes para *S. aff. plumbea*. As queimadas, praticadas geralmente nos meses de julho e agosto, retardam a frutificação das espécies de gramíneas invernais (microtêrmicas) que teriam maturação de suas sementes já no mês de outubro em condições normais (ausência de fogo). São as gramíneas invernais que garantem recurso energético aos indivíduos recém chegados das áreas de invernagem (Tabela 1.2). Se a queima do campo tiver

ocorrido de forma muito ampla numa determinada localidade, os indivíduos não reutilizam tal área para reprodução e acabam mudando-se ou talvez não reproduzindo naquele ano (ver capítulo 2; *estudo de caso*).

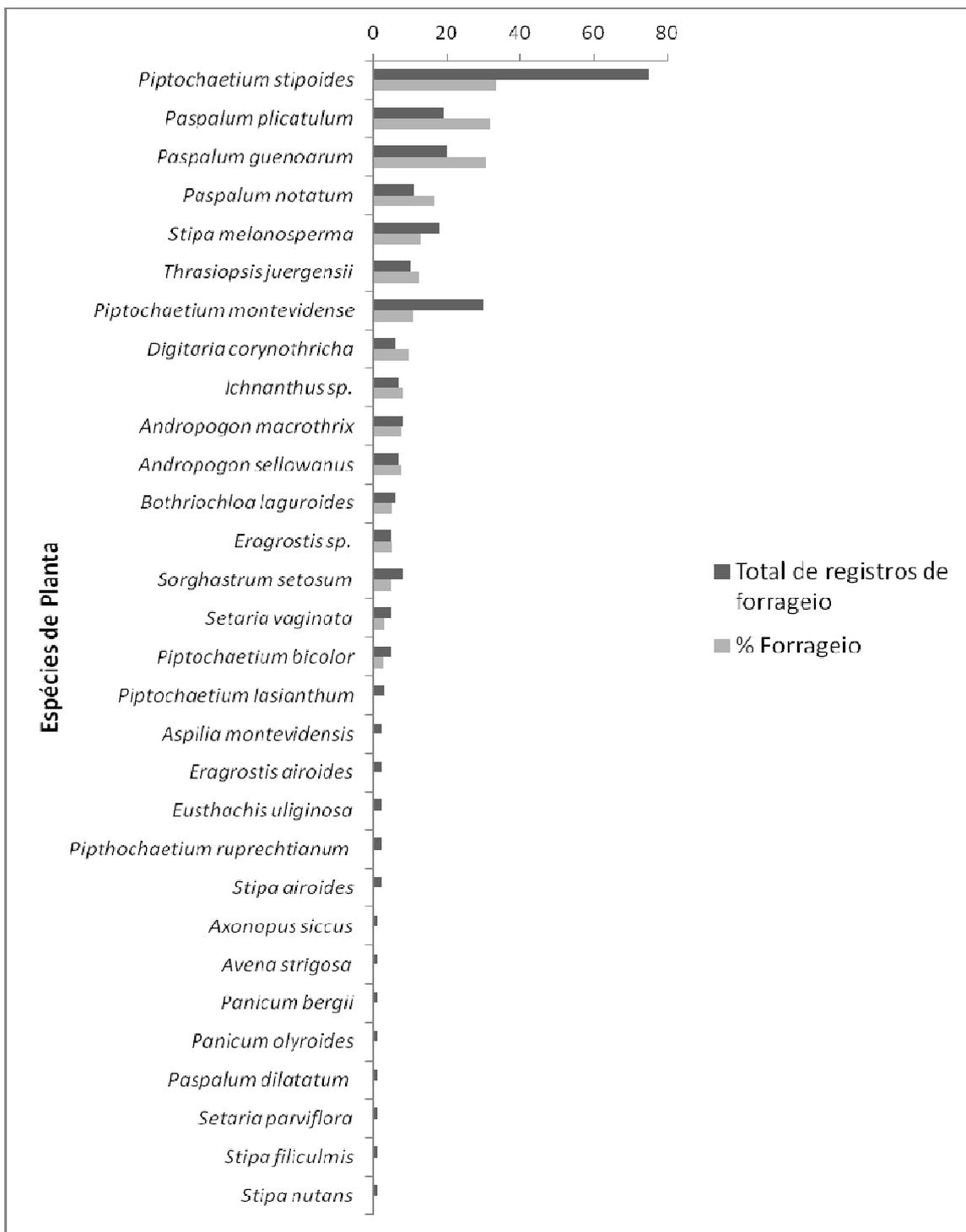


Figura 1.3. Número de registro e frequência relativa de forrageio de gramíneas por *Sporophila* aff. *plumbea* ao longo das estações reprodutivas de 2008-2009 e 2009-2010, nos campos de altitude do sul do Brasil.

Tabela 1.2. Riqueza de gramíneas exploradas por *Sporophila* aff. *plumbea* em relação a fenologia das espécies hibernais (microtéricas) e estivais (megatéricas) nas estações reprodutivas de 2008-2009 e 2009-2010, nos campos de altitude do sul do Brasil. *Os números romanos representam as semanas de cada mês.

Semanas	Nº Hibernais	Nº Estivais	Riqueza Total	Nº spp. utilizadas	%
IV outubro	10	1	11	2	0.50
I novembro	12	5	17	10	0.18
II novembro	13	6	19	12	0.59
III novembro	11	7	18	7	0.63
IV novembro	17	8	25	6	0.39
I dezembro	12	8	20	5	0.24
II dezembro	14	11	25	3	0.25
III dezembro	8	20	28	5	0.12
IV dezembro	6	19	25	1	0.18
I janeiro	4	17	21	4	0.04
II janeiro	3	24	27	1	0.19
III janeiro	0	16	16	6	0.04
IV janeiro	1	25	26	5	0.38
I fevereiro	0	15	15	2	0.19
II fevereiro	0	19	19	5	0.13
III fevereiro	1	18	19	4	0.26
IV fevereiro	0	12	12	6	0.21
I março	0	14	14	6	0.50
II março	0	12	12	4	0.43
III março	0	11	11	1	0.33

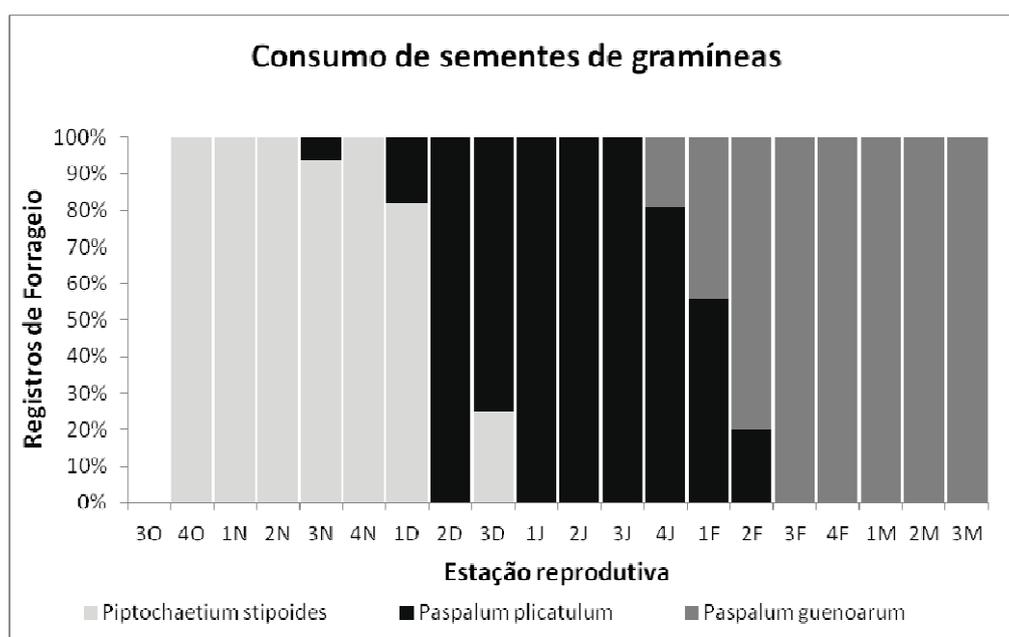


Figura 1.4. Proporção das gramíneas consumidas preferencialmente por *Sporophila* aff. *plumbea* ao longo das estações reprodutivas de 2008-2009 e 2009-2010, nos campos de altitude do sul do Brasil. *3O = terceira semana de outubro e 3M = terceira semana de março.

Vocalizações

Desenvolvimento

Machos com 2,5 meses de idade, com plumagem de pós-juvenil completa, cantavam ao final do período reprodutivo ainda em sua área natal. Suas atividades de canto ocorrem quando se encontram descansando dentro de arbustais em grupos interespecíficos (*Sporophila* spp.) com muitos indivíduos jovens e adultos em muda. Cantam em baixo volume uma vocalização muito chiada e confusa de modo que nenhuma nota conhecida dos cantos típicos de machos territoriais pode ser identificada com clareza. Machos de um ano já apresentam um canto territorial com notas reconhecíveis, pobre no número de notas e também com imperfeição em algumas notas. Machos de dois anos em diante já cantam com perfeição e grande riqueza de notas.

O canto de *S. aff. plumbea* é um dos mais elaborados dentre os *Sporophila* spp.. Ele é formado por uma introdução mais simples com até 10 notas e uma segunda parte muito complexa que envolve a imitação de muitas outras aves que coabitam com a espécie (Figura 1.5). A porção introdutória é o mesmo que canto territorial, e é emitida repetidas vezes ao longo do dia a intervalos regulares para a demarcação de seus territórios. É sua vocalização mais vigorosa com notas “limpas” e marcantes (volume alto). Os dialetos geográficos regionais são formados sobre os cantos territoriais os quais consideramos como a “assinatura” do repertório vocal da espécie. O restante do canto, que geralmente sucede a parte introdutória, compreende um gorgueio acelerado contínuo que não obedece a um padrão uniforme. Nessa porção do canto há grande variação na frequência e volume das notas e nela, podem-se verificar variações individuais.

Vocalizações de outras espécies de aves (imitações) são elementos característicos do gorgueio. Um mesmo macho chega a mimetizar, com grande fidelidade, notas de 15 espécies. Esta porção do canto lembra vocalizações de congêneres que mimetizam sons de outras aves como *S. intermedia* (Thomas 1996), *S. p. plumbea* (população de bico-preto), *S. collaris* e *Sporagra magellanica* (Moschione 1989, MR obs. pes.). Algumas das espécies cujas vozes são mais frequentemente mimetizadas por *S. aff. plumbea* são: *Vanellus chilensis*, *Colaptes campestris*, *Phacellodomus striaticolis*, *Synallaxis spixi*, *Pitangus sulphuratus*, *Myiophobus*

fasciatus, *Tyrannus melancholicus*, *Stelgidopteryx ruficollis*, *Donacospiza albifrons* e *Zonotrichia capensis* (Figura 1.5).

O canto de madrugada é emitido ainda quando não há nenhuma luminosidade e se caracteriza pela emissão de uma ou duas notas apenas, por um longo período de tempo (“aquecimento”). Gradativamente a ave passa a adicionar mais notas, até que próximo ao amanhecer já emite o canto introdutório completo.

Fêmeas mantidas em cativeiro durante o período de repouso reprodutivo emitem uma vocalização equivalente ao gorgueio dos machos, todavia, com notas mais espaçadas e em baixo volume. Fêmeas muito excitadas cantam quando defendem o ninho.

O repertório de chamados de *S. aff. plumbea* é vasto. Identificamos 24 notas utilizadas por machos e fêmeas para o contato recíproco. Alguns destes chamados servem também como voz de advertência (Figura 1.6).

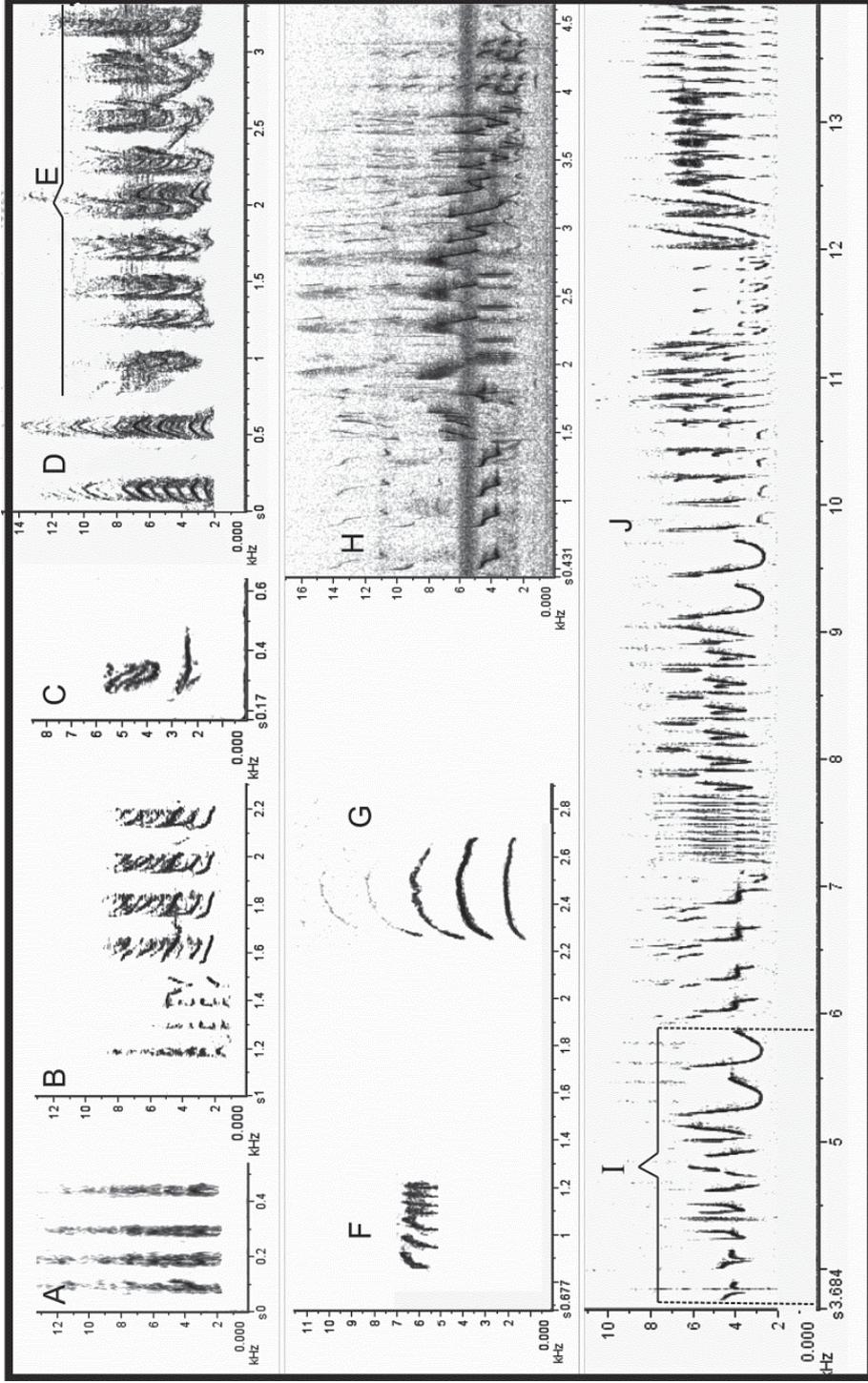


Figura 1.5: Tipo e funções de vocalizações de *Sporophila* aff. *plumbea* nos campos altitude do sul do Brasil. (A) Vocalização emitida pelos machos durante a escolha do local dos ninhos; (B) sequência de chamados emitida pelos machos durante enfrentamentos territoriais ou voz de contato para a fêmea pareada; (C) chamado utilizado por machos e fêmeas para estimular os *fledglings* a segui-los (condução); (D) chamado dos *fledglings*; (E) chamado dos *fledglings* no momento que recebem alimento; (F e G) chamados de advertência de fêmeas, (H) canto de advertência dos machos; (I) canto de demarcação de território (introdução); (J) porção complexa do canto (gorgeio).

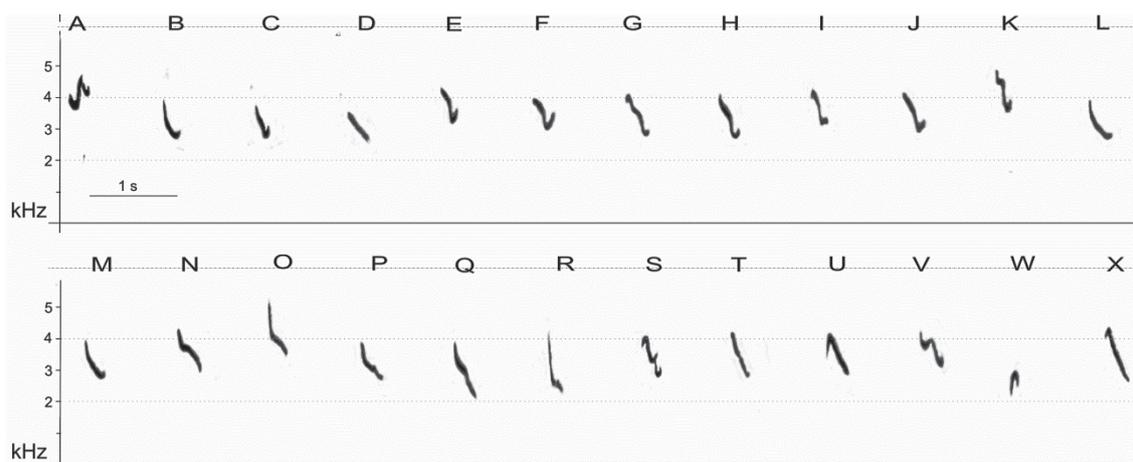


Figura 1.6. Repertório de chamados de machos e fêmeas de *S. aff. plumbea* (n = 54 indivíduos) no sul do Brasil. Todas as notas serviram para o contato entre adultos. Os chamados (F, N e O) serviram também como vocalização de alerta aos filhotes.

Além dos chamados isolados que servem de advertência, *S. aff. plumbea* também possui vocalizações específicas compostas por um conjunto de notas exclusivamente utilizadas para sinalizar a presença de predadores. Machos usualmente fazem uma vocalização iniciada sempre pelo mesmo conjunto de notas, de frequência mais alta que a de seus chamados de contato. É uma vocalização complexa e com mais notas por unidade de tempo do que seus cantos. Utilizam esta voz de alerta principalmente quando detectam aves de rapina (acipitrídeos), ou mesmo, quando são pegos na mão para anilhar, por exemplo (Figura 1.5).

O chamado de contato dos *fledglings* é uma nota simples que pode ser emitida isoladamente ou em sequência, é grave (chiado), semelhante ao descrito para outros congêneres como um “*tchi*” (Eitniear 1997).

Fenologia do canto. Os machos cantam ao longo de quase toda estação de reprodução diminuindo muito a frequência de cantos ao longo do dia quando começam a fazer a muda pós-reprodutiva em fevereiro. Machos com ninhos ativos emitiram o canto territorial numa frequência média de um canto a cada 6,2 s (40h de observações). Sendo a atividade de canto (pulsos de canto) constante mesmo nas horas mais quentes do dia. Durante o forrageio os

machos cantam a “meia voz”. Machos observados em cativeiro praticamente não vocalizam o canto territorial no outono e inverno (obs. pess.).

Contexto social e função das vocalizações. A parte introdutória do canto dos machos parece ter função principal de atração da fêmea e de demarcação de seu território. O gorgueio ocorreu quando os machos estiveram muito excitados como nas seguintes situações: (a) em disputas diretas de canto com machos vizinhos; (b) durante voos de perseguição à sua fêmea ou ao seu filhote, na tentativa de escondê-los na vegetação; (c) ao se aproximar de sua fêmea receptiva para a cópula. O canto da madrugada serviria como treino ou aquecimento por parte dos machos.

Os machos emitem uma vocalização de contato quando seguem de perto as fêmeas, durante as atividades de forrageio em meio à vegetação densa. Quando dois machos em disputa territorial se aproximam demais, na eminência de agressão física, também emitem este tipo de voz. Esta vocalização parece ter uma função específica de contato quando emitida para fêmeas e de advertência (agonística) entre machos (Figura 1.5. B).

Durante o processo de escolha do lugar de construção do ninho o macho, com o objetivo de indicar para a fêmea um bom local para a fixação do mesmo, emite uma vocalização exclusiva a este comportamento (Figura 1.5. A; ver capítulo 3).

Três notas são frequentemente utilizadas por machos e fêmeas com função de contato e também de advertência para os *fledglings* em situação de perigo eminente de predação. Basta um adulto fazer esta voz que os jovens imediatamente param de vocalizar (Figura 1.6. F, N e O). Fêmeas emitem dois chamados de advertência característicos, na fase final de ninhegos, que estimula os mesmos a ficarem imóveis no ninho na presença do observador. Outro chamado específico dos adultos tem função de estimular os filhotes com baixo poder de voo a seguirem mudando de poleiros (Figura 1.5. C).

Comportamento

Locomoção. Apresenta extraordinário poder de vôo. Indivíduos territoriais usualmente empregam voos em alta velocidade e a grande altura para, por exemplo, cruzar um vale para se alimentar ou afugentar um competidor intraespecífico e em poucos minutos está no território novamente. Dentro de seu território está em frequente deslocamento utilizando-se de voos curtos entre a vegetação. Raramente pousa e anda no solo e quando o faz se desloca aos saltos.

Os machos pousam sempre mais expostos no alto de arbustos, arvoretas, colmos de grandes capins ou inflorescências de caraguatás (*Eryngium*), enquanto as fêmeas tendem a ser menos conspícuas se deslocando em voos bem curtos pelo estrato mais denso da vegetação durante suas atividades de forrageio. Costumam pousar em poleiros oblíquos ou verticais para se alimentar. Uma postura que parece ótima para manter vigilância de predadores enquanto se alimentam. Usualmente o forrageamento ocorre nos estratos baixo e médio (10 a 50 cm) como observado em 86% dos registros de forrageio (n=261) preferencialmente com a vegetação arbustiva encobrindo-os.

Para apanhar os grãos das inflorescências utiliza-se de ramos de arbustos como base de forrageamento, já que os colmos das gramíneas das quais se alimenta geralmente são incapazes de sustentar seu peso. Assim, de um ramo que lhe permite apanhar uma inflorescência, costuma puxar a mesma para junto do corpo e segurá-la com um dos pés, para só depois arrancar seus grãos. Quando apreendem a inflorescência com o pé, e os grãos ficam distantes ainda, tratam de quebrar a inflorescência para o lado de seu corpo até que a posição para extrair os grãos fique bem ajustada (ver Anexo 2). Podem se utilizar com habilidade de colmos de gramíneas de grande porte (i.e. *Saccharum angustifolium*) para acessar inflorescências em locais sem poleiros próximos. Nestes casos, o indivíduo pousa na base do colmo e caminha em direção a ponta dos mesmos, e com o seu peso vai baixando (vergando) o vegetal até a altura que possibilite o fácil acesso aos grãos de outra espécie de gramínea. Outro movimento incomum, mas que foi registrado é o de pairar no ar por uma fração de segundos para agarrar com o bico uma inflorescência e levá-la até um poleiro próximo, onde a prende com o pé e come seus grãos.

Auto-manutenção. O banho é uma atividade indispensável para a espécie. Nas horas mais quentes do dia as fêmeas se banham em pequenos córregos com água límpida e corrente junto

de seus territórios. Machos territoriais parecem banhar-se com menor frequência. Após o banho realizam o reparo da plumagem. Fêmeas incubando pernoitam em seus ninhos e machos em atividade de nidificação foram observados se refugiando na copa de arbustos bem adensados perto do ninho para pernoitar. Indivíduos em bando misto com outros congêneres foram observados se abrigando nos estratos mais baixos de manchas com capinzais e com arbustos em grande densidade.

Tolerância. Os primeiros indivíduos machos chegando de migração, ainda formando pequenos bandos mistos, ou logo após ter findado a reprodução e estarem em muda de penas, toleram pacificamente a presença de outros coespecíficos, sobretudo em áreas de alimentação.

Territorialidade

Informações detalhadas no Capítulo 2.

Sistema de acasalamento

Informações detalhadas no Capítulo 2.

Reprodução

Informações detalhadas no Capítulo 3.

Muda e Ontogenia (Plumagem e coloração do bico)

Plumagem

Ninhegos. A descrição da plumagem de ninhegos encontra-se disponível no capítulo 3. Ainda não há informações analisadas sobre a pterilose na espécie.

Juvenis. Os filhotes deixam os ninhos com coberteiras e primárias bastante desenvolvidas, porém com retrizes vestigiais. Indivíduos com 25 dias de vida examinados tinham cerca de 50% da plumagem de pré-juvenil já substituída e com muitas penas coberteiras nascendo (canhões) e a cauda toda desenvolvida. Até esta idade são pardo-acinzentados no dorso e pardos de tonalidade desbotada no ventre. A coloração do bico é acinzentada.

Indivíduos com 50 dias de idade já tem a plumagem pós-juvenil completa. Dorsalmente são pardo-oliváceos e ventralmente pardo-acanelados. A plumagem é vistosa e o bico é preto-brilhoso. Nesta idade machos e fêmeas juvenis são virtualmente indistinguíveis entre si e similares aos juvenis de *S. collaris* e *S. leucoptera* (Figura 1.7).

Macho de um 1 ano. Indivíduos com plumagem pré-reprodutiva completa na estação de reprodução seguinte a que nasceram. A coloração é parda, similar a de pós-juvenil, porém, ventralmente mais clara. Sem marcas brancas na base das rêmiges, que são mais curtas que nos indivíduos do segundo ano de vida em diante. O bico é de coloração sépia com a base da maxila amarelada.

Macho de 2 anos. Após primeira muda pós-reprodutiva e segunda muda pré-reprodutiva completa. Dorsalmente é pardo-oliváceo como a plumagem anterior, o ventre é esbranquiçado contrastando com o peito, os lados do pescoço e as bochechas pardo-acaneladas. Rêmiges são pardo-escuras, raramente com branco na base. O bico é amarelo “milho” brilhante. Podem ser confundidos com machos de *S. leucoptera* com plumagem incompleta.

Macho de 3 anos. Após a segunda muda pós-reprodutiva e a terceira muda pré-reprodutiva completa. Predominantemente cinza (desbotado) e ainda com vestígios de pardo na plumagem. Rêmiges anegradas com branco na base (espéculo alar conspícuo).

Macho de 4 anos (plumagem definitiva). Após a terceira muda pós-reprodutiva e quarta muda pré-reprodutiva completa. Dorsalmente cinza escuro. Ventre e coberteiras inferiores da cauda brancas, flancos cinza-claro, peito, lados do pescoço e bochechas cinza-azulado. O loro é anegrado e a plumagem vistosa quando pouco desgastada. Rêmiges e retrizes são anegradas, com contrastante espéculo alar branco (Figura 1.7). O bico é completamente amarelo brilhante.

Fêmeas. Em primeiro ano de reprodução apresentam plumagem idêntica a de machos de uma ano, porém a coloração do bico é inteiramente sépia ou marrom-escuro. Fêmeas de dois e três anos possuem dorso pardo-oliváceo, ventre claro, peito, e bochecha pardo-acanelada. Rêmiges, em média, mais curtas que as dos machos e sem marca branca na base. O bico apresenta base da mandíbula e marcas amareladas distribuídas aleatoriamente. Fêmeas com mais de três anos podem ter a plumagem parda como as demais, porém com tonalidade mais

clara no geral. Podem apresentar a marca branca nas bases das rêmiges e pintas cinza espalhadas pelo corpo. O bico é predominantemente amarelo, e, por isso, são semelhantes aos machos de dois anos (Figuras 1.7).

Machos e fêmeas adultos foram observados efetuando a muda completa (pós-reprodutiva) da plumagem ao final da estação de reprodução (fevereiro) em áreas próximas dos territórios de reprodução juntamente com outros congêneres (Repenning et al. 2009). Em meados de janeiro, indivíduos capturados apresentavam desgaste acentuado nas coberteiras e penas de voo. De 20 de fevereiro até 18 de março (36 dias), diferentes indivíduos adultos foram observados em muda. Indivíduos capturados com muda nas coberteiras, rêmiges e retrizes, foram recapturados num intervalo de 19 dias e continuavam em muda. A muda pós-reprodutiva jamais se sobrepôs com atividades de nidificação e teve início, nos adultos, somente após a independência dos filhotes criados pelos mesmos. Casais que tiveram sucesso em seus ninhos apenas no final de janeiro e fevereiro iniciaram a muda quando seus filhotes já estavam bastante crescidos, perto da emancipação alimentar. Em quatro indivíduos mantidos em cativeiro observamos a muda exclusivamente das penas coberteiras de fins de agosto até o início de setembro, durante 22 dias (Figura 1.8). Esta pode ser considerada como a muda pré-reprodutiva.



Figura 1.7. Ontogenia da plumagem e coloração do bico de acordo com a idade e sexo em *Sporophila* aff. *plumbea*. Acima, da esquerda para direita, machos de 1, 2, 3 e 4 anos, respectivamente. Abaixo, da esquerda para a direita, indivíduo juvenil em diferentes estágios, respectivamente. Abaixo, à direita fêmeas de 1 a mais de 3 anos.

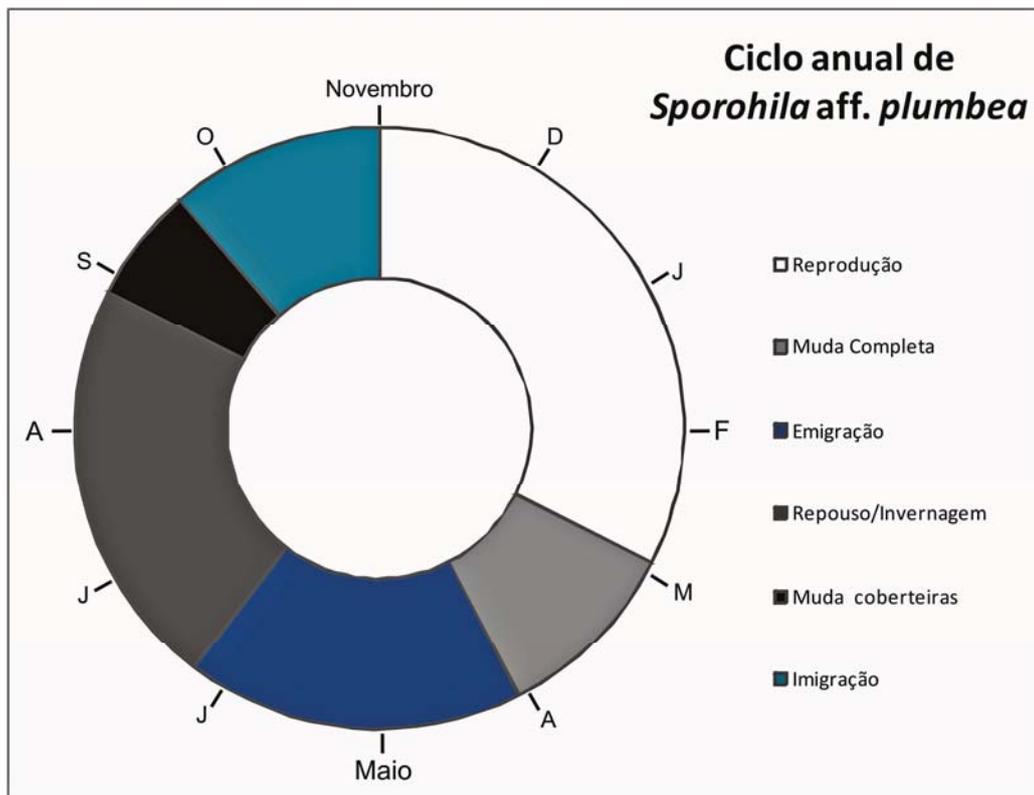


Figura 1.8. Representação esquemática da distribuição porcentual dos eventos fisiológicos do ciclo anual de *Sporophila aff. plumbea*. Estimativas da duração dos períodos de cada evento feitas com base em informações gerais para a espécie e não para cada indivíduo.

Demografia e População

Razão sexual. Testes de sexagem de 25 ninhegos resultaram na razão sexual secundária de 1:1.

Maturidade. Machos e fêmeas com 11,2 meses de idade foram observados em atividade de reprodução.

Longevidade: Quatro machos tiveram sua idade mínima estimada em oito anos, oito machos em sete anos e três machos em seis anos de vida. Duas fêmeas tiveram sua idade mínima estimada em quatro anos.

Sobrevivência dos adultos: Não há estimativa. A taxa média de retorno anual de machos foi de 41 %.

Doenças e endoparasitos. Não há informações sobre doenças. Ninhegos são parasitados por *Phylornis seguyi* (Diptera) (ver capítulo 3).

Causas de Mortalidade. A captura de espécimes para manutenção em cativeiro. A utilização de pesticidas e contaminantes (causa provável, não quantificada, ver sob conservação). Predação de fêmeas adultas durante a incubação (ver capítulo 3) e predação por *Accipiter* spp.

Densidade populacional. Não é comum nem numerosa em nenhuma localidade de sua distribuição atualmente conhecida. Numa estimativa feita com base em 16 localidades estudadas durante cinco anos (2006 a 2011) encontramos que a densidade média de casais reprodutivos por hectare é de 0,015 (mínimo de 0,007 e máximo de 0,028 casais/ha).

Tamanho da população reprodutiva. A partir do tamanho da área de reprodução potencial estimada (293.822 ha, Repenning et al., dados não publicados) e conhecendo a densidade populacional da espécie ao longo de toda sua distribuição, estimamos o tamanho total da população reprodutiva no Brasil em 4.407 casais (Figura 1.9).

Tendências populacionais

Declínio

O avanço de cultivos e, por consequência, a explícita retração de seu habitat deve ter sido acompanhada por extinções locais. Isso fica evidenciado pelas coletas de espécimes de *S. aff. plumbea* feitas por naturalistas do século XIX e XX, que viajaram pelos Campos Gerais do Paraná. Emil Kaempfer em 1930 coletou na Fazenda Monte Alegre, município de Tibagi, localidade onde a espécie provavelmente esteja extinta devido à erradicação do seu habitat (ver sob Distribuição). Na fazenda Gateados, Campo Belo do Sul (SC), onde outrora a espécie ocorria, hoje encontra-se extinta pois não há mais seu habitat nesta localidade em decorrência da substituição de campos por florestamentos com pinos (obs. pess.).

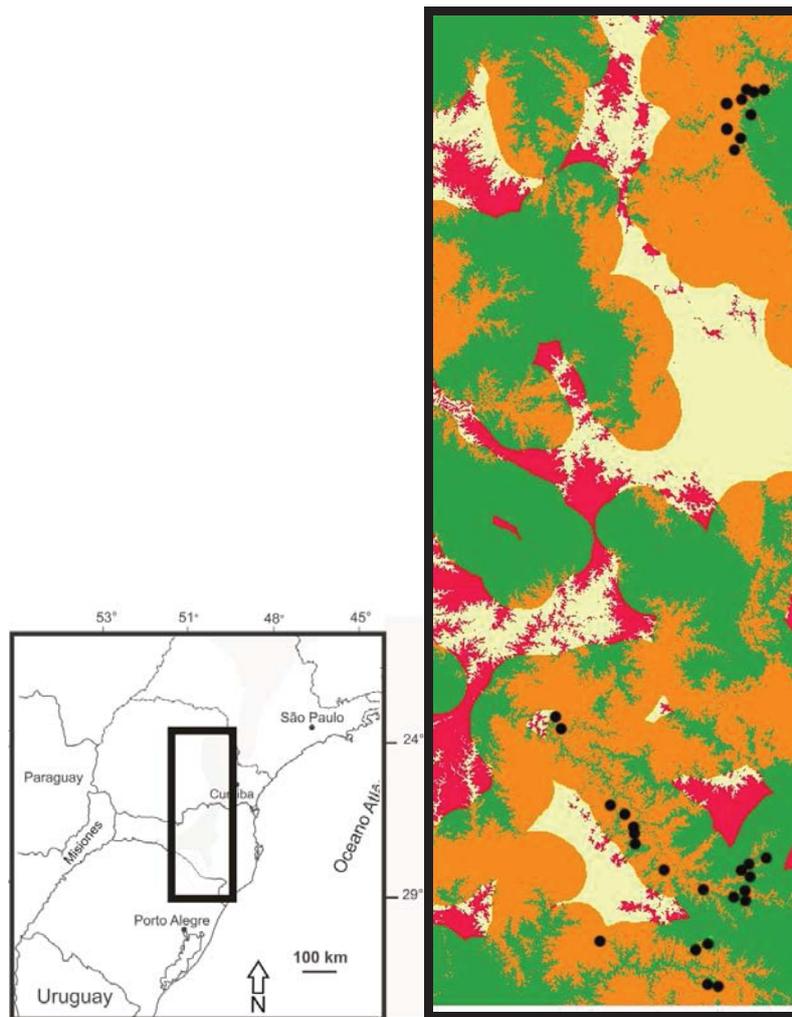


Figura 1.9: Estimativa da área potencial de reprodução de *Sporophila* aff. *plumbea* (cor de laranja, Área total: 293.822 ha). Avaliação feita com base em 30 coordenadas geográficas de áreas onde a espécie foi encontrada reproduzindo (pontos pretos). As informações utilizadas para fazermos os filtros em relação à área total (retângulo) foram: altitude máxima e mínima que a espécie foi encontrada (700-950 s.n.m.); declividade do terreno média (15°) e tipo de habitat (tendo como base o gradiente de tensão entre a matriz de floresta e os campos de topo do planalto [amplitude máxima do gradiente considerada foi de 15 km de distância da matriz florestal]). Construído através do programa ARCVIEW com a colaboração do prof. Henrich Hasenak do Centro de Recursos Idrisi do Departamento de Ecologia da UFRGS.

Conservação

Efeitos da Atividade Humana

Captura. A captura de espécimes da natureza para abastecer o comércio de aves silvestres no Brasil afeta negativamente as populações silvestres de *S. aff. plumbea*. Embora ilegal, esta atividade é praticada com grande intensidade em quase todas as localidades na qual a espécie

vem sendo registrada. Paraná e Santa Catarina são os estados cujo as capturas ocorrem em maiores proporções (obs. pess.). A captura é seletiva, na qual os machos são predominantemente capturados. Por ser muito mais rara que os demais *Sporophila* simpátricos é também uma das mais cobiçadas. Os machos têm papel muito importante no cuidado dos filhotes (ver capítulo 3), e, portanto, a coleta indiscriminada dos machos provavelmente deva ameaçar o sucesso reprodutivo e o recrutamento de jovens. Embora seja muito difícil de medir a influência deste tipo de seleção artificial é bem provável que em longo prazo reportaremos efeitos negativos na seleção sexual na espécie, advindos do cruzamento consangüíneo ou mesmo hibridação com outras espécies congêneres e simpátricas. Capturadores desta espécie relatam de forma fidedigna que a pressão de captura foi responsável direta pela extinção local de algumas populações (Repenning e Fontana *in press.*).

Degradação do Habitat. A conversão dos chamados Campos Sulinos ocorre numa ampla escala e de forma rápida (Billenca e Miñarro 2004). As plantações comerciais de pinos (*Pinus* spp.) se destacam como a principal ameaça a espécie. Extensos monocultivos destas coníferas exóticas são realizadas com maior frequência justamente nos campos onde a espécie reproduz no Rio Grande do Sul e Santa Catarina, locais com solos muito pedregosos e rasos, impróprios para agricultura. No Paraná (regiões dos Campos Gerais) está confinada a viver em algumas poucas manchas de campo nativo que sobraram entre plantações de soja, trigo, milho, feijão e árvores (pinos e eucalipto). Tais fragmentos de campos nativos são descaracterizados pela invasão de espécies exóticas, como por exemplo, propágulos de pinos ou mesmo gramíneas forrageiras exóticas como a braquiária.

O problema da perda de habitat foi constatado também nas áreas onde a espécie vive fora do período reprodutivo, por exemplo, na região do Triângulo Mineiro onde as formações de cerrados e os ambientes de campos associados estão sendo paulatinamente erradicados por conta da implantação de uma infinidade de monoculturas. A perda de habitat, portanto, ocorre ao longo de toda sua distribuição.

Construção de Usinas Hidrelétricas ou Pequenas Centrais Hidrelétricas. Estas vêm suprimindo o seu habitat em toda a região de ocorrência. O represamento dos rios de curso

rápido com campos associados na região de reprodução da espécie segue em franco crescimento. Alguns rios mais conhecidos que apresentam remanescentes de campos muito importantes para a reprodução da espécie estão contemplados nos programas do governo brasileiro de construção de barragens (e.g. rio Tíbagi (PR), o rio Lava-Tudo (SC), o rio Pelotas (RS e SC), o rio Santana e dos Touros [RS]).

Contaminação por pesticidas ou outros contaminantes. Não há análises quantitativas tratando dos efeitos de contaminantes sobre a sobrevivência dos indivíduos. No Paraná seus territórios e sítios de alimentação são contíguos as áreas de intensa atividade agrícola (soja, trigo, milho, feijão). Atividade estas, dependentes de pesticidas que são pulverizados em amplo espectro o que favoreceria a intoxicação dos indivíduos. Em Santa Catarina um produtor reportou que indivíduos que viviam próximos aos pomares de maçã foram encontrados em vias de óbito após as pulverizações.

Manejo de campo

No Rio Grande do Sul e Santa Catarina as populações reprodutivas se mantêm em áreas de pecuária extensiva com baixa lotação de gado (c. 0,6 cabeça / ha). Esse sistema de produção parece compatível com a manutenção de populações reprodutivas relativamente estáveis. No entanto propriedades com sobrepastejo ou intenso uso de queimadas de campos descaracterizam o habitat a ponto de a espécie desaparecer. O uso de fogo sobre os campos habitados pela espécie pode afetar a fenologia das gramíneas e, conseqüentemente, afetar a reprodução de *S. aff. plumbea* (ver hábitos alimentares e capítulo 2).

Unidades de Conservação

Não há unidades de conservação federais, estaduais ou municipais onde existam registros de populações reprodutivas ou com ocorrência regular de *S. aff. plumbea*. As maiores e eventualmente viáveis populações reprodutivas se encontram em campos remanescentes situados em pequenas propriedades particulares nas quais as atividades produtivas são caracterizadas pelo uso pouco intensivo dos campos para pecuária ou nos chamados campos excluídos (Boldrini 2009), ou seja, onde não tem pastejo.

Algumas Unidades de Conservação como o Parque Estadual do Cerrado, P. E. do Guartelá e P. E. de Vila Velha (PR) juntamente com E. E. de Itirapina em São Paulo talvez sejam pontos importantes para a parada dos indivíduos em migração (Bencke et al. 2006). Alguns registros ocasionais de indivíduos atribuíveis a *S. aff. plumbea* foram reportados em algumas destas UC's (Willis 2004).

A criação de novas Unidades de Conservação que contemplem populações reprodutivas viáveis de *S. aff. plumbea*, portanto, é uma demanda imediata nos três estados da região Sul do Brasil. As melhores áreas conhecidas estão nos estados do RS e SC, enquanto as áreas mais suscetíveis ao desaparecimento total num futuro muito recente encontram-se nos Campos Gerais do norte do Paraná.

Categoria de ameaça

De acordo com os cinco critérios utilizados para estimar o estatus de ameaça da espécie ao longo de toda sua distribuição, seguindo a avaliação regional de Fontana et al. (2003), concluímos que a espécie se enquadra na categoria de maior risco de extinção, ou seja, Criticamente em Perigo. Pois, *S. aff. plumbea*: (a) possui distribuição restrita na (área de reprodução), é conhecida de poucas localidades, (b) tem seu habitat sob intensa pressão antrópica, (c) depende totalmente de ambientes preservados, (d) apresenta população residual, (e) parece ter populações declinando “no mínimo” em um ritmo moderado.

Em Santa Catarina, a lista mais atualizada de espécies ameaçadas dos três estados do sul do Brasil foi considerada como criticamente em Perigo de extinção (IGNIS 2010). Entretanto no Rio Grande do Sul e no Paraná seus estatus de conservação foram definidos com base em insuficiente informação a cerca da biologia de *S. aff. plumbea*, portanto não condizem com a realidade da espécie em cada um destes territórios (Bencke et al. 2003, Straube et al. 2004).

Considerando os critérios da União para Conservação da Natureza (IUCN 2011), para avaliações regionais, *S. aff. plumbea* pode ser globalmente enquadrada como uma espécie Em Perigo (A3 + B1 b ii iii iii c i ii iv + C1). Atualmente, *S. plumbea (latu sensu)* recebe o estatus de *Least Concern*.

CAPÍTULO 2

Sistema Reprodutivo, Territorialidade e Seleção de Sítios de Nidificação

Introdução

As aves apresentam uma infinidade de estratégias de reprodução e os sistemas reprodutivos das espécies foram fundamentais na construção da teoria Darwiniana de seleção natural. A formação de casais reprodutivos a cada estação é uma estratégia típica de Passeriformes que habitam ambientes sazonalmente instáveis e que realizam migrações (Welty e Baptista 1988). Para estas espécies a garantia de reprodução se inicia virtualmente quando se estabelecem os pareamentos. Este tipo de sistema reprodutivo presume fidelidade entre macho e fêmea e é denominado de monogamia social (Stutchbury e Morton 2001). Em pássaros socialmente monogâmicos usualmente as tarefas reprodutivas são divididas, sendo os machos responsáveis em maior grau pela defesa de territórios e as fêmeas pelas tarefas de nidificação e cuidado parental (Alcock 2004). A necessidade de ter que formar casais a cada nova estação reprodutiva pode trazer benefícios relacionados à variabilidade genética decorrente da vagilidade dos indivíduos (Greenwood 1980), bem como, custos aos adultos em decorrência de disputas territoriais, atração e defesa do novo parceiro (Emlen e Oring 1977, Orell 1994).

Com o avanço de técnicas moleculares recentes descobertas têm mostrado que muitas espécies tidas como socialmente monogâmicas não o são realmente. Testes de DNA vêm mostrando que 20% a 50% dos filhotes de espécies consideradas socialmente monogâmicas são provenientes de fecundação extra-par (Stutchbury e Morton 2001). Isto mostra que sistemas reprodutivos sociais podem não corresponder de forma plena aos sistemas reprodutivos genéticos, onde muitas espécies socialmente monogâmicas são efetivamente poligâmicas ou geneticamente promíscuas (Alcock 2004). Machos de espécies socialmente monogâmicas investem no cuidado das fêmeas férteis para garantir sua paternidade (Fedy e Martin 2009). Dunn (1992) propôs que o risco de traição é inversamente proporcional a distância entre uma fêmea pareada e um macho vizinho. Um mecanismo desenvolvido por machos pareados para reduzir os riscos de traição pelas fêmeas é aumentar a área de seu território reprodutivo (Rodrigues 1998b).

A territorialidade está intimamente relacionada com as atividades reprodutivas e pode ser considerada um dos aspectos ecológicos mais elementares da história natural de uma espécie. A

maioria das aves durante o período destinado a reprodução defendem algum tipo de território (Winkler 2004). Trata-se de uma atividade custosa em termos de tempo e energia e pelos riscos diretos à sobrevivência dos indivíduos territoriais, contudo, também tem seus benefícios. Em aves que formam casais o território serve para isolar indivíduos machos que dentro de uma área definida tornam-se virtualmente menos vulneráveis a perturbações intraspecíficas durante as cortes e atividades de nidificação com a(s) fêmea(s) (Welty e Baptista 1988). A territorialidade, portanto, é um importante mecanismo para reduzir a competição intraespecífica (Odum e Kuenzler 1955, Verner, 1977). Os principais recursos defendidos pelas aves em seus territórios são alimento, parceiro para acasalar e local do ninho (Perrins e Birkhead 1983, Cody 1985). O tamanho e a qualidade do território são relevantes atributos ecológicos porque podem afetar sistemas reprodutivos, determinar a densidade de populações, influenciar nos recursos alimentares e competidores intraespecíficos (Carpenter 1987) e nos índices de predação (Martin e Roper 1988). A qualidade dos territórios de uma determinada população de ave, portanto, tem relação direta com o êxito reprodutivo (Nilsson 1999). Para muitas espécies o território estabelecido por si só funciona como um poderoso estímulo para os mecanismos reprodutivos (Faaborg 1988, Welty e Baptista 1988).

Os fatores que influenciam a territorialidade são complexos e variam conforme a história de vida de cada espécie ou população. Diferenças latitudinais no comportamento territorial são evidentes e sistemas territoriais de espécies tropicais ainda que não sejam bem estudados são muito mais diversos que as descrições encontradas na literatura (Stutchbury e Morton 2001). Na região tropical uma particularidade é a defesa de território durante todo ano principalmente em espécies insetívoras e residentes (Skutch 1976) e outra é uma alta taxa de sobrevivência de adultos (Karr et al. 1990). Isto pode ter como consequência um aumento na competição pela aquisição de territórios (Morton 1973, Stutchbury e Morton 2001). Algumas espécies, ou grupos de aves, realizam suas funções vitais dentro do território estabelecido pelo casal ou grupo familiar (i.e. território = área de vida), enquanto outras têm seu território defendido de forma mais agressiva junto ao local do ninho podendo compartilhar com indivíduos co-específicos outras

atividades como forrageio em áreas de pouca disputa ou livres de conflito (Winkler 2004). Este último caso pode ser atribuído aos *Sporophila* spp. (Sick 1997).

Os limites territoriais de pássaros tropicais são fixos ou sujeitos a pequenos ajustes ao longo do tempo, com baixa substituição de adultos reprodutores, uma característica que ajudaria na estabilidade de territórios vizinhos (Duca 2007). Segundo Greenberg e Gradwhold (1986) isto se deve ao fato de que os novos indivíduos que conquistam seu espaço para reproduzir tendem a ajustar o seu território aos mesmos limites de seus antecessores em virtude da pressão seletiva dos vizinhos. Variações intraespecíficas no tamanho dos territórios podem ocorrer conforme a disponibilidade de alimento e a densidade populacional de indivíduos sexualmente maduros. Aves especialistas de campos ou ambientes arbustivos podem apresentar variações intensas em sua territorialidade, visto que são ambientes muito suscetíveis a mudanças estocásticas (Jones et al. 2007). Tais variações podem ocorrer entre distintos anos ou mesmo dentro de uma mesma estação reprodutiva (Winkler 2004). A otimização no tamanho dos territórios é uma relação conflitante entre o espaço mínimo de habitat necessário para suprir as demandas de forrageio e nidificação *versus* o espaço máximo que os indivíduos são capazes de defender (Eason 1992).

A dispersão dos indivíduos jovens é um mecanismo comportamental fundamental para aumentar a diversidade genética nas populações. Esta adaptação pode exercer influência na dinâmica da biologia reprodutiva e principalmente na evolução dos processos de dominância que envolvem a territorialidade (Skutch 1976). As aves tendem a ter padrões diferentes na dispersão de machos adultos, jovens e fêmeas (Greenwood 1980). Alguns estudos com pássaros de zonas temperadas constataram que fêmeas tendem a se dispersar mais, enquanto machos permanecem mais próximos dos locais onde nasceram (Dhondt 1979, Sanz 2001). Todavia, fêmeas de algumas espécies de aves também podem apresentar certa fidelidade ao sítio natal (Ruusila et al. 2001).

Estudos detalhados sobre Passeriformes migratórios têm revelado uma tendência de fidelidade dos indivíduos, sobretudo, machos adultos, aos mesmos sítios utilizados para reprodução ao longo de sucessivos anos (Austin 1949, Harvey et al. 1979), principalmente para

espécies que se reproduzem em ambientes florestais ou arbustivos (Porneluzi e Faaborg 1999). Este comportamento é denominado de filopatria e a dinâmica deste processo pode apresentar particularidades conforme o habitat, o sucesso reprodutivo, a idade e o sexo dos indivíduos (Harvey et al. 1979, Sanz 2001). O retorno de espécies migratórias para os mesmos sítios de reprodução evidencia uma considerável orientação e sugere muitos benefícios evolutivos. Tempo e energia são otimizados, pois os indivíduos filopátricos já sabem onde buscar os recursos necessários (alimento, local e material para ninho) e a localização de predadores (Murphy 1996), principalmente se em anos anteriores a reprodução foi bem sucedida (Porneluzi 2003). Entretanto, populações com marcada filopatria podem ter prejuízos no sucesso reprodutivo e conseqüentemente efeitos negativos sobre suas populações quando seus habitats de reprodução sofrem qualquer tipo de perturbação (Jones et al. 2007).

A manutenção de territórios com fidelidade dos indivíduos aos mesmos sítios por sucessivos anos depende das condições do habitat ótimo para cada espécie (Cody 1985). Aves especialistas de campo tendem a apresentar acentuada sensibilidade quanto à degradação de seu habitat (Jones et al. 2007, Azpiroz e Blake 2009). Espécies classificadas como obrigatórias de campo como a maioria dos *Sporophila* spp. (Vickery et al. 1999) têm na perturbação dos seus habitats o principal motivo de declínio populacional (Bencke et al. 2003, Areta 2010). Em aves de ambientes abertos a escolha apropriada do sítio para nidificação é importante, pois pode influenciar o sucesso reprodutivo das mesmas (Mezquida 2004, Aguilar et al. 2008). Além da importância de cunho conservacionista o habitat ou a seleção de habitat tem sido apontado como um mecanismo chave no isolamento reprodutivo de linhagens evolutivas ou espécies neste grupo (Sick 1963, Areta 2010, Repenning et al. 2010b). Nos campos de altitude do sul do Brasil até quatro espécies do gênero podem habitar determinadas áreas de campos em simpatria e a segregação por habitat ou sítios de nidificação parece fundamental para ocorrência de tal fenômeno (Repenning et al. 2010a). Rovedder (2011) apresentou os primeiros dados quantitativos acerca de seleção de sítio de nidificação de uma destas espécies (*S. melanogaster*) e os resultados

corroboram a proposição de que as espécies deste grupo apresentam alta seletividade quanto à qualidade de seu habitat nos territórios reprodutivos.

Neste estudo nós: (1) descrevemos o sistema reprodutivo; (2) estimamos as taxas de retorno anual (filopatria) à área natal e aos sítios de reprodução de machos, fêmeas, jovens e adultos; (3) avaliamos os parâmetros ecológicos e sociais relacionados ao tamanho e estabilidade dos territórios; (4) caracterizamos a estrutura florística dos territórios e avaliamos qualitativa e quantitativamente a seleção de sítios de nidificação da espécie (considerando orografia, composição, densidade e estrutura vegetacional e fogo); (5) determinamos como o manejo com fogo pode afetar o habitat e, por consequência, a dinâmica da territorialidade através de um estudo de caso; e (6) discutimos sobre as características do sistema de reprodução e territorialidade de *S. aff. plumbea* comparando com outros congêneres ou mesmo espécies de aves filogeneticamente próximas.

Material e Métodos

Área de estudos

Conduzimos os estudos sobre territorialidade e reprodução da população de *S. aff. plumbea* em três localidades selecionadas pelo critério que levou em conta principalmente o número de espécimes/casais registrados em cada área e as condições logísticas de trabalho nas mesmas baseado em estudo piloto. São todas áreas particulares e nenhuma delas está contemplada em Unidades de Conservação ou possui qualquer tipo de proteção legal. No sudeste de Santa Catarina amostramos uma área (área 1) de 1.000 ha cortada pelo rio Lava-Tudo que divide os municípios de São Joaquim e Lages (coordenada central 28°18'48''S, 50°54'02''W) podendo ser considerada uma localidade a leste e outra a oeste do rio. No nordeste do Rio Grande do Sul amostramos outras duas áreas disjuntas e distantes entre si cerca de 75 km, uma no município de Vacaria (área 2) com 650 ha (28°08'20''S, 50°54'02''W) e uma em Bom Jesus (área 3) com 200 ha (28°40'52''S, 50°28'18''W) (Figura 2.1). Estas áreas são caracterizadas, numa escala mais ampla, por mosaicos de campos com distintas fisionomias (e.g. campos arbustivos, capinzais,

pequenos banhados) e fragmentos de florestas com araucárias (Floresta Ombrófila Mista) e estão situadas na cota de 750 até 1000 m de altitude. Os sítios estudados são destinados exclusivamente a pecuária extensiva com baixos índices de lotação de gado (0,6 cabeças/ha) onde a queima anual ou bianual dos campos é feita nos meses de julho a setembro, no inverno. Os campos arbustivos, habitat de *S. aff. plumbea*, se caracterizam por apresentarem grande densidade de arbustos altos (maiores que 1,5 m de altura) (e.g. *Escallonia megapotamica*, *Eupatorium* spp, *Vernonia* spp. *Baccharis* spp., *Myrcia* spp.) e manchas com capinzais de porte elevado (e.g. *Saccharum angustifolium* e *Andropogon lateralis*).

Este tipo específico de campo atualmente está restrito a áreas de relevo muito acidentado e íngreme, dentro de grandes vales e se mantém de forma relictual como encaves entre florestas com araucária e campos mais gramináceos e ralos dos platôs. O papel erosivo dos rios de montanha (de média e alta velocidade) como o rio Pelotas, rio das Antas, rio dos Touros e Lava-Tudo e seus afluentes acabaram gerando terrenos escarpados ou fortemente íngremes em seus vales com solos rasos e afloramentos de basalto (Horbach et al. 1986). Nestes vales os campos são mais arbustivos e, portanto, diferentes quanto à fisionomia das formações mais gramináceas típicas dos platôs de relevo mais suave na região conhecida como Campos de Cima da Serra (CCS) (Figuras 2.2 – 2.4).

Na primavera e verão a amplitude térmica diária nessas áreas oscila bastante podendo variar de 10° C a 35° C em um mesmo dia (obs. pess.). Segundo a classificação de Köppen o clima da região estudada é do tipo Cfb ou Mesotérmico Úmido com verões brandos (Vieira 1984). Uma boa definição para o clima local foi proposta por Maluf (1999) que o considera equivalente ao Temperado Úmido. A temperatura média anual é de 15,7°C (11,1°C – 21,6°C) (Rambo 2000) com invernos marcados por temperaturas abaixo de zero.

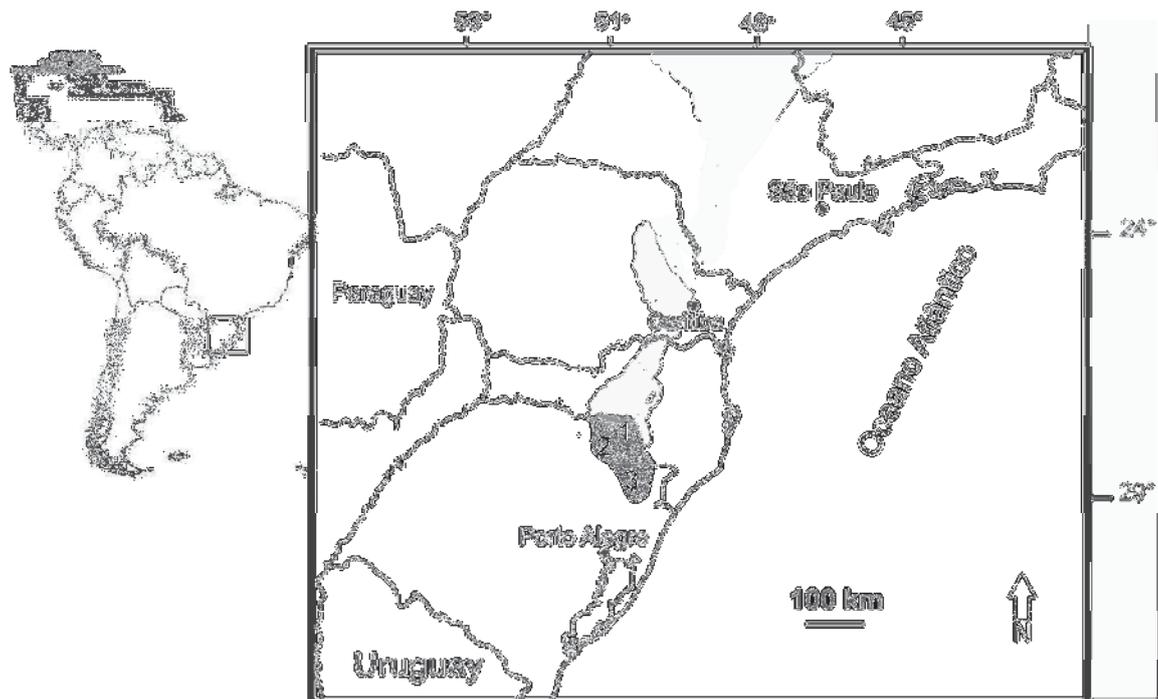


Figura 2.1. Distribuição das áreas de estudo na região dos Campos de Cima da Serra do sudeste de Santa Catarina e nordeste do Rio Grande do Sul. Área dos campos do vale do rio Lava-Tudo, municípios de Lages e São Joaquim, Santa Catarina (1). Área junto ao vale do rio Leão, município de Vacaria (2) e área próxima ao vale do rio das Antas, município de Bom Jesus (3).

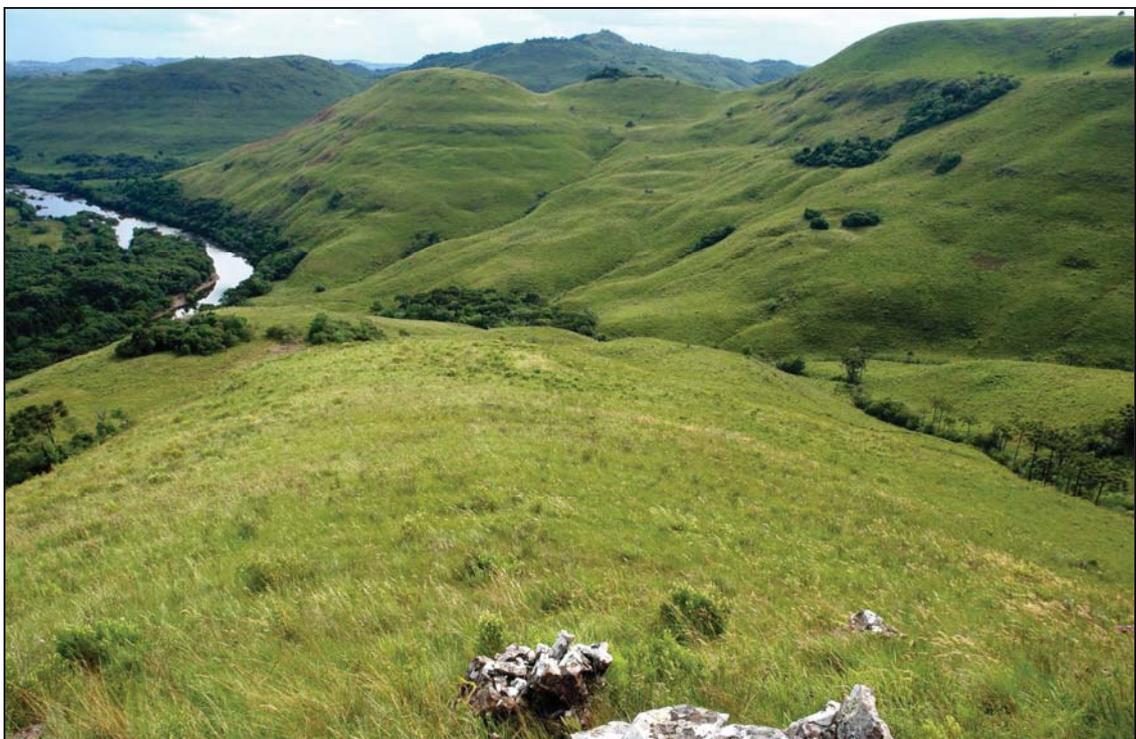


Figura 2.2. Vista dos campos do vale do rio Lava-Tudo, município de Lages, à direita do rio, e município de São Joaquim, à esquerda do rio, Santa Catarina (Área 1).



Figura 2.3. Mosaico de campos arbustivos e fragmentos de floresta com araucárias junto ao vale do rio Leão, município de Vacaria, Rio Grande do Sul (Área 2).



Figura 2.4. Mosaico de campos arbustivos e fragmentos de floresta com araucárias, próximo ao vale do rio das Antas, município de Bom Jesus, Rio Grande do Sul (Área 3).

Trabalho em campo

Realizamos as atividades de campo de outubro a abril ao longo de quatro temporadas de reprodução (de 2007-2008 até 2010-2011). Para avaliação dos parâmetros relacionados aos

sistemas de acasalamento e territorialidade da espécie inicialmente realizamos a captura e marcação dos indivíduos adultos e ninhegos. Os adultos foram capturados com maior eficiência enquanto permaneciam com seu ninho ativo. A captura foi feita com redes de neblina e utilização de uma “chama” (espécime macho domesticado mantido numa gaiola com armadilhas do tipo alçapão). Anilhamos os ninhegos com cinco dias de vida ou mais. Isto por que, deste momento em diante, os riscos dos adultos abandonarem os ninhos são praticamente nulos e os filhotes já estão com os metatarsos bem desenvolvidos para a colocação das anilhas. Cada indivíduo recebeu uma anilha metálica do Centro de Estudo para a Conservação das Aves (CEMAVE – ICMBio) e uma combinação única de anilhas coloridas de plástico (Figura 2.5). Em seguida tomamos as medidas morfométricas padrão de cada indivíduo (Sick 1997) e coletamos uma amostra de sangue conforme protocolo de Mata e Bonatto (2006). Este procedimento permitiu então que cada indivíduo fosse monitorado *a posteriori* em campo apenas com auxílio de binóculos (9 x 40 mm) e luneta (20 x 60 mm).



Figura 2.5. Ilustração de marcação (anilhamento) de ninhegos e adultos. À esquerda, ninhego com cerca de cinco dias de vida, à direita, macho adulto.

Sistemas de acasalamento

Para determinar com segurança os pareamentos consideramos apenas observações de casais com um ninho num território explicitamente demarcado onde pelo menos o macho estivesse anilhado. Para caracterizar o padrão temporal de ocupação dos territórios a cada nova estação reprodutiva pelos indivíduos sexualmente ativos realizamos contagens semanais de indivíduos discriminando a idade (machos pardos = um e dois anos e machos cinza = três anos ou

mais) e o sexo de cada um. Assumimos como cópula extra-par quando uma fêmea anilhada pareada com determinado macho anilhado copulou com um macho com diferente combinação de anilhas ou mesmo sem anilhas.

Territorialidade

Território, ou território reprodutivo, foi definido como sendo a área máxima defendida por um determinado macho, associada ao local do ninho e criação dos jovens (i.e. classificação Tipo 1 segundo Welty e Baptista [1988] ou tipo A segundo Nice [1941]). Não consideramos, por exemplo, áreas neutras de agressividade, como locais de forrageio, estabelecidas além dos limites defendidos pelos machos.

O comportamento de territorialidade foi acompanhado de forma oportunista ao longo das temporadas 2007-2008 a 2009-2010. Os comportamentos de disputas e demarcação de territórios foram avaliados qualitativamente.

Filopatria

Medimos a fidelidade aos sítios de reprodução ou locais de nascimento (filopatria natal) calculando a taxa de retorno bruta dos indivíduos anilhados. Calculamos separadamente a taxa de retorno dos indivíduos em três temporadas reprodutivas 2008-2009 a 2010-2011. Avaliamos a filopatria de acordo com a idade e sexo dos indivíduos (i.e. *fledglings*, machos pardos [um e dois anos], machos cinza [três anos ou mais] e fêmeas). A filopatria anual foi medida pela razão entre o número de indivíduos anilhados que foram observados numa estação e o número total de indivíduos com anilha ao final da temporada reprodutiva precedente.

Tamanho dos territórios

Realizamos o mapeamento e estimativa de tamanho da área dos territórios reprodutivos através do método de sobreposição de polígonos *sensu* Odum e Kuenzler (1955). Método este considerado eficiente para espécies conspícuas de áreas abertas (Marini et al. 2010). Utilizamos como premissa para a eficácia do método a segura identificação dos machos territoriais com combinações exclusivas de anilhas. Consideramos um macho territorial quando este esteve pareado e com ninho ou quando permaneceu defendendo uma mesma área pelo período

equivalente a um evento reprodutivo (27 dias, ver capítulo 3) mesmo que não tivesse associado a um ninho encontrado ou pareado a uma fêmea (caso de alguns machos pardos). Quando tivemos dúvidas em relação aos limites territoriais defendidos por um determinado macho utilizamos a técnica de *playback* para definir com precisão os limites territoriais deste, visto que esses machos respondem de forma eficiente a tal estímulo.

Com o auxílio de um aparelho de GPS (*Global Position Systems*) em cada território reprodutivo tomamos múltiplas coordenadas geográficas dos locais utilizados pelos machos que foram sistematicamente seguidos durante suas atividades de demarcação territorial. O mapeamento dos territórios foi realizado durante a fase inicial de nidificação (construção do ninho e incubação), para aqueles machos com ninhos, e de forma oportunista para machos aparentemente sem ninhos e/ou sem fêmeas. Utilizamos o programa GPS TrackMaker Pro versão 3.6 para traçar e sobrepor múltiplos polígonos. O maior polígono obtido foi considerado como território de reprodução. Fizemos a sobreposição dos polígonos máximos (territórios) sobre imagens de satélite do Google Earth (© Google) para visualizar a distribuição espacial dos territórios dentro das áreas amostradas.

Estabilidade dos territórios

Consideramos um território estável quando seus limites apresentaram sobreposição de área igual ou maior que 70 % entre uma estação reprodutiva e outra. A estabilidade temporal foi assumida para aqueles territórios que se mantiveram por três temporadas de reprodução no mínimo nos mesmos locais, desconsiderando-se aqui a identidade do macho que o defendeu em cada temporada reprodutiva estudada. Um território foi considerado isolado quando a localização do território vizinho mais próximo superou a distância de 134 m (i.e. diâmetro médio dos territórios medidos neste estudo).

Seleção de sítio de nidificação e estrutura florística dos territórios

Em duas temporadas reprodutivas 2007-2008 e 2008-2009 quantificamos variáveis de habitat relacionadas a seleção de sítio de nidificação. Medimos a composição florística, estrutura da

vegetação, condição de solo e declividade do terreno nas áreas de reprodução da espécie ao final de cada uma dessas temporadas. Como unidade amostral, definimos uma parcela de 4 m² (2 x 2 m; subamostra), delimitada no solo com uma corda. No local de 27 ninhos encontrados, estabelecemos uma parcela núcleo (com a planta do ninho no centro) e quatro periféricas, distantes 10 m da parcela central (Figura 2.6). A parcela central, considerada o local de nidificação propriamente e as outras quatro representando o meso-habitat associado ao local do ninho (adaptado de Martin e Geupel 1993, Jones e Robertson 2001).

Para cada conjunto de cinco parcelas (amostras) estritas ao local do ninho (parcelas ninho), foram avaliadas cinco parcelas controle (parcelas não-ninho). Seleccionamos as parcelas não-ninho aleatoriamente *in situ* na mesma matriz campestre a partir de áreas reconhecidamente não utilizadas para nidificação ou sem territórios estabelecidos da espécie. *A priori* nós definimos que uma parcela controle não poderia incluir ambientes diferentes da matriz (i.e. não campestre), deveria necessariamente distar até no máximo 100 m dos limites de um território qualquer e estar inserida na área de aproximadamente 1.000 ha recorrida para a procura dos ninhos. Portanto, amostramos o mesmo número de parcelas para áreas com e sem atividade de nidificação (n = 135 em cada tratamento).

Em cada parcela (n = 270), mensuramos variáveis da estrutura, abundância e composição florística. Para estrutura definimos três classes de altura para a vegetação: (1) baixa (< 30 cm de altura), a parte que compreende a porção vegetativa de gramíneas, pequenas ervas e plantas rasteiras e estruturas vegetativas de *Eryngium* spp.; (2) média (< 80 cm de altura), caracterizada por pequenos arbustos (e.g. *Vernonia* spp., *Baccharis* spp.), densas touceiras e colmos de gramíneas (e.g. *Andropogon lateralis*, *Eragrostis* spp.) e (3) alta, ou estrato emergente (> 80 cm de altura, podendo atingir 3 a 4 m) característica pela presença de arbustos altos com copas mais amplas (e.g. *Escallonia megapotamica*, *Myrcia bombicina*), inflorescências longas de gramíneas (e.g. *Saccharum angustifolia*), pendões de caraguatás (*Eryngium horridum*) e arvoretas esparsas, (Figura 2.7). Com base nessas categorias mensuramos a porcentagem de solo exposto, ou qual o percentual de área de cada parcela era coberto por vegetação do estrato baixo, médio e alto. O

método utilizado para esta estimativa de cobertura foi adaptado de Daubenmire (1959), o qual avalia a ocupação por cada espécie vegetal em uma projeção vertical de uma área previamente determinada, em classes de porcentagem. Estimamos a cobertura anotando quanto de cada parcela de 4 m² era ocupada por cada faixa em projeção vertical.

Estimamos a cobertura lateral da vegetação (densidade de vegetação em vista lateral) com uma placa colorida de 100 cm de altura por 80 cm de largura, disposta verticalmente a partir do solo em um dos lados da parcela. No lado oposto à placa e a 2 m de distância, um observador fazia a leitura, com linha de visão na altura de 80 cm do solo (observador abaixado), da ocupação pelo estrato baixo da vegetação (até 30 cm) e médio (até 80 cm) da placa. Para estimativa da ocupação do estrato alto a placa foi posicionada a partir da altura média de 80 cm). Ausência de obstrução visual foi considerada zero e 100%, totalmente obstruído (não se vê a placa) (Figura 2.8). Adaptamos esse método a partir do método de Robel et al. (1970), que utiliza uma vara ao invés da placa. A declividade em cada parcela foi medida com um clinômetro (transferidor), a 5 m da parcela, perpendicularmente à face ocupada no morro.

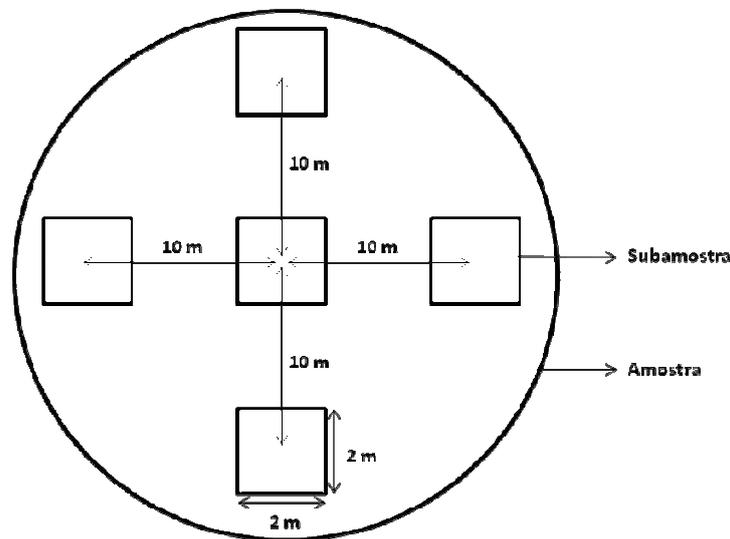


Figura 2.6. Representação da distribuição espacial das amostras e subamostras utilizadas durante o levantamento de características fitossociológicas dos sítios de nidificação (parcela central = ninho) e parcelas periféricas aos ninhos e locais sem ninhos denominados não-ninho (parcela central mais quatro parcelas controle). Retirado de Rovedder (2011).

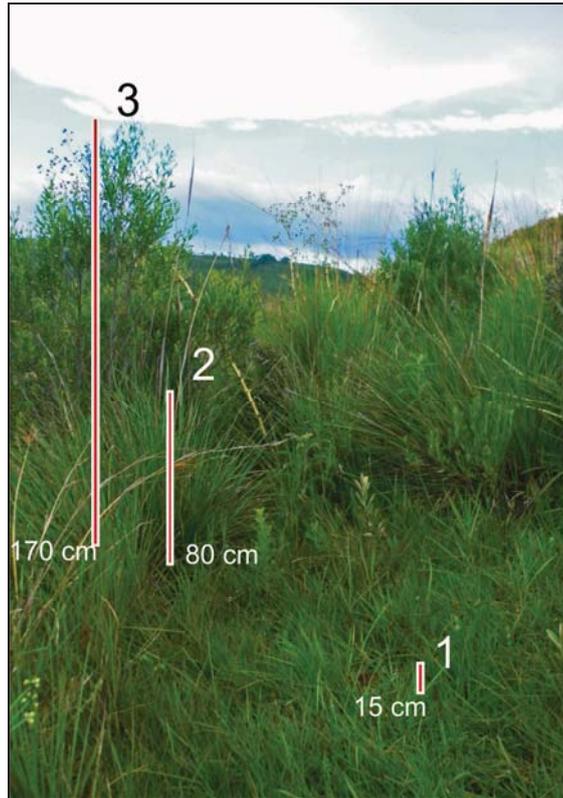


Figura 2.7. Ilustração da estratificação da vegetação dos campos nos territórios de *Sporophila* aff. *plumbea*. Os números 1, 2 e 3 representam os três estratos definidos *a priori*, antes da realização das amostragens. As barras verticais indicam medidas de folhas de gramíneas estoloníferas (15 cm) em mancha de campo ralo, medidas de arbustos baixos e touceiras de *Saccharum angustifolium* (~80 cm) e arbustos altos *Escallonia megapotamica*, *Eupatorium polystachyum* e inflorescência de *Eryngium horridum* (~170 cm).

A composição florística foi avaliada quantificando-se o número de indivíduos de cada espécie de planta presente nas parcelas. Quando não foi possível determinar a espécie em campo, foram preparadas exsiccatas para encaminhar a especialistas. Consideramos como indivíduo a parte vegetativa das plantas, separando, em alguns casos (e.g. *Saccharum angustifolium* e *Eryngium horridum*), o número de touceiras (vegetativo) e inflorescências (reprodutivas), por considerarmos porções estruturalmente distintas das plantas. Todas as variáveis consideradas foram mensuradas nas parcelas ninho e não-ninho (controle). Um mesmo observador avaliou cada variável ao longo de todo estudo.



Figura 2.8. Representação do método utilizado para estimar a densidade da vegetação em vista lateral (Cobertura Lateral %) em cada parcela amostrada.

Análises estatísticas

Utilizamos testes não paramétricos quando os dados não correspondiam a uma distribuição normal ou para amostras pequenas, e testes paramétricos em dados que seguiram uma distribuição normal e possuíam amostras grandes ($n > 25$). Para comparar as diferenças nos tamanhos dos territórios de machos de diferentes idades nós utilizamos o teste de *Wilcoxon signed-rank*. Para avaliar diferenças entre variáveis categóricas de estrutura de habitat associada aos sítios de nidificação (ninho) e áreas controle (não-ninho) utilizamos o teste não-paramétrico de Mann-Whitney (ou *Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance*). Para comparar diferenças entre médias do tamanho dos territórios estáveis vs. instáveis utilizamos teste *t-Student*. Utilizamos o *software* Systat 10.0 (SPSS 2000) para essas análises estatísticas e para constatação gráfica de normalidade ou não dos dados (função *plot – probability plot*). Para verificar se havia associação entre a presença ou ausência de ninho em parcelas de vegetação que foram queimadas e que não foram queimadas utilizamos o teste χ^2 a partir do programa Past versão 2.04 (Hammer 1999). Nas avaliações quantitativas padronizamos o número de indivíduos das espécies de planta das parcelas

ninho e não-ninho pela soma, excluimos da análise aquelas espécies de plantas com número de indivíduos inferior a 30 ou com frequência de ocorrência menor que 5% em todas as parcelas. Esse procedimento de exclusão de espécies vegetais se deveu basicamente pelo fato de serem plantas inconspícuas (porte rasteiro) que teriam pouca influência na estrutura da vegetação avaliada de uma maneira geral, bem como pelo fato de gerarem ruído nas análises. Para padronizar os parâmetros relacionados à estrutura do habitat, utilizamos os valores médios das cinco parcelas ninho e das cinco parcelas não-ninho.

Para reduzir a dimensionalidade da comunidade de plantas registradas em parcelas ninho e não-ninho, as similaridades na composição (abundância) e estrutura foram sumarizadas usando Análise de Coordenadas Principais – PcoA – como técnica de ordenação. As diferenças entre locais de ninho e não-ninho foram calculadas usando Distância Euclidiana e a representação gráfica escolhida foi a de dois eixos de ordenação (Minchin 1987). A PCoA foi realizada no programa Past versão 2.04 (Hammer 1999).

Todas as representações gráficas apresentadas foram elaboradas com o auxílio do *software* Sigma-Plot 8.0 ou Excel for Windows 7. Consideramos diferenças estatisticamente significativas aquelas com valor de $P \leq 0,05$.

Resultados

Sistema de acasalamento

A monogamia social foi o sistema de acasalamento predominante. Numa mesma estação reprodutiva 97,6 % (127/130) dos territórios reprodutivos que foram monitorados e tiveram ninhos ocupados por um casal. A bigamia (um macho com duas fêmeas) foi observada em três oportunidades (3/130). Apenas 10% das fêmeas (4/40) se mantiveram pareadas com o mesmo macho por mais de uma temporada de reprodução.

Em quatro oportunidades observamos cópula, ou tentativa de cópula, envolvendo indivíduos extra-par. Estas se caracterizaram, em 100% dos casos, por serem iniciativas de machos periféricos (oportunistas) e por um comportamento de resistência por parte das fêmeas. Ou seja, podem ser classificadas como cópulas forçadas pelos machos extra-par.

Cópulas normais, de fêmeas receptivas aos seus machos, foram precedidas de um movimento característico realizado pelas fêmeas onde estas relaxam as asas levantando a cabeça e cauda e, simultaneamente, fazendo um chiado (Figura 2.9). Então o macho se aproxima em voo ondulado seguido de um canto elaborado (gorgeio) exibindo o espéculo alar branco, para efetuar a cópula (ver capítulo 1). Observamos as cópulas (n = 12) durante a fase final de construção dos ninhos sendo que em duas oportunidades a fêmea já havia feito a postura do primeiro ovo.

Territorialidade

A demarcação e manutenção dos territórios reprodutivos foi uma tarefa exclusiva dos machos. Os machos cinza, mais velhos (três anos ou mais), de *S. aff. plumbea* chegam na área de reprodução cerca de uma semana antes das fêmeas (Figura 2.10). Imediatamente após a sua chegada iniciam as atividades de demarcação de seus territórios manifestando-se principalmente através do canto. Machos pardos, mais jovens, começam a chegar em maior número cerca de um mês depois da chegada dos primeiros machos (Figura 2.10).



Figura 2.9. Representação da postura de recepção para cópula. A fêmea fotografada é de *Sporophila hypoxantha*, contudo mostra o mesmo tipo de movimento realizado pelas fêmeas de *S. aff. plumbea*.

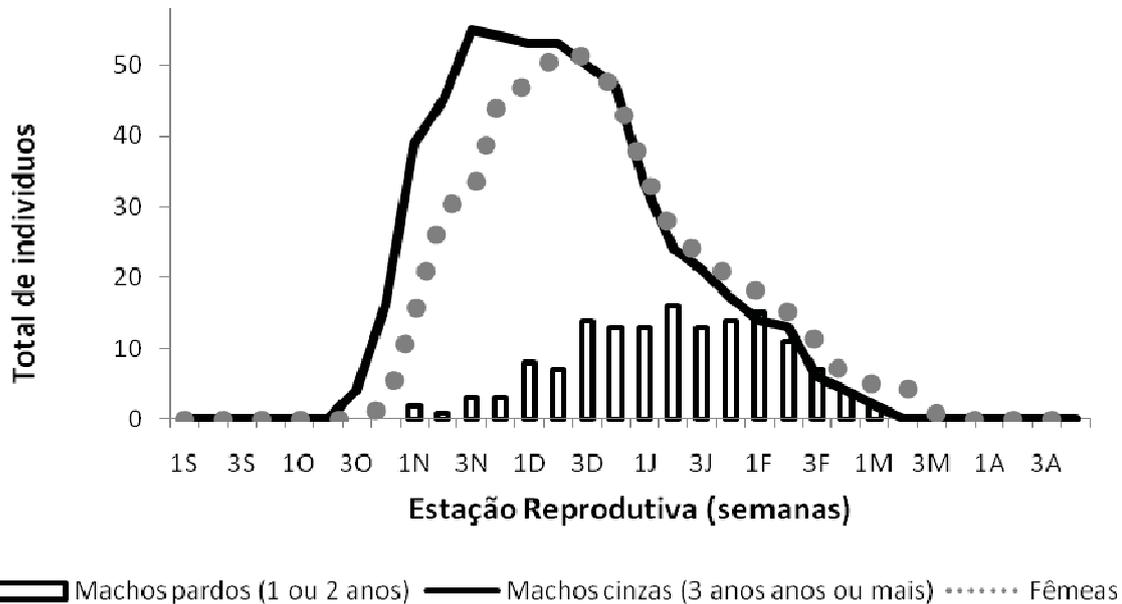


Figura 2.10. Abundância de indivíduos de *Sporophila aff. plumbea* por sexo e idade ao longo de quatro estações reprodutivas (2007-2008 até 2010-2011) nos campos de altitude do Sul do Brasil. 1S = primeira semana de setembro e 3 A = terceira semana de abril.

Os machos investem grande parte de seu tempo cantando em poleiros expostos na paisagem aberta durante todo o dia. Na primeira quinzena de novembro registramos com maior frequência interações agonísticas entre machos territoriais e invasões de territórios virtualmente estabelecidos. Disputas entre machos por um território em alguns casos duraram até cinco dias. Inicialmente, dois machos em disputa emitem de forma intermitente seus cantos territoriais (detalhes na seção vocalizações do capítulo 1) se mantendo relativamente distantes dentro dos limites equivalentes a um território. Sempre um dos indivíduos tem mais iniciativa para expulsar seu concorrente do que o outro. Quando ocorrem aproximações entre dois machos, em geral em sítios de alimentação dentro dos territórios, as disputas envolvem a emissão de uma vocalização agonística específica de interação entre machos (detalhes na seção vocalizações do capítulo 1). As disputas também envolvem voos de perseguição no estrato baixo da vegetação e muita comunicação visual com posturas de abrir e fechar a asa características de agressividade (e.g. exposição dos espículos alares brancos e posição esticada verticalmente deixando a cabeça e o pescoço delgados, numa postura que parece aumentar o volume do bico) (Figura 2.11).

Em algumas ocasiões as disputas territoriais culminaram em agressões físicas levando os indivíduos a aparente exaustão (comportamento de fadiga). As disputas mais duradouras, com maior investimento de ambos machos concorrentes, envolveram machos com plumagem cinza. Machos pardos também interagem em duelos territoriais, contudo mostram-se via de regra mais tímidos (submissos) em confrontos com machos mais velhos (cinza).

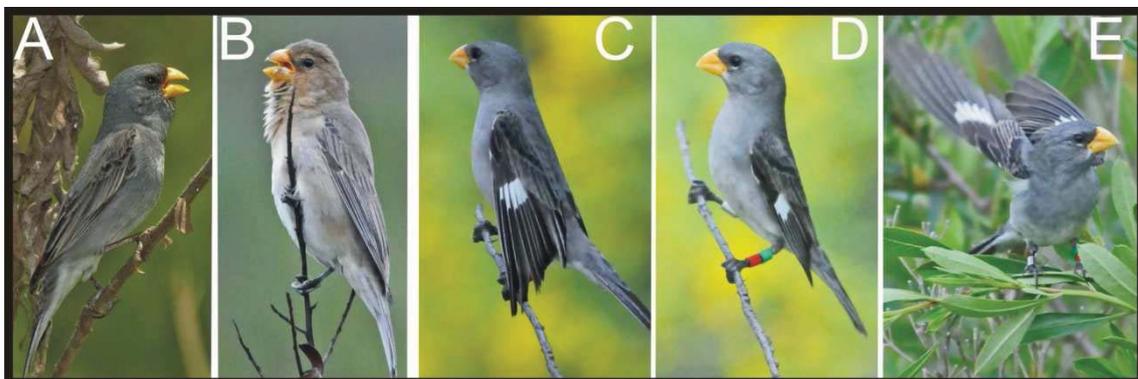


Figura 2.11. Machos territoriais de *Sporophila* aff. *plumbea*. (A) Macho de 4 anos (B) macho de 2 anos, ambos em disputa de canto territorial; (C) macho em postura de duelo levantando o corpo verticalmente e mostrando as marcas brancas nas asas, (D) peito projetado à frente, cabeça e

pescoço delgados para ressaltar o volume do bico, e (E) movimentos rápidos de abrir fechar as asas relacionadas a sinais visuais e sons mecânicos produzidos pelas asas.

Machos pareados não toleram a presença de outro macho dentro de seu território, sobretudo nos estágios iniciais da nidificação, quando as fêmeas estão no período fértil. Em relação às fêmeas, foram extremamente vigilantes, seguindo-as a poucos metros de distância durante o forrageio e em suas viagens para construção de ninho. Este comportamento caracterizou-se por contato visual, e, principalmente por vocalizações específicas (detalhes na seção vocalizações do capítulo 1). Interações agonísticas interespecíficas (com outros *Sporophila* spp.) também foram comumente observadas neste mesmo período da nidificação.

Filopatria

Sporophila aff. *plumbea* apresenta fidelidade aos territórios de reprodução e também à área ou localidade natal. As taxas de retorno aos territórios são mais altas em machos de três anos ou mais do que em fêmeas e machos pardos. Quarenta e um por cento (n = 31) dos machos cinza monitorados retornaram aos mesmos territórios de estação(ões) anterior(es) e 15% (n = 31) retornam para territórios próximos. Por outro lado, fêmeas (n = 36) e machos pardos (n = 36) tenderam a ter menos fidelidade aos territórios de reprodução, do que às localidades que ocuparam na estação de reprodução anterior. A filopatria natal (n = 67 ninhegos) apresentou as taxas mais baixas de filopatria observadas entre os indivíduos de diferentes idades e sexos da população sob estudo (Figuras 2.13 - 2.16).

Os machos cinza (15%) que se mostram filopátricos à localidade de reprodução, mas que mudaram de territórios dispersaram, em média, distâncias de 734 m ($\pm 0,60$ m, n = 11) com distâncias variando entre 170 m e 1.444 m. Machos pardos dispersaram distâncias médias de 618 m ($\pm 0,47$ m, n = 4), com distâncias variando entre 253 m e 900 m, enquanto fêmeas dispersaram distâncias médias de 2.064 m ($\pm 0,39$ m, n = 7) com distâncias variando entre 1.126 e 3.664 m.

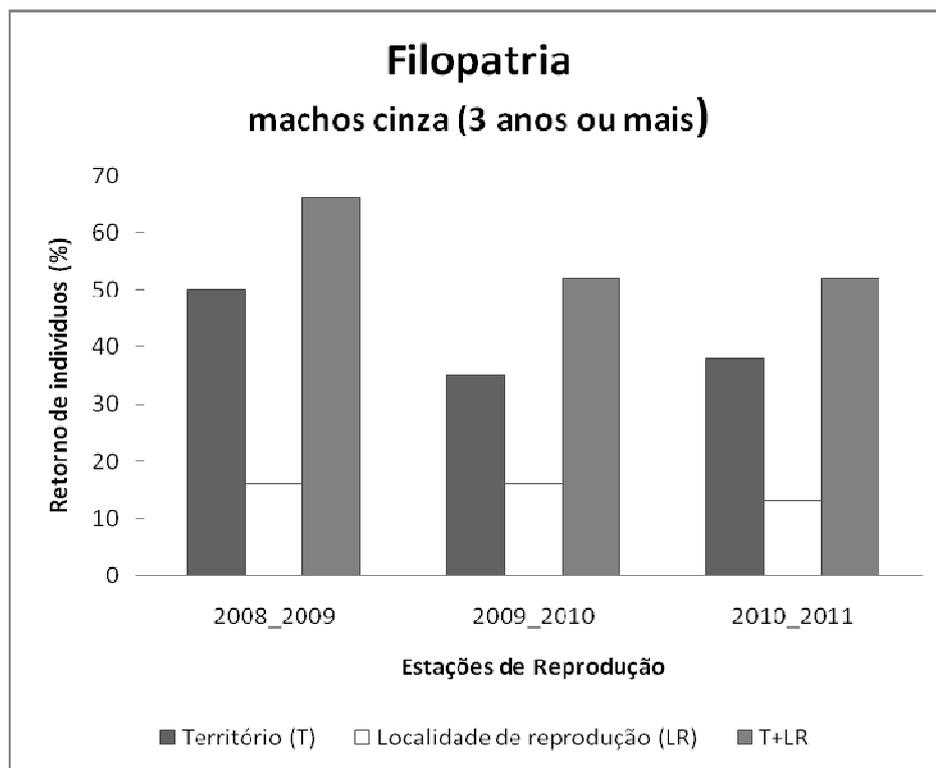


Figura 2.13. Taxa de retorno anual aos mesmos territórios reprodutivos e localidades de machos de três anos ou mais de *Sporophila* aff. *plumbea* monitorados nas temporadas de 2007-2008 a 2010-2011 nos campos de altitude do sul do Brasil.

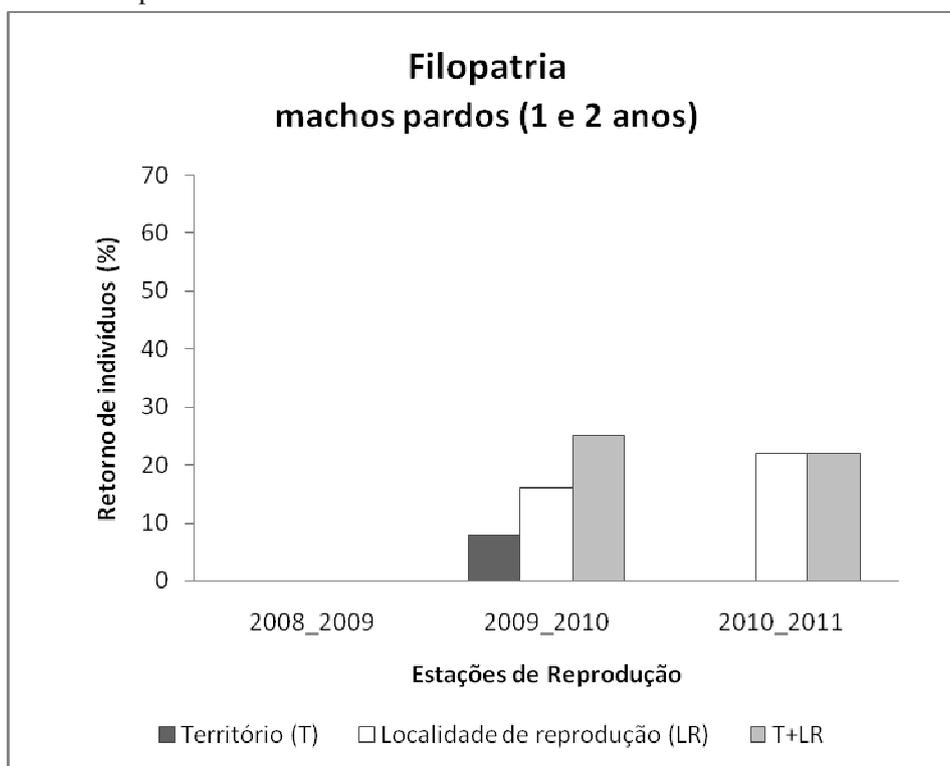


Figura 2.14: Taxa de retorno anual aos mesmos territórios reprodutivos e localidades de machos pardos de *Sporophila* aff. *plumbea* monitorados nas temporadas 2007-2008 a 2010-2011 nos campos de altitude do sul do Brasil.

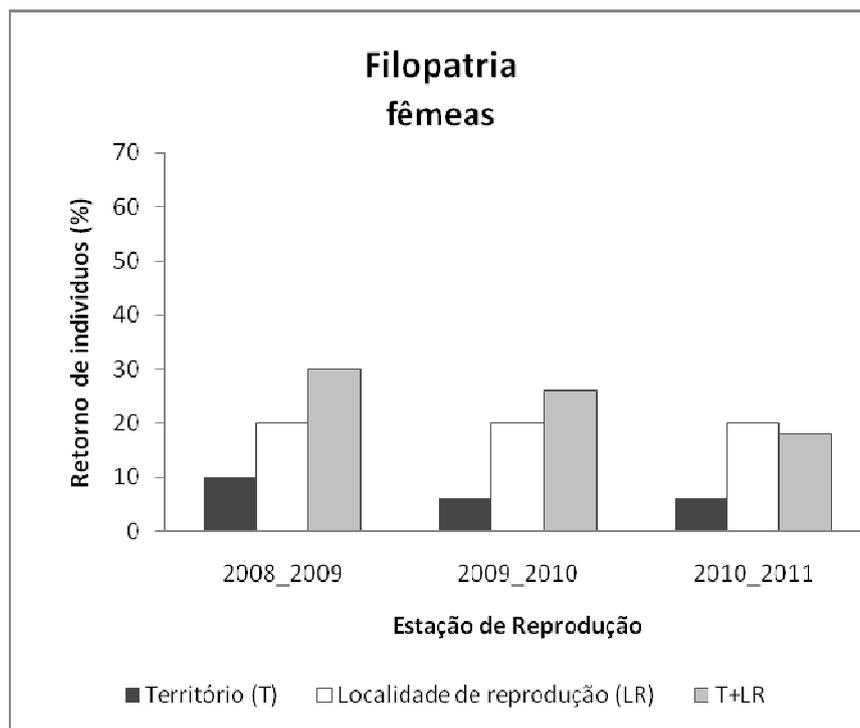


Figura 2.15. Taxa de retorno anual aos mesmos territórios reprodutivos e localidades de fêmeas de *Sporophila* aff. *plumbea* monitoradas nas temporadas de 2007-2008 a 2010-2011 nos campos de altitude do sul do Brasil.

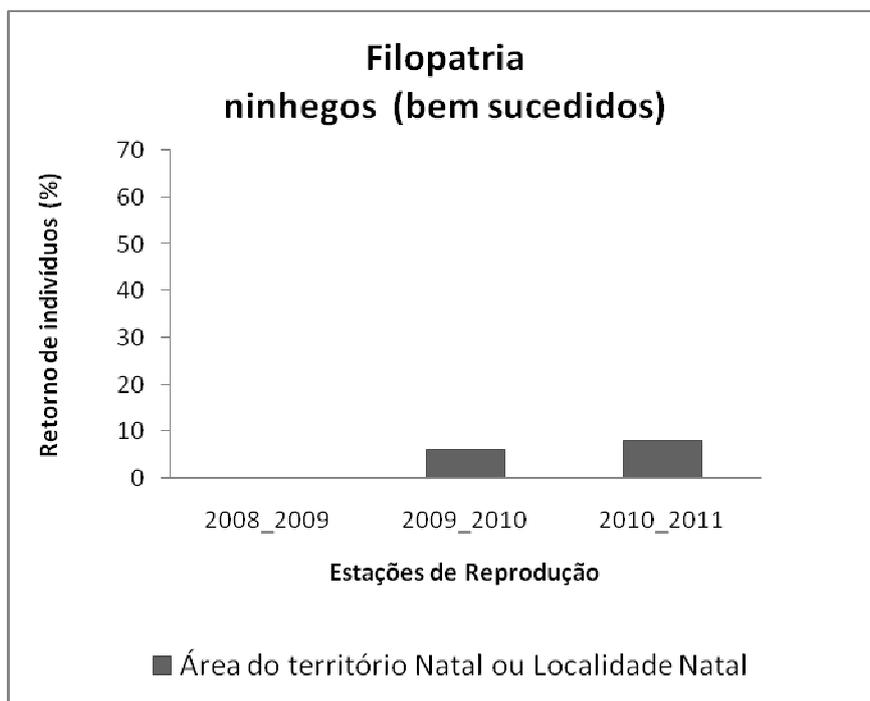


Figura 2.16. Taxa de retorno anual (filopatria natal) dos indivíduos de *Sporophila* aff. *plumbea* obtida a partir do monitoramento de *fledglings* anilhados nas temporadas de 2007-2008 a 2010-2011 nos campos de altitude do sul do Brasil.

Distribuição espacial, estrutura e composição do habitat nos territórios

Nas localidades estudadas, os territórios de *S. aff. plumbea* não ocuparam de forma contínua a paisagem de campos arbustivos, potenciais para sua ocorrência. Encontramos territórios agrupados (três até 10) de forma contígua, com pouca ou sem sobreposição de seus limites (Figura 2.17). Locais mais propícios para o estabelecimento de territórios de *S. aff. plumbea* foram terrenos de relevo acidentado e íngreme invariavelmente associados a pequenos córregos sem cobertura florestal e sempre dentro de vales de grandes rios em regiões montanhosas (Figura 2.18).

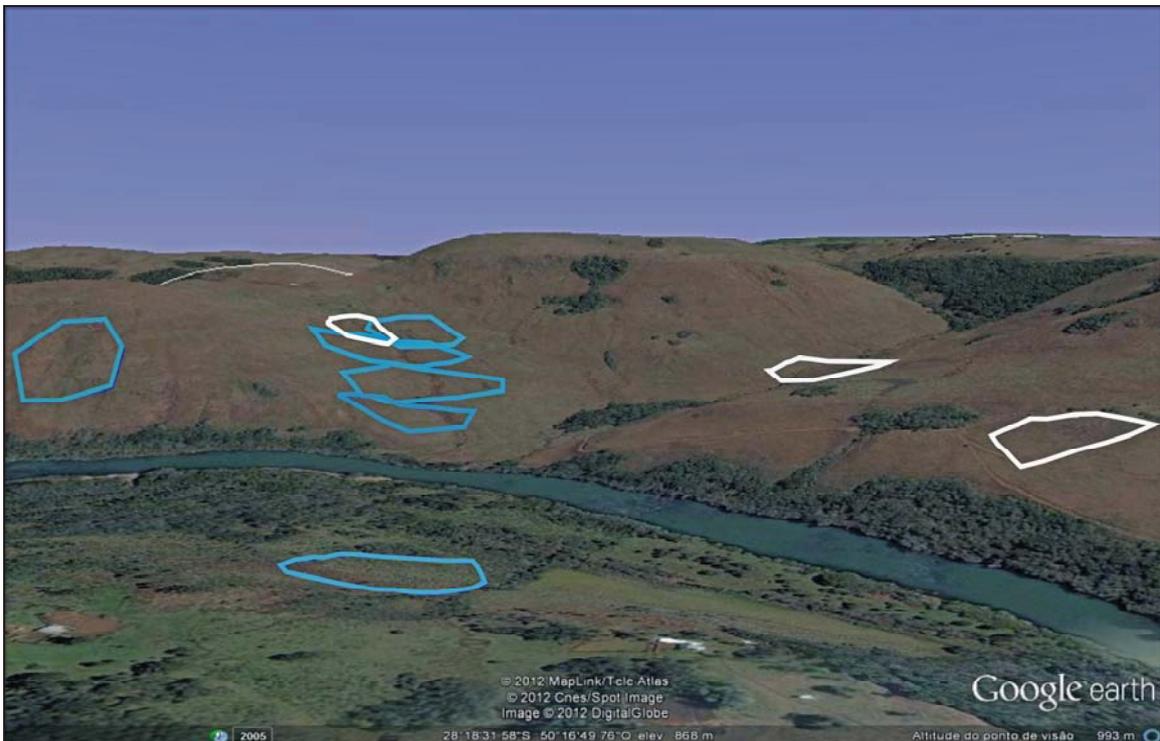


Figura 2.17. Distribuição espacial de nove territórios de *Sporophila aff. plumbea* dentro de uma parcela da área amostrada de 1.000 ha de campos e fragmentos de floresta com araucária junto ao vale do rio Lava-Tudo, Lages / São Joaquim, Santa Catarina. Polígonos azuis - machos cinza de três anos ou mais; polígonos brancos - machos pardos de um ou dois anos. Os territórios contíguos seguem ao longo de um córrego de campo (ver detalhe Figura 2.18).



Figura 2.18. Foto ilustrando um típico córrego de campo em uma ribanceira do vale do rio Lava-Tudo em Lages / São Joaquim, Santa Catarina. Córregos como este formam canchadas povoadas com arbustos, e, é associada a esse tipo de ambiente que *Sporophila* aff. *plumbea* ocorre.

A estrutura da vegetação nos locais dos territórios é caracterizada por três diferentes estratos: 1) estrato baixo, formado por pasto ralo ou com algumas inflorescências pequenas de *Piptochaetium* spp., *Paspalum* spp. e *Andropogon* spp. (Poaceae), elementos da dieta da espécie; 2) estrato médio, formado por touceiras grandes de gramíneas (e.g. *Saccharum angustifolium*) e arbustos dos gêneros *Vernonia*, *Eupatorium* e *Baccharis* (Asteraceae) atingindo cerca de 80 a 100

cm de altura; 3) estrato alto formado em algumas áreas principalmente por *Escallonia megapotamica* (Escalloniaceae), *Myrcia bombicina* (Myrtaceae), *Baccharis articulata* e *B. dracunculifolia* e inflorescências de *Saccharum angustifolium* e *Eryngium horridum* (Apiaceae). Arvoretas esparsas ou isoladas que se sobressaem na fisionomia arbustiva dos territórios são sempre um elemento florístico importante dentro dos mesmos (e.g. *Agarista eucaliptoides* [Euricaceae], *Schinus terebinthifolius* [Anacardiaceae] e *Acca sellowiana* [Myrtaceae]) (Figura 2.19). Outro elemento importante para o estabelecimento dos territórios é a disponibilidade de água limpa e corrente no próprio território ou próxima a ele (Figuras 2.18 e 2.23).



Figura 2.19. Fisionomia geral da área de um território típico de *Sporophila aff plumbea*. As arvoretas *Schinus therebintifolius* (entre rochas), *Agarista eucalipitoides* e *Acca sellowiana* emergentes na vegetação de campo arbustivo servem de poleiros de canto para os machos territoriais.

Seleção de sítios de nidificação

Encontramos diferenças significativas relacionadas a estrutura do habitat quando comparamos parcelas associadas ao sítio de reprodução (ninho) e parcelas em áreas controle (não-ninho). As variáveis medidas que mostram as diferenças entre parcelas ninho e não-ninho são apresentadas na Tabela 2.1.

Análise multivariada de coordenadas principais (PCoA) demonstrou num plano espacial (2 eixos) que 88,5% da variabilidade associada ao habitat dos sítios de reprodução (parcelas ninho e

não-ninho) pode ser explicada pela estrutura da vegetação. A ordenação no eixo 1 explicou 68,6% e a ordenação no Eixo 2 16,96% da variação encontrada entre parcelas ninho e não-ninho (Figura 2.20). A mesma análise (PCoA) considerando a abundância das espécies de plantas que compõem os campos estudados demonstrou que a ordenação explicou 37,8% (Eixo 1) e 13,6% (Eixo 2), ou seja que mais de 50% das variações resultam da abundância de determinadas plantas encontradas nas parcelas ninho e não-ninho (Figura 2.21).

Avaliações qualitativas comparando o “rank” de frequência de ocorrência das principais espécies vegetais que compõem a flora das parcelas ninho e não-ninho de *Sporophila* aff. *plumbea* evidenciam que os arbustos mais altos (estrato alto) e *Eringium horridum* (vegetativo) estão fortemente relacionados aos sítios de nidificação, enquanto campos sem ninhos foram representados por arbustos baixos e touceiras de capins praticamente sem a presença do estrato alto (Tabela 2.2).

A avaliação das amostras de ninho e não-ninho em relação a presença/ausência de fogo na vegetação mostrou que há uma associação estatisticamente significativa desta variável entre áreas com ninho e não-ninho ($\chi^2 = 12,79$, gl=1, $P < 0,001$).

Tabela 2.1. Comparação estatística entre a estrutura da vegetação associada ao sítio de nidificação (ninho) (108 sub-parcelas = 27 parcelas) e parcelas em áreas controle sem ninho (não-ninho) (135 sub-parcelas = 27 parcelas) de *Sporophila* aff. *plumbea*. Valores apresentados abaixo foram obtidos a partir da soma dos *ranks* do teste Mann-Whitney (*Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance* para 54 casos). Os valores estatisticamente significativos ($P < 0,05$) estão em negrito.

Variável da Vegetação	Ninho	Não-ninho	U-test	P
Cobertura do solo – CSOL (%)	555,5	929,5	177,5	0,001
Cobertura do Estrato Baixo – CEB (%)	780	705	402,0	0,516
Cobertura do Estrato Médio – CEM (%)	532	953	154,0	<0,001
Cobertura do Estrato Alto – CEA (%)	943,7	541,5	565,5	0,001
Altura do Estrato Baixo – AEB (cm)	732	753	354,0	0,856
Altura do Estrato Médio – AEM (cm)	662	823	284,0	0,163
Altura do Estrato Alto – AEA (cm)	834,5	650,5	456,5	0,111
Cobertura Lateral Baixa – CLB (%)	644	841	266,0	0,088
Cobertura Lateral Alta – CLA (%)	894,5	590,5	516,5	0,009
Declividade do terreno (°)	970,5	514,5	592,5	<0,001
Presença de Fogo (1/0)	567	918	189,0	<0,001

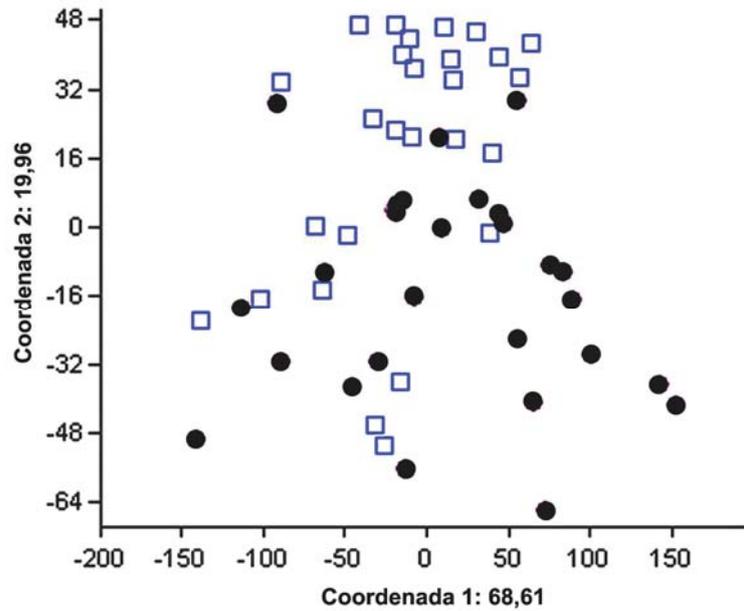


Figura 2.20. Representação espacial dos dois primeiros eixos de ordenação obtidos através de uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA), com base em uma matriz de distâncias Euclidianas da estrutura da vegetação entre amostras de locais com ninhos (●) e não-ninhos (□) de *Sporophila aff. plumbea*. Eixo 1 (68,6%) e Eixo 2 (16,96%).

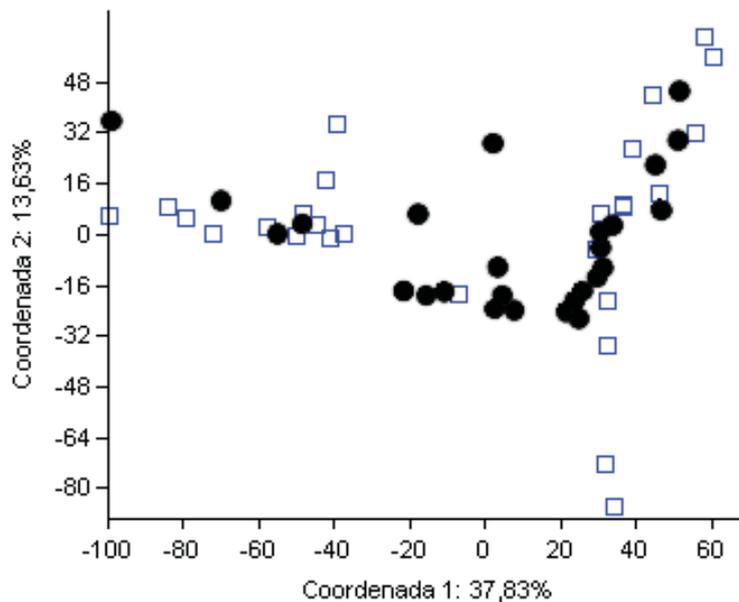


Figura 2.21. Representação espacial dos dois primeiros eixos de ordenação obtidos através de uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA), com base em uma matriz de distâncias Euclidianas, da abundância da vegetação entre amostras de locais com ninhos (●) e não-ninhos (□) de *Sporophila aff. plumbea*. Eixo 1 (37,83%) e Eixo 2 (13,63%).

Tabela 2.2. Frequência de ocorrência (F) das principais espécies de planta que compõem os campos nativos nas áreas estudadas no sul do Brasil.

Espécie planta	NINHO		NÃO-NINHO	
	F	Tipo de Planta	Ranking frequência (F)	Tipo de Planta
<i>Eryngium horridum</i>	66.7	V	1	ArB
<i>Eupatorium multicroenulatum</i>	45.2	ArA	2	Ar B/A*
<i>Eupatorium polystachium</i>	38.5	Ar B/A *	3	ArB
<i>Escallonia megapotamica</i>	37.8	ArA	4	C (V+)
<i>Vernonia chamaedris</i>	34.8	ArB	5	C V
<i>Andropogon lateralis</i>	32.6	C (V+)	6	C (V+)
<i>Andropogon virgatus</i>	28.9	C (V+)	7	C I A
<i>Eupatorium intermedium</i>	26.7	ArA	8	V
<i>Eupatorium serratum</i>	24.4	ArA	9	ArB
<i>Eryngium horridum</i>	24.4	I A	10	ArB
<i>Baccharis rufescens</i>	20.7	ArB	11	ArB
<i>Baccharis dracunculifolium</i>	17.0	ArA	12	ArB
<i>Saccharum angustifolium</i>	17.0	C T	13	Capim
<i>Eupatorium laevigatum</i>	16.3	ArA	15	C (V+)
<i>Baccharis caprairifolia</i>	11.9	ArB	14	ArA
<i>Cunilla incana</i>	11.9	ArB	16	ArB
<i>Saccharum angustifolium</i>	10.4	C I A	17	ArB
<i>Schinus therebintifolius</i>	10.4	Arv	18	V
<i>Baccharis stenocephala</i>	9.6	ArB	19	I A
<i>Baccharis trimera</i>	9.6	ArB	20	ArA
<i>Pterocaulum sp.</i>	9.6	ArB	21	ArB
<i>Baccharis cognatus</i>	8.9	ArB	22	Arv
<i>Eragrostis spp.</i>	7.4	ArB	26	ArA
<i>Baccharis coriifolia</i>	6.7	ArB	27	ArB
<i>Baccharis ocracens</i>	6.7	ArB	23	ArA
<i>Budleja ramboide</i>	6.7	ArB	24	ArA
<i>Eriochrysis cayennensis</i>	0.0	C (V+)	25	ArA
<i>Eryngium elegans</i>	0.0	V	28	ArB

Legenda: Tipo de planta: Arbusto (Ar); Capim (C); Arvoreta (Arv). Estrutura morfológica da planta: vegetativo (V); inflorescência (I). Porte da vegetação: alto (A), baixo (B).

Tamanho dos territórios

O tamanho médio dos territórios mensurados ($n = 71$) entre as temporadas reprodutivas de 2007-2008 a 2011-2012 foi de 1,41 ha ($\pm 0,47$ ha), variando de 0,23 a 3,36 ha. Sete por cento dos territórios mensurados foram de machos de um ano, 16% de machos de dois anos e 76% de machos com três anos ou mais. Territórios defendidos por machos de diferentes idades apresentaram tamanho de áreas diferentes. O tamanho dos territórios de machos de um ano foi em média de 0,39 ha ($\pm 0,08$ ha, $n = 5$), variando de 0,23 a 0,66 ha. O tamanho dos territórios de machos de dois anos foi de 0,78 ha ($\pm 0,10$ ha, $n = 12$) e o tamanho dos territórios de machos de três anos ou mais foi, em média, de 1,60 ha ($\pm 0,07$ ha, $n = 54$) (Figura 2.22). Não foi observada diferença significativa entre tamanhos de territórios de machos de um ano e machos de dois anos ($z = 1,75$, $P = 0,08$). No entanto, territórios de machos com três anos ou mais foram significativamente maiores que os territórios de machos de um e dois anos ($z = 2,02$, $P = 0,04$ e $z = 3,05$, $P = 0,002$, respectivamente).

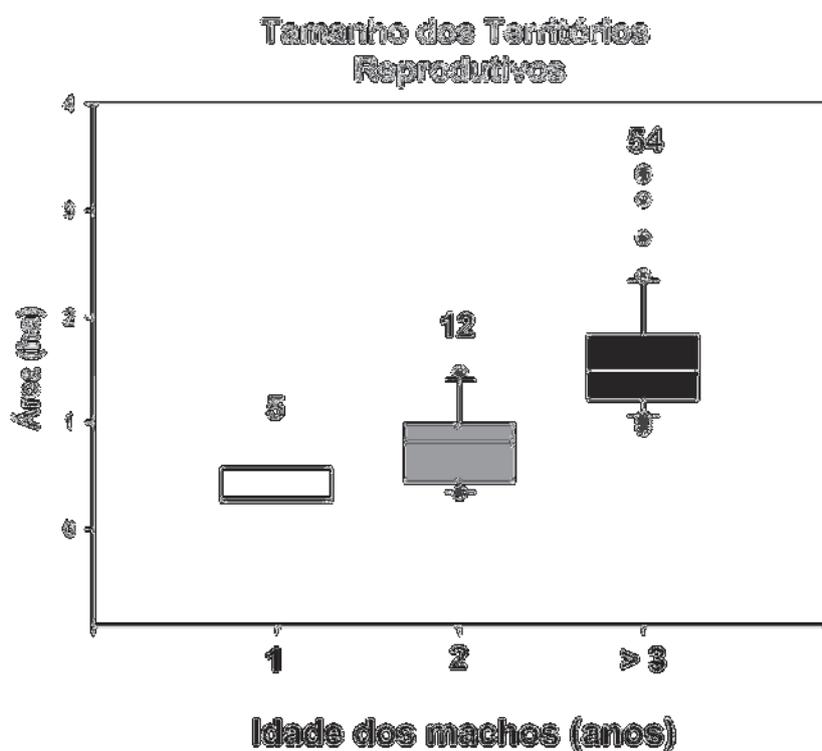


Figura 2.22. Tamanho das áreas dos territórios conforme a idade dos machos de *Sporophila* aff. *plumbea* nos campos de altitude do sul do Brasil.

Estabilidade dos territórios

Dos territórios monitorados (88%, $n = 63/71$) classificamos 29 (46%) como estáveis. Oitenta e nove por cento destes estavam situados em áreas com outros territórios contíguos e 11% se encontravam isolados sem territórios vizinhos (Figura 2.23). Os territórios estáveis foram defendidos em 93% das vezes (27/29) por machos com três anos ou mais. O tamanho dos territórios estáveis teve menor variação do que os territórios que classificamos como não-estáveis ao longo de diferentes temporadas de reprodução (Figura 2.24). Contudo, territórios estáveis e não-estáveis não diferiram de forma significativa quanto ao tamanho médio de suas áreas ($t = 0,092$, $P = 0,92$). Territórios estabelecidos de forma isolada na paisagem foram em média maiores do que aqueles estabelecidos de forma contígua com outros territórios (Figura 2.25).

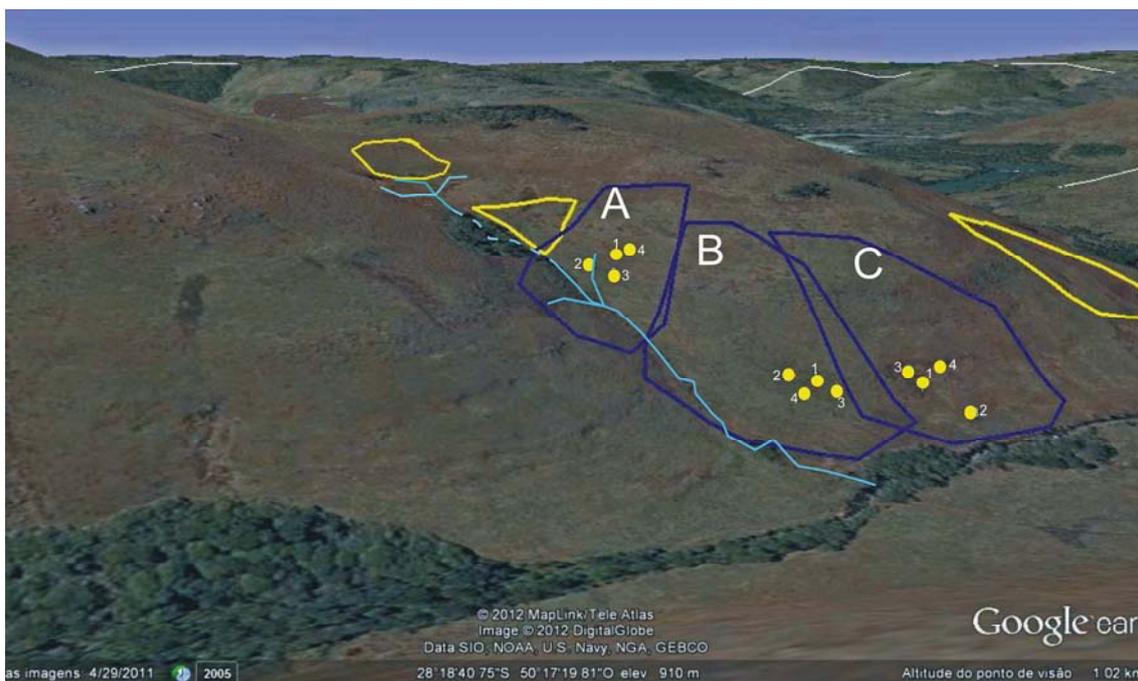


Figura 2.23. Disposição espacial de três territórios de *Sporophila*. aff. *plumbea* que se mantiveram estáveis (polígonos azuis) durante quatro temporadas de reprodução (2007-2008 a 2010-2011). Territórios (polígonos amarelos) não se mantiveram estáveis por mais de dois anos em sucessivas estações reprodutivas. Círculos amarelos representam os ninhos em cada uma das estações reprodutivas. No polígono A os ninhos 2, 3 e 4 distaram respectivamente 22, 28 e 7 m em relação ao ninho 1. No polígono B os ninhos 2, 3 e 4 distaram respectivamente 10,5, 5 e 4 m em relação ao ninho 1. No polígono C os ninhos 2, 3 e 4 distaram respectivamente 31, 2,8 e 9 m em relação ao ninho 1. Córrego em meio ao campo (linha azul clara).

Territórios estáveis apresentaram diferentes padrões de ocupação de ano para ano. Em 44% (13/29) desses o mesmo indivíduo macho se manteve ocupando um mesmo território reprodutivo por pelo menos três anos consecutivos. Cinco machos chegaram a utilizar o mesmo território por até quatro estações reprodutivas consecutivas e três machos por cinco estações distintas. Por outro lado 41% (12/29) dos territórios se mantiveram estáveis por mais de três estações reprodutivas mesmo com a troca dos machos territoriais em todas elas (Tabela 2.3).

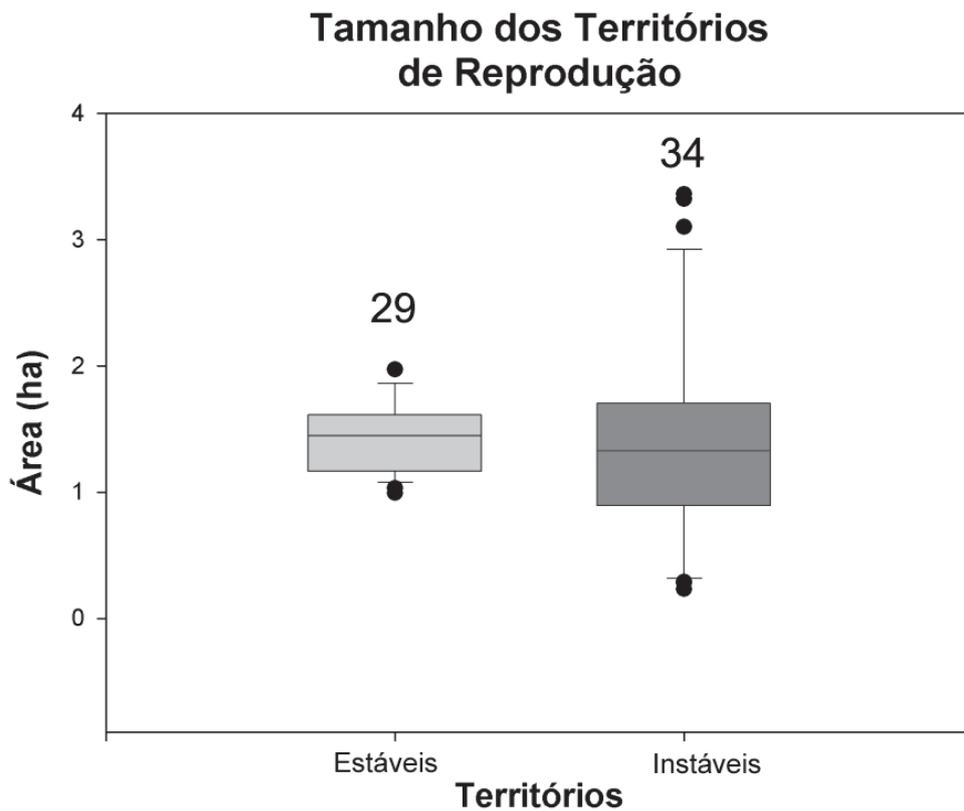


Figura 2.24. Tamanho das áreas dos territórios estáveis e não-estáveis ao longo de sucessivas estações reprodutivas (2007 a 2012) de *Sporophila aff. plumbea* nos campos de altitude do sul do Brasil.

Tamanho dos Territórios Reprodutivos

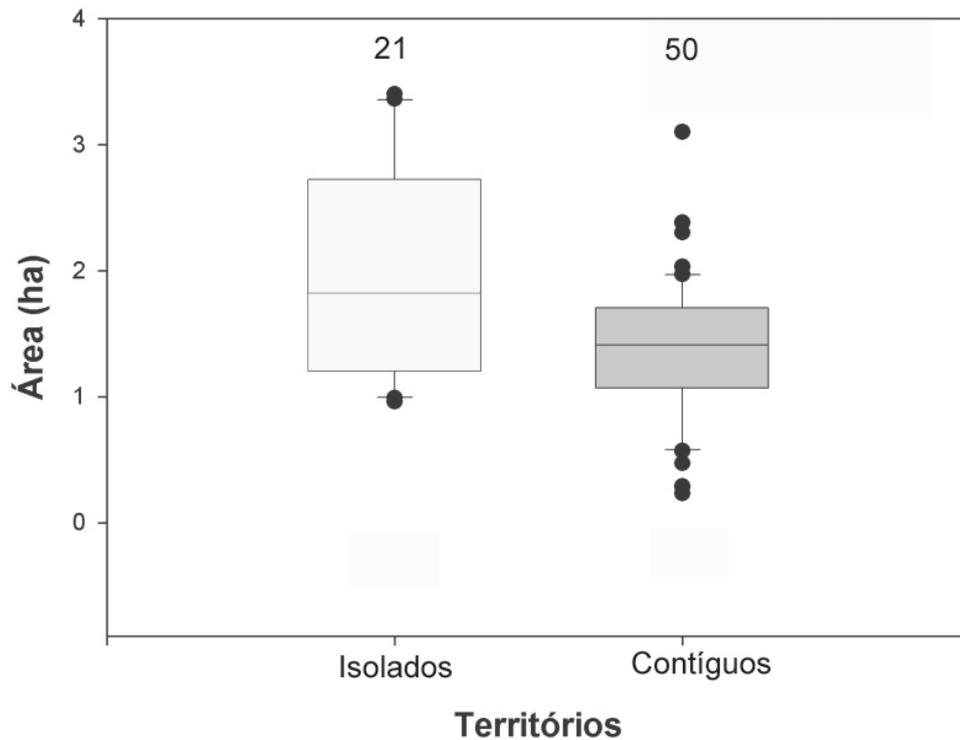


Figura 2.25. Territórios que foram estabelecidos de forma isolada e de forma contígua nas áreas de estudo ao longo de sucessivas estações reprodutivas (2007 a 2012) de *Sporophila* aff. *plumbea* nos campos de altitude do sul do Brasil.

Observamos ainda que em 58% (17/29) dos territórios os mesmos machos em sucessivas estações de reprodução variaram o local de seus ninhos em menos de 50 m de distância, média de 19,82 m ($\pm 0,66$ m), variando de 3 m a 42 m entre o ninho de um ano com relação ao ninho do mesmo macho no ano seguinte no mesmo território (Figura 2.16).

Tabela 2.3. Padrão de ocupação de territórios estáveis em diferentes temporadas de reprodução. Nas linhas cada número representa um indivíduo e números repetidos em anos distintos remetem ao mesmo indivíduo. (-) anos cujo território não foi amostrado; (linha cinza claro) território defendido pelo mesmo macho por pelo menos três estações de reprodução consecutivas, (linha cinza escuro) territórios que tiveram diferentes machos em cada ano.

Quantidade de Territórios	Estações Reprodutivas				
	2007_08	2008_09	2009_10	2010_11	2011_12
3	1	1	1	1	1
1	-	1	1	1	1
1	1	1	1	1	-
2	1	1	1	2	-
2	-	1	1	1	-
1	-	-	1	1	1
3	1	2	2	2	-
3	1	1	2	-	-
1	1	1	2	2	-
2	1	2	3	-	-
2	-	1	2	3	-
1	-	1	2	3	3
2	1	2	-	3	-
4	1	2	3	4	-
1	-	1	2	3	4

Perturbação ao habitat e estabilidade dos territórios

Estudo de caso: Como a queima de campo pode afetar o comportamento territorial?

Observamos a influência das queimadas anuais dos campos sobre o comportamento territorial da espécie em maiores detalhes na sub-localidade Coxilha Rica, Lages, SC (80 ha) dentro da área de estudos. Registramos mudanças no número de territórios estabelecidos e

também medimos as variações nos limites dos territórios como consêquencia da queima dos campos. Na temporada de novembro de 2008 a março de 2009 a área estava pelo menos dois anos sem ser submetida às queimadas e esse local abrigava seis territórios reprodutivos de *S. aff. plumbea* que mediam em média 1,53 ha ($\pm 0,13$ ha) variando de 1,08 ha a 1,90 ha. Em fins de julho de 2009 essa área foi totalmente queimada. A partir do início de novembro da temporada reprodutiva de 2009/10 acompanhamos o comportamento dos primeiros machos que chegavam das áreas de invernagem (migração) nesta área para reproduzir. Já nos primeiros dias de novembro constatamos que os machos conforme iam chegando não permaneciam nesse local para estabelecer seus territórios, como fizeram nas duas temporadas anteriores.

Ao longo dessa estação de reprodução apenas um macho estabeleceu território no local - um macho cinza de pelo menos seis anos, que pelo terceiro ano consecutivo reproduzia na mesma área (defensor de um território de posição central aos demais – Figura 2.18). Tratava-se de um macho muito agressivo e que, nessa condição específica de degradação do habitat, defendeu um território quase cinco vezes maior (5,23 ha) que seus territórios nos anos anteriores ou posteriores, a saber: 2007/08 = 1,78 ha; 2008/09 = 1,190 ha e 2010/11 = 1,20 ha. Em 2011/12 esse território não foi medido.

Na temporada seguinte, de 2010/2011, a área havia ficado um ano sem ser queimada e quatro territórios voltaram a ser anotados no local, sendo um deles de dimensões reduzidas, e ocupado por um macho pardo de dois anos. Na última temporada que visitamos a área, em 2011/2012, esta havia sido novamente submetida ao fogo de forma parcial em setembro de 2011 e apenas dois territórios reprodutivos foram estabelecidos no local. Um deles, o do macho mais velho da área, mediu 3,20 ha (i.e. teve novo aumento na sua área). O segundo território, de um macho sem anilha, foi estabelecido num local próximo que não foi afetado totalmente pelas queimadas de setembro. A Figura 2.26 ilustra essa dinâmica de variações nos limites e número de territórios relacionados a presença/ausência de fogo sobre os campos onde a espécie reproduz.



Figura 2.26. Representação esquemática do efeito do fogo na estabilidade e limites dos territórios. Polígonos de mesma cor representam a repetição de territórios em distintas estações reprodutivas, mas não necessariamente indicam os mesmos machos territoriais. Apenas o polígono laranja foi mantido pelo mesmo macho (“dominante?”) em todas as estações reprodutivas.

Discussão

Sistemas de acasalamento

O sistema de acasalamento dos emberizídeos é variado, mas a grande maioria é socialmente monogâmica a cada evento reprodutivo (Cockburn 2004). Os representantes do gênero *Sporophila* são tidos como socialmente monogâmicos onde o macho defende com agressividade seu território reprodutivo garantindo recursos para sua fêmea e seus filhotes (Sick 1997). Gross (1952), entretanto, reportou um caso de poliandria em *S. a. aurita*. Segundo este autor tal comportamento poderia ter decorrido de uma condição local associada ao excesso de machos na população. Nossa descoberta de ocorrência de bigamia (poliginia) em *S. aff. plumbea* ainda que em pequenas proporções mostra que um sistema facultativo de acasalamento, não mencionado para nenhum representante do gênero *Sporophila*, pode ocorrer. Não temos motivos para acreditar que a ocorrência de bigamia nesta espécie possa ter origem na escassez de machos da população estudada. Suspeitamos sim, que a qualidade de alguns machos e de seus territórios reprodutivos possa favorecer o estabelecimento de ninhadas simultâneas por fêmeas diferentes. Contudo, *S. aff. plumbea* adota preferencialmente a monogamia social como sistema reprodutivo, uma vez que a grande maioria dos territórios de reprodução foram ocupados de forma exclusiva por casais.

As observações de cópulas extra-par em campo indicam que a monogamia social não necessariamente representa monogamia genética na população estudada. Mesmo que as cópulas extra-par observadas não tenham revelado a explícita promiscuidade das fêmeas, consideramos essas observações qualitativas importantes sob o aspecto do comportamento reprodutivo. Apesar do alto investimento dos machos na proteção das fêmeas férteis, fecundação extra-par pode ocorrer de forma forçada (“estupro”) por machos satélites. A aparente resistência das fêmeas às cópulas extra-par revela também o papel da fêmea no controle deste tipo de fecundação (Burley et al. 1994, Neudorf et al. 1997).

A ocorrência de cópula extra-par em *S. aff. plumbea* não chega a ser uma surpresa, visto que, inclusive, casos de hibridação em *Sporophila* são reportados com frequência (Sick 1963, Short 1969). Na mesma área estudada tivemos a oportunidade de observar cruzamento

interespecífico em caboclinhos (e.g., macho *Sporophila melanogaster* vs. fêmea de *S. hypoxantha*) (obs. pess.). A intensa competição gamética (Lifjeld et al. 1994) entre os machos de *Sporophila* (sentido mais amplo do conceito) poderia ser a origem do comportamento de fecundação cruzada (ver Rodrigues 1998 a).

Territorialidade

Dentre as espécies de *Sporophila* que realizam migrações é comum os machos chegarem da emigração nas áreas de reprodução antes do que as fêmeas. Em *S. melanogaster* e *S. hypoxantha* padrões temporais similares, onde as fêmeas apresentam ligeiro atraso na ocupação dos territórios em relação aos machos, foram reportados (Rovedder 2011, e Fontana, *in prep.*a). O mesmo tem sido mencionado para Passeriformes migratórios em outras regiões (Rodrigues 1998a). Adicionalmente, machos mais jovens começam a chegar mais tardiamente, quando a maioria dos territórios já estão ocupados por casais em plena atividade de nidificação. Chegar mais cedo aos sítios de reprodução pode ser um indicativo de maior qualidade fisiológica do indivíduo, ou experiência, e, portanto, ser um fator decisivo para as fêmeas na escolha do parceiro. A assincronia no tempo de chegada nas áreas de reprodução relacionada ao sexo, a condição fisiológica e a idade dos indivíduos deve influenciar na qualidade dos casais como resultado de forte seleção sexual (Spottiswoode e Møller 2004).

A agressividade dos machos contra competidores coespecíficos logo após a chegada aos sítios de reprodução e a utilização das posturas de intimidação parecem semelhantes àquelas descritas por Sick (1997) para o gênero. Igualmente o volume e a coloração do bico e as faixas brancas nas asas parecem ter papel importante durante as disputas entre os machos. Agressão entre machos foi mencionada para outras espécies do gênero (Gross 1952) e pode ser considerada característica marcante entre emberizídeos e cardinalídeos. Posturas relacionadas à intimidação durante as disputas territoriais nestes grupos de Passeriformes podem ter importância como caráter filogenético. Machos de *S. aff. plumbea* em disputas territoriais jamais realizaram movimentos bruscos de cauda conforme descrito para *Oryzoborus* (*Sporophila*, *sensu* Lijtmaer et al. 2004), por exemplo (Sick 1997).

Os machos pareados de *S. aff. plumbea* mostraram investimento na guarda das suas fêmeas férteis. Esse comportamento tem sido atribuído primariamente como um mecanismo para proteger a paternidade tendo, portanto, função mitigatória em relação à possibilidade de fecundação extra-par (Katterson e Nolan 1994, Schwagmeyer et al. 1999). Vigiar e ocultar fêmeas férteis é um comportamento bem desenvolvido em machos poligâmicos de espécies de áreas abertas (Macedo 2008). Em síntese, o comportamento territorialista dos machos de *S. aff. plumbea* (canto e lutas) e relacionado a vigilância da fêmea se mostrou uma atividade aparentemente com custo energético custosa e que talvez pudemos relacionar comparativamente as tarefas fisiologicamente desgastantes de produção de ovos e incubação, papel exclusivo das fêmeas (ver detalhes no Capítulo 3).

Filopatria

O conhecimento sobre filopatria de Passeriformes Oscines sul americanos é ainda incipiente (Jahn et al. 2009). *Sporophila aff. plumbea* apresentou forte tendência de retorno dos machos adultos aos mesmos sítios de reprodução, bem como de filopatria natal. Isso tem sido observado para a maioria dos Passeriformes que realizam algum tipo de movimento sazonal (Gavin e Bollinger 1988, Green 1992, Perkins et al. 2004, Jones et al. 2007). Para o gênero *Sporophila*, que contempla muitas espécies migratórias (Silva 1999), não haviam até pouco tempo informações básicas e confiáveis sobre ocorrência de fidelidade aos sítios de reprodução. Areta (2010) sugere a ocorrência de filopatria para a maioria das espécies migratórias dos “capuchinos”, baseado apenas em informações qualitativas de variações nas vocalizações em escalas regionais e na aparente manutenção por anos consecutivos de territórios de reprodução em algumas populações. Rovedder (2011) foi o primeiro a constatar a ocorrência de filopatria de adultos em *Sporophila melanogaster*, mencionando uma taxa de retorno de 30% de adultos para suas áreas de reprodução. Franz e Fontana (*submit. a*) da mesma forma encontraram filopatria ao sítio de reprodução e filopatria natal em *S. hypoxantha*. Esses resultados recentes sobre filopatria aos sítios de reprodução e as áreas de nascimento em *Sporophila* são relevantes para a compreensão de muitos aspectos da história de vida e evolução das espécies deste grupo. Além disso, é um dos aspectos que precisa ser levado em conta no desenvolvimento de

estratégias de conservação para as espécies do gênero que migram e que enfrentam problemas de conservação relacionados à perda de habitat nas áreas de reprodução (Jahn et al. 2009).

As taxas de retorno de machos adultos de *S. aff. plumbea* podem ser consideradas similares as observadas para alguns passeriformes da América do Norte que atingem índices de fidelidade de adultos às áreas de reprodução de cerca de 46% (Bedart e LaPointe 1984, Gardali et al. 2000). Valores muito menores, em torno de 5,3%, de retorno foram reportados para Oscines típicos de campos (Jones et al. 2007). Estudos com Passeriformes de campos mostraram que as taxas de retorno de indivíduos aos sítios de reprodução pode ser altamente variáveis entre populações distintas de uma mesma espécie (Gavin e Bollinger 1988, Martin e Gavin 1995, Jones et al. 2007). Estas variações podem estar relacionadas ao grau de estabilidade na estrutura do habitat que, pelo geral, é bastante instável e, também, a capacidade de sobrevivência anual dos indivíduos (Cody 1985, Payne e Payne 1990, Winter et al. 2005).

Além de se mostrarem mais desapegadas aos territórios de reprodução as fêmeas apresentaram maiores distâncias de dispersão de um ano para outro, concordando com padrões observados para Passeriformes de diferentes regiões (Greenwood 1980, Payne e Payne 1990). A maior capacidade de dispersão das fêmeas e a conseqüente menor fidelidade a um determinado território reprodutivo deve trazer vantagens adaptativas (Ruusila et al. 2001), uma vez que os custos da fidelidade a um território reprodutivo podem superar os benefícios do divórcio sazonal (Orell 1994). Esta estratégia permitiria às fêmeas a escolha de machos mais experientes, com maior aptidão para o cuidado da prole ou mesmo escolher territórios reprodutivos de melhor qualidade (Grant e Grant 1987, Greenwood e Harvey 1982).

A filopatria na espécie se mostrou fortemente influenciada pela idade dos machos. A hipótese de dominância baseada no sexo e idade dos indivíduos (Guthreux 1978) serve para explicar esse padrão, onde machos mais velhos seriam dominantes sobre fêmeas e machos subordinados (pardos). A relutância de machos velhos para trocar de território estaria relacionada à otimização de benefícios, pois, havendo um território reprodutivo *a priori*

escolhido não haveria necessidade em desperdiçar tempo e energia para encontrar e estabelecer um novo território e, tampouco, para localizar recursos importantes (comida, local de nidificação e material para ninho) porque o indivíduo já sabe onde encontrá-los (Murphy 1996). O comportamento filopátrico dos machos de *S. aff. plumbea* com três anos ou mais poderia ser classificado *sensu* Jones e Greir (1988) como *homing*, i.e., aquele indivíduo que retorna ao mesmo território usado em decorrência da estabilidade e previsibilidade do habitat. Machos mais jovens e ou alguns mais velhos poderiam ser classificados, respectivamente, como “oportunistas”, i.e., que fixam seus territórios nos primeiros sítios disponíveis que encontram ou “flexíveis”, que seriam aqueles indivíduos que procuram retornar para a mesma área de reprodução anterior, mas propensos a se deslocarem localmente em decorrência de qualquer tipo de perturbação em seu território.

Distribuição espacial, estrutura e composição do habitat nos territórios

Os territórios não são encontrados ao longo de toda a matriz campestre estudada. Observamos que nestes campos há locais mais propícios para a espécie habitar. A vegetação campestre disposta em três estratos é uma regra quanto à estruturação do habitat nos territórios da espécie, embora possa haver alguma variação na composição ou abundância de algumas plantas em diferentes localidades. Numa escala do meso-habitat, ou habitat, os territórios se caracterizam por terrenos bem drenados onde a estrutura e a composição dos campos variam entre campos com arbustos altos e manchas de campos com touceiras de capins altos ou mesmo pequenas porções de campos mais ralos. Não medimos adequadamente a dependência de existência de água potável (córregos) nos territórios ou próximo destes, mas observações qualitativas indicam-nos que a disponibilidade deste recurso parece ser crucial para o seu estabelecimento. A orografia e altitude são fatores que juntos parecem ser determinantes para a espécie estabelecer seus territórios reprodutivos, uma vez que a mesma prefere áreas com terrenos acidentados e íngremes dentro de vales montanhosos. Esses dois fatores condicionam o microclima característico de suas áreas de reprodução que por sua vez resultam em ambientes resguardados de fortes ventos, úmidos e de altas temperaturas no verão. Essa complexidade de condições microclimáticas conjuntamente com tipo de solo deve influenciar na estrutura e

composição florística tornando estas regiões ocupadas pela espécie singulares em relação às demais áreas de campos do sul do Brasil.

O conhecimento a cerca de seu habitat tem implicações importantes no entendimento da história de vida da espécie. Belton (1985) descreveu equivocadamente seu habitat no Rio Grande do Sul como sendo banhados com capins altos e arbustos. Ao contrário, a espécie claramente evita ambientes de solos úmidos na sua área de reprodução. Este pode ter sido um dos motivos pelo qual a espécie tardou tanto a ser encontrada por pesquisadores no extremo sul de sua distribuição.

Seleção de sítios de nidificação

A cobertura do solo e a declividade do terreno foram variáveis importantes para escolha do local do ninho. Terrenos mais íngremes e com solos mais rasos e expostos são preferidos pela espécie. Nesses locais, as condições de solos rasos e expostos geram menos acúmulo de biomassa de capins e parecem locais com relativa estabilidade de habitat, pois são afetados de forma menos intensa pelo fogo. Em relação ao manejo dos campos com queimadas anuais os resultados sugerem que a espécie evita nidificar em locais submetidos ao fogo (82% dos ninhos em parcelas sem fogo). Adicionalmente, locais íngremes e com afloramentos rochosos apresentam ambientes menos acessados pelo gado, e também aparentemente mais estáveis.

Algumas das espécies mais utilizadas como substrato de ninhos (*e.g. Eupatorium multicrenulatum* e *E. intermedium* [ver Capítulo 3]) apresentam evidente associação com afloramentos rochosos e terrenos com solo exposto. A alta frequência de ocorrência de *Eringium horridum*, planta que se favorece sobre solo exposto e raso, nas parcelas de ninhos é uma característica importante da condição do solo e sobre a vegetação associada às áreas de nidificação.

O porte alto da vegetação arbustiva nas parcelas ninho ficou evidente pelos *rankings* de frequência de ocorrência de *Eupatorium multicrenulatum*, *E. polystachyum*, *Escallonia megapotamica*, *E. intermedium*, definidos como arbustos altos. Contudo, as variações na altura

da vegetação não tiveram diferenças significativas entre parcelas ninho e não-ninho. A explicação para isso é o fato de parcelas não-ninho possuírem vegetação também alta determinada pela ocorrência de inflorescências de capins como de *Saccharum angustifolium* ou *Eryngium horridum*. Estruturas florísticas estas que conferem, entretanto, pouca densidade à vegetação. Assim, o adensamento do estrato alto (condicionado pela morfologia das plantas - arbustos com copas largas) é estruturalmente mais importante do que a altura das plantas. Embora de maneira geral os arbustos que serviram de substrato aos ninhos sejam de porte intermediário (ver item descrição dos ninhos, Capítulo 3) nossos resultados indicam que *S. aff. plumbea* seleciona locais para nidificar cercados por manchas de vegetação arbustiva alta.

A competição interespecífica é outro fator importante e pode atuar na segregação de sítios de nidificação para espécies simpátricas de ambientes campestres (Cody 1985). Nas áreas estudadas *S. caeruleascens* é a espécie que escolhe locais de reprodução mais similares aos de *S. aff. plumbea* (obs. pess.). No entanto apresenta maior plasticidade quanto à escolha do local e quando na presença sintópica de *S. aff. plumbea* utiliza árvores mais altas e até mesmo borda de fragmentos de floresta com araucária para nidificação (obs. pess.). Campos não utilizados para nidificação, ou mesmo sem territórios reprodutivos de *S. aff. plumbea*, como os campos de parcelas não-ninho, foram escolhidos como sítios de nidificação dos caboclinhos sintópicos *S. melanogaster* e *S. hypoxantha* (Repenning et al. 2010b, Areta e Repenning 2011a, Rovedder 2011). Estes são campos estruturalmente diferentes em terrenos planos nos morros com solos mais profundos e com capinzais de porte médio a alto, com touceiras de *Saccharum angustifolium* e *Andropogon lateralis* e marcado predomínio de arbustos baixos como *Vernonia chamaedrys*, *Eupatorium polystachyum* e *Baccharis caprariifolia* (< 1 m de altura) (Franz e Fontana, *submit. a*). *Sporophila melanogaster* raras vezes ocorreu em territórios sintópicos com *S. aff. plumbea* e quando em simpatria seus sítios de nidificação estiveram associados a locais com solos mal drenados (Repenning et al. 2010a, Rovedder e Fontana 2012).

Nossos resultados quantitativos corroboram a hipótese de que dentre os *Sporophila* a segregação de habitat representa uma das mais importantes formas de isolamento reprodutivo

entre espécies ou linhagens evolutivas (Sick 1963, Areta 2010, Repenning et al. 2010b). Os resultados apontam para uma grande especialização de *Sporophila* aff. *plumbea* quanto a estrutura do sítio de nidificação, o que poderia explicar porque a espécie não é encontrada em áreas aparentemente potenciais. Ninhos encontrados em outras localidades estudadas não apresentaram variações aparentes em relação ao micro e meso-habitat (dados não publicados).

Sabemos que são múltiplos os fatores que podem condicionar a seleção adaptativa dos indivíduos de *S.* aff. *plumbea* quanto ao local específico de seus ninhos. Segregação interespecífica, fatores relacionados ao microclima e sucesso dos ninhos seriam parâmetros (*proximate*) responsáveis pela evolução histórica na escolha dos locais dos ninhos. Enquanto que as queimadas anuais para o manejo das pastagens e a intensidade de pastejo associado à perda de ninhos pela ação do gado (13 %, ver Capítulo 3) seriam fatores (*ultimate*) com influência sobre a territorialidade e filopatria na espécie e que, por consequência, afetariam a seleção dos sítios de nidificação. Nas localidades estudadas a espécie parece adaptada às condições de manejo empregadas, com baixa lotação de gado (cerca 0,6 cabeças/hectare) e prática de queimadas realizadas de forma descontínua (Nabinger et al. 2000). Isso permite a espécie encontrar locais viáveis para reprodução a cada ano e torna a pecuária com baixo impacto a única prática produtiva aparentemente tolerada pela espécie (Fontana et al. 2009). Seria importante investigar os efeitos da total ausência de gado sobre os seus sítios de reprodução, pois a evolução dos estágios sucessionais da vegetação na ausência de pastejo são desconhecidos nesses campos.

Tamanho dos territórios

O padrão de territorialidade observado é comum em Passeriformes granívoros e frugívoros (Stutchbury e Morton 2001). Territórios onde as aves realizam todas as suas tarefas vitais confinadas a ele, e que equivalem às suas áreas de vida, são relativamente maiores do que o tamanho médio dos territórios estimados para *S.* aff. *plumbea* (Brown 1955, Duca 2007). A observação de territórios de tamanho bem maior do que o tamanho médio estimado para espécie

foi uma particularidade dos territórios isolados e, nesses casos, o tamanho do território praticamente se igualou a área de vida do casal reprodutivo em questão.

Os territórios de *S. aff. plumbea* possuem tamanho médio muito maior do que a territórios reprodutivos dos caboclinhos sintópicos *S. melanogaster* (0,27 ha) (Rovedder 2011), *S. hypoxantha* (~0,25 ha) (Franz e Fontana, *submit. a*) e da espécie de distribuição mais setentrional no gênero *S. torqueola* (0,27 ha) (Eitniear 1997). Seus territórios são também maiores em média que os de muitos Passeriformes monogâmicos e florestais com massa corporal cerca de duas vezes maior que a sua, tais como *Thamnophilus caerulescens*, *Pyriglena leucoptera* e *Antilophia galeata* (Marini e Cavalcanti 1992, Duca et al. 2006). Os territórios de *S. aff. plumbea* são maiores do que os estimados para alguns pássaros canoros de pradarias norte americanas (Jones 2011) e estiveram dentro do intervalo médio de tamanhos de territórios de diferentes populações de duas espécies tico-ticos dessa mesma região (Wiens et al. 1985). Variações interespecíficas no tamanho dos territórios das espécies podem decorrer de particularidades de suas histórias de vida podendo variar conforme o sistema de reprodução, tipo de habitat preferido (Withaker e Warkenting 2010) ou mesmo estar relacionado a um gradiente geográfico (Terborgh et al. 1990) e sazonalidade da reprodução (Lefebvre et al. 1992).

Variações no tamanho dos territórios de *Sporophila aff. plumbea* podem ser atribuídas a idade dos machos. O isolamento dos territórios ou a presença de territórios vizinhos também mostraram certa influência no tamanho dos territórios da espécie estudada. Assim, variações no tamanho territorial da espécie podem ocorrer por dominância de uns indivíduos sobre outros de acordo com idade, agressividade inata e capacidade de ocupação de habitats com qualidade diferenciada, onde habitats mais pobres seriam compensados com territórios maiores (Wiens et al. 1985). Machos mais jovens ocuparam territórios de tamanho reduzido e próximos a locais com outros territórios. Nestes casos os territórios apresentaram consideráveis zonas de sobreposição de seus limites com os territórios vizinhos. Essas observações nos permitem levantar a hipótese que para se sustentar em áreas menores os machos jovens precisariam ter grande capacidade de fazer introgressões de forma oportunista nos territórios vizinhos para

suprir demandas por alimento e, assim, aceitarem a submissão imposta pelos machos vizinhos com territórios maiores (melhores). Os indivíduos com maior propensão de dispersão nas populações, como os jovens, invariavelmente são socialmente subordinados (Greenwood 1980). Esta condição de certa instabilidade territorial, via de regra, tem efeitos negativos no *fitness* reprodutivo (Fratwell e Lucas 1970) o que sugere que este tipo de territorialidade satélite pode estar mais associado as tentativas de cópulas com fêmeas pareadas com o macho dominante.

Estabilidade dos territórios

Apesar da constatação de ampla variação no tamanho dos territórios de *Sporophila* aff. *plumbea*, metade dos territórios estabelecidos que foram devidamente monitorados tiveram localização e limites estáveis. A estabilidade nos limites desses territórios pode ser determinada pela presença de machos vizinhos, pois territórios em locais com a presença de vizinhos tenderam a ter tamanho mais homogêneo. A capacidade dos indivíduos em defender os limites do território é importante para a manutenção da área constante de seu território na presença de vizinhos (Duca 2007). Por outro lado, a tendência de maior instabilidade em territórios maiores e isolados pareceu estar relacionada a dois fatores combinados, a pior qualidade do habitat e a vulnerabilidade do habitat no território em relação a distúrbios antropogênicos (Cody 1985, Wiens et al. 1985, Jones et al. 2007).

A inter-relação entre idade dos machos e filopatria por sua vez esteve relacionada de forma positiva com a manutenção espacial dos territórios em sucessivos anos e com seus limites estáveis. Os resultados qualitativos sugerem que machos tendem a mudar menos de territórios conforme envelhecem, ao contrário do que foi proposto para o formicarídeo *Cercomacra tyrantina* que teve maior propensão a trocar de território com o aumento da idade dos adultos (Morton et al. 2000). Nem todos os territórios estáveis de *S. aff. plumbea* foram ocupados sempre pelo mesmo macho em sucessivas estações de reprodução e mesmo assim estes se mantiveram estáveis. Nestes casos ficou explícito o papel crucial da filopatria e manutenção de territórios vizinhos sobre a rigidez nos limites dos territórios, ocupados por diferentes machos a cada estação. Em contraposição, a sobrevivência anual e dispersão dos machos reprodutivos

podem afetar de forma negativa a dinâmica da estabilidade dos territórios na espécie (Payne e Payne 1990, Greenberg e Gradwohl 1997, Gill e Stutchbury 2010).

A estabilidade do território se mostrou dependente do local selecionado para a nidificação. Nos territórios que determinamos como estáveis o local dos ninhos teve pouca variação na distância entre sucessivas estações reprodutivas. Adicionalmente, descobrimos que os machos exercem forte influência na escolha do local onde a fêmea vai construir o ninho (ver Capítulo 3). Com base nestas duas evidências, acreditamos que os machos (filopátricos/com territórios estáveis) tenham preferências por locais específicos para a nidificação como mencionado em Møller (1990).

Perturbação ao habitat vs. Estabilidade dos territórios

Fatores que determinam a qualidade e o tamanho de um território são pouco estudados em aves tropicais (Stutchbury e Morton 2001). As variações reportadas no tamanho e no número de territórios foram diretamente afetadas pelo fogo. O fogo, por sua vez, influencia negativamente na disponibilidade de sementes e, talvez, em menor grau na alteração da estrutura da vegetação ou na disponibilidade de sítios de nidificação. A queima de campo meses antes da temporada de reprodução afeta a fenologia das gramíneas ibernais (microtéricas), sobretudo no primeiro mês de reprodução (ver capítulo 1). A diminuição na abundância dessas sementes resulta, portanto, na diminuição da qualidade dos territórios e áreas de alimentação no entorno dos territórios de reprodução. A resposta dos indivíduos a essa perturbação foi o aumento dos limites territoriais de um único indivíduo e a diminuição no número de territórios num mesmo local. Territórios com menores índices de qualidade de habitat tendem a ter limites maiores como compensação à obtenção de recursos (Wiens et al. 1985, Marshall e Cooper 2004).

Perturbações que afetem a qualidade dos habitats campestres ou arbustivos interferem diretamente na distribuição e densidade de aves (Vickery et al. 1994, Jones et al. 2007). Espécies de campo podem desenvolver grande capacidade de adaptação em relação a flutuações

locais em suas densidades populacionais (Winter et al. 2005). O efeito do fogo e da herbivoria são fatores bem conhecidos relacionados à perda de qualidade de habitats de campos (Higgins 1984, Kincki e Rotemerry 1999, Vickery et al. 1999, Azpiroz e Blake 2009). A pecuária com utilização do fogo como manejo principal das pastagens nos campos de altitude do Rio Grande do Sul e Santa Catarina é utilizada há séculos (Behling et al. 2009) e é apontada como um problema de conservação para espécies ameaçadas destes campos pela perturbação no habitat (Bencke et al. 2003). No entanto, não sabemos absolutamente nada sobre seus efeitos históricos na demografia das espécies dependentes de campos sujos e especializadas em alimentar-se de sementes de capins como *Sporophila* aff. *plumbea*. Este estudo focado na caracterização de sua territorialidade sob todos os aspectos, revelou que a espécie responde sensivelmente as intervenções antrópicas sobre seu habitat. Programas de manejo e conservação da patativa-de-bico-amarelo e seu ecossistema dependerão do aprimoramento no conhecimento sobre sua capacidade de adaptação frente as freqüentes alterações em seu ambiente.

CAPÍTULO 3

Biologia da Reprodução e Sucesso

Reprodutivo

Introdução

A grande maioria das espécies de aves neotropicais sequer foram investigadas quanto a suas estratégias de reprodução (Stutchbury e Morton 2001), uma questão tão elementar. Conhecer a biologia reprodutiva é uma importante via de acesso ao conhecimento mais amplo a cerca da história natural de cada espécie de ave, uma vez que é em torno da atividade de reprodução que evoluem uma infinidade de sistemas comportamentais (Alcock 2004). Além da produção de ovos, muitas características como a escolha de um território e de um local apropriado para situar o ninho, a construção do ninho em si, a incubação dos ovos e o cuidado com a prole são tarefas energeticamente desgastantes para os indivíduos (Skutch 1976, Winkler 2004). Por isso a atividade reprodutiva pode ser considerada um evento adverso que inclui riscos à vida do indivíduo reprodutor (Ricklefs 1990). Nas aves esse evento se torna particularmente mais significativo, pois necessita ser muito bem regulado temporalmente com outros mecanismos fisiológicos desgastantes ao longo do ciclo de vida anual como muda de penas (Marini e Durães 2001) e, muitas vezes, migração (Foster 1975, Ginn e Melville 1983). Dilemas sobre tamanho de ninhadas atribuído a um gradiente geográfico latitudinal ainda geram muita discussão sobre a evolução deste mecanismo e suas conseqüências para o sucesso reprodutivo em diferentes populações de aves (Kulesza 1989, Yom-Tov et al. 1994, Martin et al. 2009) e um consenso teórico parece ainda distante (Ricklefs 1980, Roper et al. 2010).

O sucesso reprodutivo tem um efeito direto na dinâmica populacional das espécies, já que para uma população crescer ou se manter em níveis estáveis é necessário que a taxa de reposição de indivíduos seja maior ou igual à taxa de mortalidade (Winkler 2004). As diferenças no sucesso reprodutivo estão relacionadas a características oriundas de variáveis temporais e espaciais como período da estação reprodutiva, clima, disponibilidade de alimento, ou com a interrelação e combinação destes fatores (Hochachka 1990, Bollmann e Reyer 2001, Dinsmore e Dinsmore 2007). A predação tem sido considerada a principal causa de perdas de ninhos e um importante fator de seleção no comportamento de cuidado parental (Skutch 1949, Ricklefs 1969, Slagsvold 1982, Lima 1987). Embora existam outros fatores que possam afetar o sucesso

reprodutivo, estes são freqüentemente desconhecidos para muitas espécies (Mason 1985), principalmente as neotropicais (Robinson et al. 2000). Estudos focados na predação de ninhos mostram que populações de aves investem muito em mecanismos comportamentais para minimizar os efeitos da predação (Howlett e Stutchbury 1996). Em zonas tropicais onde as taxas de predação são elevadas algumas espécies inclusive podem regular seu período reprodutivo conforme a época de menor abundância de predadores (Skutch 1976, Martin et al. 2009). O tamanho pequeno das ninhadas parece ser outra adaptação evolutiva decorrente de altas taxas de predação, uma estratégia hipoteticamente eficiente para a produção de jovens (Slagsvold 1982, Martin 1996). Aves especialistas de campos, por exemplo, tendem a apresentar baixo sucesso reprodutivo quando a integridade de seu habitat sofre substancial degradação o que pode resultar em declínios populacionais (Wiens et al. 2009, Kerns et al. 2010). Isto evidencia a importância de se compreender bem os efeitos do sucesso reprodutivo de cada espécie para traçar estratégias de conservação para as mesmas e para seus habitats (França e Marini 2009). Com o desenvolvimento de métodos eficientes para estimar o sucesso reprodutivo podemos trabalhar com modelos específicos para determinar quantas e/ou quais as principais variáveis que podem estar afetando a reprodução de uma determinada população (Mayfield 1961, 1975, White e Burnham 1999, Johnson 2007, Dinsmore e Dinsmore 2007).

A região Sul do Brasil localiza-se em uma eco-região muito peculiar pelo tipo de clima (subtropical), cenário para ocorrência de uma comunidade de aves muito dinâmica, sobretudo sazonalmente. Nos meses quentes podemos encontrar quase uma dezena de pequenos pássaros granívoros do gênero *Sporophila*, também conhecidos como *seed eaters* ou *semilleros*, que migram do Cerrado para se reproduzir nos campos naturais da região Sul do Brasil (Sick 1997, Silva 1999). A população de patativa-de-bico-amarelo (*Sporophila* aff. *plumbea*) que se reproduz nos campos da região sul pela sua raridade e desconhecimento de uma forma geral não conta com nenhum tipo de informação sobre sua biologia reprodutiva. Diante disso estudamos a biologia reprodutiva de *Sporophila* aff. *plumbea* e neste capítulo nós (1) caracterizamos sua fenologia da reprodução (sincronismo reprodutivo); (2) descrevemos o ninho, ovos, filhotes e o

tamanho das ninhadas; (3) descrevemos o padrão de desenvolvimento dos ninhegos; (4) caracterizamos o cuidado parental (papel de machos e fêmeas na nidificação: incubação, alimentação de ninhegos, *fledglings* e jovens); (5) estimamos o sucesso reprodutivo e modelamos os fatores que influenciaram as taxas de sobrevivência diária dos ninhos; (6) caracterizamos as múltiplas tentativas de reprodução numa mesma estação; (7) estimamos as principais causas de perda de ninhos e a produtividade de ovos e filhotes para espécie, no nordeste do Rio Grande do Sul e sudeste de Santa Catarina. Por fim, discutimos as implicações da reprodução na história de vida de *S. aff. plumbea* comparando com outros congêneres ou espécies filogeneticamente relacionadas.

Materiais e Métodos

Área de estudos

O estudo foi conduzido nas mesmas áreas detalhadas no Capítulo 2.

Trabalho em campo

Procuramos ninhos ao longo das estações reprodutivas de 2007-2008 a 2010-2011 e monitoramos os mesmos com uma periodicidade mínima de revisões de três ou quatro dias. O processo de busca dos ninhos foi realizado ao longo de todo o período reprodutivo desde o momento em que os indivíduos chegaram às áreas de reprodução, em fins de outubro, até terem deixado a área por completo, em março. Para a procura dos ninhos seguimos os indivíduos adultos (ênfase nas fêmeas) com comportamento reprodutivo suspeito (i.e. casais que visitavam com muita frequência um determinado local, ou que carregavam material para a construção do ninho, ou mesmo carregavam alimento para os ninhegos). Cada ninho encontrado recebeu um código de identificação individual, foi georeferenciado com GPS e marcado com uma fita colorida colocada a uma distância mínima de cinco metros. Este procedimento visou facilitar as checagens e minimizar possíveis impactos do observador no ambiente próximo ao ninho e no comportamento das aves (Marini et al. 2010). Os dados de acompanhamento de ninhos foram transferidos para planilhas de campo padronizadas, previamente elaboradas.

Capturamos e marcamos indivíduos adultos e seus ninhegos conforme descrito no capítulo 2. Utilizamos este procedimento para a avaliação de cuidado parental e determinação de sucesso reprodutivo após os filhotes terem deixado o ninho.

Observação focal dos ninhos

Para avaliar como são construídos os ninhos e qual o papel de machos e fêmeas na incubação, cuidado parental, taxas de entrega de alimento aos ninhegos, *brooding* e higiene dos ninhos, realizamos sistematicamente as seguintes atividades em campo: (1) observação direta de ninhos desde a sua construção até o abandono dos filhotes com luneta (20 x 60 mm), posicionada a cerca de 20 m do ninho, e/ou (2) com a utilização de câmeras digitais de vídeo, posicionadas a 5 m do ninho pelo tempo máximo de 1,5 h. Estas observações foram tomadas no período matutino (alvorecer até 9 h); diurno (10 h as 14 h) e vespertino (15 h até o ocaso) e foram divididas em intervalos contínuos de 1,5 h até 6 h. Medimos a temperatura e a umidade relativa, à sombra, em intervalos de 30 min, durante cada amostragem focal dos ninhos. Em laboratório calculamos o intervalo entre as visitas dos adultos (tempo de ausência) e o tempo de duração de cada visita em segundos e também a quantidade relativa de alimento entregue aos ninhegos através do número de vezes que os adultos colocaram comida no bico destes.

Quantificamos ou avaliamos qualitativamente os seguintes comportamentos de cuidado parental: a) ato de incubar, i.e., a permanência sobre os ovos mantendo a troca de calor entre o ventre da ave e os ovos; b) reposicionamento dos ovos, mudança na posição dos ovos usando o bico; c) manutenção do ninho, reparo na estrutura do ninho sem adição de material; d) *brooding*, ou ato de aninhar, tempo de permanência dos adultos no ninho protegendo os ninhegos após terem entregado alimento. O sombreamento dos ovos e ninhegos foi considerado um tipo de *brooding*, pois implicou na permanência dos adultos na borda do ninho para proporcionar sombra aos ovos ou ninhegos e) higiene do ninho, recolhimento de pelotas fecais dos ninhegos ou remoção de pupas de Diptera do ninho.

Realizamos o monitoramento padronizado (revisões) dos ninhos para cálculo das estimativas de sucesso, determinação das taxas de eclosão dos ovos e de produção anual de filhotes (ver definições em análises).

Caracterização dos ninhos, ovos, ninhegos e fledglings

Mensuramos os ninhos com paquímetro Mitutoyo (precisão 0,1 mm) e régua (precisão 0,5 mm). As principais medidas tomadas foram: altura do ninho em relação ao solo, diâmetro interno (maior e menor) e externo (maior e menor), altura externa e profundidade da câmara incubatória, espessura da borda (medida em quatro pontos aleatórios), número e espessura dos ramos suporte, distância do centro da planta, distância da borda da planta, diâmetros (maior e menor) da copa da planta (arbusto), altura da planta e espessura do caule na base da planta. Todos os ninhos foram medidos após a saída dos filhotes do ninho ou a confirmação do seu abandono, para aqueles ninhos considerados como tendo a fase de construção completada, ou predação. Apesar deste não ser o procedimento mais recomendado para morfometria de ninhos (revisão em Marini et al. 2010) tomamos esta decisão visando a menor perturbação possível das ninhadas considerando o objetivo maior de estimar sobrevivência diária e sucesso reprodutivo.

Fizemos observações ocasionais de fêmeas com ninho em construção para determinar o material utilizado na confecção destes e desmanchamos os ninhos separando cada ramo para avaliar o predomínio de material vegetal utilizado.

Pesamos os ovos com balança digital Ecotone (precisão 0,01g) e medimos com paquímetro (precisão 0,1 mm). A massa relativa dos ovos foi determinada pela razão entre o peso médio dos ovos e o peso médio das fêmeas mensuradas neste estudo. Ninhegos foram pesados com a mesma balança anterior ou dinamômetros (Pesola Swiss Micro-line 20060, de precisão 0,5 g) durante dias consecutivos. Para a caracterização da coloração dos ovos usamos como base o catálogo de cores de Smithe (1975). Para tomada de medidas de ovos e desenvolvimento diário dos ninhegos utilizamos principalmente ninhos da temporada 2010/2011 que foram desconsiderados nas análises referentes ao sucesso e estimativas diárias de sobrevivência.

Tamanho de ninhadas e produtividade

Para o tamanho mínimo das ninhadas consideramos todos os ninhos com posturas assumidas como finalizadas, i.e. quando num intervalo de dois dias o número de ovos não foi alterado. Para ninhos encontrados com mais de um ninhego ou pelo menos um ninhego e um ovo assumimos tamanho mínimo de ninhada de dois ovos. Calculamos a taxa de eclosão dos ovos como o número de filhotes nascidos dividido pelo número de ovos. Para isso, descartamos ninhos predados na fase de ovo e ninhos encontrados já com ninhegos. Calculamos a taxa de sucesso dos ovos como o número de ovos de uma ninhada vezes 100 dividido pelo número de ninhegos que abandonaram o ninho (Skutch 1966). Calculamos a produção anual de filhotes pela razão entre o número de filhotes que deixaram os ninhos e o número de ninhadas em cada ano (Ricklefs e Bloom 1977). Os cálculos foram determinados em cada temporada de reprodução e a média (\pm EP) contemplou todas as temporadas juntas.

Monitoramento de ninhos

As revisões dos ninhos, uma vez a cada três ou quatro dias, seguiram Marini et al. (2010) variando até 8 dias no máximo. Nos períodos próximos às datas estimadas de postura, eclosão e saída dos ninhegos dos ninhos diminuimos, quando possível, o intervalo entre as revisões para um dia visando um melhor refinamento nos resultados sobre o tempo entre a postura dos ovos, o tempo de incubação e o de ninhego.

As etapas referentes ao desenvolvimento dos ninhos foram definidas com base em nossas próprias observações de campo. O período de construção dos ninhos compreendeu a colocação dos primeiros materiais na planta suporte até a postura do primeiro ovo (na espécie intervalos entre a finalização do ninho e a postura parecem ser breves, ou mesmo, inexitem). O período de incubação compreendeu a postura do primeiro ovo (maioria das constatações) até a eclosão do último ovo. O período de ninhego foi desde a data de eclosão do último ovo até a data do primeiro *fledgling*. No caso de *S. aff. plumbea* os ninhegos saem dos ninhos invariavelmente juntos.

Uma ninhada foi considerada bem sucedida (*fate* ou destino do ninho = zero) quando pelo menos um dos filhotes voou para fora do ninho, tendo este filhote condições físicas consideradas suficientes para deixar o ninho, como rêmiges desenvolvidas e penas no corpo. A confirmação de sucesso de ninhadas foi possível mesmo alguns dias após a data de saída dos ninhegos quando filhotes foram observados junto a seus pais sociais nas imediações do ninho.

Consideramos um ninho predado (*fate* ou destino do ninho = 1) quando o seu conteúdo desapareceu antes do nono dia de idade dos ninhegos, ou cuja saída dos memsos não foi confirmada e que havia evidências de predação (e.g. ninho furado, puxado). Ninhos com ovos que ultrapassaram o tempo máximo de incubação de 13 dias foram considerados insucesso ou abandonados. Ninhos encontrados em construção ou mesmo prontos, porém que nunca tiveram ovos foram descartados para as análises de estimativas de sobrevivência diária.

Assumimos como multiplas tentativas de nidificação (*renest*) aquelas de fêmeas previamente marcadas ou de fêmeas sem anilhas pareadas com machos anilhados e que por alguma característica específica de sua coloração tivemos absoluta certeza que se tratava do mesmo indivíduo que nidificou anteriormente.

Sobrevivência dos ninhos

Utilizamos o programa MARK 6.0 (White 2010) para calcular as estimativas de sobrevivência diária e o sucesso reprodutivo dos ninhos de *S. aff. plumbea*. A estimativa ou taxa de sobrevivência diária (TSD) é a probabilidade de um ninho sobreviver por um determinado tempo (um dia) durante a estação reprodutiva (Dinsmore et al. 2002). Este programa tem sido considerado poderoso e flexível para estudar sobrevivência de ninhos de aves porque possibilita incorporar nos modelos de sobrevivência variações estacionais e covariáveis ecológicas específicas do ninho em si (Rotella et al. 2004, Dinsmore e Dinsmore 2007). Para o uso efetivo desta ferramenta de análise e modelagem de dados, cinco premissas básicas precisaram ser atendidas, a saber: (a) identificação correta da idade do ninho no momento do encontro; (b) determinação correta do destino do ninho (e.g. sucesso ou fracasso); (c) o encontro e monitoramento dos ninhos não tiveram efeito na sobrevivência do mesmo; (d) houve

independência entre os destinos dos ninhos e (e) houve homogeneidade nas TDSs (Dinsmore e Dinsmore 2007).

Determinamos de forma direta a idade dos ninhos encontrados na fase de construção (que tiveram ovos depois) ou na fase de postura propriamente. Em ninhos que encontramos na fase de incubação e que tiveram sucesso na eclosão a data de início foi estimada como 12 dias antes, tempo médio de incubação observado para a espécie. Para ninhos encontrados na fase de ninhegos nos baseamos em parâmetros relacionados a morfologia e estágio de desenvolvimento dos mesmos para estimar a data de eclosão e só a partir daí definir a idade do ninho. Todas as evidências relacionadas ao tempo de cada período de um evento de nidificação foram definidos *a priori* a partir de nossos próprios resultados. Para os ninhos que encontramos na fase de incubação e que foram predados antes da eclosão utilizamos um valor médio de seis dias que corresponderia à metade do tempo destinado a incubação. Não aplicamos a fórmula proposta por Martin et al. (2007) para correção sobre esta estimativa, porque nossos intervalos de revisões em alguns destes ninhos foram muito variados (1 - 8 dias).

Utilizamos apenas ninhos cujo destino foi determinado com total certeza o que atende a premissa “b”; assumimos que o encontro, a mínima manipulação e o monitoramento dos ninhos não tiveram efeito significativo sobre a sobrevivência diária dos ninhos. Isto foi testado como uma covariável em um dos modelos do MARK e resultou em irrelevante efeito sobre a sobrevivência dos ninhos, portanto, atendendo a premissa “c”. Não se tratando de uma espécie com estratégia colonial de reprodução a premissa “d” tampouco se aplica neste estudo. A homogeneidade das taxas de sobrevivência diária dos ninhos é a premissa mais complexa de ser atendida, sobretudo por uma questão de escala relacionada a condições do habitat, clima, ou localidade. Considerando que a escala geográfica foi relativamente restrita (localidades amostradas dentro de um raio de cerca de 40 km) neste estudo, o clima, o habitat e o manejo nas diferentes áreas não variaram. Assim, assumimos que a premissa “e” foi atendida.

Para as análises do programa MARK, utilizamos todos os ninhos que contaram com dados referentes a todas as variáveis testadas resultando em uma matriz de 90 ninhos de um total de 133 ninhos encontrados. Para avaliar quais foram as variáveis temporais e ecológicas de maior influência nas TSDs de *S. aff. plumbea*, temos as seguintes predições:

Padrões de variação temporal dentro da estação reprodutiva: (1) o sucesso das aves tende a variar temporalmente dentro de um ciclo reprodutivo anual (Hochachka 1990); (2) há tendência de declínio conforme progredem os dias da estação de reprodução (Perrins 1970).

Variação anual: Cada ano pode apresentar diferenças nas variáveis climáticas, na disponibilidade de recursos ou nos sítios propícios de nidificação, na riqueza e abundância de predadores, entre outros aspectos (Dinsmore 2002). Por isso, quando há diferenças em alguns desses parâmetros as TSDs podem ser afetadas conforme o ano.

Idade do ninho: o sucesso dos ninhos de aves altriciais tende a diminuir conforme se aproxima da data de *fledgling*, ou seja, diminui com o aumento da idade do ninho (Skutch 1949). Isto estaria intimamente atrelado ao aumento progressivo na frequência de atendimento dos ninhos, ruído e odor dos ninhos, o que aumentaria a probabilidade de detecção dos mesmos por predadores.

Altura dos ninhos em relação ao solo: A altura do ninho em relação ao solo pode favorecer ou limitar a ação de predadores e, portanto, ter influência na TSDs das aves que situam seus ninhos em árvores ou arbustos (Møller 1987, Howlett e Stutchbury 1996). Como os ninhos de *S. aff. plumbea* apresentam certa variação na altura que são fixados é possível que isso tenha implicações no tipo de predador que pode acessar ninhos em diferentes estratos o que poderia influenciar na sobrevivência dos ninhos dessa espécie.

Índice de camuflagem dos ninhos: Quanto um ninho é mais ou menos conspícuo em um tipo de ambiente pode ser fator determinante para seu sucesso em decorrência da detectabilidade de predadores (Martin 1992, Howlett e Stutchbury 1996). Nós definimos dois parâmetros para caracterizar a camuflagem dos ninhos de *S. aff. plumbea*: a) que porcentual do ninho foi

encoberto pela vegetação numa vista de superior; b) qual porcentual do ninho é encoberto pela vegetação no local do ninho numa vista lateral, com os olhos na mesma linha de altura do ninho a dois metros de distância do ninho e a partir do ponto onde consideramos ele mais conspícuo (Figura 3.1).

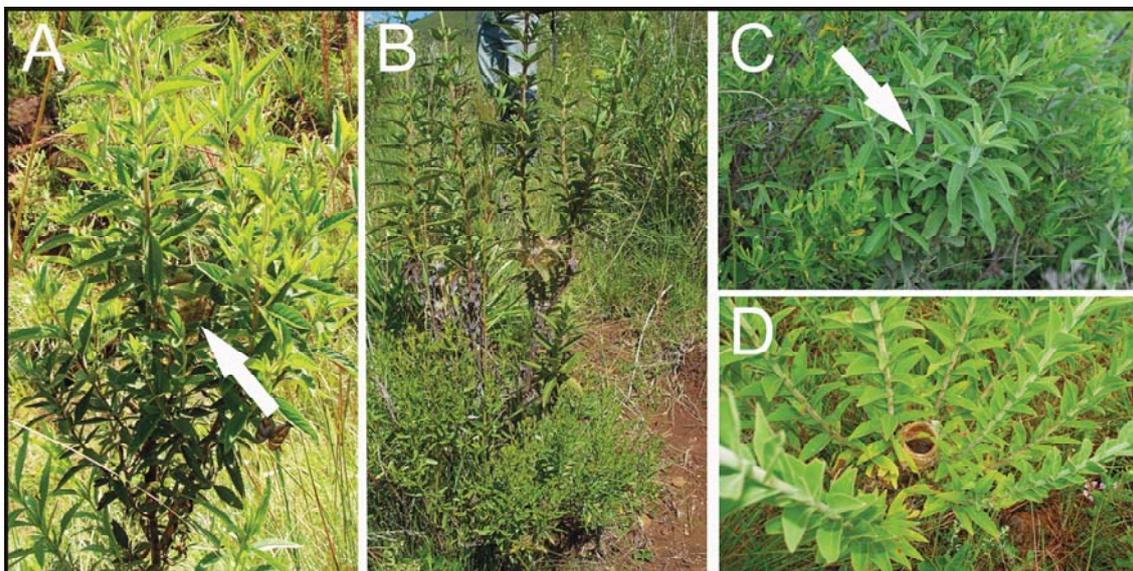


Figura 3.1. Caracterização esquemática das estimativas de camuflagem dos ninhos de *Sporophila* aff. *plumbea* em vista lateral a dois metros de distância do ninho (A) ninho aproximadamente 80 % ou 0,80 coberto pela vegetação, (B) 15% ou 0,15 encoberto; e vista superior (C) ninho aproximadamente 98 % ou 0,98 coberto pela vegetação (D) 8% ou 0, 08 encoberto.

Espécie de planta suporte: As espécies de plantas mais utilizadas para a construção dos ninhos são as mais abundantes no sítio de nidificação e isso resulta em menor poder de detecção dos ninhos por predadores, favorecendo o sucesso dos ninhos (Martin 1993a). *Sporophila*. aff. *plumbea* parece ter preferência por um conjunto de arbustos para nidificar e, portanto, seria esperado a espécie de planta suporte dos ninhos influenciasse nas TSDs da espécie.

Para as análises consideramos como o dia do início e término da estação de reprodução, o dia do encontro do primeiro ovo e o dia em que o último ninho se tornou inativo, respectivamente. Assim, o dia 4 de novembro foi o primeiro dia da estação e 4 de março (dia 116) foi o dia em que o último ninho tornou-se inativo, considerando as três temporadas (2007-2008 a 2009-2010).

Foi realizada uma seleção hierárquica de modelos baseada no Critério de Informação Akaike (AICc) corrigido para amostras de tamanho pequeno (Burnham e Anderson 2002). Os modelos com maior poder de explicação foram aqueles com menor valor de AICc (< 2) (Burnham e Anderson 2002). Realizamos as análises em etapas iniciando pelos modelos mais simples apenas com parâmetros temporais. Nessa primeira etapa foram considerados os modelos: 1) constante ou {nulo} que considera a probabilidade de sobrevivência diária dos ninhos *a priori* constante ao longo de toda estação reprodutiva - pode ser considerado correspondente a TSD calculada pelo método de Mayfield (1961); 2) linear {linear} que representa padrões lineares de variação nas TSDs; 3) quadrático {quadrático} que mostra tendência quadrática nas variações das TSDs. A segunda etapa consistiu na utilização do melhor modelo temporal mais uma única variável ecológica em cada simulação. E a terceira etapa consistiu na inclusão de todas as possibilidades tendo como base o melhor modelo temporal e as múltiplas variáveis.

A fim de explorar melhor a comparação dos resultados deste estudo com aqueles trabalhos que não contemplaram análises mais sofisticadas de modelagem sobre a sobrevivência dos ninhos calculamos (1) o sucesso reprodutivo aparente: razão entre o número de ninhos sucesso em relação ao total de ninhos ativos monitorados; (2) a taxa de predação aparente: razão entre o número de ninhos predados e o número total de ninhos que tiveram ovos ou ninhegos. Realizamos uma avaliação para as três temporadas juntas e para as temporadas estudadas separadamente.

Parâmetros ambientais: As variáveis climáticas, temperatura máxima diária, comprimento do dia (fotoperíodo) e pluviosidade dos meses referentes à temporada de reprodução da espécie foram obtidas diretamente do banco de dados da EMBRAPA Clima Tempo (EMBRAPA 2010) coletados na estação meteorológica localizada no município de Bom Jesus. Devido a sua localização intermediária às três áreas de estudo, elegemos este ponto de coleta de dados meteorológicos como o mais apropriado para utilização neste estudo.

Análises estatísticas

Na avaliação do cuidado parental utilizamos *Wilcoxon signed-rank* para (1) comparar as diferenças na duração das visitas e dos períodos de ausência dos adultos nos ninhos, (2) comparar o número de visitas ao ninho por unidade de tempo (períodos de incubação e ninhego) e (3) comparar o número de entregas de alimento aos ninhegos. Para avaliar diferenças estatísticas no sucesso de ninhos relacionados com a variável camuflagem, utilizamos o teste não paramétrico de Mann-Whitney (ou *Kruskal-Wallis One-Way Analysis*).

Para a análise referente ao comportamento de incubação definimos arbitrariamente duas classes de idade (1) início da incubação: o período entre o dia um (postura) e o sexto dia do ovo; (2) final da incubação: o período entre os dias sete e 12 (eclosão). Definimos três classes de idade para o período de ninhego (1) fase inicial: do dia da eclosão até o terceiro dia de vida; (2) fase intermediária: do quarto ao sétimo dia de vida; (3) fase final: do oitavo ao décimo dia de vida. *Brooding* foi assumido quando a duração de cada visita superou 120 segundos.

Para determinar a existência de correlação entre variáveis ambientais (fotoperíodo, temperatura máxima) ou ecológicas (riqueza de gramíneas) e parâmetros de reprodução ou parasitismo utilizamos o teste paramétrico de Correlação de Spearman. Para as análises estatísticas utilizamos o *software* Systat 10.0 (SPSS 2000) e para representações gráficas que revelaram o erro padrão das medidas centrais ($\pm EP$) utilizamos o programa Sigma-Plot versão 8.0. Consideramos as diferenças estatisticamente significativas para valores de $P \leq 0.05$.

Resultados

Fenologia da reprodução

As primeiras manifestações de territorialidade começam com a chegada dos machos no final do mês de outubro. Após a chegada das fêmeas (uma semana de atraso depois) começa o pareamento e a defesa dos territórios (ver Capítulo II). O início da construção dos ninhos ocorreu na primeira semana de novembro e foi uma atividade síncrona logo após a chegada massiva dos indivíduos da migração. Este aspecto ficou evidente, pois em todas as temporadas

reprodutivas, quase todos os casais monitorados desde o início dos pareamentos começaram a construir seus ninhos exatamente no mesmo dia. Em quatro de novembro contabilizamos o número mais expressivo de ninhos no primeiro dia de construção. Dos 133 ninhos monitorados apenas um foi iniciado antes do dia quatro de novembro baseado em estimativa retroativa da idade dos ninhos. A medida que a temporada reprodutiva avança continuam chegando novos indivíduos reprodutivamente ativos que acabam nidificando em diferentes momentos ao longo de uma temporada de reprodução. Por isso, casais em presumivelmente em primeira tentativa de reprodução podem ser observados ao longo de toda temporada reprodutiva.

A última evidência de atividade reprodutiva foi registrada com a predação dos ninhos do último ninho ativo que ocorreu em quatro de março. A duração do período de reprodução da espécie considerando as três temporadas de reprodução compreendeu um total de 116 dias ou 3,8 meses. Este intervalo de tempo correspondeu a cerca de 32% do ciclo anual da espécie. A estação reprodutiva foi protelada até a primeira semana de março em decorrência das segundas e terceiras tentativas de reprodução. Desconsiderando múltiplas tentativas de nidificação notamos uma queda abrupta na reprodução em janeiro (Figura 3.2). Casais formados por indivíduos “inexperientes” (jovens machos pardos e fêmeas com características de jovem) também contribuem para o aumento do período reprodutivo. Registramos casais formados por fêmeas mais jovens e machos pardos ocupando territórios vagos onde os casais mais experientes já haviam reproduzido com sucesso no início ou meados da estação.

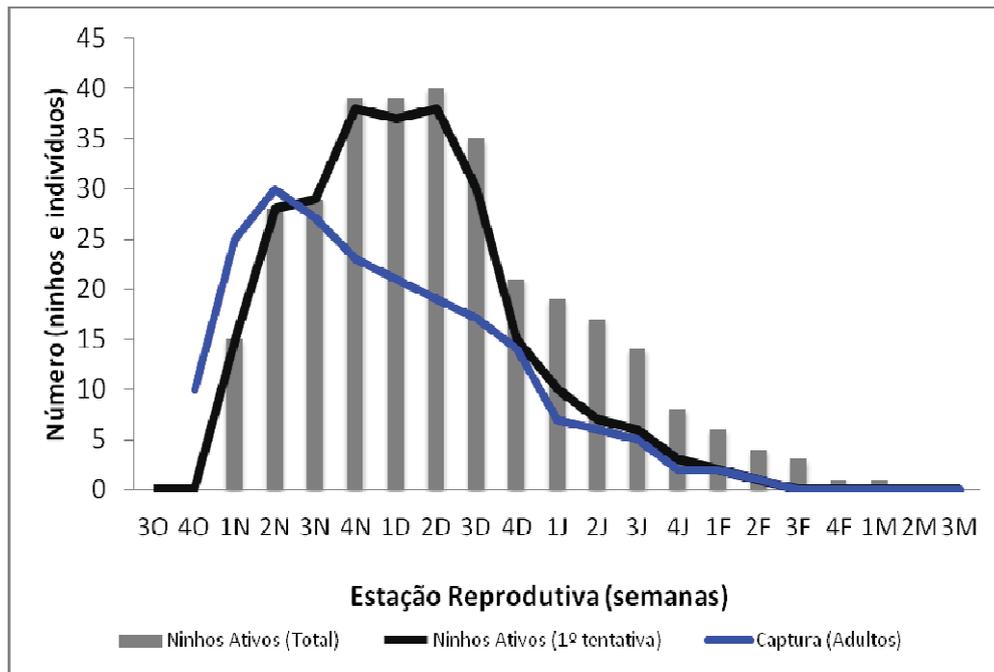


Figura 3.2. Número cumulativo de ninhos ativos e adultos capturados por semanas de *Sporophila* aff. *plumbea* durante três temporadas reprodutivas 2007-2010 nos campos de altitude do sul do Brasil. Terceira semana de outubro (3O) até Terceira semana de março (3M).

O período de maior quantidade de ninhos ativos (em construção, com ovos ou ninhegos) foi entre a segunda semana de novembro e o final de dezembro (Figura 3.3). Os primeiros ninhegos começaram a deixar os ninhos nos últimos dias de novembro com pico de saída de ninhegos dos ninhos na segunda quinzena de dezembro (Figura 3.3). Este período de maior atividade de ninhos coincidiu com o pico de floração de gramíneas invernais (microtêrmicas) somado ao início da floração das gramíneas estivais (megatêrmicas), i.e., o período de maior riqueza de gramíneas com sementes maduras. A atividade de ninhos e a riqueza de gramíneas apresentaram correlação positiva quando comparadas estatisticamente ($r_s = 0,756$, $P < 0,001$). De forma equivalente o período de ninhos ativos teve correlação positiva com o fotoperíodo ($r_s = 0,760$, $P < 0,001$). A riqueza de espécies de gramíneas nativas com sementes e o fotoperíodo também se mostraram fortemente correlacionados ($r_s = 0,919$, $P < 0,001$). O incremento de juvenis na população (aqueles com muda pós-juvenil completa e independentes dos adultos) teve início na segunda semana de janeiro e o pico no número indivíduos foi em fevereiro (Figura 3.3). A

maior abundância de juvenis, portanto, coincidiu com o período de maior riqueza de gramíneas estivais frutificando (final de dezembro até final de fevereiro) (Figuras 3.3 e 3.4). Nesta fase do período reprodutivo, meados de janeiro até março, a abundância de jovens imaturos foi equivalente ou até maior do que a de adultos (obs. pess.).

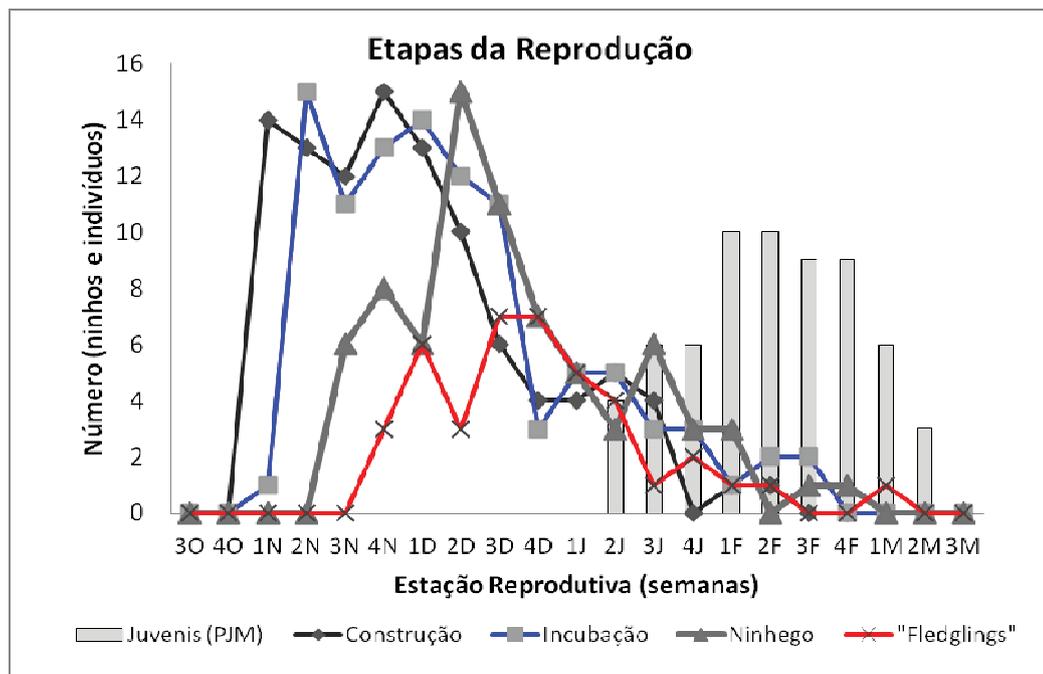


Figura 3.3. Número absoluto de ninhos nos diferentes estágios de desenvolvimento (desde a construção até o abandono do ninho pelos filhotes), indivíduos que deixaram os ninhos “*fledglings*” e indivíduos com muda pós-juvenil completa (PJM) registrados nas três áreas de estudo nos campos de altitude do sul do Brasil nas temporadas reprodutivas de 2007-2008 até 2009-2010. Terceira semana de outubro (3O) até Terceira semana de março (3M).

A etapa de construção dos ninhos durou em média cinco dias podendo variar de quatro a 10 dias ($n = 15$). O período de incubação teve duração média de 12,5 dias com mínimo de 12 e máximo de 13 dias ($n = 17$). O período de ninhego durou em média de $10 \pm 0,18$ dias; máximo de 11 e mínimo de 8 dias ($n = 20$ ninhos). Assim, o tempo médio para um evento de nidificação da espécie foi de 27 dias.

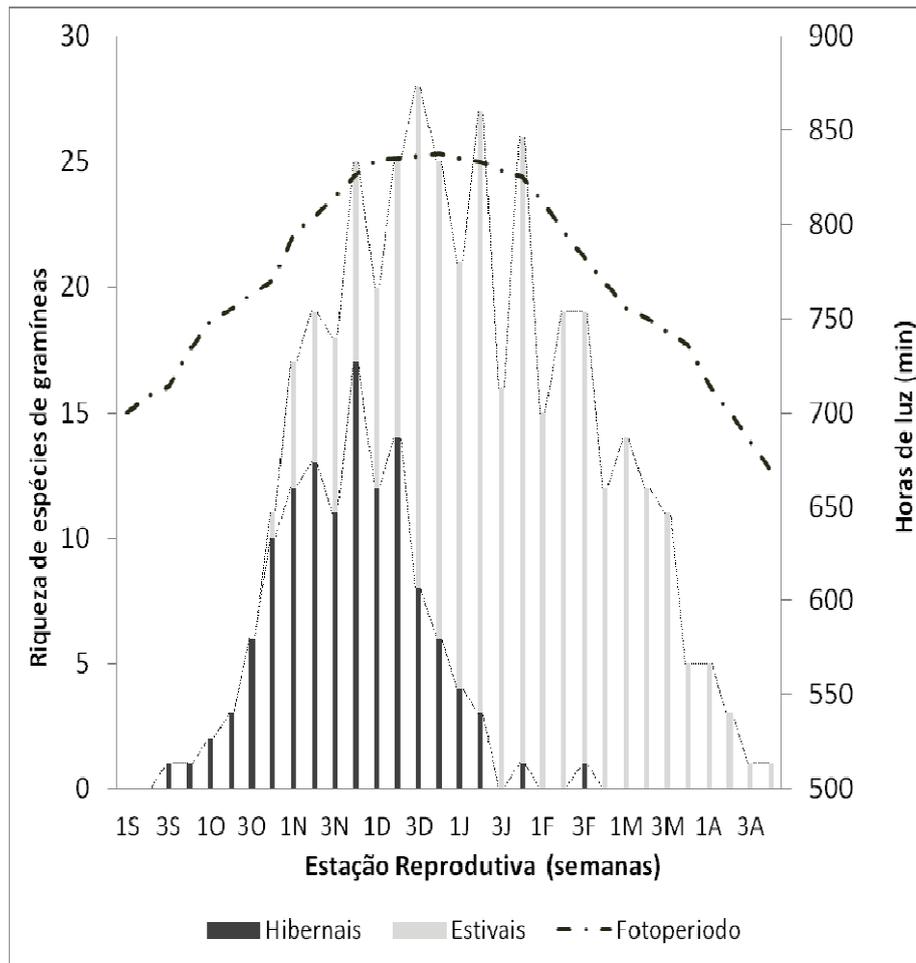


Figura 3.4. Riqueza de espécies de gramíneas nativas com inflorescências abertas e frutos (cariópses) amadurecidos avaliado em amostragens semanais desde o final do inverno até o início do outono. O fotoperíodo representa o comprimento dos dias medidos em minutos. Terceira semana de outubro (3O) até Terceira semana de março (3M).

Descrição de ninhos

O local onde se situaram os ninhos da *S. aff. plumbea* geralmente apresentaram vegetação arbustiva e solo com pouca cobertura vegetal, uma vez que foi usual a espécie nidificar em locais com afloramentos de rochas em terrenos irregulares e em declive (Figura 3.5) (ver Capítulo 2).



Figura 3.5. Sítios de nidificação de *Sporophila* aff. *plumbea*. À esquerda ninho com dois ninhegos situado em *Schinus terebinthifolius* (Anacardiaceae) a 1,5 m do solo entre afloramentos rochosos em terreno muito acidentado. À direita em primeiro plano, ninho com dois ovos situado em *Eupatorium multicrenulatum* a 0,50 m do solo. Ao fundo o rio Lava-Tudo.

A escolha do local dos ninhos foi determinada ou, pelo menos, teve grande influência dos machos. Antes de darem início a construção do ninho, observamos os machos fazendo movimentos de aninhar (relaxando as asas e deitando sobre ramos (forquilhas) de arbustos realizando movimentos circulares e emitindo um chamado singular presumivelmente de função de atração da fêmea (ver capítulo 1), a fim de indicar um local potencial para mesma definir a construção do ninho. Ao realizarem esse comportamento (“apresentação”) os machos deixavam os locais apontados por eles nos arbustos para em seguida suas fêmeas irem conferir o local, e em caso de aprovação, elas davam início a construção dos ninhos.

Das 16 espécies de plantas que foram utilizadas como substrato para ninhos, 12 pertencem a família Asteraceae, duas a Myrtaceae, uma a Anacardiaceae e uma a Escalloniaceae. O tipo de arbusto utilizado como substrato dos ninhos variou de acordo com cada território/localidade, ou

mesmo de preferências individuais. No entanto, quando analisamos toda comunidade vegetal que compõe o habitat da espécie nas três áreas estudadas notamos que há um grupo restrito de plantas que servem de substrato para seus ninhos (Figuras 3.6 e 3.7).

A construção do ninho se inicia quando as fêmeas começam a amarrar finos ramos e folhas de arbustos com teia de aranha visando formar um alicerce emaranhado (Figura 3.8 [1]). Notamos, nos dois primeiros dias, grande predomínio de utilização de teias de aranha. Somente quando uma massa de teia amarrada às folhas e ramos serviu de base para deposição das fibras vegetais é que as fêmeas passaram a alternar a utilização das teias e das fibras vegetais (Figura 3.8 [2 e 3]). A partir do terceiro dia observamos uma nítida troca no predomínio do material utilizado. Neste momento as fêmeas passaram a utilizar muito mais fibras vegetais do que teia de aranha, isto até os ninhos estarem finalizados. Os ninhos foram finalizados quando a borda superior do mesmo foi moldada de forma a ficar um círculo bem definido e com o diâmetro da abertura do ninho ligeiramente menor que o diâmetro máximo interno da câmara incubatória (Figura 3.8.[5]). A figura 3.9 mostra a variação quali-quantitativa nos tipos de materiais utilizados para a construção dos ninhos.

Dentre as fibras vegetais utilizadas na confecção dos ninhos foi acentuado o predomínio de inflorescências de gramíneas do gênero *Eragrostis* e secundariamente *Panicum*. *Eragrostis airoides* e *E. polytricha* foram as inflorescências presentes em todos os ninhos encontrados e em grande quantidade de material (Figuras 3.9 e 3.10). Estes dois tipos de inflorescências compõem toda a câmara incubatória dos ninhos internamente. As gramíneas *Calamagrostis viridiflavescens*, *Briza* sp., *Paspalum* spp., *Eustachys uliginosa* e o líquen (*Usnea sulcata*), apareceram em baixa frequência na composição dos ninhos e foram utilizados no arremate final da borda externa de alguns ninhos (Tabela 3.1). Os primeiros ninhos construídos em uma temporada reprodutiva mostraram-se menos volumosos e duradouros e apresentaram coloração mais cinzenta, em comparação com os ninhos iniciados em dezembro (coloração mais dourada) (Figura 3.8 [5]). Checamos a origem das teias de aranha em oito oportunidades e as fêmeas exploraram as teias em forma de tubo de *Agraoctenus lagotis* (Licosidae) junto ao solo na totalidade das vezes (Figura 3.10).

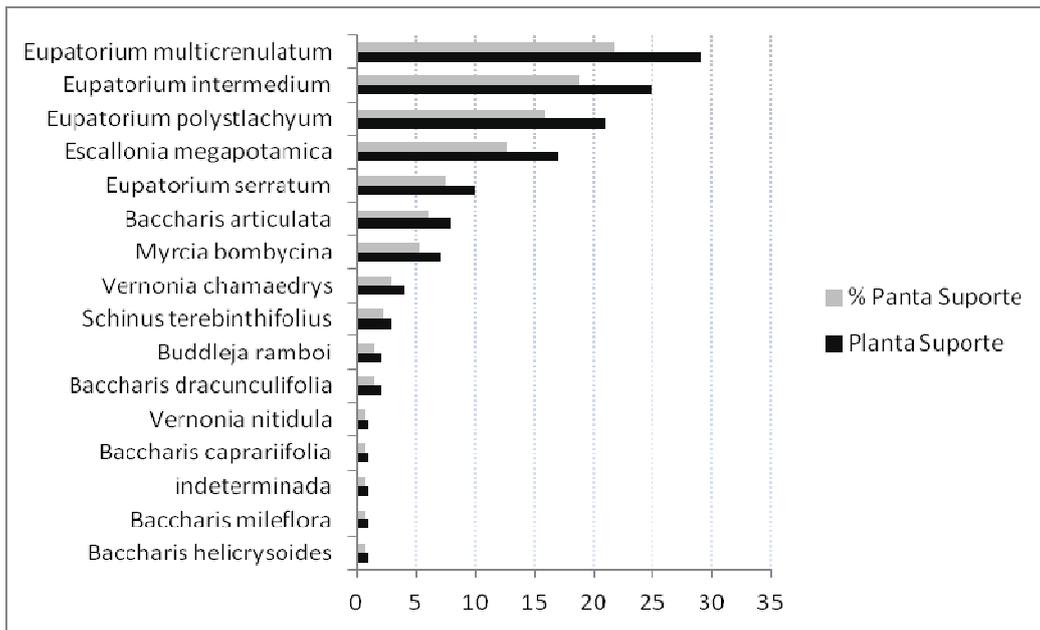


Figura 3.6. Espécies de plantas utilizadas por *Sporophila* aff. *plumbea* para estabelecimento de seus ninhos na região dos campos de altitude do sul do Brasil.

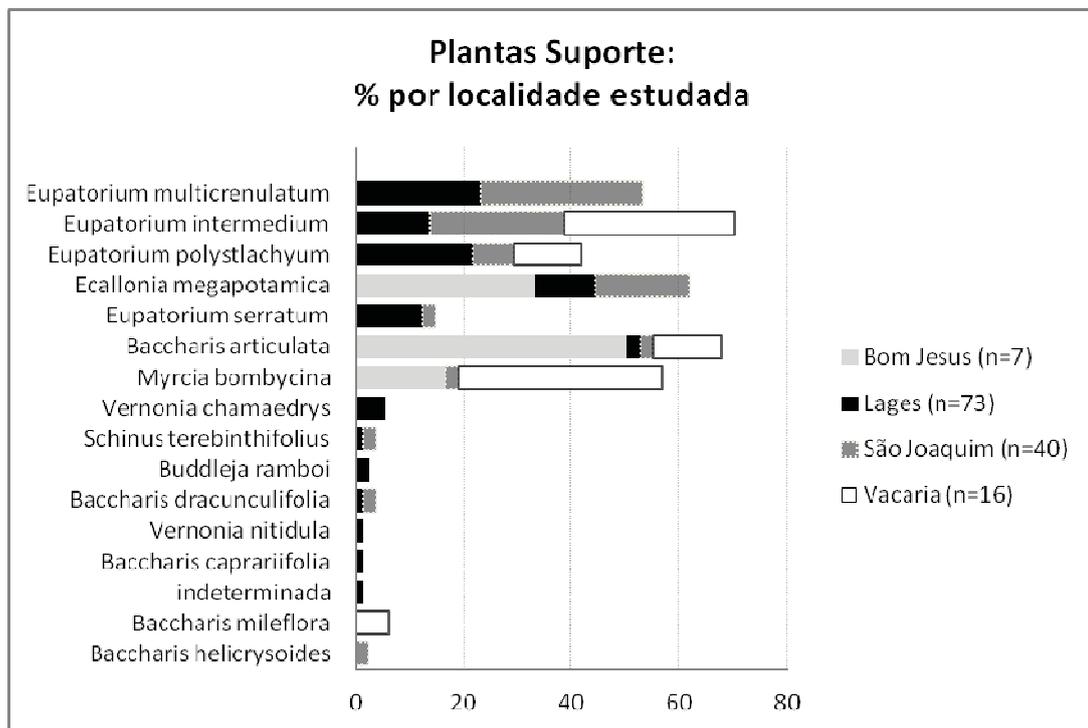


Figura 3.7. Espécies de planta suporte utilizadas para fixação dos ninhos de *Sporophila* aff. *plumbea* discriminando quatro distintas sub-localidades onde a espécie foi estudada nos campos de altitude do sul do Brasil.

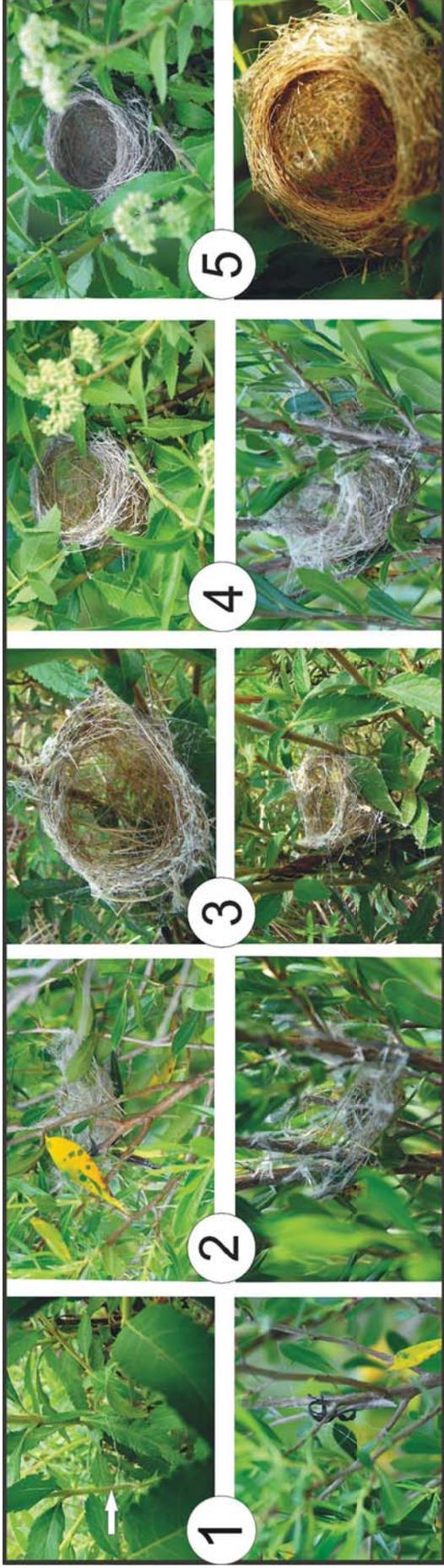


Figura 3.8. Sequência de dias ilustrando a evolução da construção dos ninhos. Baseada nos ninhos que foram encontrados com menos de um dia de atividade de construção nos campos de altitude do sul do Brasil. No quadro 1 a seta indica a primeira teia de aranha depositada por uma fêmea.

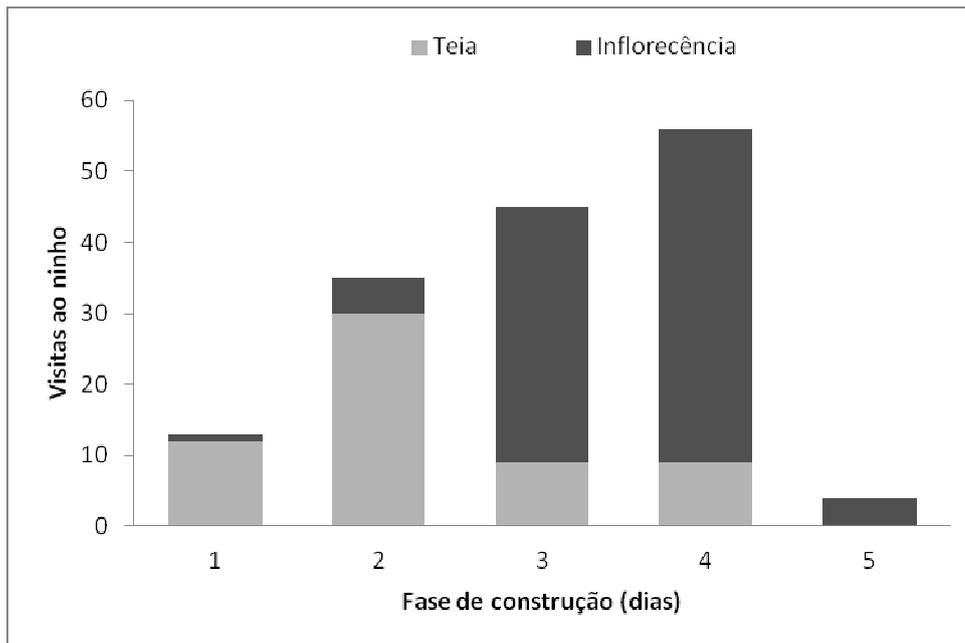


Figura 3.9. Avaliação quali-quantitativa dos materiais utilizados na confecção dos ninhos (n = 14) de *Sporophila* aff. *plumbea* por dia de atividade de construção, nos campos de altitude do sul do Brasil.



Figura 3.10. À esquerda, teia de aranha, *Agraoctenus lagotis* (Licosidae) e à direita inflorescência de *Eragrostis airoides*, ambos materiais muito utilizados na confecção dos ninhos de *Sporophila* aff. *plumbea* nos campos de altitude do sul do Brasil.

Tabela 3.1. Lista das espécies de gramíneas cujas inflorescências são utilizadas por *Sporophila* aff. *plumbea* na confecção de seus ninhos nos campos de altitude do sul do Brasil.

Espécie	Familia	Frequência (%) (n = 133 ninhos)	Nº de estruturas nos ninhos (n = 10)
<i>Eragrostis airoides</i>	Poaceae	100	173
<i>Eragrostis polytricha</i>	Poaceae	100	33
<i>Eragrostis oliroides</i>	Poaceae	36	24
<i>Panicum</i> sp.	Poaceae	23	13
<i>Ichnantus procerus</i>	Poaceae	12	4
<i>Calamagrostis viridiflavescens</i>	Poaceae	6	-
<i>Briza</i> sp.	Poaceae	2	3
<i>Paspalum</i> sp.	Poaceae	4	1
<i>Eustachys uliginosa</i>	Poaceae	5	-
<i>Stipa filiculmis</i>	Poaceae	17	-
<i>Usnea sulcata</i>	Parmeliaceae	2	-

A espécie não reutilizou ninhos de uma temporada para outra e nem dentro de uma mesma temporada reprodutiva. Os casais numa segunda tentativa de reprodução construíram um novo ninho nas proximidades do primeiro, ainda que tenham tido sucesso nesse.

A atividade de construção do ninho ocorre em “pulsos de construção” ao longo do dia. Embora não tenhamos dados suficientes para fazer uma análise quantitativa comparando a atividade de construção dos ninhos em diferentes estágios (e.g. inicial, intermediário e final), notamos que do primeiro ao quarto dia o padrão de atividade de construção foi similar. Cada fêmea quando iniciou um “pulso de construção” intensivo visitou o ninho em média a cada 116 s (± 73 s, mínimo 14 s e máximo 316 s). Encerrado um “pulso de construção” ficou em média 1.851 s (± 1.114 s mínimo, 720 máximo 4.080 s) sem visitar o ninho (Figura 3.11). Durante os períodos de ausência, as fêmeas despenderam energia em outras atividades como forrageio, higiene e descanso. Do quarto dia de construção em diante as atividade de visitação aos ninhos notavelmente decaíram. Observações neste estágio de construção do ninho renderam poucos contatos visuais das fêmeas nos ninhos. Nestas observações as fêmeas não agregaram material ao ninho, apenas trabalharam no formato e repararam as paredes e bordas em visitas curtas.

Padrão de atividade de construção do ninho

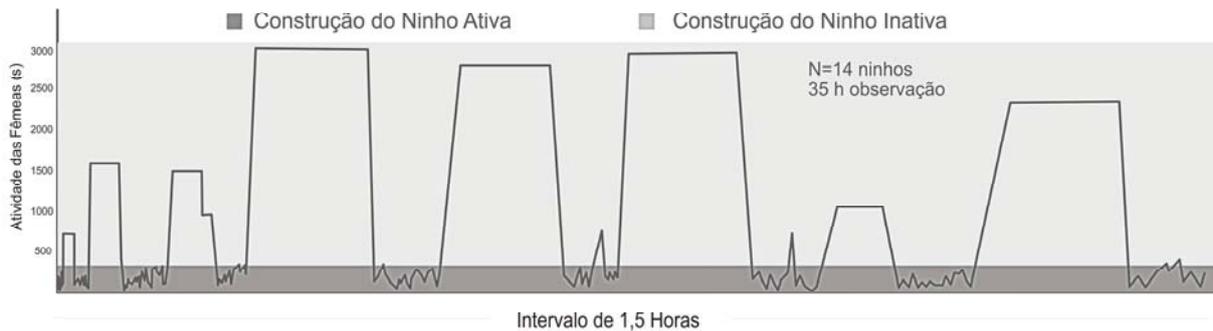


Figura 3.11. Padrão de atividade de construção de ninho ao longo do dia, observado em 14 ninhos diferentes que tiveram suas idades determinadas entre um e quatro dias.

Verificamos que ninhos mal confeccionados foram motivo de perda de ninhadas. Dois ninhos monitorados abriram o fundo quando os ninhegos atingiram cerca de cinco dias. Por esse motivo os ninhegos caíram do ninho e permaneceram no chão na base da planta suporte onde foram predados (Figura 3.12). Outros quatro ninhos mal confeccionados cederam nas bordas. Em dois deles os ovos caíram e nos outros dois, foram predados. Três dos seis ninhos mal confeccionados foram elaborados em segundas ou terceiras tentativas de reprodução e os outros três foram construídos por fêmeas de um ano (em primeira experiência reprodutiva).



Figura 3.12. Exemplo de ninho mal construído. Ilustração do momento em que o fundo cede e o ninhego está caindo (terceira tentativa de reprodução de um mesmo casal) (Foto: Ismael Franz).

Os ninhos de *S. aff. plumbea* pelo seu formato geral e tipo de adesão ao substrato podem ser classificados *sensu* Hansell (2000) como tendo na base múltiplos ramos suporte (*bottom multiple branched*). A tabela 3.2 resume os resultados relativos aos parâmetros morfométricos dos ninhos de *Sporophila aff. plumbea*.

Postura, tamanho de ninhadas e incubação

O tempo entre o final da construção do ninho e a postura do primeiro ovo foi de um dia (n = 13) e de dois dias (n = 1). Em duas oportunidades observamos fêmeas carregando material para o ninho na tarde de um dia e no dia seguinte pela manhã as mesmas já haviam feito a postura do primeiro ovo. Ambos os ninhos corresponderam a segundas tentativas de reprodução, em meados do mês de janeiro. O intervalo médio de postura entre o primeiro ovo e o segundo foi de cerca de um dia (n = 17). O mesmo intervalo ocorreu para a postura do terceiro ovo (n = 2). No entanto, uma fêmea chegou a tardar dois dias para a postura do segundo ovo.

A incubação, tarefa exclusiva das fêmeas, foi iniciada ora logo após a postura do primeiro ovo, ora somente após a postura do segundo ovo. Dos ninhos monitorados imediatamente após a postura do primeiro ovo (n = 8), em seis (10 h observações) a incubação iniciou prontamente e, em dois, não (5 h observação). O tempo de incubação médio foi de $12 \pm 0,7$ dias (n = 12), mínimo 11 e máximo 13 dias.

O segundo ovo eclodiu num intervalo menor do que um dia a partir da eclosão do primeiro ovo. Os intervalos entre a eclosão do primeiro e segundo ovo variaram de 3 a 8 h (n = 4 ninhos). Três ninhos tiveram seus ovos incubados até o 15º dia e um até o 16º dia, sendo os mesmos abandonados após a não eclosão dos ovos.

A duração das visitas e o tempo de permanência incubando aumentaram significativamente ($z = 2,8$; $P = 0,005$) do início para o final do período de incubação (Figura 3.13 [A e B]). O tamanho do período de ausência, por sua vez, diminuiu significativamente da metade inicial para a final ($z = -2,12$; $P = 0,03$), enquanto o número de acessos ao ninho por unidade de tempo (h) também diminuiu entre os períodos inicial e final, porém sem significância estatística (n = 12 ninhos, 38 h de observação) (Figura 3.13 [C]). Durante a fase

inicial de incubação as fêmeas permaneceram incubando uma média de 1.698 ± 289 s ($n = 30$ visitas) e ausentes do ninho por 1.136 ± 203 s ($n = 26$ ocasiões de ausência). Na fase final ou segunda metade do período de incubação a fêmea permaneceu em média 2.444 ± 376 s ($n = 19$ visitas) e ausente do ninho por 725 ± 120 s ($n = 18$ ocasiões de ausência) ($n = 12$ ninhos).

Observamos a participação do macho alimentando a fêmea no ninho enquanto a mesma incubava ($n = 4$ ninhos; distintos casais). Tal comportamento ocorreu somente na fase final do período de incubação, que correspondeu ao estágio em que a fêmea permaneceu mais tempo incubando.

No período de incubação o reparo de ninho pela fêmea foi verificado em 16 % das vezes ($n = 49$ visitas). Não observamos incremento de material ao ninho na fase de postura nem de incubação.

As fêmeas mudaram a posição dos ovos a cada 929 s em média ($n = 90$ registros) (Figura 3.14 [A- C]). Registramos o sombreamento dos ovos (Figura 3.14 [D]) em 18% das visitas, i.e., 14,5% do total de tempo que as fêmeas permaneceram no ninho durante a fase de incubação. Todos os registros de sombreamento dos ovos ocorreram entre 9 h 33 min e 15 h, período que correspondeu ao de maiores temperaturas (Figura 3.15). Sempre que verificamos este comportamento as fêmeas mantinham o bico aberto na maior parte do tempo e pelo menos em parte do ninho os raios de sol incidiam diretamente. Todavia, não encontramos correlação entre o tempo médio de permanência da fêmea incubando em relação às variações diárias na temperatura máxima ($r_s = -0,116$; $P > 0,50$).

Tabela 3. 2. Medidas dos ninhos de *Sporophila* aff. *plumbea* nos campos de altitude do sul do Brasil

Parâmetros Morfométrico dos ninhos de <i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i> (n = 32)															
	diM (mm)	dim (mm)	deM (mm)	dem (mm)	Hin (mm)	Hex (mm)	dcp (cm)	dbp (cm)	dMp (cm)	dmp (cm)	hps (cm)	eps (mm)	NRS	ERS (mm)	EB (mm)
Média	53,19	48,9	68,1	60,9	42,46	52,58	12,05	17,92	76,42	58,9	122,3	17,72	4,22 2	3,543	8,796
Mínimo	47,4	42,2	59,1	53,8	38	44	0	2	32	29	73	8,5	2	2,3	6,41
Máximo	57,6	52,7	76,1	70,2	47	68,52	60	43	130	116	224	84	6	6,467	11,6
Amplitude	10,2	10,5	17	16,4	9	24,52	60	41	98	87	151	75,5	4	4,167	5,19
Desvio Padrão	2,91	2,77	4,55	4,18	2,642	5,972	15,38	11,69	27,96	24,39	39,86	16,67	1	1,24	1,167
Erro Padrão	0,055	0,06	0,07	0,07	0,062	0,114	1,276	0,652	0,366	0,414	0,326	0,941	0,24	0,35	0,133

Legenda: **diM**: diâmetro interno maior; **dim**: diâmetro interno menor; **deM**: diâmetro externo maior; **dem**: diâmetro externo menor; **Hin**: altura interna; **Hex**: altura externa; **dcp**: distância do ninho ao centro da planta; **dbp**: distância do ninho à borda da planta; **dMp**: diâmetro maior da copa da planta; **dmp**: diâmetro menor da copa da planta; **hps**: altura da planta suporte; **eps**: espessura do caule da planta suporte; **NRS**: número de ramos suporte aos quais o ninho é fixado no substrato; **ERS**: Espessura dos ramos suporte; **EB**: espessura da borda dos ninhos.

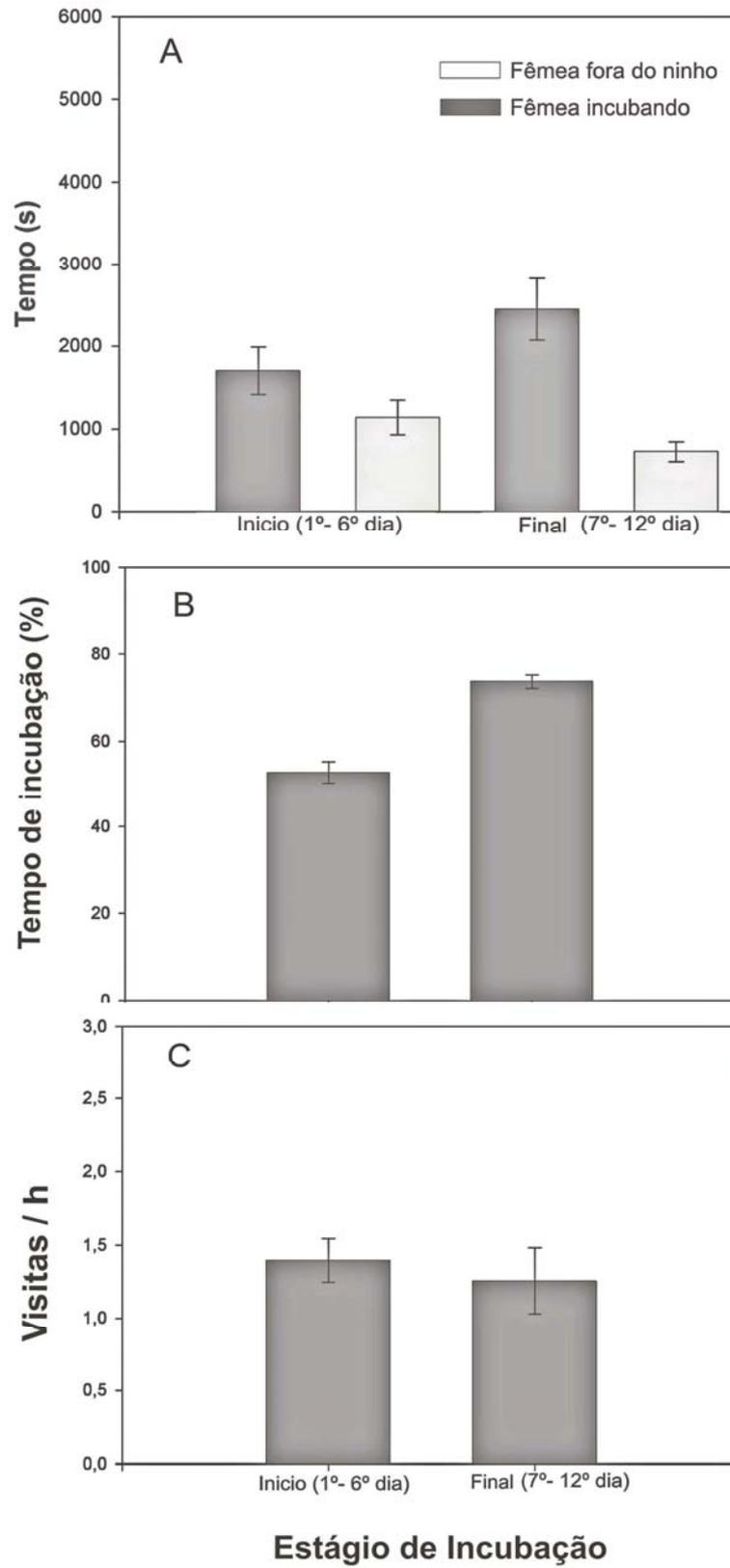


Figura 3.13. Atividade média (\pm EP) de atendimento aos ninhos ($n = 12$, 38 h de observação), (A) tempo de permanência fora e dentro do ninho; (B) tempo de permanência da fêmea incubando e (C) frequência de visitação ao ninho por unidade de tempo em *Sporophila* aff.

plumbea durante três temporadas reprodutivas (2007-2008 – 2010-2011) nos campos de altitude do sul do Brasil.



Figura 3.14. Comportamento de incubação (A) fêmea incubando; (B) levantando; (C) realocando os ovos com o bico. Um segundo ninho (D) ilustrando o comportamento de sombreamento dos ovos num momento de sol intenso sobre o ninho.

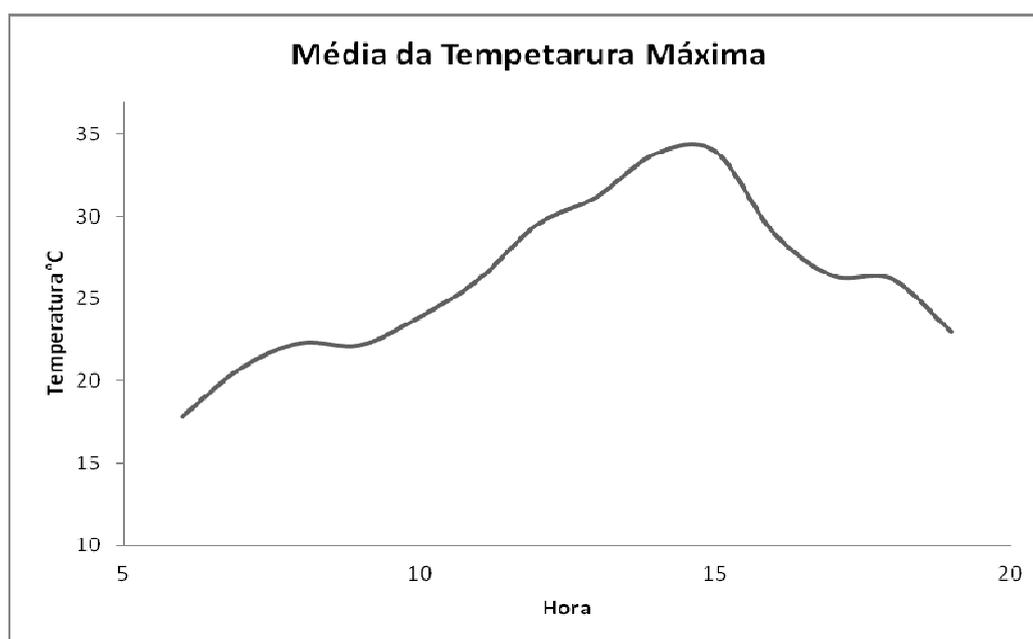


Figura 3.15. Variação da média de temperatura máxima ao longo do dia em três temporadas reprodutivas (2007-2008 até 2009-2010) nos campos de altitude do sul do Brasil.

O tamanho das ninhadas foi usualmente de dois ovos (91%; n = 91 ninhos; média e moda = 2 ovos) variando de um (2% = 2 ninhos) a três ovos (7% = 7 ninhos). O tamanho médio das ninhadas não variou entre as temporadas reprodutivas. As ninhadas com três ovos se restringiram ao início do período reprodutivo (Tabela 3.3). Nenhum ninho apresentou evidências de parasitismo por outra espécie de ave.

Tabela 3. 3. Tamanho das ninhadas de *Sporophila* aff. *plumbea* por mês/ano durante quatro temporadas reprodutivas (2007-2008 – 2010-2011) nos campos de altitude do sul do Brasil.

	1 ovo	2 ovos	3 ovos	Ninhada (média)
novembro-08		17	2	2,10
novembro-09		10	3	2,23
novembro-10		6	1	2,14
dezembro-07		4		2
dezembro-08	1	15	1	2
dezembro-09		15		2
dezembro-10		4		2
janeiro-08		2		2
janeiro-09		6		2
janeiro-10	1	6		1,85
janeiro-11		2		2
fevereiro-08		1		2
fevereiro-09		2		2
fevereiro-10		1		2
Total Ninhos	2	91	7	100

Descrição dos ovos

A coloração dos ovos mostrou-se bastante variada, sobretudo quanto ao padrão das manchas ou pintas. A coloração do fundo comumente é branca, podendo variar de tons mais creme pálido (Cream ou Pale Horn color) até tons de turquesa (Turquoise Green) (Smith 1975). Pintas podem ocorrer em maior ou menor densidade pela superfície dos ovos e apresentam diferentes formatos e tamanhos. As pintas tiveram coloração cinza, preta, bege, marrom ou bordô, e se distribuíram de distintas formas em cada ovo. As pintas nos ovos podem ser de coloração intensa (brilhosa) ou pálida. O formato dos ovos variou entre piriforme (predominante) e ovóide (Figura 3. 16). O comprimento médio dos ovos foi 18,20 mm \pm 0,14 mm; máximo 19,3 mm e mínimo 17,22 mm (n = 26), largura 13,26 mm \pm 0,08; máximo 14,1 mm e mínimo 12,7 mm (n = 26) mm e massa de 1,46 g \pm 0,03 g; máximo 1,64 g e mínimo 1,29 g (n = 16). A massa relativa dos ovos representou em média 12.2 % em relação a massa corporal da fêmea para a espécie.

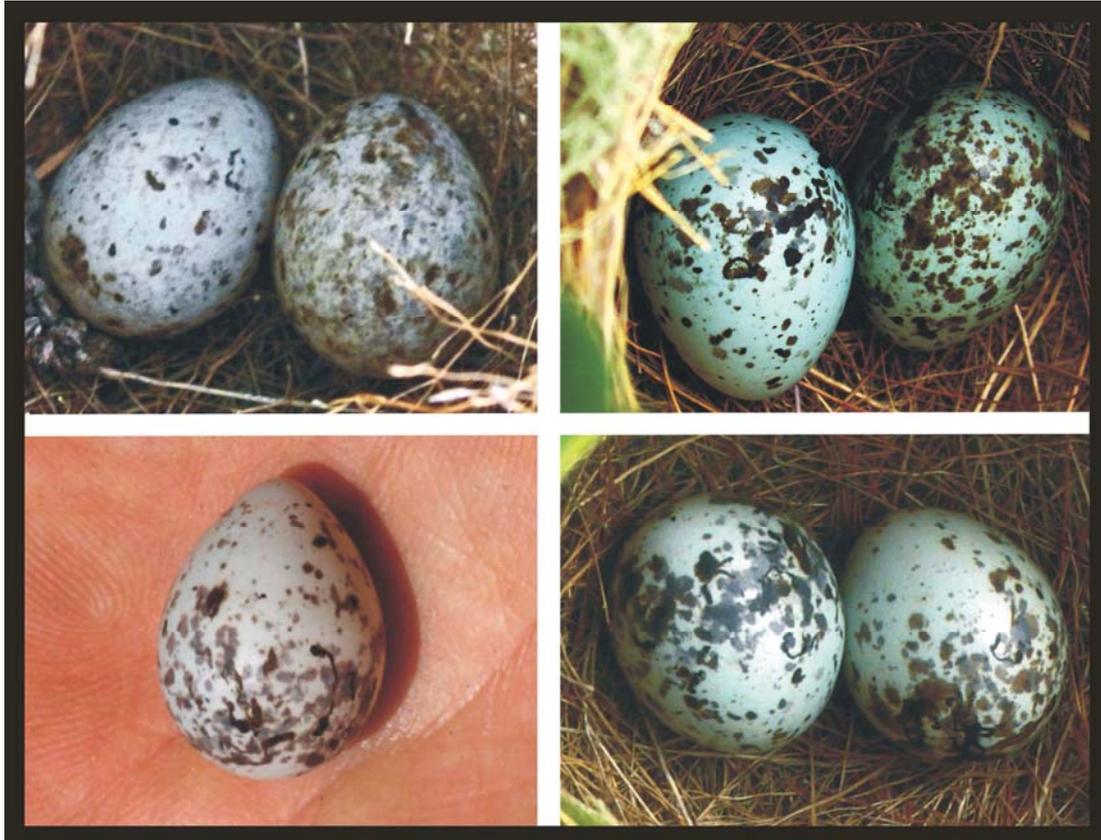


Figura 3.16. Padrões de coloração e forma dos ovos de *Sporophila* aff. *plumbea* nos campos de altitude do sul do Brasil.

Desenvolvimento e cuidado de ninhegos

Durante o período de ninhego realizamos 60 h de observação e filmagens de 16 ninhos e pesamos 81 ninhegos em estágios de crescimento. Ao longo dos 10 dias de desenvolvimento dos ninhegos o ganho de massa é acentuado e progressivo até o sétimo dia, onde sua curva de desenvolvimento praticamente atinge uma assintota. Do oitavo ao décimo ou décimo primeiro dias (i.e. intervalo máximo determinado como período de abandono dos ninhos) houve uma notável desaceleração no incremento de massa corporal e o conseqüente incremento de crescimento das penas coberteiras e rêmiges (Figuras 3.17 e 3.18). Os filhotes deixaram os ninhos quando atingiram cerca de nove gramas, notadamente mais leves que seus pais (12 g machos e 11,8 g fêmeas). Em apenas uma oportunidade os filhotes deixaram o ninho com menos de dez dias. Este caso ocorreu quando um casal conseguiu com sucesso criar os três ninhegos, que no oitavo dia deixaram o ninho. Ao deixarem o ninho todos os *fledglings* possuíam pouco poder de voo.

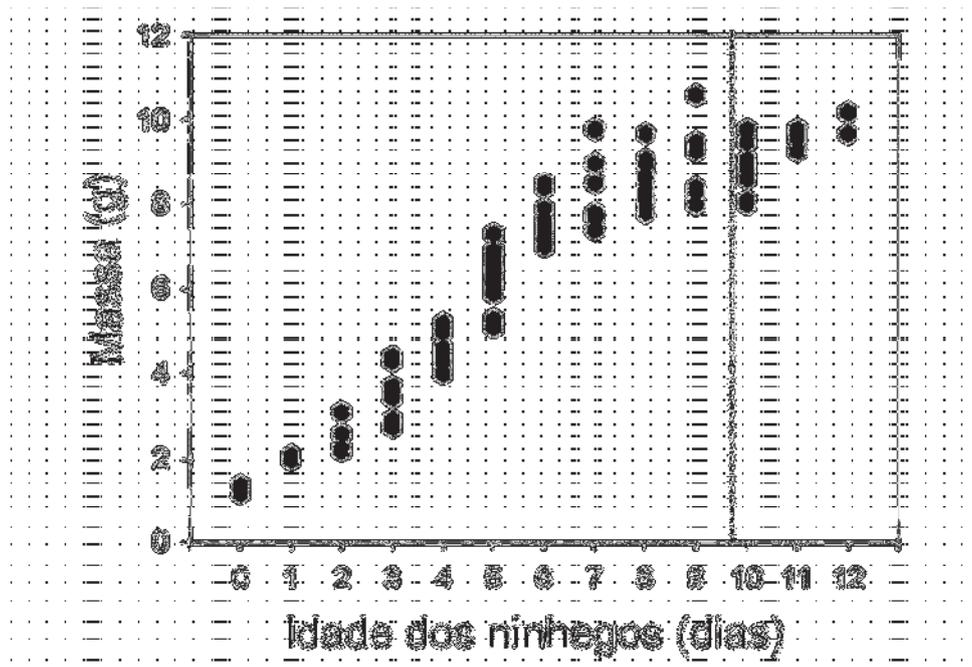


Figura 3.17. Massa dos ninhegos ($n = 81$) de *Sporophila* aff. *plumbea* nos campos de altitude do sul do Brasil. Uma representação do desenvolvimento diário desde a eclosão até os filhotes terem atingido 12 dias de idade. A linha tracejada marca o momento que os filhotes abandonam os ninhos.

O período de ninhegos se caracterizou pela realização de diferentes tipos de tarefas por parte do casal (cuidado biparental), tais como, alimentação da prole, *brooding*, higiene, reparo e defesa do ninho. O atendimento aos ninhos aumentou conforme a idade e o desenvolvimento dos ninhegos. As fêmeas visitaram significativamente menos vezes o ninho para alimentar os filhotes no início do período de ninhegos do que nos períodos intermediário e final ($z = 3,64$; $P < 0,001$ e $z = 2,60$; $P = 0,009$, respectivamente). Do estágio intermediário para o estágio final não houve variação significativa na frequência das visitas das fêmeas para alimentação da prole ($z = -0,358$, $P = 0,7$) (Figura 3.19).

O atendimento aos ninhegos pelos machos aumentou significativamente do início para o meio e do meio para o final deste período ($z = 2,207$, $P = 0,02$ e $z = 1,77$, $P = 0,07$ respectivamente). O notável aumento da atividade dos machos na alimentação dos ninhegos corresponde ao incremento de massa corporal e aumento da idade dos ninhegos (Figuras 3.17 e 3.19).

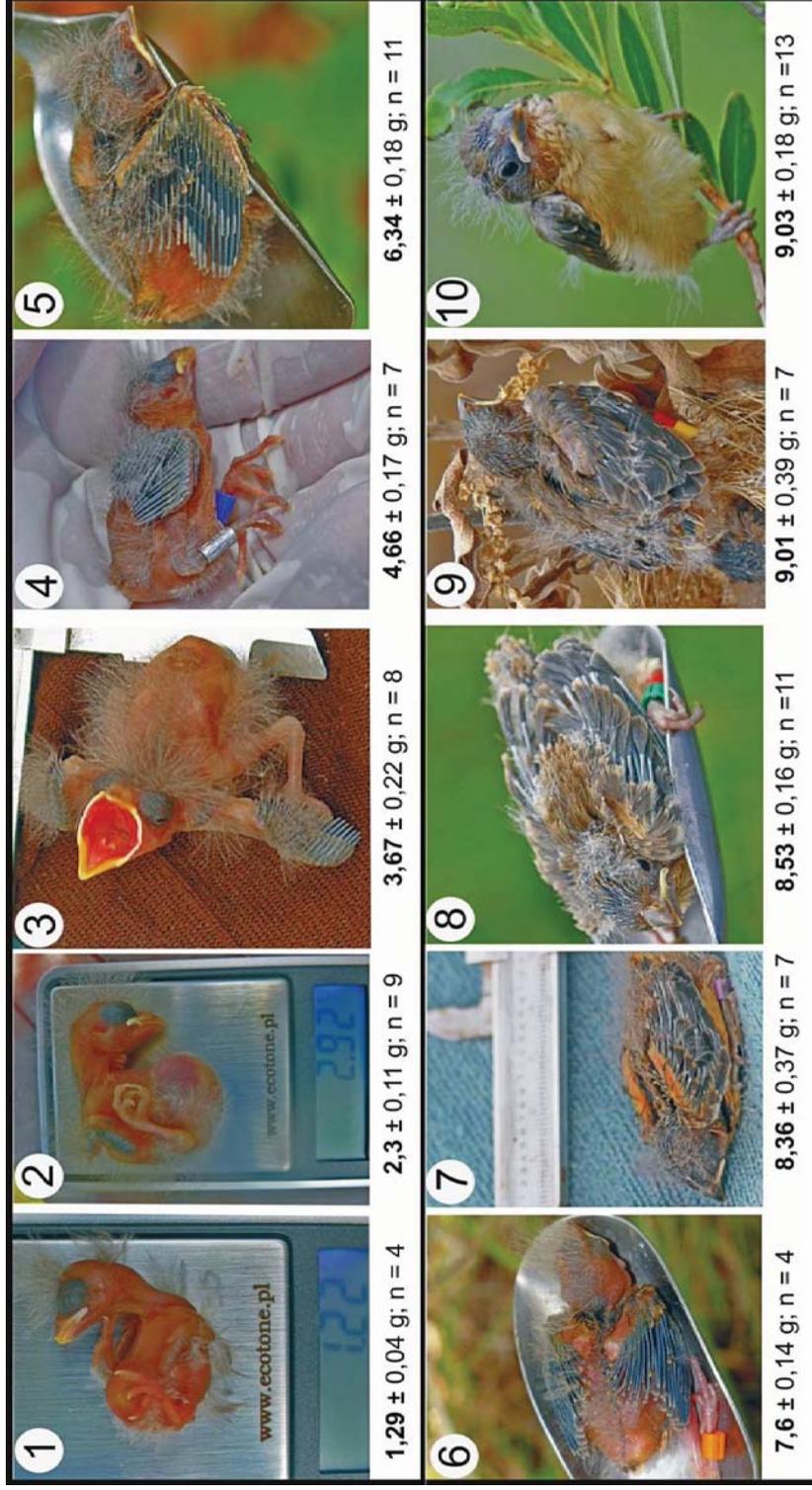


Figura 3.18. Caracterização básica de cada etapa do desenvolvimento de nihegos: 1) Indivíduos de algumas horas após eclosão até um dia de vida; completamente nu com penugem úmida ou grudada a pele. 2) Dois dias de vida; com penugem bem solta, aparecem os primeiros sinais de formação das rémiges. 3) Três dias de vida; rémiges já extrovertendo a abertura. 4) Quarto dia de vida; olhos abertos e canhões e canhões de rémiges bem desenvolvidos, ptérrilas ventrais conspícuas. 5) Quinto dia de vida; surgem os primeiros sinais de canhões de retrizes, rémiges ainda mais desenvolvidas e o bico se torna mais escuro com o enrijecimento da ranfoteca. 6) Sexto dia de vida; começam a abrir as rémiges e já é conspícua a ptérila dorsal, começam a abrir os canhões de coberteiras da porção ventral e das asas. 7) Sétimo dia de vida; rémiges mais desenvolvidas e surgem os primeiros canhões na cabeça. 8) Oitavo dia de vida; começa a abrir os canhões das retrizes e da cabeça e canhões do ventre e peito já bem abertos. 9) Nono dia de vida; completada a abertura das rémiges e asas completamente empenadas com a completa abertura das coberteiras das asas. 10) Representa indivíduos entre o décimo e o décimo primeiro dia de vida; dorso, ventre e asas completamente empenados, canhões das retrizes abertos porém curtos (cerca de 4 mm de comprimento apenas).

Comparando as atividades de frequência de visitação de fêmeas e machos, no estágio inicial do período de ninhegos encontramos que as fêmeas realizaram de forma significativa mais visitas do que os machos ($z = -2,41, P = 0,016$). No estágio intermediário do período de ninhegos manteve-se o predomínio na frequência de visitas ao ninho por parte das fêmeas em relação aos machos ($z = -3,21, P = 0,001$). No período final, todavia, a frequência de acessos ao ninho de machos e fêmeas não apresentaram diferenças significativas ($z = -0,947, P = 0,34$) (Figura 3.19).

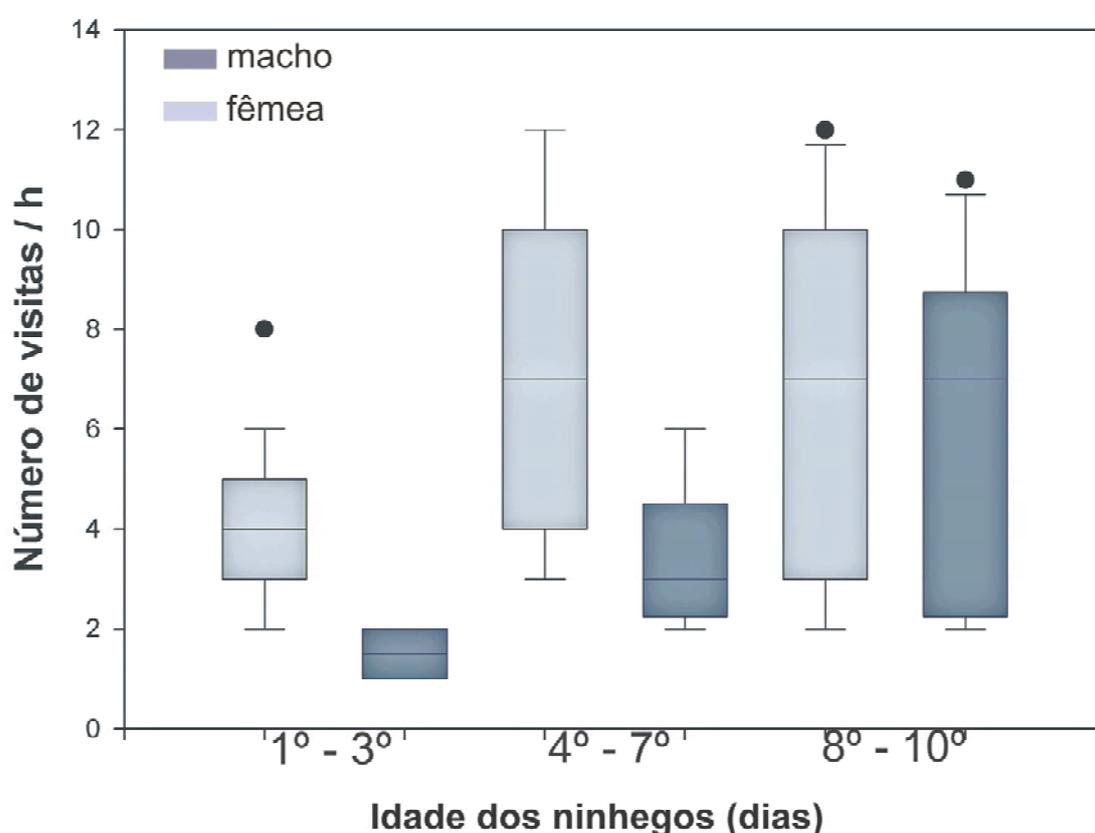


Figura 3.19. Frequência média de visitas (\pm EP) aos ninhos ($n = 16, 60$ h de observação) de *Sporophila* aff. *plumbea* para alimentação de ninhegos nos campos de altitude do sul do Brasil.

As fêmeas despenderam mais tempo na atividade de *brooding* (visitas mais prolongadas) no período inicial em comparação com o período intermediário ($z = 3,62, P < 0,001$). Apesar de haver evidências de contínua diminuição na duração das visitas no período final isto não pode ser testado devido ao pequeno número de visitas ao ninho (duas visitas no período final). O padrão de duração das visitas (*brooding*) não variou entre os diferentes períodos para os machos.

A duração das visitas aos ninhos (*brooding*) pelas fêmeas foi maior do que a dos machos no período inicial ($z = 2,20$, $P = 0,02$) (Figura 3.20).

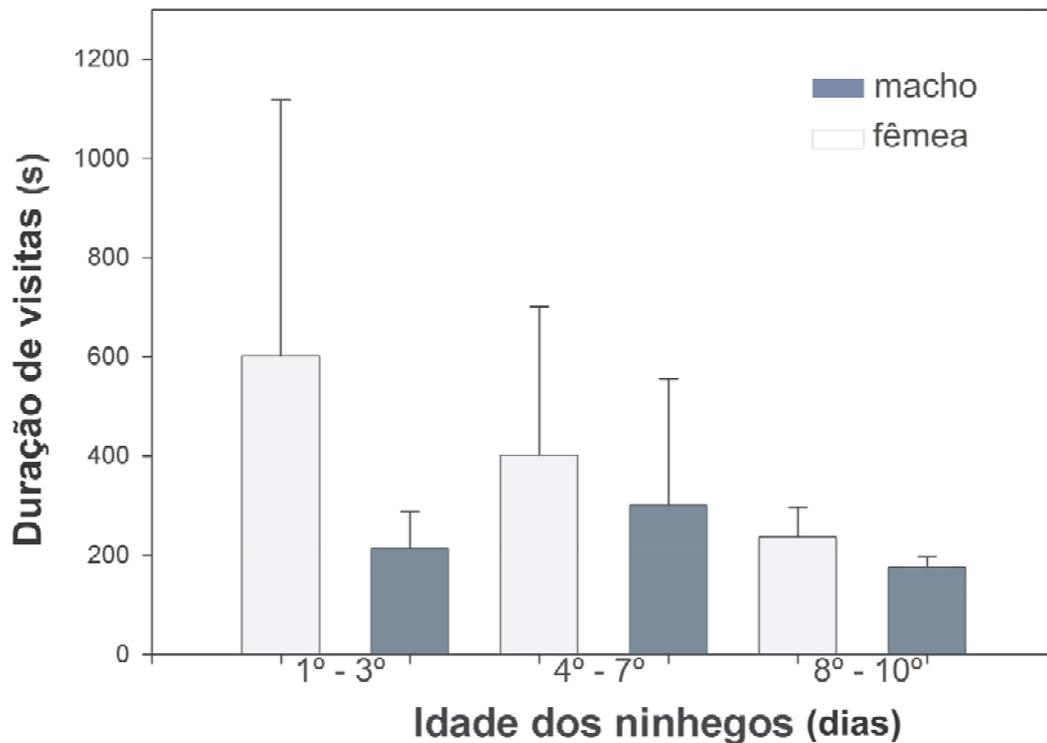


Figura 3.20. Tempo médio \pm EP de permanência no ninho (*brooding*) por visita de *Sporophila* aff. *plumbea* nos campos de altitude do sul do Brasil ($n=16$ ninhos, 60 h de observação).

As fêmeas tenderam a diminuir o número de entregas de alimento em cada visita à medida que avançou a idade dos ninhos. A quantidade de alimento entregue pelos machos se manteve equivalente nas diferentes idades de ninhos. Os machos aparentemente tenderam a alimentar os ninhos mais vezes em cada visita do que as fêmeas. Embora não tenhamos encontrado diferença estatisticamente significativa entre o número de entregas realizadas pelos machos comparativamente às fêmeas, numa avaliação desconsiderando os diferentes estágios de desenvolvimento dos ninhos ($z = -1,057$, $P = 0,30$) (Figura 3.21).

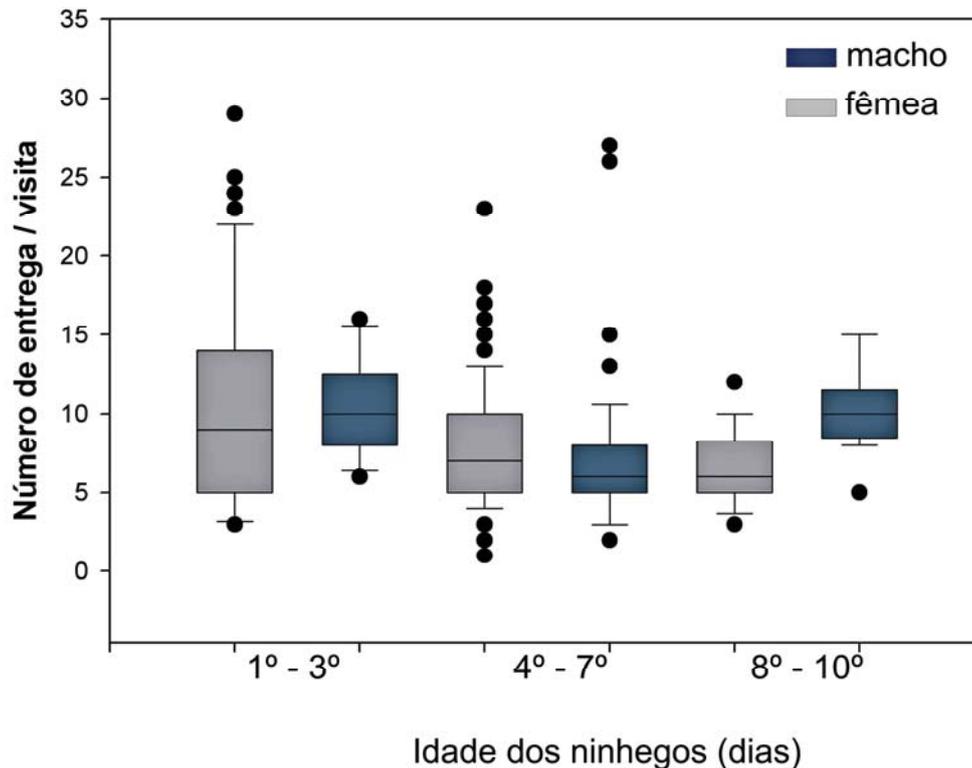


Figura 3.21. Média do número de entregas de alimento \pm EP aos ninhegos de *Sporophila* aff. *plumbea*, pelo casal, em cada visita ao ninho nos campos de altitude do sul do Brasil (n =16 ninhos, 60 h de observação).

Fêmeas e machos participaram de forma equivalente na tarefa de higiene do ninho, o que pode ser observado principalmente no final do período de ninhegos. O consumo de pelotas fecais (início e fase intermediária) foi registrado a cada 3,9 visitas realizadas pelas fêmeas. A retirada de pelotas fecais pelas fêmeas foi observada a cada 4,5 visitas (fase final). Machos consumiram as pelotas fecais a cada 5,2 visitas realizadas (fases inicial e intermediária) e retiraram pelotas fecais a cada 4,1 visitas (fase final). As atividades de sombreamento dos ninhegos contra a insolação por parte das fêmeas compreendeu a 4,3 % do período de permanência das mesmas nos ninhos e o aquecimento dos ninhegos a 95,7%. Já a atividade de sombreamento realizada pelos machos equivaleu a 96% do seu tempo de permanência no ninho após alimentação dos ninhegos.

Cuidado parental “pós-ninhego” e independência

O cuidado dos *fledglings* também foi biparental. Assim que os filhotes deixam o ninho, as fêmeas passam a alimentar de forma exclusiva um dos filhotes enquanto os machos alimentam de forma exclusiva o outro filhote. A disciplina alimentar foi tão rígida que em muitos registros de entrega de alimento os adultos (e.g. o macho) se negaram a alimentar o outro filhote irmão que estava sob os cuidados da fêmea, por exemplo, e vice-versa. Os adultos mantiveram-se com comida no bico até encontrarem o filhote que estava sob seu cuidado exclusivo. Isso pode ser observado com maior clareza quando os dois filhotes deixaram o ninho.

Conseguimos monitorar completamente o comportamento de cuidado parental pós-ninhego até a independência dos mesmos, observando três famílias (dois casais com dois filhotes e um casal com um filhote, todos marcados). Destas famílias identificamos posteriormente o sexo dos filhotes. Adicionalmente, dois jovens com cerca de 15 dias de vida que estavam sendo alimentados por machos adultos foram sexados. Nos cinco casos, os machos adultos cuidaram exclusivamente de filhotes machos e as fêmeas adultas de filhotes fêmeas. Esse resultado mostra que pode haver uma estreita relação de cuidado parental pós-ninhego ligada ao sexo dos pais sociais e dos filhotes nos grupos familiares de *S. aff. plumbea*.

Após deixarem o ninho, os filhotes são alimentados pelos pais nas imediações deste por até três dias. Entre o terceiro e o quinto dias, aproximadamente, cada um dos adultos conduz o filhote que esta sob seus cuidados para locais longe do ninho, de vegetação mais densa e alta no território (capinzais ou arbustais fechados). Desta idade em diante (jovens de 15 até 25 dias) eles permanecem a maior parte do tempo empoleirados e imóveis entre a vegetação, pedindo comida e emitindo constantes chamados. Nestas manchas de vegetação mais densa eles se misturam com filhotes de outras espécies congêneres ou de outros emberizídeos formando aglomerações mistas interespecíficas de jovens (o que denominamos de creches).

Os pais emitiram chamados específicos, assim que perceberam a aproximação do observador ou de um predador em potencial, para avisar os jovens quando eles deveriam parar de vocalizar. Quando algum filhote estava muito exposto ou realizava algum sobrevoo curto pelo campo o adulto imediatamente interagiu física e vocalmente com o mesmo estimulando-o a

se ocultar nos estratos mais baixos da vegetação. Isto foi realizado com mais frequência pelos machos do que pelas fêmeas (que comumente ficam mais escondidas na vegetação). Neste comportamento os pais sociais realizam um voo de perseguição muito rápido durante o qual eles emitem simultaneamente uma vocalização muito complexa e característica levando o filhote a se esconder. Esta vocalização equivale ao canto de alarme emitido pelos machos quando, por exemplo, uma ave (predadora em potencial) sobrevoa seus territórios (ver capítulo 1; função das vocalizações).

Os filhotes, em média, dependem dos adultos até os 41 dias de vida. Nesta idade, jovens já possuem um bico bem robusto e apto para descascar sementes. Mesmo com a independência alimentar eles podem seguir e, reciprocamente, serem seguidos por seus pais. Uma família (casal e filhotes) pode permanecer no seu território e imediações até o final de uma estação reprodutiva ou abandoná-lo por completo assim que os filhotes já são capazes de se alimentarem sozinhos e voarem bem (Figura 3. 22).



Figura 3.22. Jovem de *Sporophila* aff. *plumbea*, macho, anilhado com cinco dias de vida em 20/12/2009 (esquerda) e observado aos cuidados do seu pai social (direita) em 11/01/2010, portanto com 27 dias de vida. É possível observar que o indivíduo jovem ainda não completou plenamente a muda pós-juvenil.

Sucesso Reprodutivo

Nas três temporadas reprodutivas estudadas a estimativa ou taxa diária de sobrevivência dos ninhos (TSD) foi de $0,94 \pm 0,007$ ($n = 90$ ninhos) e a probabilidade cumulativa de sobrevivência dos ninhos em um evento de nidificação foi de 0,20 ou 20%. A variação temporal observada nas TSDs ao longo da estação reprodutiva mostra que a probabilidade de sobrevivência de ninhos é mais baixa (<90%) nos primeiros dias, devido ao início da estação, e decai a partir da nona semana (80º dia) de reprodução (Figura 3.23). A TSD é maior que a média em ninhos estabelecidos na primeira semana de dezembro até a segunda semana de janeiro (> 95%).

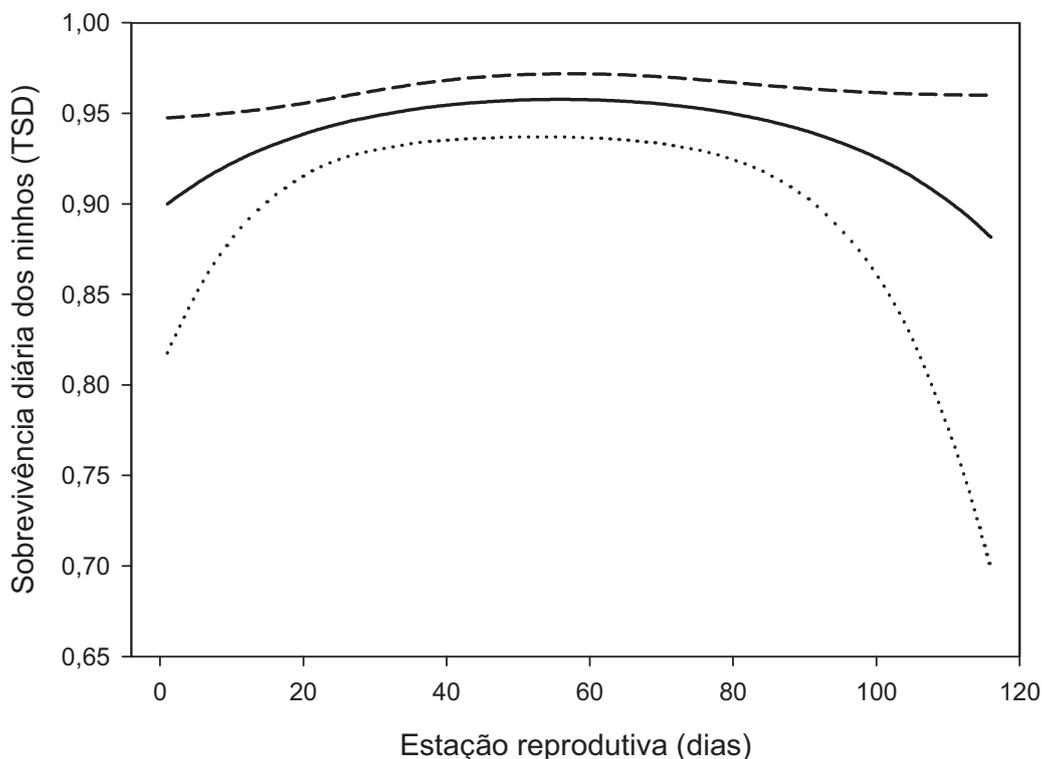


Figura 3.23. Estimativa de sobrevivência diária (TSD) dos ninhos de *Sporophila aff. plumbea* ($n = 90$) considerando três temporadas de reprodução (2007-2008 até 2009-2010) nos campos de altitude do sul do Brasil. A curva (= linha contínua) representa uma tendência quadrática para explicar a variação temporal nas (TSDs) calculada pelo programa MARK. As curvas com pontos e traços representam os valores mínimos e máximos das TSDs.

Considerando somente os modelos temporais para estimar a probabilidade de sobrevivência das ninhadas da espécie, o modelo nulo (de estimativa de sobrevivência constante) foi o que aparentemente mais bem se ajustou à reprodução da espécie (valor de $\Delta AICc = 0,000$). Contudo, o modelo quadrático apresentou valores de estimativa muito próximos do modelo nulo, considerando

um maior número de parâmetros (Tabela 3.4). Todos os modelos que incorporaram covariáveis ao modelo quadrático por sua vez explicaram melhor a variabilidade encontrada que o modelo nulo. Assim o modelo que melhor explicou quais os principais fatores atuando na sobrevivência de ninhos foi o modelo quadrático incluindo como co-variáveis camuflagem do ninho mais a altura dos ninhos, com cerca de 75% de suporte (Tabela 3.4).

Tabela 3.4 Modelos preditivos testados das estimativas de sobrevivência diária dos ninhos de ao longo de um ciclo reprodutivo de *Sporophila aff. plumbea* nos campos de altitude do sul do Brasil considerando as estações reprodutivas de 2007-2008 até 2009-2010. Os modelos são baseados nos critérios de informação de Akaike's corrigido para amostras pequenas (AIC_c). ΔAIC_c : Diferença em AIC_c entre cada modelo confrontando com o melhor modelo. K: número de parâmetros avaliados. AIC_c Peso: uma medida de suporte relativo de cada modelo dentro do conjunto candidato de modelos.

Etapa 1

Modelo	AICc	$\Delta AICc$	Peso AICc	K
{NULO}	287,2156	0	0,43583	1
{QUADRÁTICO (Q)}	287,4531	0,235	0,38703	3
{LINEAR}	289,0163	1,800	0,17713	2

Etapa 2

Modelo	AICc	$\Delta AICc$	Peso AICc	K
{QUADRÁTICO (Q)}+CamuF}	259,7807	0	0,99727	5
{QUADRÁTICO (Q)}+SpPlan}	271,9961	12.2	0,00222	8
{QUADRÁTICO (Q)}+Alt}	277,1160	17.3	0,00017	4
{QUADRÁTICO (Q)}+Ano}	278,7156	18.9	0,00008	5
{QUADRÁTICO (Q)}+Age}	286,5199	26.7	0,00000	4
{NULO}	287,2156	27.4	0,00000	1
{QUADRÁTICO (Q)}	287,4531	27.6	0,00000	3
{LINEAR}	289,0163	29.2	0,00000	2

Etapa 3

Modelo	AICc	$\Delta AICc$	Peso AICc	K
{Q+CamuF+AltNinho}	256,6118	0	0,74777	6
{Q+CamuF}	259,7807	3.16	0,15334	5
{Q+SpPlanta+AltNinho+CamuF}	260,6596	4.0	0,09881	13
{Q+SpPlanta}	276,0724	19.4	0,00004	10
{Q+AltNinho}	277,1160	20.5	0,00003	4
{Q+AltNinho+Age}	278,6807	22.0	0,00001	5
{Q+AGE}	286,5199	29.9	0,00000	4
{NULO}	287,2156	30.6	0,00000	1
{QUADRÁTICO}	287,4531	30.8	0,00000	3

A camuflagem dos ninhos foi tratada como dois parâmetros separados. Camuflagem superior mostrou influência positiva sobre as TSDs ($\beta_{\text{camuflagemSUP}} 0.02$ em escala *logit* EP = 0,005; 0,95 IC: 0,01; 0,03) e camuflagem lateral mostrou influência negativa ($\beta_{\text{camuflagemLAT}} -0.09$ em escala *logit* EP = 0,02; 0,95 IC: -0,14; -0,03). Interessante é o fato que, isoladamente, cada uma dessas covariáveis, junto com o modelo quadrático mostrou pouca importância sobre as TSDs.

Os testes de comparação das estimativas de camuflagem dos ninhos revelaram que há diferenças significativas entre ninhos com sucesso e ninhos com insucesso (n = 90) quanto aos parâmetros camuflagem lateral (U = 1333; P = 0,005) e camuflagem superior (U = 1299,5; P = 0,011). Os ninhos com maiores percentuais de camuflagem, ou seja, os menos conspícuos tanto vistos de cima quanto lateralmente foram os que tiveram maior sucesso: (1) camuflagem lateral sucesso (n = 38, média 0,66; EP \pm 0,40); e insucesso (n = 52; média 0,51; EP \pm 0,65), e (2) camuflagem superior sucesso (n = 38; média 0,68; EP \pm 0,43) e insucesso (n = 52; média 0,51; EP \pm 0,65).

O melhor modelo ainda incluiu altura dos ninhos como fator de importância parcial nas TSDs. A altura do ninho em relação ao solo por sua vez influenciou de forma negativa as TSDs ($\beta_{\text{altura}} -0,29$ em escala *logit* EP = 0,12; 95% IC: -0,54; -0,04). A altura média de ninhos sucesso (média = 0,72 m SD 0,39; n = 38), foi um pouco menor que em ninhos predados (média = 0,75 m; SD 0,34; n=52). Assim, ninhos situados em alturas mais elevadas nos arbustos tenderam a ter menor probabilidade de sobrevivência (z = -3,061, P = 0.002) (Figura 3.24).

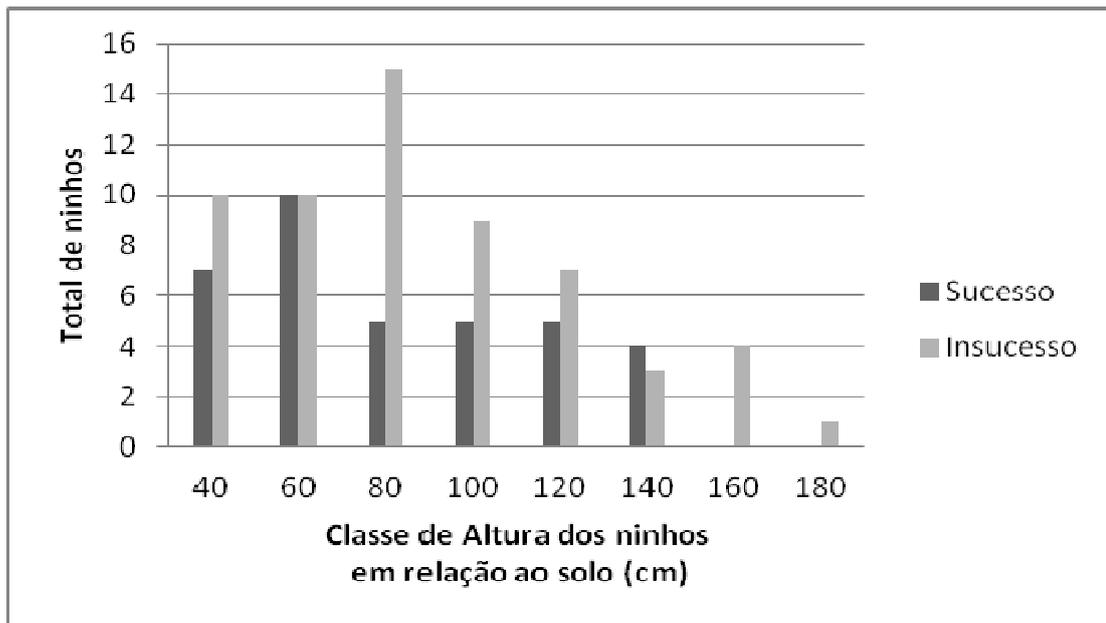


Figura 3.24. Avaliação de ninhos de *Sporophila* aff. *plumbea* que foram sucesso ou fracassaram considerando suas alturas em relação ao solo.

O modelo quadrático com as covariáveis idade do ninho, espécie de planta suporte e variação interanual não expressaram em grau algum influência sobre as TSDs. A probabilidade de sobrevivência não variou com a idade dos ninhos (Figura 3.25). Dentre as espécies de planta suporte escolhidas pela espécie não é clara a preferência por uma determinada planta considerando todas as localidades estudadas. Em cada uma das espécies de planta suporte com suficiente tamanho amostral a relação entre sucesso e fracasso foi equivalente (Figura 3. 26).

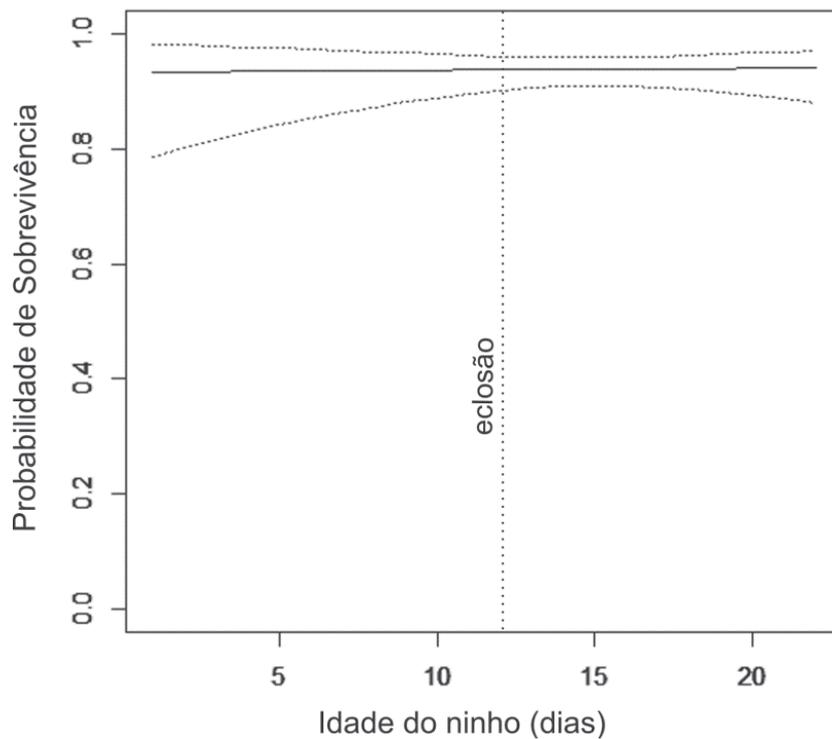


Figura 3.25. Estimativas de sobrevivência diária dos ninhos de *Sporophila* aff. *plumbea* em relação a idade dos ninhos (22 dias desde a postura do primeiro ovo) calculado com o programa MARK incluindo idade dos ninhos como variável de predição.

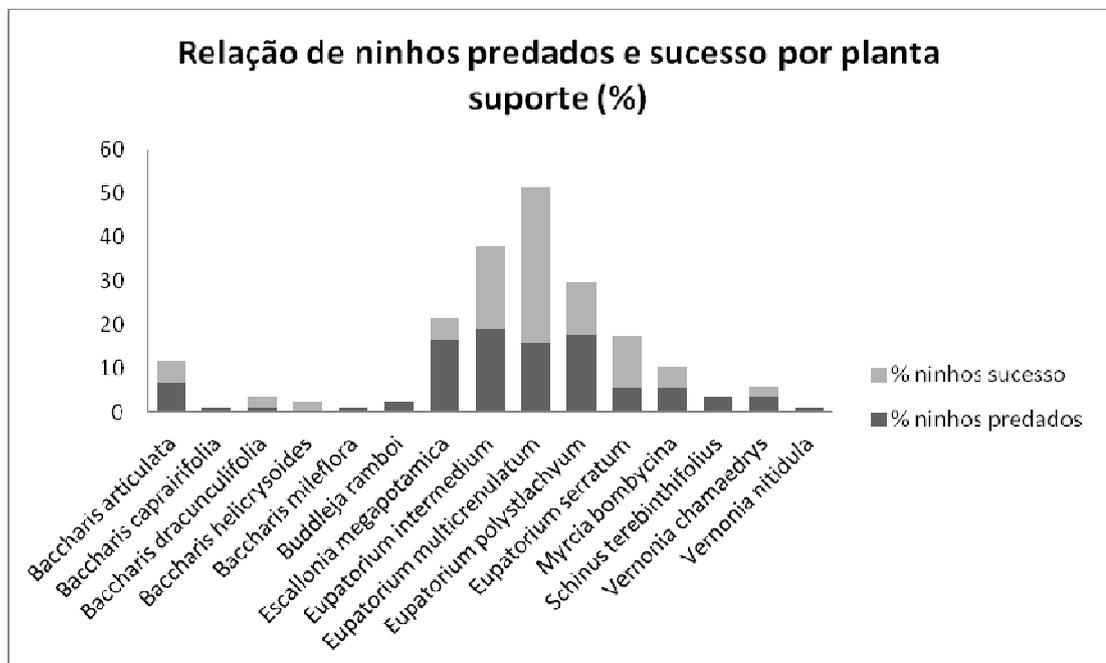


Figura 3.26. Ninhos de *Sporophila* aff. *plumbea* que foram sucesso ou fracassaram construídos em diferentes espécies de planta nos campos de altitude do sul do Brasil.

Múltiplas tentativas de reprodução

Durante as três temporadas de reprodução (2007-2010) anilhamos e monitoramos 33 fêmeas associadas à pelo menos um ninho. Destas, 20 fêmeas (60%) tiveram a segunda tentativa de reprodução confirmada e cinco fêmeas tentaram uma terceira nidificação dentro de uma mesma estação de reprodução. Assumindo que as demais 13 fêmeas marcadas tiveram apenas uma tentativa de nidificação chegamos a uma média de $1,75 \pm 0,12$ (mínimo 1 e máximo 3) ninhos por fêmea por estação reprodutiva. Em 17 casos a segunda tentativa de nidificação foi precedida pelo fracasso da primeira e em três casos ocorreu uma segunda tentativa de reprodução após uma primeira tentativa bem sucedida. Apenas numa oportunidade houve sucesso na primeira e na segunda tentativas de reprodução. Todos os cinco casos de terceira tentativa de reprodução numa mesma estação foram precedidos por primeira e segunda tentativas mal sucedidas. Em apenas um caso a terceira tentativa de reprodução foi determinada como sucesso. Duas fêmeas que fizeram três posturas atingiram uma produção anual de seis ovos cada (Tabela 3.5).

Nas três situações distintas de segundas tentativas de reprodução precedidas por uma primeira tentativa com sucesso ocorreu o seguinte: 1) o segundo ninho do casal foi iniciado 45 dias após a saída dos filhotes da primeira tentativa. Neste caso, o casal conseguiu criar dois filhotes até que os mesmos se tornassem independentes (~41 dias de vida) para somente depois dar início a uma nova tentativa de nidificação; 2) o primeiro ninho bem sucedido produziu um *fledgling* apenas. Quando este indivíduo atingiu dez dias de idade fora do ninho, o cuidado do mesmo passou a ser tarefa exclusiva do macho. Concomitantemente, a fêmea deu início a construção de um novo ninho, que sete dias mais tarde já estava com dois ovos em fase de incubação; 3) um casal que teve sucesso considerado na primeira tentativa de nidificação iniciou um segundo ninho apenas quatro dias depois da data que pelo menos um dos três ninhos deixou o ninho. Neste caso a segunda iniciativa de nidificação se deu devido a provável perda dos filhotes logo após eles terem deixado o primeiro ninho.

A média de tempo entre a primeira e a segunda tentativas de reprodução foi de $16,61 \pm 2,9$ dias (mínimo 4 e máximo 50 dias; $n = 20$ ninhos de segunda tentativa). A média de tempo entre a segunda e terceira tentativa de reprodução foi de $13,7 \pm 6,5$ dias (min. 4 e max. 33 dias; $n = 5$ ninhos de terceira tentativa). As distâncias entre os ninhos de sucessivas tentativas de reprodução de uma fêmea numa mesma estação reprodutiva variaram de dois até 1500 m (maioria dos casos entre 10 m e 40 m; $n = 15$). No caso de distâncias maiores, como o caso da máxima distância encontrada entre sucessivas nidificações de um mesmo casal, ocorreu a mudança também do território de reprodução.

Causas de perda de ninhos

Predação foi motivo de insucesso em 48 % dos ninhos que falharam (44/91). A predação aparente das ninhadas foi de 40,7% (44/106 ninhos que tiveram ovos) e se manteve constante entre os diferentes anos. Dois dos 44 casos envolveram a predação da fêmea durante a incubação sem ter havido a predação dos ovos (Figura 3.27). O abandono de ninhos ocorreu exclusivamente nas fases de construção e incubação e foi a segunda causa mais importante relacionado ao fracasso de ninhos compreendendo 24% dos ninhos perdidos (22/91). Treze por cento dos ninhos foram perdidos devido ao pisoteio do gado (12/91). Ninhos pobremente confeccionados (Figura 3.12) e queimadas de origem antrópicas realizadas indiscriminadamente no período de reprodução, entre outras causas indeterminadas, tiveram influência direta na perda do restante das ninhadas (13%; 13/91) (Figura 3.27). A Tabela 3.6 resume os resultados sobre destinos dos 133 ninhos monitorados desde novembro de 2007 até março de 2010.

Tabela 3.5. Síntese dos resultados de segundas e terceiras tentativas de nidificação ao longo de três temporadas de reprodução. Nas colunas referentes às distintas tentativas de reprodução o sucesso do ninho é (0) e a perda da ninhada é (1) e o número de ovos não determinado é (x).

Ano	Casal	Tentativas de reprodução			sucesso total	ovos	ninhos	fledglings	Planta Suporte I	Planta Suporte II	Planta Suporte III
		1°	2°	3°							
2007-2008	1	1	1	1	2_2	1_0	0_0	<i>Escallonia megapotamica</i>	<i>Vernonia nitidula</i>		
2007-2008	2	0	1	0	2_2	2_2	2_0	<i>Eupatorium multicrenulatum</i>	<i>Buddleja ramboi</i>		
2008-2009	3	0	1	0	2_2	1_0	1_0	<i>Eupatorium serratum</i>	<i>Eupatorium intermedium</i>		
2008-2009	4	0	1	0	2_2	2_0	2_0		<i>Buddleja ramboi</i>		
2008-2009	5	1	1	1	2_2	2_2	0_0	<i>Eupatorium multicrenulatum</i>	<i>Eupatorium polystachyum</i>	<i>Baccharis articulata</i>	
2008-2009	6	0	0	0	3_2	3_2	1_2	<i>Eupatorium multicrenulatum</i>	<i>Eupatorium multicrenulatum</i>		
2008-2009	7	1	1	0	2_2_2	0_2_2	0_0_2	<i>Eupatorium intermedium</i>	<i>Myrcia bombycina</i>	<i>Myrcia bombycina</i>	
2008-2009	8	1	0	0	2_2	2_2	0_2	<i>Baccharis mileflora</i>	<i>Eupatorium polystachyum</i>		
2008-2009	9	1	1	1	x_2	x_2	0_0	<i>Baccharis articulata</i>	<i>Eupatorium polystachyum</i>		
2008-2009	10	1	0	0	2_2	2_1	0_1	<i>Myrcia bombycina</i>	<i>Eupatorium intermedium</i>		
2008-2009	11	1	0	0	2_2	2_2	0_2	<i>Baccharis articulata</i>	<i>Baccharis articulata</i>		
2008-2009	12	1	1	1	2_1	0_0	0_0	<i>Myrcia bombycina</i>	<i>Myrcia bombycina</i>		
2009-2010	13	1	1	1	3-0	0_0	0_0	<i>Eupatorium serratum</i>	<i>Escallonia megapotamica</i>		
2009-2010	14	1	1	1	3_1	0_0	0_0	<i>Escallonia megapotamica</i>	<i>Eupatorium intermedium</i>		
2009-2010	15	1	1	1	2_0_1	2_0_0	0_0_0	<i>Escallonia megapotamica</i>	<i>Myrcia bombycina</i>	<i>Escallonia megapotamica</i>	
2009-2010	16	0	1	1	2_2_2	2_0_1	2_0_0	<i>Eupatorium multicrenulatum</i>	<i>Eupatorium multicrenulatum</i>	<i>Eupatorium polystachyum</i>	
2009-2010	17	1	0	0	0_x	0_2	0_1	<i>Eupatorium intermedium</i>	<i>Eupatorium intermedium</i>		
2009-2010	18	1	1	1	2_2	2_2	0_0	<i>Eupatorium polystachyum</i>	<i>Eupatorium polystachyum</i>		
2009-2010	19	1	0	0	0_x	0_2	0_1	<i>Eupatorium multicrenulatum</i>	<i>Eupatorium multicrenulatum</i>		
2009-2010	20	1	1	1	2_2_2	0_0_0	0_0_0	<i>Eupatorium polystachyum</i>	<i>Eupatorium polystachyum</i>	<i>Vernonia chamaedrys</i>	

Tabela 3.6. Síntese dos destinos dos ninhos de *Sporophila* aff. *plumbea* com a determinação das causas que levaram ninhos ao fracasso em três temporadas de reprodução (2007-2008 até 2009-2010) nos campos de altitude do sul do Brasil.

Etapas da Nidificação	Sucesso			Insucesso				Sub Total
	Parasitismo (<i>Phylornis</i>)	Predação	Abandono	Ninho desfeito	Pisoteio Gado	Fogo	indeterminado	
Construção	80	0	15	0	7	0	4	26
Incubação	72	21	7	2	3	2	0	35
Ninhego	42	1	23	0	2	1	0	30
TOTAL	42	1	44	22	12	3	4	133

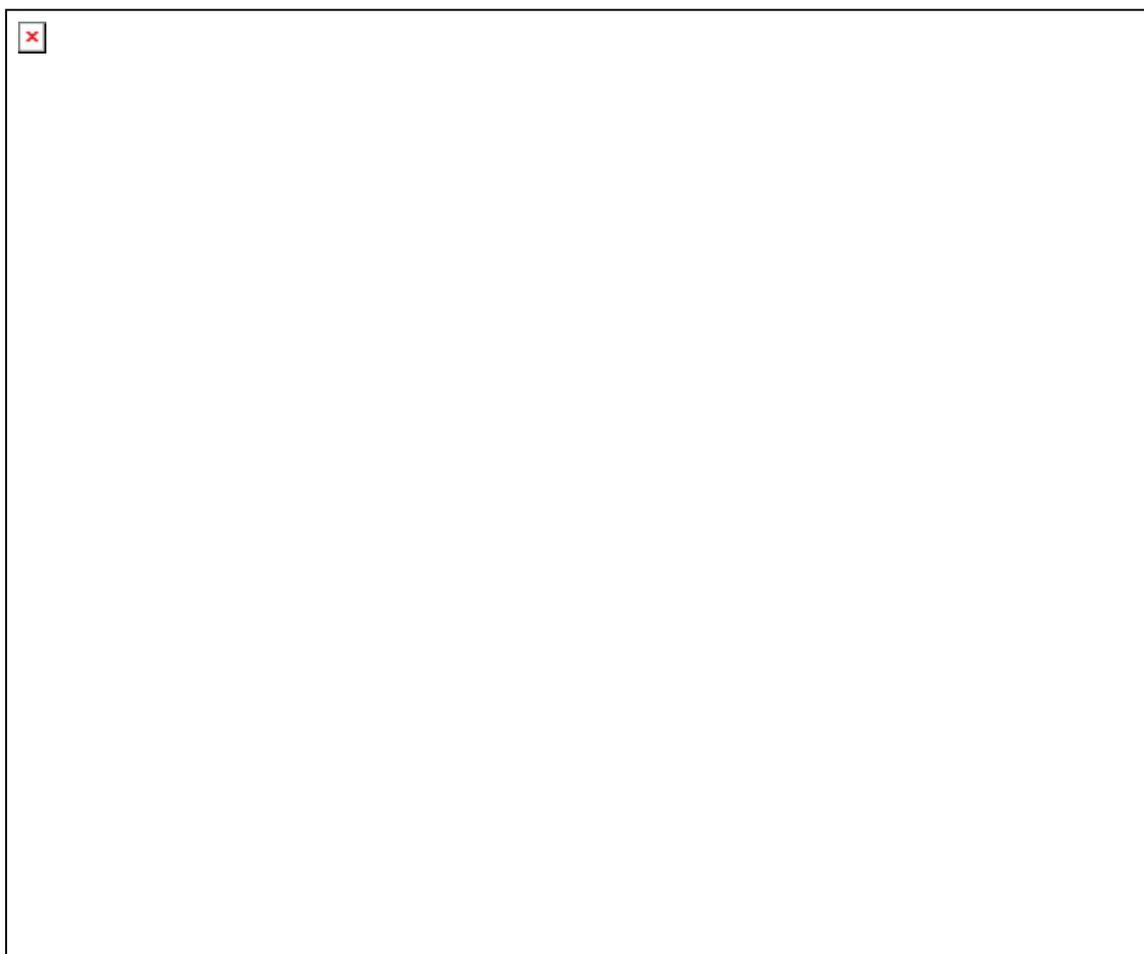


Figura 3.27. Ninhadas de de *Sporophila* aff. *plumbea* nos campos de altitude do sul do Brasil que fracassaram; A) predação da fêmea enquanto incubava, B) ninho destruído pela ação de pisoteio do gado, C) ninho com ovo que não eclodiu em decorrência do calor da queimada (o ninho não foi abandonado pela fêmea).

Parasitismo por mosca Phylornis

O parasitismo de moscas (*Phylornis seguyi*) sobre os ninhegos foi detectado em 21% (15/71 ninhos que geraram ninhegos) (Figura 3.28). Entretanto, o parasitismo por esta espécie de mosca foi irrelevante quanto à perda de ninhadas, uma vez que levou a óbito de forma direta apenas 1,5 % (2/130) dos ninhegos. O número médio de larvas por ninhego, para aqueles que sobreviveram até o abandono dos ninhos foi de 4,3 (mínimo 1 e máximo 9) larvas por indivíduo. Os indivíduos que vieram a óbito tinham no corpo mais de 20 larvas o que não pode ser verificado com precisão, pois logo após a morte dos ninhegos as larvas abandonaram os cadáveres para dar início a fase de pupa, fixadas ao ninho (Figura 3.28). Contudo, um efeito secundário do parasitismo de *Phylornis seguyi* sobre ninhegos de *S. aff. plumbea* pode ter alguma relação com a predação, pois 46% (7/15) dos ninhos, cujos ninhegos estavam parasitados, foram predados.

Observamos que o parasitismo por *P. seguyi* ocorreu principalmente na metade final do ciclo reprodutivo e coincidiu justamente com o período de menor atividade de nidificação e produção de ninhegos (Figura 3.29). A média das temperaturas máximas esteve correlacionado positivamente com o número de ninhegos com *P. seguyi* ($r_s = 0,485$, $P = 0,02$), com o número médio de larvas por ninhego parasitado ($r_s = 0,534$, $P = 0,01$) e com o total de larvas registrado por ninho por semana ($r_s = 0,467$, $P = 0,025$).

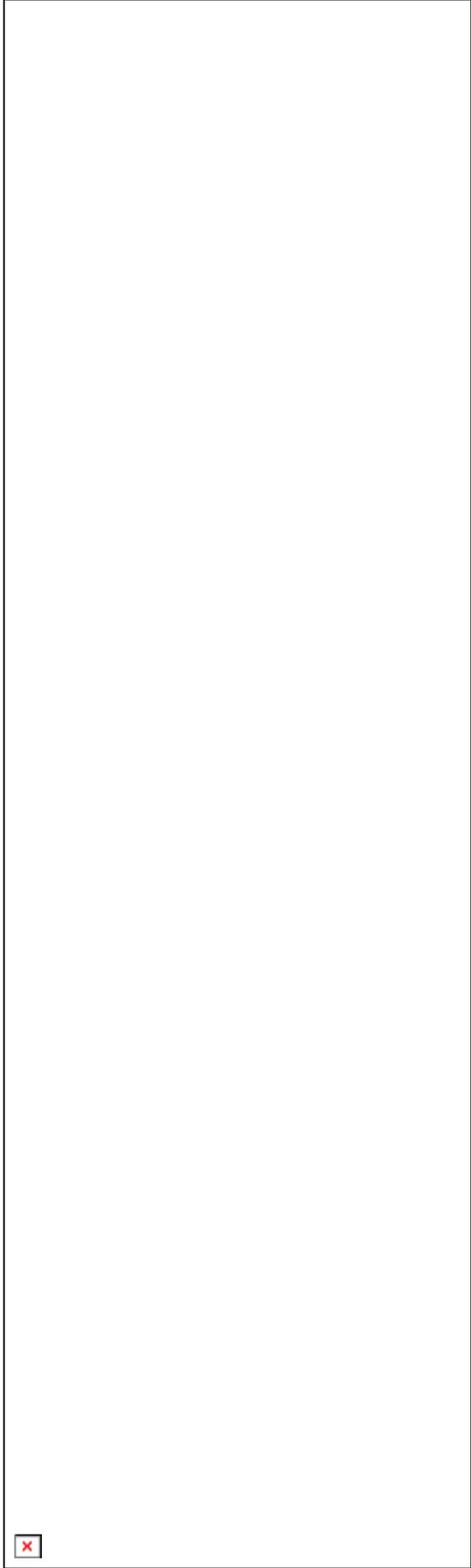


Figura 3.28. Parasitismo de mosca (*Phylornis seguvi*) em ninhegos de *Sporophila* aff. *plumbea* nos campos de altitude do sul do Brasil: A) mosca adulta fazendo a postura de seus ovos no ninho com um ninhego de três dias de idade. B) dois *fledglings* que foram parasitados por 3 e 4 larvas respectivamente e que sobreviveram. C) ninhego morto com cerca de cinco dias e mais de 20 larvas de distintos tamanhos retiradas do seu corpo. D) ninho após ter se tornado inativo repleto de pupas fixadas em seu fundo.

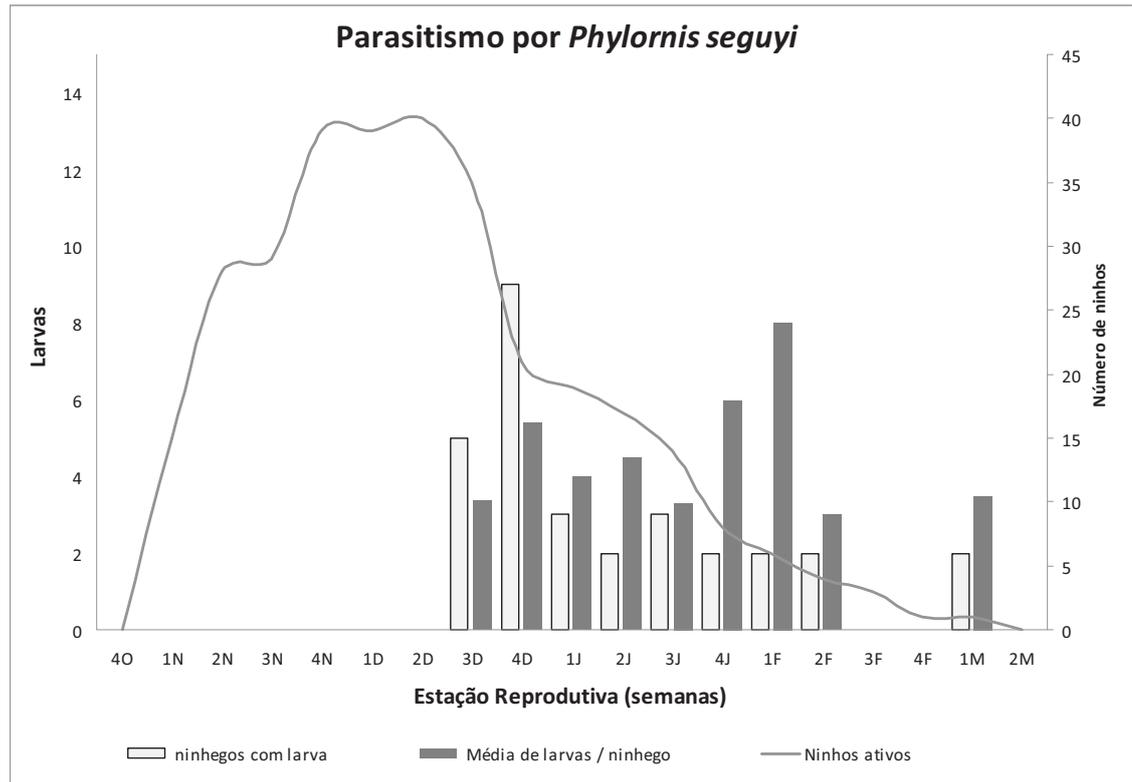


Figura 3.29. Sazonalidade no parasitismo de ninhegos de *Sporophila* aff. *plumbea* por moscas (*Phylornis seguyi*) ao longo de três temporadas de reprodução (2007/08 até 2009/10) nos campos de altitude do sul do Brasil.

Predadores

Em apenas duas oportunidades determinamos com certeza quem foi o predador da ninhada. Na primeira um ninho que estava com ninhegos de seis dias de vida foi predado por um lagarto (*Tupinambis merianae*). Esta predação foi observada em detalhes porque ocorreu justamente quando MR observava com luneta o comportamento de cuidado parental. A predação ocorreu por volta das 12h. O lagarto de cerca de 1,20 m subiu no arbusto onde o ninho se encontrava a 0,30 m do solo; com seu peso envervou a planta e empurrou o ninho para o chão com os dois filhotes que logo foram predados. A fêmea que retornou com alimento ficou cerca de uma hora procurando seu ninho nas imediações do mesmo arbusto até abandonar o local. Numa segunda oportunidade, por volta de 14h, MR observou uma serpente, *Philodryas olfersii* (Dipsadidae) com cerca de 0,90 m de comprimento repousando alguns centímetros ao lado do ninho que se situava na copa de um arbusto (*Escallonia megapotamica*) a um metro do solo. O

ninho que até então continha dois ovos estava intacto, porém, havia sido predado, ao que tudo indica, por esta serpente.

Um terceiro caso não se enquadra propriamente em predação, mas em caso de abandono do ninho pela presença de um potencial predador junto ao ninho. Esta observação envolveu uma espécie de serpente indeterminada (cobra verde de pequeno porte $\pm 0,40$ m). MR observava com binóculos a 20 m de distância uma fêmea muito inquieta e vocalizando incessantemente nos arredores do ninho que se encontrava em fase final de construção, portanto sem ovo. A fêmea permaneceu alarmada nas proximidades (cerca de 40 min) do ninho até a serpente deixar o local e após, abandonou a construção desse ninho. Sete dias depois a mesma fêmea foi observada construindo outro ninho a cerca de 30 m de distância do anterior.

Evidências indiretas relacionadas à observação de predação resultaram da observação de predação de ninhos de outras aves na área de estudos e sugerem que aves e mamíferos são potenciais predadores de ninhos de *S. aff plumbea*. *Elanoides forficatus* (Accipitridae) e *Embernagra platensis* (Emberizidae) foram observados predando ninhos/*fledglings* de outras espécies de *Sporophila*, em locais próximos aos locais com ninhos ativos de *S. aff plumbea*. Indivíduos de *Cyanocorax caeruleus* (Corvidae) foram observados predando ninhos de outras aves na mesma região. Em duas oportunidades ninhos que continham ninhos de *S. aff plumbea* foram destruídos e arrancados de sua planta suporte, provavelmente por *Lycalopex gymnocercus* (graxaim) e *Conepatus chinga* (zorillho), respectivamente. O tipo de destruição do ninho associado ao odor característico dessas espécies deixado no local permitiu-nos inferir isto.

Demografia e sucesso aparente das ninhadas

Apenas terça parte dos ovos colocados produziu filhotes que deixaram os ninhos (Figura 3.30). A taxa média de eclosão dos ovos foi de 82,4% e variou de 73 a 90 % entre os diferentes anos. A produção anual de filhotes foi de 0,57/ninho. O sucesso reprodutivo aparente foi de 36% e variou de 27 a 52% entre as três temporadas.

A Tabela 3.7 mostra uma síntese dos valores referentes as variáveis demográficas da reprodução da espécie, sucesso aparente dos ovos e das ninhadas e estimativas de predação aparente.

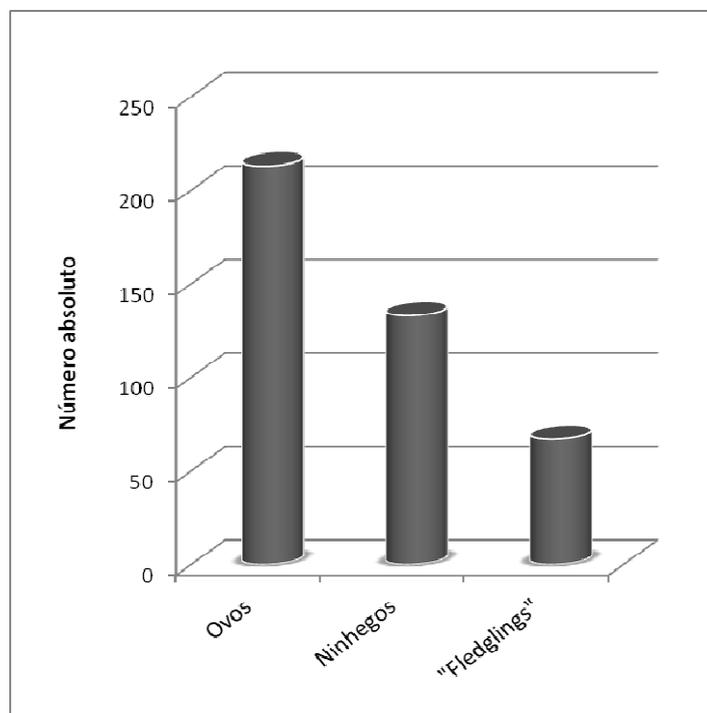


Figura 3.30. Produção de filhotes medido pela relação entre o número de ovos colocados e a quantidade de ninhagos que conseguiram abandonar os ninhos de *Sporophila* aff. *plumbea* ao longo de três temporadas de reprodução (2007-2008 até 2009-2010) nos campos de altitude do sul do Brasil.

Tabela 3.7. Demografia das ninhadas de *Sporophila* aff. *plumbea* com estimativa de sucesso bruto e predação aparente ao longo de três temporadas de reprodução (2007-2008 até 2009-2010) nos campos de altitude do sul do Brasil.

Temporadas de reprodução	Total de Ninhos	Ninhos com ovos	Número de Ovos	Taxa de Eclosão (%)	Produção de Ninhos	Produção de "Fledglings"	Produção anual de filhotes	Ovos Sucesso (%)	Ninhos Sucesso	Ninhos Insucesso	Ninhos Sucesso aparente (%)	Ninhos predados	Predação Aparente (%)
2007_08	16	13	25	73,3	19	13	0,81	52	8	8	50	5	38,40
2008_09	64	51	104	90	65	29	0,45	27	18	46	28	21	41,10
2009_10	53	42	84	84	49	25	0,47	29	16	37	30	18	42,80
Total	133	106	213	82,4	133	67	0,57	36	42	91	36	44	41

Discussão

Fenologia da reprodução

Sporophila aff. *plumbea* apresenta período de reprodução estável (que pode ser considerado de mesmo tamanho) ao longo das três temporadas reprodutivas e que apresenta estacionalidade bem definida. Seu período de reprodução foi correlacionado com fatores abióticos (*proximate factor*) como temperatura e fotoperíodo (comprimento do dia) e fatores bióticos (*ultimate factor*) como a disponibilidade de sementes. O contraste climático observado nos campos de altitude do sul do Brasil exerce forte influência na fenologia de gramíneas (Rambo 2000, Boldrini et al. 2005, obs. pess.) que são o alimento principal da espécie. Os fatores *ultimate* e *proximate* correlacionados entre si, portanto, parecem ser aqueles que possuem maior importância na regulação do seu período de reprodução no sul do Brasil. Para *S. aff. plumbea* o ajuste fino da reprodução estaria relacionado a disponibilidade de sementes (Brown e Sherry 2006) enquanto o controle endógeno da condição de reprodução estaria mais relacionado ao fotoperíodo (Gwinner e Scheuerlein 1999). Fatores abióticos exercem maior pressão de seleção sobre a reprodução em aves de zonas temperadas e fatores bióticos teriam maior importância para a reprodução de aves de zonas tropicais (Stutchbury e Morton 2001).

A evolução do comportamento migratório em *S. aff. plumbea* é importante pois pode determinar o início e o término da reprodução. A necessidade de migrar após o período reprodutivo torna o prazo final mais rígido com relação às múltiplas tentativas de reprodução. Isto porque a migração na espécie parece fortemente regulada por processos intrínsecos e, por isso, inflexíveis (Moreau 1972). Assim o ajuste do seu período reprodutivo, como em outras aves migratórias (e.g. *Elaenia chiriquensis* no Cerrado [Medeiros 2004]), deve ser limitado aproximadamente pelo período de ocorrência dos indivíduos nas áreas de reprodução (Greenberg e Marra 2005, Marra et al. 2005).

O período reprodutivo da espécie é coerente com o observado para outros emberizídeos simpátricos, tanto residentes quanto migratórios, como, por exemplo, *Zonotrichia capensis*, *Ammodramus humeralis*, *Emberizoides ypiranganus* (residentes) e *Sporophila caerulescens*, *S. hypoxantha*, *S. melanogaster* e *Cyanoloxia glaucocaerulea* (migrantes) (Rovedder 2011, Franz

e Fontana *submit.* a, MR. obs. pess.). Isto evidencia ainda mais a forte influência do clima local associado à disponibilidade de sementes sobre a reprodução de uma assembléia de aves granívoras além de *S. aff. plumbea*.

Há um gradiente latitudinal em relação ao comprimento do ciclo reprodutivo das aves que pode ser aplicado a uma variedade de grupos taxonômicos. Neste, o comprimento da estação de reprodução tende a ser mais longo em espécies de zonas tropicais e mais curto para aquelas de zonas temperadas/boreais (Winkler 2004, Stutchbury e Morton 2001). O período reprodutivo de 3,8 meses observado para *S. aff. plumbea* é similar com o de outras espécies Passeriformes de zonas subtropicais da América do Sul (Malizia 2001, Auer et al. 2007), bem como de zonas temperadas em geral (3,1 a 4,2 meses) (Ricklefs 1966, Jones et al. 2010). Por outro lado apresentou pouca sobreposição temporal quando comparado com emberizídeos residentes de terras baixas próximas, os quais tendem a reproduzir mais cedo (Repenning e Fontana 2011).

Numa comparação regional com outros congêneres pode-se verificar que *S. collaris* e *S. hypoxantha* (ambos residentes em Formosa, Argentina - região mais quente); *S. caerulescens* (residente?) e *S. lineola* (migrante) em São Paulo (6° a menos de latitude) apresentam períodos reprodutivos médios de cinco meses, ou seja, aproximadamente um mês a mais do que *S. aff. plumbea*. O início da reprodução de todas as *Sporophila* spp., em diferentes latitudes foi similar, e, com exceção de *S. aff. plumbea*, as espécies estenderam o final da reprodução para além de fevereiro (Di Giacomo 2004, Francisco 2006, Oliveira et al. 2010). O baixo número de ninhos utilizados para estimar a fenologia da reprodução de *Sporophila leucoptera* (n = 5) em São Paulo, estimada de dezembro a fevereiro (Francisco 2009), nos induz a considerar este resultado com cautela nas comparações com outras *Sporophila*.

Sporophila torqueola na América do Norte reproduz de abril a julho, apresentando tamanho da estação reprodutiva similar a encontrada nesse estudo (Eitniear 1997). *Sporophila intermedia*, *S. torqueola* (subespécie da América Central) e *S. nigricollis*, táxons tipicamente de regiões tropicais se reproduzem praticamente ao longo de todo ano ou apresentam, em certas regiões, períodos mais amplos destinados às atividades reprodutivas do que os observados aqui (Alderton 1961, Stiles e Skutch 1989, Thomas 1996, Adel et al. 2010).

O fato de não haver um período de recuperação entre a chegada da migração e o início da reprodução é uma evidência de que o crescimento e a maturação das gônadas devem ocorrer ao longo da migração pré-reprodutiva (Hau et al. 2008). Sendo assim, fatores ambientais de alta previsibilidade como o fotoperíodo presumivelmente tem função crucial sobre os mecanismos fisiológicos que condicionam o desenvolvimento das gônadas para a reprodução da espécie antes mesmo de os indivíduos chegarem aos sítios reprodutivos (Hau et al. 1998).

A chegada dos indivíduos às áreas de reprodução está estreitamente ajustada com o início da frutificação das gramíneas. As fases iniciais da reprodução (construção de ninho, produção de ovos pelas fêmeas e incubação) estão sincronizadas com a floração de gramíneas hibernais enquanto a fase de ninhegos e *fledglings* coincidem com o período de maior diversidade de gramíneas frutificando (hibernais mais o início das estivais). O período de pós-*fledglings* ou de juvenis tem a demanda por alimento suprida pela frutificação massiva de gramíneas estivais (final de dezembro até final de fevereiro). Isto corrobora a hipótese sugerida de que as aves devem se reproduzir quando o alimento está disponível em maior abundância para suprir a demanda fisiológica decorrente da produção de ovos (Perris 1970) e para criar os jovens, principalmente em espécies altriciais (Lack 1954). Esta hipótese tem sido apoiada por estudos com aves de zonas temperadas (Perris 1991, Nilsson e Svensson 1993).

Conhecendo previamente o alto grau de dependência das espécies do gênero *Sporophila* com relação às sementes de gramíneas (Meyer de Schauensee 1952, Sick 1997) e somando a acentuada estacionalidade na abundância desse recurso nos campos de altitude do sul do Brasil, esperavamos encontrar alguma relação entre a reprodução de *S. aff. plumbea* e a disponibilidade de gramíneas, o que acabou se confirmando. Skutch (1950) mostrou que aves tropicais de diferentes guildas tróficas podem variar seu período reprodutivo ao longo do ano conforme a disponibilidade de seu alimento preferido. Particularmente o autor reporta que *Sporophila* tem sua reprodução associada à disponibilidade de sementes de gramíneas que na região de seu estudo ocorreu no final do período das chuvas. A associação da reprodução com o período de abundância de gramíneas com sementes maduras, ou mesmo fazendo parte do estoque de

sementes no solo, são sugeridas para outras espécies de emberizídeos granívoros como *Sicalis citrina* (Gressler 2008).

Algumas aves de savanas tropicais sul americanas tem mostrado certo ajuste do período de reprodução com o início da estação das chuvas (Duca 2007, Paiva 2008), ou mesmo com o aumento na disponibilidade de recursos correlacionado a efeitos do clima (Pereira 2011). Reprodução diretamente relacionada com a abundância de gramíneas e associada ao regime de chuvas foi mencionada para *S. torqueola* (Cody 1985) e também para granívoros como *Geospiza* spp. (Boag e Grant 1984). No sul do Brasil o regime de chuvas não tem uma estacionalidade nítida e, portanto, não constatamos interferência pronunciada deste atributo climático sobre a reprodução de *S. aff. plumbea*. Isto segue o padrão encontrado para uma comunidade aves de terras baixas no Rio Grande do Sul, onde a reprodução não esteve relacionado com o regime de chuvas (Repenning e Fontana 2011).

O tempo destinado as diferentes fases de um ciclo de nidificação em *S. aff. plumbea* foi equivalente ao de caboclinhos da mesma região, *S. melanogaster* e *S. hypoxantha* (Rovedder 2011; Franz e Fontana, *submit. b*), bem como para *S. caerulescens* (obs. pess.). O tempo de construção dos ninhos nas aves varia principalmente de acordo com a complexidade dos mesmos (Hansell 2000). O tempo médio de construção de um ninho de *S. aff. plumbea* assemelha-se ao tempo despendido por outros Passeriformes que constroem ninhos em forma de taça aberta, os quais são considerados ninhos relativamente simples e que tardam em torno de cinco dias para serem construídos (Winkler 2004). *Sporophila torqueola*, por exemplo, parece despende o mesmo tempo aproximado de cinco a seis dias na construção de seus ninhos (Skutch 1954).

O tamanho do período de incubação e de ninhegos pode ser comparado entre os congêneres (*S. nigricollis*, *S. schistacea*, *S. torqueola*, *S. aurita*) representantes do norte da América do Sul, América Central e sul da América do Norte (Gross 1952, Alderton 1961, Stutchbury et al. 1996, Eitnier 1997, Adel et al. 2010); e representantes meridionais como *S. collaris*, *S. hypoxantha* - Formosa, Argentina, *S. lineola* e *S. caerulescens* sudeste do Brasil (Di Giacomo 2005, Francisco 2006, Oliveira et al. 2010). Contudo, não visualizamos uma variação

intra-genérica no tamanho de cada uma destas etapas de nidificação ao longo de um gradiente geográfico latitudinal.

Espécies de aves filogeneticamente próximas, ou mesmo populações de uma mesma espécie, podem apresentar diferentes tempos de incubação e desenvolvimento de filhotes conforme a latitude (Martin 1996, Martin et al. 2000a, Martin et al. 2007). Seguindo esta proposição, populações ou táxons de ocorrência em regiões próximas a linha do Equador deveriam apresentar tempo de incubação e de cuidado de ninhegos maior do que aqueles com áreas de reprodução em zonas de maior latitude como *S. aff. plumbea*, *S. melanogaster* e *S. hypoxantha* por exemplo. No entanto, é possível que não haja de fato este gradiente geográfico relacionado aos tempos de incubação e de ninhegos dentro do gênero *Sporophila* (incubação [± 12 dias] e período de ninhegos [± 10 dias]), se mostrando estes períodos relativamente constantes no grupo. Outra alternativa seria que os dados disponíveis não possuem devido refinamento necessário para detectar tais variações.

Descrição dos ninhos

Conforme especulado em Bencke et al. (2003), os ninhos de *S. aff. plumbea* de forma geral se assemelham aos de outros congêneres. Entretanto, características diagnósticas permitem confiável distinção comparada dos ninhos dos demais *Sporophila* spp. que ocorrem em áreas próximas. O material predominante utilizado (inflorescências de *Eragrostis* spp. e outras Poaceae) é equivalente ao material utilizado pelos caboclinhos (*S. hypoxantha*, *S. melanogaster*, *S. "hypochroma"*, *S. pileata*, *S. palustris* e *S. cinnamomea*). Porém, difere desde quanto a altura média do solo (mais baixa para os ninhos de caboclinhos), espessura das paredes dos ninhos (mais espessa nos ninhos de caboclinhos) e pela forma de adesão ao substrato (que nos caboclinhos pode ser classificados como "botton multiple [vertical]") (Roda e Lopez-Lanus 2007, Jacobs et al. 2010, Rovedder e Fontana 2012, Franz e Fontana *submit. a*, MR obs pess.). O tipo de material utilizado para a construção e o substrato dos ninhos difere daqueles observados para *S. caerulescens*, *S. lineola* e *S. leucoptera*, por exemplo, que diferentemente de *S. aff. plumbea*, foram usualmente seus ninhos com raízes e folhas secas de capins, porque seus

ninhos são situados a maior altura do solo, frequentemente em árvores (Di Giacomo 2005, Francisco 2006, Francisco 2009, Oliveira et al. 2010).

Postura, tamanho de ninhadas e incubação

A postura ocorreu em dias sucessivos e o início da atividade de incubação foi facultativo, ocorrendo logo após a postura do primeiro ovo (majoritariamente) ou somente após a postura do segundo ovo. O fato de a incubação ter iniciado após a postura do primeiro ovo não parece ter influenciado no sincronismo do desenvolvimento e eclosão dos ovos, pois o nascimento dos filhotes se deu em intervalos de algumas horas.

Atividades de incubação como tarefa exclusiva da fêmea e o sincronismo na eclosão dos ovos foi observado em outras espécies de *Sporophila* (Fachinetti et al. 2008, Francisco 2009, Rovedder 2011) e parece um padrão bem estabelecido na história de vida do grupo. Outros emberizídeos de savanas sul-americanas e histórias de vida relativamente distintas apresentam os mesmos padrões quanto a estes aspectos reprodutivos (Duca 2007, Gressler e Marini 2011). Fêmeas de Passeriformes de zonas temperadas também usualmente realizam sozinhas a construção dos ninhos e a incubação (Stutchbury e Morton 2001).

As fêmeas podem estender o tempo que permanecem incubando. Isto ficou evidente nos ninhos em que fêmeas seguiram incubando por mais de três dias em relação a média de tempo (padrão) necessário para a eclosão. Esse comportamento de continuar incubando além do 13º dia foi revelado por fêmeas de primeiro ano e mostra que estas não têm desenvolvida a capacidade de perceber que os ovos não eclodiram no tempo determinado. Por outro lado esse prolongamento no tempo (persistência) da incubação é observada em muitas outras aves podendo perdurar, inclusive, por um período maior do que o observado em nosso estudo. A não eliminação por seleção natural deste comportamento pode decorrer da baixa frequência com que ninhadas falham por completo (Winkler 2004).

Nossos resultados mostram que há mudança no comportamento de incubação conforme avança o desenvolvimento embrionário. Padrão correspondente foi encontrado também para outros Passeriformes tropicais (Ruggera e Martin 2010). Diferenças na temperatura do ar podem influenciar no tempo relativo destinado a incubação em aves de diferentes regiões (Conway e

Martin 2000). No entanto, diminuição no tempo de permanência da fêmea fora do ninho e o consequente aumento do tempo de incubação conforme se aproxima a data de eclosão pode ser uma demanda do embrião por maior estabilidade no aquecimento dos ovos à medida que a eclosão se aproxima. O resfriamento nesta fase pode retardar o desenvolvimento embrionário em demasia, bem como comprometer o sucesso de eclosão (Webb 1987, Martin et al. 2007). Uma interpretação alternativa seria relacionada ao maior valor afetivo dado instintivamente pelos pais a cada dia a mais que a ninhada sobrevive (Winkler 1991). Com a progressão do período de incubação o investimento da fêmea neste caso tende a aumentar, pois o custo do fracasso de uma ninhada mal incubada seriam maiores do que os benefícios.

Para *S. aff. plumbea* a permanência da fêmea no ninho durante a fase final de incubação pode ser muito importante para o sucesso da eclosão, pois foi apenas nesta fase (ninhos com 9 e 10 dias de incubação) que observamos os machos alimentando as fêmeas no ninho. Isso permite as fêmeas permanecerem incubando por períodos prolongados, mantendo maior constância na temperatura dos ovos.

Até o presente e com exceção de *Sporophila collaris* e *S. hypoxantha* (Facchinetti et al. 2008) a alimentação da fêmea pelo macho durante a incubação não foi reportada para outras *Sporophila* spp. (Alderton 1961, Francisco 2006, Francisco 2009, Oliveira et al. 2010). É possível que na maioria das espécies do gênero o macho atenda minimamente a fêmea durante a fase final de incubação, o que poderia o baixo número de observações deste comportamento.

Durante a incubação observamos que as fêmeas reparam os ninhos, mudam a posição dos ovos e sombreiam os mesmos. O trabalho de reparo dos ninhos é inversamente proporcional a “qualidade” do ninho, já que ninhos mais bem construídos requerem menos reparo. A necessidade de ter que arrumar o ninho pode resultar numa incubação inapropriada (descontínua), sem a manutenção da temperatura ótima dos ovos, já que as fêmeas na maioria das vezes levantam do ninho para fazer tais reparos. Estas observações envolvendo reparo de ninhos em forma de taça aberta não têm sido mencionadas como uma tarefa relevante na nidificação de Passeriformes.

Por outro lado, o comportamento de virar os ovos tem sido mencionado como uma importante tarefa para garantir o sucesso dos ovos (Gill 1989). A função principal desta atividade é garantir a distribuição equivalente do calor da incubação sobre os ovos para uma eclosão bem sucedida. O comportamento de sombrear os ovos serviu para proteção destes contra o calor extremo na região. Ovos expostos a temperaturas muito altas em ninhos abertos de ambientes campestres podem ter seu desenvolvimento embrionário afetado, caso as temperaturas não sejam controladas (Gill 1989).

O tamanho médio das ninhadas de *S. aff. plumbea* (dois ovos) é semelhante ao conhecido para outras espécies do mesmo gênero. Em *S. caerulescens* o tamanho médio das ninhadas pode variar de dois até 2,5 ovos em São Paulo e na província de Formosa, Argentina, respectivamente (Di Giacomo 2005, Francisco 2006, obs. pess.). *Sporophila melanogaster* faz postura média de 2,1 ovos, no sul do Brasil (Rovedder 2011); *S. lineola* de 2,2 ovos em São Paulo (Oliveira et al. 2010); *S. hypoxantha* (população residente de Formosa, Argentina) de 2,5 ovos e população migratória dos campos de altitude do sul do Brasil de 2,2 ovos (Facchinetti et al. 2008, Franz e Fontana 2010); *S. leucoptera* 2,3 ovos em São Paulo (Francisco 2010) e *S. collaris* de 2,7 ovos em Formosa, Argentina (Di Giacomo 2005, Facchinetti et al. 2008). Uma população de *S. nigricollis* estudada no Panamá sempre teve ninhadas completas com dois ovos (Alderton 1961). Comparativamente, *Sporophila torqueola* foi a espécie que apresentou maiores ninhadas e também alguma variação entre as suas populações/subespécies, com ninhadas médias de 3,5 ovos no Texas e 2,7 ovos no México e América Central. O tamanho da ninhada de *S. aff. plumbea* é um dos menores conhecidos dentro do gênero. Estabelecidas tais comparações nos tamanhos de ninhadas dentro de *Sporophila* podemos suspeitar de algum tipo de variação atribuída à latitude, porém mais estudos precisam ser desenvolvidos.

O maior tamanho de ninhada (três ovos) foi observado somente no início do ciclo reprodutivo. Esse padrão foi visto em outros Passeriformes com estações reprodutivas bem definidas (Di Giacomo et al. 2011). Maiores ninhadas no início da estação de reprodução podem ser atribuídas às melhores condições fisiológicas das fêmeas no momento de iniciar o ciclo reprodutivo (Hochachka 1990, Dann et al. 1989). A idade ou qualidade das fêmeas pode ser

outro aspecto importante para ocorrência desse padrão, uma vez que as fêmeas mais experientes tendem a reproduzir antes e nos melhores territórios (Nilsson 1988). Uma terceira possibilidade seria uma resposta adaptativa em relação ao aumento dos riscos de predação (Eggers et al. 2006) e/ou de parasitismo (caso deste estudo) a medida que cada período reprodutivo chega ao seu final.

Descrição dos ovos

O padrão de coloração dos ovos de *S. aff. plumbea* foi extremamente variado e seu formato mais constante. Os ovos se assemelham aos conhecidos para outros congêneres, por isso a sua determinação segura em relação aos ovos de outros *Sporophila* spp. parece impossível com base em cor e forma. Entretanto eles são um dos maiores ovos dentre as espécies de *Sporophila* com dados de dimensões disponíveis. Apresentam, em média, medidas menores apenas que os ovos de *S. leucoptera* e são equivalentes ao tamanho de *S. collaris* (ver Anexo 3 para comparação). A massa relativa dos ovos esteve dentro do intervalo de valores reportados para os demais congêneres e outros emberizídeos simpátricos. Por outro lado, a massa relativa dos ovos da espécie foi notavelmente maior do que se tem determinado para Passeriformes de zonas temperadas (4,5 – 7,7 % do corpo das fêmeas) (Welty e Baptista 1988). Apresentou massa relativa dos ovos menor comparativamente a outros Suboscines com distribuição em latitudes similares (ver Anexo 1 para comparação).

O tamanho dos ovos ou a quantidade de gema e qualidade dos ovos influenciam na massa relativa dos mesmos e podem representar um custo energético alto para as fêmeas, estando diretamente relacionado às estratégias reprodutivas nas aves (Slagsvold et al. 1984). Há certo conflito na literatura sobre a relação entre tamanho de ninhadas e a massa relativa dos ovos. Alguns autores sugerem que ela existe (Welty e Baptista 1988) e outros consideram esta uma relação inexistente (Martin et al. 2006). Segundo Martin (2008) a variação no tamanho dos ovos dentro e entre latitudes se deve ao padrão de variação na temperatura durante a incubação e ao tempo do desenvolvimento embrionário de cada espécie. As diferenças nas massas relativas dos ovos de *S. aff. plumbea* comparadas às de outros Passeriformes sul americanos e de zonas

temperadas do hemisfério norte parece atender a proposição de Martin (2008) e não ter uma relação com o tamanho da ninhada.

Desenvolvimento e cuidado de ninhegos

Avaliações quantitativas sobre a taxa de desenvolvimento de ninhegos de *Sporophila* inexistem na literatura e os resultados apresentados aqui foram os primeiros para o gênero. Esse tipo de informação para outros representantes da família Emberizidae típicos de ambientes abertos sul americanos pode ser considerado incipiente. O padrão de incremento de peso durante o período de ninhego foi equivalente ao reportado para outras espécies de Oscines, e.g. hirundinídeos (Winkler 2004), *Dolichonyx oryzivorus* (Frei et al. 2010) e *Myioborus miniatus* (Ruggera e Martin 2010). Semelhante ao que se conhece para outros Passeriformes que fazem ninhos abertos típicos de campo, os filhotes de *Sporophila* aff. *plumbea* abandonaram os ninhos antes de atingirem o peso dos adultos (Frei et al. 2010, Wheelwright e Rising 2008). Esta capacidade de abandonar os ninhos precocemente se perturbados (do sétimo dia em diante) observada para Oscines que nidificam no solo ou próximo dele pode ser uma adaptação a predação ou outros tipos de distúrbios, como o pisoteio por herbívoros em ambientes de campos ou savanas. Assim o rápido desenvolvimento e o curto período de ninhegos seria um fator seletivo em favor para minimizar o insucesso de ninhegos (Duca e Marini 2011) Esse comportamento de abandonar o ninho “precocemente” em Passeriformes é, no geral, associado ao atendimento dos *fledglings*, ocultos na vegetação, nas imediações do ninho (Martin e Gavin 1995). Em *S.* aff. *plumbea*, o abandono no ninho tende a ocorrer preferencialmente no décimo dia quando os filhotes já se encontram com o corpo todo coberto de penas. Contudo, se por algum motivo ocorreu um distúrbio no ninho e os ninhegos o abandonaram antes de 10 dias de idade (ou em caso de três ninhegos), eles permaneceram no estrato baixo da vegetação junto ao ninho até atingirem 14 a 15 dias de vida. Por fim, o desenvolvimento dos ninhegos desta espécie medido pelo acúmulo de massa corporal/dia não parece ser mais lento do que o observado para

outras espécies de emberízídeos de zonas temperadas, em contraposição as previsões de diferentes autores (Ricklefs 1969, revisão em Stutchbury e Morton 2001, Martin et al. 2011).

O cuidado dos ninhegos é biparental e um aspecto interessante foi o incremento da participação do macho no atendimento aos ninhegos conforme os mesmos cresciam. Esse resultado segue o padrão descrito para outras quatro espécies congêneres (Facchinetti et al. 2008, Rovedder 2011, Franz e Fontana *submit. a*). Em *S. aff. plumbea*, diferentemente dos demais estudos, encontramos que os machos podem alimentar os ninhegos logo após a eclosão. O incremento da participação do macho no atendimento aos ninhegos à medida que crescem deve ser uma estratégia para aumentar o recrutamento de jovens por meio da minimização da competição entre os ninhegos por alimento e também poderia contribuir para diminuição do desgaste das fêmeas (Ricklefs 2002).

O incremento nas taxas de visitação aos ninhos com ninhegos mostra que as fêmeas atingem uma estabilidade no número de atendimentos do quarto dia em diante enquanto para os machos o atendimento aos ninhegos parece crescer cumulativamente até estes deixarem o ninho. Apenas no final da etapa de ninhego é que o atendimento à prole pelos machos se iguala ao das fêmeas em todas as tarefas relacionadas ao cuidado parental. Quase todos os autores que investigaram a biologia reprodutiva de alguma espécie de *Sporophila* mencionam alguma participação dos machos no atendimento aos ninhegos ou jovens (Skutch 1954, Gross 1952, Alderton 1961, Marcondes-Machado 1997, Francisco 2006, Oliveira et al. 2010). Uma exceção foi observada para *S. schistacea* onde nenhum macho foi observado atendendo ninhegos ou jovens (Stutchbury et al. 1996). Não há como descartar o efeito da restrita amostragem deste estudo como motivo para não observação deste comportamento. Contudo, por se tratar de um especialista na frutificação de bambus seu sistema reprodutivo pode não ser o de monogamia social estando os machos desta espécie ocupados integralmente com defesa de território e busca por sucesso em múltiplas cópulas.

O tempo que as fêmeas despenderam aninhando (*brooding*) os ninhegos decaiu vertiginosamente do início para as etapas intermediárias e finais. Isto também ocorreu em *S. collaris* e *S. hypoxantha* (Facchinetti et al. 2008) e pode estar relacionado principalmente a

capacidade que os filhotes tem de se manterem com a temperatura corporal ideal à medida que crescem e vão ficando empenados. Nós observamos machos aninhando sobre os ninhegos nas fases intermediárias e finais de incubação em períodos de exposição do ninho ao sol. Isto foi observado pela primeira vez para *S. collaris* (Facchinetti et al. 2008). Observações qualitativas sugerem que há variação individual entre os machos e que uns indivíduos parecem mais dedicados ao cuidado com a prole do que outros. A “qualidade” do cuidado parental dos machos poderia ser decisivo na escolha de machos pelas fêmeas, pois pode resultar em maior probabilidade de sucesso da ninhada (Schwagmeyer et al. 1999).

Embora sejam escassos os estudos com amostragem razoável, tem sido sugerido que as taxas de entrega de alimento para a prole em Passeriformes de zonas tropicais são significativamente menores (2,2 visitas por hora por ninhego), se comparados com aqueles de zonas temperadas (20 a 30 visitas por hora por ninho - próximo ao período de saída dos ninhegos) (Stutchbury e Morton 2001). *Sporophila* aff. *plumbea* apresentou uma número médio de 16 (fêmea = 8 e macho = 8) visitas por hora por ninho no estágio final de ninhegos, podendo chegar a 23 visitas ninho por hora. Estudos conduzidos próximo do Equador com *Sporophila aurita* e *S. nigricollis* mostraram frequência de visitação menores em ninhos nos estágios finais (Gross 1952, Alderton 1961). *Sporophila collaris* e *S. hypoxantha* apresentaram valores médios de visitação na metade final do período de ninhego de cerca de cinco visitas por hora (Facchinetti et al. 2008). *Sporophila caerulescens* realizou média de 14 visitas por hora por ninho em estudo realizado em São Paulo na fase de ninhegos mais velhos (Francisco 2006). Apesar dos valores encontrados para outros congêneres na Argentina poderem estar subestimados para o período final de ninhegos, por uma questão de agrupamento de dados na análise, notamos que as taxas de entrega entre espécies e entre latitudes são diferentes. As espécies que se reproduzem próximo a linha do Equador tendem a ter menor taxa de visitação ao ninho na fase final de ninhegos. Concluímos também que estimativas de frequência de visitas aos ninhegos para *S. aff. plumbea* se aproximam mais de *S. caerulescens* do sudeste do Brasil e daquelas reportadas para Passeriformes de zonas temperadas do norte (Ricklefs 1969).

O padrão de entrega de alimento em cada visita foi relativamente constante entre machos e fêmeas. O maior número de vezes que a comida foi colocada no bico dos ninhegos ocorreu nas etapas iniciais. Isto não implica que os adultos tragam mais comida nesta fase do desenvolvimento dos ninhegos, mas sim que a comida precisa ser melhor dividida porque a capacidade de deglutição e o tamanho do bico dos ninhegos logo após a eclosão é menor. Em *S. aff. plumbea*, machos entregaram mais alimento por visita do que as fêmeas, embora esta diferença não tenha sido significativa. O fato de machos entregarem mais alimento em cada visita poderia ser uma compensação ao menor número de visitas que realizam. Isto, porém, não foi explorado nos estudos tratando do cuidado parental em outras espécies do gênero e necessitamos de mais dados para confirmar tal afirmação. A entrega de alimento e o número de visitas ao ninho têm sido muito investigados em Passeriformes (Ricklefs 2002). O ajuste fino entre a taxa de visitação ao ninho e a alimentação ótima dos ninhegos invariavelmente tem sido correlacionada a pressão de seleção por predação (Skutch 1949, Bosque e Bosque 1995, Martin et al. 2000b, Muchai e Plessis 2005) (ver sucesso reprodutivo: *idade do ninho*).

Cuidado “pós-ninhego” e independência

Os mecanismos evolutivos associados ao cuidado biparental em Passeriformes Oscines é motivo de muita controvérsia e tem sido atribuído a diferentes fatores. A participação dos machos no cuidado da prole, caso de *Sporophila aff. plumbea*, é conhecido para muitas espécies socialmente monogâmicas e com dicromatismo sexual (Ketterson e Nolan Jr 1994). Algumas evidências para evolução da participação dos machos no cuidado da prole provêm de estudos que mostraram que: (1) a paternidade extra-par pode ser inversamente proporcional a participação dos machos no cuidado de ninhegos e jovens (Schwagmeyer et al. 1999); (2) a necessidade da participação do macho no cuidado da prole pode surgir como uma condição para a prole ter sucesso até a independência dos adultos (Wolf et al. 1988); ou (3) o grau de participação dos machos pode estar intimamente relacionado ao tamanho das ninhadas geradas pelas fêmeas (Dunn e Hannon 1989).

Encontramos uma divisão organizada e rígida entre machos e fêmeas no cuidado de *fledglings* e/ou jovens e sugerimos uma relação direta entre o sexo do filhote e o sexo do pai

encarregado deste jovem. Isto porque os filhotes machos foram atendidos exclusivamente pelo seu pai social e os filhotes fêmeas, pela mãe. Baseado em informações quali-quantitativas sobre esta possível relação atribuímos aqui uma importância de cunho comportamental para os machos no cuidado da prole. Acreditamos que pais (machos adultos) e seus respectivos filhotes machos apresentaram estreita interação comportamental após o abandono dos ninhos em decorrência do processo de aprendizado de canto. Sabe-se que nos Oscines os filhotes machos podem depender de seu pai, ou de tutores, para aprender a cantar e esse processo de ensinamento/aprendizado parece ocorrer em um período de maior sensibilidade (e.g. janela de 15 a 50 dias de idade) restrito ao início da juventude dos filhotes (Baptista 1996). Acreditamos que em *S. aff. plumbea* os filhotes machos, aparentemente, tiveram seus pais sociais como principais tutores no processo de aprendizado de canto por cerca de 45 dias de idade. Período este que corresponde concomitantemente ao período de maior dependência alimentar por parte dos jovens.

A proporção de sexo dos filhotes, observada numa razão de 1:1, foi outra evidência encontrada que subsidia a idéia de ajuste no cuidado parental pós-*fledgling* dependente do sexo dos filhotes e de seus pais. Assim lançamos uma hipótese de que para *S. aff. plumbea* a dependência do comportamento interativo de pais e filhotes pós-*fledgling* relacionada ao sexo é uma pressão seletiva sobre a razão sexual 1:1 e por conseqüência sobre o tamanho das ninhadas (predominantemente dois ovos). Não faria sentido gerar quatro *fledglings*, por exemplo, e ter capacidade de atender com a devida qualidade apenas dois. Esta idéia não foi desenvolvida em nenhum estudo tratando do papel de machos e fêmeas no cuidado parental pós-ninhego em Oscines socialmente monogâmicos, e tampouco, as possíveis implicações disso no tamanho da prole. Para aprimorar esta idéia seria importante testar a capacidade dos machos em cuidar (ensinar) mais de um filhote simultaneamente.

Sucesso reprodutivo

Os ninhos de *S. aff. plumbea* que apresentaram maior sobrevivência foram aqueles que estiveram ativos numa faixa intermediária do período reprodutivo estimado para espécie. Isto denota que existiu um período ótimo para a espécie nidificar nas áreas estudadas. A predação de

ovos e o abandono de ninhos com ovos foi alta nas primeiras posturas da estação. Isto justifica a baixa sobrevivência de ninhadas logo na primeira semana de ninhos ativos. O sincronismo inicial das primeiras ninhadas pode ter favorecido a predação devido à abundante e repentina disponibilidade de recurso (ovos) aos predadores. O acentuado abandono dos primeiros ninhos estaria relacionado ao fato das fêmeas, logo no início da temporada, estarem em condições fisiológicas ótimas e por isso o custo em abandonar um ninho com ovos e dar início a outro, frente a qualquer tipo de distúrbio ou percepção de riscos a ninhada, não seria tão grande (Martin 2011, Zanette et al. 2011).

A diminuição abrupta na sobrevivência de ninhos na metade final do período reprodutivo pode ter diferentes causas tais como: (1) aumento da predação, conforme constatado para Passeriformes de campo (Grant et al. 2005, Hochachka 1990, Di Giacomo 2011); (2) aumento da infestação de ninhos por larvas de mosca *Phylornis* (Rabuffetti e Reborada 2007, Segura e Reborada 2011, este estudo) associado ao aumento das temperaturas diárias; ou (3) devido a baixa “qualidade” dos reprodutores e dos territórios utilizados (Nilsson 1999).

O padrão de probabilidade de sobrevivência representado pela função quadrática tem sido observado em alguns estudos com Passeriformes (Dinsmore e Dinsmore 2007). Todavia, se opõe a grande maioria dos resultados encontrados para aves altriciais, que mostram padrões lineares para explicar sobrevivência de ninhos, com as TSDs decaindo conforme se dá o progresso da estação de reprodução (Daan et al. 1990, Hochachak 1990, Santos 2008, Di Giacomo 2011). Outras duas espécies congêneres, *S. melanogaster* e *S. hypoxantha* na mesma região desse estudo apresentaram padrão linear com forte declínio nas estimativas de sobrevivência diária dos ninhos conforme avança a estação de reprodução (Rovedder 2011, Franz e Fontana *submit.* b). Estas diferenças locais podem estar relacionadas às características do habitat nos sítios de nidificação e às diferenças no tempo de início da reprodução (*S. aff. plumbea* inicia pouco antes a reprodução e prefere ambientes mais arbustivos). Modelos lineares demonstrando o aumento das estimativas de sobrevivência também têm sido relatados para Passeriformes de ambientes abertos que nidificam junto ao chão (Best 1978, Gressler 2008).

Não podem ser descartadas nesta comparação, entretanto, as diferenças nos tamanhos amostrais entre os estudos.

Ninhos mais camuflados na vegetação tenderam a ter maior probabilidade de sucesso, como observado em *S. melanogaster* na mesma região (Rovedder 2011), sendo sugerido como importante aspecto relacionado ao maior sucesso reprodutivo de *Sicalis citrina* no Cerrado do Brasil Central (Gressler 2008). A produção de ninhegos foi significativamente maior para ninhos menos conspícuos em *Catharus guttatus* (Martin e Roper 1988). Por outro lado, Howlett e Stutchbury (1996) não encontraram influência significativa no sucesso de ninhadas de *Wilsonia citrina* relacionado à visibilidade dos ninhos. Além da relação inversa entre risco de predação e índices de camuflagem sugerida para os ninhos de *S. aff. plumbea*, outro aspecto de extrema importância relacionado a sobrevivência diária dos ninhos foi a sua cobertura superior. Maior cobertura superior dos ninhos minimiza a insolação dos ovos quando a fêmea deixa de estar incubando ou sombreando-os. A exposição demasiada ao sol pode ter sido uma das causas de abandono de ninhos durante o período de ovo.

O local escolhido para o estabelecimento dos ninhos de *S. aff. plumbea* é determinado pela estrutura da vegetação no sítio de nidificação (Martin e Roper 1988; ver capítulo 2). A incidência de predação, neste caso por predadores diurnos, que se orientam pelo estímulo visual estaria condicionada ao menor ou maior grau de conspicuidade dos ninhos corroborando uma das hipóteses propostas por Martin (1993b).

A reprodução em locais mais arbustivos possibilitou a espécie variar a altura de seus ninhos de 0,25 até 2,2 m em relação ao solo. Esta foi a outra variável de relativa importância no melhor modelo para explicar os fatores que interferem nas TSDs de *S. aff. plumbea*. Este resultado corrobora a proposição de que ninhos situados em diferentes alturas no substrato podem ser submetidos a diferentes probabilidades de sobrevivência (Møller 1987, Martin e Roper 1988). Encontramos que os ninhos com maior probabilidade de sucesso estavam em alturas intermediárias ou até baixas em relação ao solo e ninhos posicionados, em média, mais altos tenderam a ter maior probabilidade de predação. Com base no conhecimento de campo sobre a comunidade de possíveis predadores na área de estudos, ninhos situados a alturas

intermediárias (e.g. faixa de 0,7 m do solo), como os que obtiveram mais sucesso neste estudo evitariam a ação tanto de predadores que forrageiam num estrato mais baixo da vegetação, como lagartos, zorrilhos e serpentes terrícolas, como também de predadores que exploram estratos mais altos, como algumas serpentes de copa (e.g. *Phylodrias olfersii*) e as muitas espécies de aves que procuram presas em voo.

A espécie de planta que serviu de substrato para os ninhos de patativa não se mostrou um fator influente na sobrevivência diária dos mesmos. Rovedder (2011) demonstrou que para *S. melanogaster* a espécie de planta mais utilizada pela espécie como substrato de seus ninhos apresentou influência significativamente negativa nas estimativas de sobrevivência. Já Gressler (2008) encontrou que a espécie de planta mais utilizada por *Sicalis citrina*, foi aquela que conferiu maior êxito às ninhadas. Este último estudo mostra ainda que a espécie de planta mais frequentemente utilizada para nidificação é aquela que aparece em maior abundância no ambiente. Isto corroborou a hipótese proposta por Martin (1993b) que prediz que ninhos construídos nas plantas mais abundantes teriam maior proteção contra predação, pois teriam sua detectabilidade diminuída. Nossos resultados não permitiram explorar muito esta proposição pelo simples fato de que não houve uma espécie de planta substrato de ninho com amplo predomínio considerando a totalidade das localidades estudadas. No entanto, notamos que houve variações na escolha da planta suporte dos ninhos, atribuídas as áreas de estudo (localidades) e pode ter havido alguma relação entre planta escolhida para nidificação e sua maior abundância na escolha de local do ninho por área, porém esta análise ainda não foi realizada.

Os ninhos de *S. aff. plumbea* não variaram sua probabilidade de sobrevivência à medida que sua idade aumenta ou com o desenvolvimento dos filhotes – tendo um padrão constante de sobrevivência. Este padrão contradiz resultados usualmente encontrados para espécies altriciais que constroem ninhos abertos de diferentes grupos taxonômicos, regiões e habitats - África (Muchai e du Plessis 2005), América do Norte (Lloyd e Martin 2005) e neotrópico (Mermoz e Reboreda 1998, Auer et al. 2007, Gressler 2008, Santos 2008, França e Marini 2009, Kerns et al. 2010, Di Giacomo 2011, Rovedder, 2011, Franz e Fontana *submit.* b). Estes estudos

demonstraram que há uma maior probabilidade de sobrevivência dos ninhos na fase de incubação do que na fase de ninhegos. Por sua vez, gradativamente, vem crescendo a quantidade de estudos fazendo um contraponto a essa proposição mais aceita de que a idade do ninho tem forte influência nas estimativas de sobrevivência da ninhada. Para algumas espécies a sobrevivência dos ninhos pode ser constante e independente da idade do ninho ou, até mesmo, a predação sobre seus ninhos ser mais significativa na fase de ovos do que de ninhegos (Roper e Goldstein 1997, Lloyd 1998, Martin et al. 2000b, Duca 2007, Goulding e Martin 2010, Hoffmann e Rodrigues 2011).

A hipótese que prediz que ninhos tendem a correr maior risco de predação conforme envelhecem tem como premissa que o desenvolvimentos dos ninhegos implica em aumento gradativo no número de visitas dos adultos ao ninho favorecendo a detecção deste por predadores com orientação visual apurada (Skutch 1949). Encontramos que a atividade de visitas aos ninhos aumentou significativamente desde o início da incubação até a data de *fledglings*, e nem por isso a predação também aumentou de forma significativa. Um ponto crucial para compreender a relação entre taxa de atendimento e predação de ninhos de *Sporophila aff. plumbea* é conhecer em detalhes como os potenciais predadores se orientam para achar os ninhos. Por exemplo, se os principais predadores fossem noturnos e se orientarem pelo olfato não faria sentido atribuir insucesso de ninhos a predação vinculada a maior visitação aos ninhos. Esta predição de aumento na visitação aos ninhos e proporcional aumento do risco de predação tem sido refutada por outros (Roper e Goldstein 1997) ou apenas parcialmente sustentada (Martin et al. 2000 a e b). Este debate é longo e entender as particularidades da predação sobre a reprodução de cada espécie ou população na região neotropical pode com o tempo trazer novos rumos ao assunto (Oniki 1979).

Múltiplas tentativas de reprodução

Múltiplas tentativas de nidificação ou reprodução (MTRs) dentro de uma mesma temporada foi uma consequência da perda de ninhadas anteriores na maioria dos casos observados para *S. aff. plumbea*. Esta estratégia de reprodução pode amenizar a influência da predação sobre o sucesso reprodutivo anual da espécie (Ricklefs e Bloom 1977). Aves tropicais

têm mais oportunidade para realizarem mais de uma postura ao longo de um ciclo anual (Foster 1975). Enquanto que em zonas temperadas as possibilidades de (MTRs) são restritas pela “janela reprodutiva” (Wyndham 1986). *Sporophila* aff. *plumbea*, espécie tipicamente subtropical que tem período reprodutivo similar aos de pássaros de zonas temperadas, usualmente realizou mais de uma nidificação por estação. Estes resultados são importantes, pois pouco se conhece sobre isso para aves subtropicais do hemisfério sul (Roper et al. 2010). Duca e Marini (2011) também mostraram que fêmeas de *Neothraupis fasciata* podem realizar mais de uma postura por estação reprodutiva mesmo, esta sendo considerada curta. Estratégia esta que estaria ajustada com a alta sobrevivência e baixa fecundidade dos adultos (Duca 2007). Abundância de alimento é uma condição obrigatória para manter as fêmeas fisiologicamente aptas a produzirem novos ovos e realizarem múltiplas posturas (Parker e Burley 1998) o que de fato ocorreu nos ambientes estudados. A necessidade de realizar muda pós-reprodução (ver capítulo 1) e depois migrar, não permitiu a espécie ter mais do que três tentativas de postura por fêmea.

O tempo entre as diferentes tentativas de nidificação foi bastante variado. O intervalo de início entre a primeira e a segunda ninhada pode depender do estágio de desenvolvimento do ninho precedente, que foi perdido, ou do momento que a primeira postura ocorre dentro da estação de reprodução. A distância entre os sucessivos ninhos de uma fêmea foi de poucos metros, mesmo que a ninhada anterior tenha sido predada. Essa persistência no local do ninho pode ser causada pela condição limitada de disponibilidade de habitat preferido (estrutura) para servir de local de nidificação dentro de cada território reprodutivo. A ocorrência de múltiplas tentativas de reprodução numa mesma temporada vem sendo reportada em ambientes tropicais e subtropicais sul-americanos (Medeiros e Marini 2007, Di Giacomo et al. 2011, Duca e Marini 2011). Estes estudos sugerem que o papel das MTRs seria mais efetivo na garantia de pelo menos uma ninhada bem sucedida do que na produção de muitos descendentes por ano. Produzir uma ninhada bem sucedida em cada temporada reprodutiva parece ser suficiente para o recrutamento de jovens e manutenção da estabilidade populacional de *S. aff plumbea*, pois se trata de uma espécie com limitação populacional em decorrência das limitações de habitat

específico. Estudos tratando de biologia reprodutiva de Passeriformes neotropicais têm dado pouca atenção a esta estratégia de reprodução, embora se saiba do importante papel que podem ter as MTRs na demografia dessas espécies.

Causas de perda de ninhos

Corroborando aquilo que já se sabe sobre a história de vida de muitas aves tanto de zonas temperadas quanto tropicais a predação foi o principal motivo de perda de ninhadas (Fauth e Cabe 2005, Martin 1993b, Marini et al. 2009a, b, Kerns et al. 2010). Em estudos realizados na mesma região, com outras duas espécies congêneres, a predação também foi o motivo primeiro de perda de ninhadas (Rovedder 2011, Franz e Fontana *submit. b*). Para *S. lineola* e *S. caeruleascens* a predação também foi a principal causa de perda de ninhadas em estudos realizados em áreas suburbanas do estado de São Paulo (Francisco 2006, Oliveira et al. 2010). Os índices brutos de predação aparente de cerca de 50% encontrados se mostram, todavia, menores que aqueles revelados para espécies com ninhos abertos do Cerrado cuja predação chegou a representar cerca de 75% dos ninhos insucesso (Medeiros e Marini 2007, Lopes e Marini 2005, Duca e Marini 2011, Gressler 2008, França e Marini 2009). A proporção de ninhos que tiveram insucesso em decorrência de predação ficou notadamente abaixo dos valores de 80-90% apontados para aves tropicais (Stutchbury e Morton 2001) e com valor mais próximo a média de predação aparente estimada, de 40 %, para emberizídeos norte americanos (Martin 1993b, Martin 1995).

O abandono de ninhos teve papel importante como causa de insucesso de ninhadas e, junto com a ação de pisoteio pelo gado, esta proporção chega a quase 35 % dos ninhos insucesso. O abandono de ninhos jamais ocorreu na fase de ninhegos, somente na fase de construção e de ovos. Isto, logicamente, porque a atenção (investimento) das fêmeas (do casal, neste estudo) gradativamente aumenta com a idade do ninho a partir de uma relação entre custo e benefício do abandono conforme a energia despendida durante uma tentativa reprodutiva (Chalfoun e Martin 2010). Já a perda de ninhadas pela ação direta do pisoteio do gado foi aleatória ocorrendo em qualquer etapa da nidificação. Perda de ninhadas pela ação do gado é reportada para outras espécies de campo com ninhos no solo ou próximo dele (Azpiroz e Blake

2009, Kerns et al. 2010, Rovedder 2011). Durante o estudo, a densidade de gado nas áreas, pode ser considerada baixa (~ 0.6 indivíduos/ha) comparada a outros tipos de campos e sistemas de produção pecuária (Nabinger 2009). Por ser um impacto que leva à perda de ninhadas de forma aleatória a forma mais eficiente para indivíduos de *S. aff. plumbea* evitarem a perda de ninhadas por este motivo, seria alocarem seus ninhos em locais de acesso restrito ao gado ou nidificar em campos com baixos índices de lotação de gado ou talvez ainda construindo ninhos mais altos em relação ao solo.

Queimadas de campo como causa direta da perda de ninhadas na região do estudo não foram representativas porque essa atividade não coincidiu com o período de nidificação da espécie. Em apenas um dos anos porções de campo foram queimadas durante o período de nidificação, comprometendo ninhadas. De forma surpreendente alguns ninhos expostos ao fogo na fase de ovo (n = 3) não queimaram e chegaram à eclosão, embora as plantas suporte tenham sido totalmente queimadas. Dois desses ninhos inclusive produziram *fledglings*. Acreditamos que possa haver uma adaptação ao fogo relacionada ao tipo de material utilizado na confecção dos ninhos dessas aves, visto que queimadas outrora ocorriam naturalmente nos campos estudados (Behling et al. 2009). Já a manutenção dos embriões vivos, pode estar associada ao tempo de exposição dos ovos ao calor, o que, por sua vez, pode estar relacionado à biomassa de vegetação junto ao ninho. Este constitui um interessante aspecto a ser testado em pesquisas futuras, visto que ninhos de *Polystictus pectoralis*, co-ocorrente na área de estudos, mas com ninhos situados em áreas mais densas de vegetação, não tiveram seus ninhos queimados, mas os ovos cozinharam (Fontana et al., dados não publicados).

Ovos e ninhegos caíram de ninhos mal confeccionados. Conforme nossas observações qualitativas a confecção inadequada de ninhos teve dois motivos aparentes (1) fêmeas inexperientes na função e (2) pouca disponibilidade de tempo na construção de ninhos em decorrência do avançado período da estação reprodutiva (e.g. ninhos construídos em pouco tempo e na terceira tentativa de nidificação de um casal).

Parasitismo por moscas Phylornis

A infestação de ninhegos por larvas de moscas do gênero *Phylornis* tem sido recorrente em estudos de aves neotropicais (Löwenberg-Neto 2008, Segura e Reboreda 2011). A frequência de incidência em alguns Passeriformes de savanas neotropicais como o Cerrado parece alta (Lopes e Marini 2005, Duca e Marini 2011, Gressler e Marini 2011, Hoffmann e Rodrigues 2011), ocorrendo também em muitas espécies que fazem ninhos abertos na Argentina (de la Peña 2006, Segura e Reboreda 2011, Rabuffetti e Reboreda 2007) e em outros Passeriformes que reproduzem nos campos estudados (e.g. *Ammodramus humeralis*, *Sporophila caerulescens*, *S. hypoxantha*, *S. melanogaster*, *Donacospiza albifrons*, *Tyrannus savana* e *Polystictus pectoralis* [obs. pess]). No entanto, seus ciclos de vida e sua interação com os hospedeiros são insuficientemente conhecidos (Teixeira 1999) e não nos permitem conclusões muito apuradas.

O insucesso das ninhadas pareceu depender do grau de infestação de cada ninhego e da idade em que os ninhegos foram parasitados. Rabuffetti e Reboreda (2007) mencionam estes fatores como importantes para a sobrevivência dos ninhegos. Os dois casos de óbito foram de ninhegos no sexto dia de vida, o restante dos ninhegos infestados, nos quais registramos até cinco larvas no corpo já com 7 e 9 nove dias de idade, conseguiram deixar os ninhos quando não foram predados. Apesar de não termos testado, acreditamos que o desenvolvimento dos ninhegos de *S. aff. plumbea* deva ser retardado pela ação das larvas de mosca, como encontrado para outros Passeriformes sul-americanos estudados (Arendt 1985, Rabuffetti e Reboreda 2007, Segura e Reboreda 2011).

A maior incidência de larvas de *P. seguyi* ocorreu no período final da estação reprodutiva. Estudos com *Mimus saturninus* e *Paroaria coronata* mostraram o mesmo padrão temporal no parasitismo de *P. seguyi* (Rabuffetti e Reboreda 2007, Segura e Reboreda 2011). A correlação direta entre dias mais quentes e aumento de parasitismo sugere que o clima pode ter importância no ciclo de vida destas moscas. Por sua vez a diminuição de ninhos ativos quando inicia o incremento de parasitismo por *P. seguyi* pode ser uma resposta adaptativa de *S. aff. plumbea* para evitar o parasitismo de ninhegos. Nossos resultados mostram que cerca de 50% dos ninhos com ninhegos parasitados pelas larvas acabaram sendo predados. Assim, acreditamos na

possibilidade de um efeito indireto do parasitismo sobre a perda de ninhadas. Alterações comportamentais ou retardamento no desenvolvimento dos ninhegos provocadas por *P. seguyi* poderiam favorecer a predação de ninhadas.

Predadores

Nossos registros de predação de ninhos durante o dia por uma espécie de cobra e outra de lagarto indica que estes predadores possam ter encontrado os ninhos pela orientação visual e, portanto, com certa possibilidade dos predadores terem sido orientados pela atividade de visitação dos adultos aos ninhos. Nos outros dois casos que incluíram a predação da fêmea no ninho, suspeitamos que tenham ocorrido à noite e, por isso, não estariam relacionados à atividade de visitação dos ninhos. A diversidade de predadores potenciais aos ninhos de *S. aff. plumbea* nas áreas estudadas parece muito grande e, desta forma, o modo pelo qual os ninhos são encontrados pelos predadores também deve ser variada. Para determinação correta dos predadores, e como estes se orientam para encontrar os ninhos, são necessários estudos específicos com metodologia apropriada.

Uma fêmea que percebeu a presença de uma serpente próximo ao ninho enquanto o construía, não fez a postura, abandonando o ninho para dar início a construção de outro próximo dali. Essa observação evidenciou que a fêmea de *S. aff. plumbea* teve a capacidade de identificar na presença da serpente, um risco prévio de predação e, por isso, não persistiu com o mesmo ninho. Perceber os riscos de predação é uma particularidade das aves e pode reduzir o custo energético do reprodutor. Mecanismos adaptativos relacionados à percepção dos riscos de predação, tais como redução no tamanho dos ovos, das posturas, do número de atendimentos ao ninho e abandono na fase inicial da nidificação têm sido sugeridos na literatura (Chalfoun e Martin 2010, Zanette et al. 2011, Martin et al. 2011). Verifica-se também que em locais com alta incidência de predação (e.g. áreas de campo) a densidade de indivíduos reprodutivos tende a diminuir (Vickery et al. 1992)

Demografia e sucesso aparente de ninhadas

As taxas de eclosão de ovos de *S. aff. plumbea* foram ligeiramente mais baixas do que a observada para *Elaenia cristata*, muito acima daquelas observadas para *Tyrannus savana*, ambas espécies estudadas no Cerrado do Brasil Central (Marini et al. 2009a, b). Esse tipo de estimativa ainda carece de informação disponível para muitas espécies neotropicais o que dificulta o estabelecimento de padrões mais precisos para diferentes táxons e habitats. Estimativas de sucesso de ovos de *S. aff. plumbea* se assemelharam aos valores encontradas para estes mesmos dois tiranídeos (Marini et al. 2009a, b) onde cerca de um terço dos ovos colocados geraram filhotes que deixaram os ninhos. Padrão equivalente de sucesso de ovos foi encontrado para Passeriformes de campos arbustivos na América do Norte (Rotenberry e Wiens 1989).

A produção anual de filhotes em ½ filhote por ninho parece relativamente baixa e talvez insuficiente para o recrutamento de jovens necessário na manutenção da estabilidade populacional na espécie. Entretanto, há de se considerar que para esta estimativa não foram eliminados os ninhos que representaram múltiplas tentativas de reprodução de um mesmo casal numa mesma estação. Comparativamente, *Elaenia cristata* teve a mesma produção anual de filhotes enquanto *Tyrannus savana* produziu mais que o dobro de filhotes anualmente (Marini et al. 2009a, b). Estas diferenças podem ser atribuídas a diferentes estratégias de nidificação associadas às iniciativas de múltiplas reproduções numa mesma estação ou mesmo ao comportamento de defesa ativa dos ninhos contra predadores. Seis Passeriformes tipicamente de campo na América do Norte produziram em média 1,5 filhotes por ninho (Jones et al. 2010). Todavia, as ninhadas maiores destas espécies podem ser um importante fator na produção anual de filhotes.

O sucesso aparente de ninhos de *S. aff. plumbea* (36%) pode ser considerado semelhante ao observado para outros congêneres de ocorrência na região sul/sudeste do Brasil como *S. caerulescens* (36%), *S. lineola* (40%) estudados em áreas suburbanas de São Paulo (Oliveira et al. 2010, Francisco 2006) ou similar ao sucesso aparente de *S. melanogaster* (42,2%) e *S. hypoxantha* (42%) na mesma macro-região (Rovedder 2011, Franz e Fontana 2010). Nas últimas duas décadas houve um grande incremento na quantidade de informações publicadas

estimando o sucesso reprodutivo de aves em savanas tropicais brasileiras (ver revisão Marini et al. 2010). Isto nos permite observar variações no sucesso de ninhos entre populações de uma mesma espécie (Alves e Cavalcanti 1990, Duca e Marini 2011) bem como variações dentro de uma mesma população entre diferentes estações reprodutivas (França e Marini 2009) e desvendar o porquê destas variações é o ponto mais interessante para compreensão da dinâmica populacional das espécies. Portanto, assumir que o sucesso aparente de ninhadas de *S. aff. plumbea* é baixo ou alto comparado a outras espécies parece sem muito sentido. Mas, em tempos de mudanças ambientais em diferentes escalas, monitorar o sucesso reprodutivo da espécie em longo prazo é fundamental para sabermos como se comportam suas populações e qual o papel do sucesso reprodutivo na estabilidade populacional da espécie.

Considerações Finais e Perspectivas

Estudando um táxon tão raro e de extremo desconhecimento, seria esperado que muita informação inédita fosse gerada, o que de fato ocorreu. O estudo resultou tanto em descrições elementares de comportamentos quanto avaliações mais elaboradas de parâmetros demográficos. Este estudo que pode já ser considerado de médio/longo prazo (em termos de Brasil) contribuiu de forma efetiva para tirar *S. aff. plumbea* da condição de uma espécie “fantasma” para elevá-la ao patamar dos Passeriformes neotropicais relativamente mais bem conhecidos sob muitos aspectos de sua história natural. Obviamente que este trabalho não tem pretensão de ser definitivo. Mais do que isso, pode e deve ser aprimorado, porque quando chegamos ao final de um estudo de cunho básico como este, nos deparamos com mais questionamentos e perguntas mais específicas. Novas hipóteses são propostas em virtude do prévio conhecimento obtido e de certas descobertas sobre diferentes aspectos da história de vida da espécie foco. As hipóteses de bigamia como sistema reprodutivo alternativo e dependente da qualidade de territórios e qualidade de machos, o ajuste no tamanho de ninhadas como resposta ao comportamento de cuidado da prole e o aprendizado social ligado ao sexo, bem como a aparente capacidade da espécie em gerar descendentes com paternidade cruzada podem ser pontos centrais em investigações futuras. Por isso, experimentos precisam ser desenhados para testá-las.

Foi a partir deste estudo continuado que pudemos aos poucos ir desenredando os problemas taxonômicos envolvendo este táxon e ao mesmo tempo construir uma hipótese mais forte a respeito de sua condição de espécie plena. Hoje temos a clara noção de que *S. aff. plumbea* é uma espécie rara, que se segrega temporal e espacialmente durante a reprodução de qualquer população de seu presumível táxon irmão *S. p. plumbea*. Esta constatação permite pensar que dentro de *S. plumbea* (*sensu lato*), possam haver outras espécies crípticas, ou mesmo linhagens evolutivas, e populações com diferentes histórias de vida. Embora tenham grande poder de voo, a preferência por determinado habitat reprodutivo pode também ocorrer em populações de outras regiões, ao longo de sua ampla e fragmentada distribuição. Por isso, o

“complexo” *S. plumbea* poderia servir como um bom modelo para estudos abordando diferentes aspectos ecológicos e evolutivos relacionados a um gradiente geográfico no interior do continente sul-americano, compreendendo desde zonas essencialmente tropicais, até áreas tipicamente subtropicais.

Colocados os aspectos acima e retomando uma de nossas questões centrais, de que: *Sporophila* aff. *plumbea*, um pássaro canoro, migrante de longa distância, granívoro e típico dos campos de zona subtropical sul-americana, afinal teria na sua história de vida afinidades com pássaros tropicais ou de clima temperado? Os resultados nos permitem pensar que: *S. aff. plumbea* apresenta elementos que ora a caracterizariam como um típico *song bird* de zonas temperadas (e.g. maior filopatria dos machos, curto período de nidificação e desenvolvimento rápido de filhotes, segregação entre reprodução e muda). Por outro lado, possui semelhanças biológicas com a história de vida de Passeriformes tropicais, tais como ninhadas pequenas, predisposição para múltiplas ninhadas numa mesma temporada e evidências de longevidade (sobrevivência de adultos) aparentemente alta. São constatações pontuais como estas capazes de por em dúvida certas generalizações sobre padrões evolutivos em ampla escala. O gradativo incremento sobre conhecimento básico das espécies tropicais, subtropicais e de zonas temperadas do hemisfério sul tem possibilitado comparações mais elaboradas sobre suas histórias de vida, trazendo a tona certos paradoxos que tem estimulado proposição de novas questões relacionadas a variações geográficas na biologia evolutiva das aves. Mais que isso, o acúmulo de muita informação local permite acesso ao conhecimento regional de uma avifauna, o que pode contribuir para quebra de certos paradigmas gerais e levar a formatação de novas teorias. Estudos sobre história de vida de aves do bioma Cerrado e de reprodução e muda de penas de aves nos Andes colombianos tem mostrado isso.

A partir das comparações entre as espécies congêneres, principalmente em relação às etapas de nidificação, cuidado parental e tamanho de ninhadas, fica, de certo modo, evidente a influência filogenética na reprodução, uma vez que dentro do gênero parece haver uniformidade quanto a estes parâmetros independentemente da espécie ou sua região geográfica. *S. torqueola* do hemisfério norte parece fugir um pouco ao padrão geral. Entretanto, a fenologia (duração) da

reprodução parece variar sensivelmente ao longo de um gradiente geográfico norte-sul ou entre ambientes com maior ou menor previsibilidade nas variações estacionais. Os ninhos, mesmo que muito parecidos apresentam características peculiares que podem ser diagnósticas de uma espécie ou de outra, como no caso da espécie foco ou também podem ser tão semelhantes em espécies evolutivamente próximas como parece o caso dos caboclinhos. Embora tenha sido possível estabelecer produtivas comparações entre aspectos distintos da história de vida entre alguns congêneres (com informações disponibilizadas), concluímos que se faz necessário ampliar os estudos igualmente detalhados para uma variedade de outras espécies ou populações de *Sporophila* para que seja possível estabelecer comparações mais refinadas. Isto poderá trazer novas conclusões a cerca de variações geográficas nas suas histórias de vida atreladas a adaptações evolutivas no gênero. A continuidade de pesquisas continuadas sobre biologia reprodutiva das espécies detentoras de conhecimento mínimo é imprescindível para tanto.

A espécie parece responder negativamente às diferentes práticas antrópicas mantendo algumas populações relictuais em lugares com campos prístinos, de difícil acesso ao homem. Contudo, estas áreas apresentam um prognóstico desfavorável em relação a sua conservação num futuro próximo, uma vez que tais áreas são vistas como “improdutivas” e estão sendo suprimidas de forma irreversível por lagos de hidrelétricas ou grandes monoculturas de árvores. Como uma espécie endêmica do território brasileiro, de restrita e fragmentada distribuição e baixa densidade populacional sua vulnerabilidade parece ainda maior do que aquela diagnosticada para outros Passeriformes primariamente dependentes de campos sul americanos preservados. Assim, o monitoramento destas populações em longo prazo tem papel crucial na sua conservação e poderá resultar em importantes constatações acerca da estabilidade, declínio ou expansão de suas populações em tempos de intensa pressão sobre ambientes abertos e crise da biodiversidade. Porém, como viabilizar estudos de longo prazo em áreas particulares sujeitas alterações conforme as pretenções dos donos no uso da terra, em locais de difícil logística, acesso, etc? Unidades de conservação nessas áreas foram propostas em Fontana et al. (2008), porém numa publicação e sem poder político nenhum.

A constatação inicial de que o conhecimento sobre a espécie parecia outrora propriedade exclusiva dos capturadores de aves serviu também de estímulo para buscar o conhecimento sobre essa espécie. Como podia uma ave popularmente tão conhecida dos chamados “passarinheiros” ser tão desconhecido pelo meio acadêmico? Agora temos convicção de que o conhecimento sobre a patativa-de-bico-amarelo pertencerá num futuro breve a todos (com as publicações). O mérito deste estudo esteve, portanto também na capacidade de buscar informações de cunho genérico e transformá-las pouco a pouco em informação científica. Sem os dados atuais mostrados aqui seguiríamos nos referindo a um pequeno pássaro cinza, provavelmente extinto, que “vivera” em um habitat não precisamente conhecido, e, que continuaria no “limbo” da avifauna brasileira. As constatações apresentadas nessa dissertação expõem muitas de nossas limitações em relação ao estudo da grande diversidade de aves neotropicais que se apresenta como um desafio infinito para quem resolver se debruçar sobre qualquer tema relacionado à mesma. Este estudo apenas começou.

Referências Bibliográficas

- ADEL, F., BURNS, K. J. & SCHULENBERG, T. S. 2010. White-collared Seedeater (*Sporophila torqueola*), Neotropical Birds Online (T. S. Schulenberg, Editor). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; retrieved from Neotropical Birds Online: <http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview>
- AGUILAR, T. M., DIAS, R. I., OLIVEIRA, A. C. & MACEDO, R. H. 2008. Nest-site selection by Blueblack Grassquits in a Neotropical savanna: do choices influence nest success? **J. Field Ornith.**, 79: 24-31.
- ALCOCK, J. 2004. *Understanding bird behavior*. in: **Handbook of Bird Biology**. Vol. 2. S. Podulka, R. W. Rohrbaugh Jr & R Bonney (eds.). Cornell Lab.of Ornithology, Ithaca.
- ALDERTON, C. C. 1961. The breeding cycle of the yellow-bellied seedeater in Panama. **Condor** 61:390-398.
- ALVES, M. A. S. & CAVALCANTI, R. B. 1990. Ninhos, ovos e crescimento de filhotes de *Neothraupis fasciata*. **Ararajuba** 1:91-94.
- ARENDDT, W. J. 1985. *Phylornis* ectoparasitism of pearly-eyed thrashers.II. Effects on adults and reproduction. **Auk** 102: 281-292.
- ARETA, J. I. 2008. The Entre Rios Seedeater (*Sporophila zelichi*): a species that never was. **J. Field Ornithol** 79:352–363.
- ARETA, J. I. 2009. Paedomorphosis in *Sporophila* seedeaters. **Bull. Brit. Ornith. Club.** 129:98–103.
- ARETA, J. I., & ALMIRÓN, D. 2009. Comentarios sobre la presencia, voces y alimentación del Corbatita Overo (*Sporophila lineola*) a orillas de los ríos Paraná e Iguazú en Misiones, Argentina. **Cotinga** 31:108–111.
- ARETA, J. I. 2010. Sistemática y especiación en los Capuchinos (Aves: *Sporophila*). **PhD Dissertation**, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- ARETA, J. I & REPENNING, M. 2011 a. Systematics of the Tawny-bellied Seedeater (*Sporophila hypoxantha*). I. Geographic variation, ecology, and evolution of vocalizations. **Condor** 113:664-677.

- ARETA, J. I & REPENNING, M. 2011 b. Systematics of the Tawny-bellied Seedeater (*Sporophila hypoxantha*). II. Taxonomy and evolutionary implications of the existence of a new tawny morph. **Condor** 113:678-690.
- ARETA, J. I., J. I. NORIEGA, L. PAGANO, & I. ROESLER. 2011. Unraveling the ecological radiation of the capuchinos: systematics of Dark-throated Seedeater *Sporophila ruficollis* and description of a new dark-collared form. **Bull. Brit. Ornith. Club.** 131:4–23.
- AUER, S. K., BASSAR, R. D., FONTAINE, J. J. & MARTIN, T. E. 2007. Breeding biology of passerines in a subtropical montane forest in Northwestern Argentina. **Condor**, 109: 321-333.
- AUSTIN, O. L. 1949. Site tenacity, a behavior trait of the Common Tern. **Bird-Banding** 20: 1-39.
- AZPIROZ, A. B. & BLAKE, J. G. 2009. Avian assemblages in Altered and Natural Grassland in the northern Campos of Uruguay. **Condor** 111:21-35.
- BAPTISTA L. F. 1996. Nature and its nurturing in avian vocal development, p. 39–60. *in* D. E. Kroodsma and E. H. Miller [eds.], **Ecology and evolution of acoustic communication in birds**. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- BEDARD, J. & LA POINTE, G. 1984. Banding returns, arrival times, and site fidelity in the Savannah Sparrows. **Wilson Bulletin** 96:196-205.
- BEHLING, H., JESKEI-PIERUSCHKA, V., SHÜLER, L. & PILLAR, V. P. 2009. Dinâmica dos campos do sul do Brasil durante o Quaternário Tardio *in*. PILLAR, V. P., MÜLLER, S. C., CASTILHO, Z. M. S. & JACQUES, A. V. Á. (eds). **Campos Sulinos conservação e uso sustentável da biodiversidade**. Ministério do Meio Ambiente: Brasília.
- BELTON, W. 1985. Birds of Rio Grande do Sul, Brazil. Pt. 2. Formicariidae through Corvidae. **Bull. Am. Mus. Nat. Hist.** 178(4): 369-636.
- BELTON, W. 1994. **Aves do Rio Grande do Sul, distribuição e biologia**. São Leopoldo: Editora Unisinos.
- BENCKE, G. A.; FONTANA, C. S.; DIAS, R. A.; MAURÍCIO, G. N. & MÄHLER Jr., J. K. F. 2003. Aves. Pp. 189 - 480. *in*: FONTANA, C. S.; BENCKE, G. A. & REIS, R. E. (eds.). **Livro vermelho da fauna ameaçada de extinção no Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: EDIPUCRS. 632p.

- BENCKE, G. A.; MAURÍCIO, G. N.; DEVELEY, P. E. & GOERCK, J. M. (orgs.). 2006. **Áreas importantes para a conservação das aves no Brasil - Parte I - Estados do Domínio da Mata Atlântica**. São Paulo: Save Brasil. 494p.
- BERTONI, A. W. 1901. Aves nuevas del Paraguay: continuación á Azara. Assunção. H. Kraus. n° 49:84-85.
- BEST, L. B. 1978. Field sparrow reproductive success and nestling ecology. **Auk** 95:9-22.
- BILENCA, D. & MIÑARRO, F. 2004. **Áreas valiosas de pastizal en las pampas y campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil**. Buenos Aires: Fundación Vida Silvestre Argentina. 352p.
- BOLDRINI, I. I (Org.). 2009. **Biodiversidade do Planalto das Araucárias**. MMA:Brasília:
- BOLDRINI, I. I., LONGHI-WAGNER, H. M. & BORCHAT, S. C. 2005. **Morfologia e taxonomia de grmíneas sul-rio-grandenses**. Editora UFRGS: Porto Alegre.
- BOLLMANN, K. & H. U. REYER. 2001. Reproductive success of Water pipit in an alpine environment. **Condor** 103:510-520.
- BOSQUE, C. & BOSQUE, M. T. 1995. Nest predation as a selective factor in the evolution of developmental rates in altricial birds. **Am. Nat.** 145:234-260.
- BROWN, D. R. & SHERRY, T.W. 2006. Food supply controls the body condition of a migrant bird wintering in the tropics. **Oecologia** 149: 22-32.
- BROWN, J. L. 1955. The evolution of diversity in avian territorial systems. **Wilson Bulletin** 76:160-169.
- BURLEY, N. T., ENSTROM, D. A. & CHITWOOD, L. 1994. Extra-pair relations in zebra finches: differential male success results from female tactics. **Anim. Behav.** 48:1031-1041.
- BURNHAN, K. P. & D. R. ANDERSON 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Spring-Verlag: New York.
- CAMPAGNA, L., LIJTMAR, D. A., KERR, K.C.R., BARREIRA, A. S., HEBERT, S. C. LOUGHEED, P. D. N. & TUBARO, P. 2009. DNA Barcodes provide new evidence of a recent radiation in the genus *Sporophila* (Aves ; Passeriformes). **Mol. Ecol. Resour.** 10:449-458.

- CARPENTER, F. L. 1987. The study of territoriality: complexities and future directions. **American Zoologist** 27:401-409.
- CHALFOUN, A.D. & MARTIN, T.E. 2010. Parental investment decisions in response to ambient nest-predation risk versus actual predation on the prior nest. **Condor** 112:701-710.
- COCKBURN, A. 2004. Mating systems and sexual conflict. Pp. 67-80. *in*: W.D. Koenig & J. L. Dickinson (eds.). **Ecology and Evolution of cooperative Breeding in Birds**. Cambridge University:Cambridge.
- CODY, M. 1985. **Habitat selection in birds**. Academic Press: London.
- COLLAR, N. J.; GONZAGA, L. P.; KRABBE, N.; MADROÑO NIETO, A.; NARANJO, L. G.; PARKER III, T. A. & WEGE, D. C. 1992. **Threatened birds of the America: The ICBP/IUCN Red Data Book**. International Council for Bird Preservation:Cambridge, UK.
- CONWAY, C. J., & MARTIN, T. E. 2000. Evolution of avian incubation behavior: Influence of food, climate and nest predation. **Evolution** 54: 670-685.
- DAAN, S., DIJKSTRA, C., DRENT, R. & MEIJER, T. 1989. Food supply and the annual timing of avian reproduction. *in*: Quillet, H. (ed) **Proceedings of the XIX International Ornithological Congress. Ottawa**; University of Ottawa Press: 392-407.
- DAUBENMIRE, R. F. 1959. A canopy coverage method of vegetation analysis. **Northwest Science** 33: 43-64.
- DE LA PEÑA, M. R. 2006. **Guia de fotos de nidos, huevos e pichones de aves argentinas**. LOLA: Buenos Aires.
- DE LAS CASAS, J. C. 2004. Evaluación del estado taxonómico del Semillero de Tumaco *Sporophila insulata* (Fringillidae; Emberizinae) utilizando métodos morfológicos y genéticos. **Tesis (Pregrado)**. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- DHONDT, A. A. 1979. Summer dispersal and survival of juvenile Great tits in southern Sweden. **Oecologia** 42: 139-157.
- DI GIACOMO, A. 2005. Aves de la Reserva El Bagual, p. 201–465. *in* A. G. Di Giacomo and S. F. Krapovickas [eds.], **Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, provincia de Formosa, Argentina. Inventario de Fauna de vertebrados y de la flora vascular de un área protegida del Chaco Húmedo**. Temas de Naturaleza y Conservación.

Monografía de Aves Argentinas 4. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, Argentina.

- DI GIACOMO, A. S., DI GIACOMO, A. G. & REBOREDA, R. C. 2011. Male and female reproductive successes in a threatened polygynous species: the Strage-tailed Tyrant, *Alectrurus risora*. **Condor** 113:819-628.
- DINSMORE, S. J. & DINSMORE, J. J. 2007. Modeling avian nest survival in program Mark. **Studies In Avian Biology** 34: 73-83.
- DUCA, C. 2007. Biología e conservação de Neothraupisfasciata (Aves: Thraupidae) no Cerrado do Brasil central. **Tese (Doutorado)**, Universidade de Brasília, Brasília.
- DUCA, C. G. S, GUERRA, T. J. & MARINI, M. Â. 2006. Territory size of three Antbirds (Aves:Passeriformes) in Atlantic Forest fragment in southeastern Brazil. **Rev. Bras. Zool.** 23:692-698.
- DUNN, P. O. & HANNON, S. 1989. Evidence for obligate male parental care in Black-billed Magpies. **Auk** 106:635-644.
- DUNN, P. O. 1992. Do male bird adjust territory size to the risk of cuckodry? **Anim. Behav.** 43:857-859.
- EASON, P. 1992. Optimization of territory shape in heterogeneous habitats: a field study of the Red-capped cardinal (*Paroaria gularis*). **Journal of Animal Ecology** 61: 411-424.
- ECHEVERRY-GALVES, M.Á., & CÓRDOBA-CÓRDOBA, S. Una visión general de la reproducción y muda de aves en el Neotrópico. Proceedings of the VIII Neotropical Ornithological Congress, 2008, Maturín, Venezuela. **Ornitologia Neotropical 19 (Suppl.):** 197-205
- EGGERS, S., GRIESSER, M., NYSTRAND, M. & EKMAN, J. 2006. Predation risk induces changes in nest-site selection and clutch size in the Siberian Jay. **Proceedings of Royal Society of London B** 273: 701-706.
- EITNIER, J. C. 1997. Passeriformes: Emberizidae. *Sporophila torqueola* (With-colored Seedeater). **The birds of North America** n°. 278.
- EMBRAPA – EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA (2007-2010). Disponível no site <http://www.agritempo.gov.br> (Acesso em 10/03/2011).

- EMLLEN, S. T. & ORING, L. W. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. **Science**. 197:215-223.
- FAABORG, J. (1988) **Ornithology: an ecological approach**. Prentice-Hall: Englewood Cliffs
- FACCHINETTI, C., MAHLER, B., DI GIACOMO, A. & REBOREDA, J. C. 2011. Stages of plumages maturation of the Twany-billied Seedeater: evidence of delayed plumage maturation and cryptic differentiation between juveniles and females. **Condor** 113: 1-8.
- FACCHINETTI, C.; DI GIACOMO, A. & REBOREDA, J. C. 2008. Parental care in Tawny-bellied (*Sporophila hypoxantha*) and Rusty-collared (*S. collaris*) Seedeaters. **Wilson J. Ornithol** 120:879-883
- FAUTH, P. T. & CABE, P. R. 2005. Reproductive success of Acadian flucather in Blue Ridge Montains of Virginia. **J. Field Ornithol.** 76:150-157.
- FEDY, B. C. & MARTIN, T. E. 2009. Male songbirds provide indirect parental care by guarding females during incubation. **Behav. Ecol.** 20:1034-1038.
- FONTANA, C. S., BENCKE, G. A. & REIS, R. E. 2003. Livro Vermelho da Fauna Ameaçada de Extinção no Rio Grande do Sul. EDIPUCRS. Porto Alegre
- FONTANA, C. S.; ROVEDDER, C. E., REPENNING, M. & GONÇALVES, M. L. 2008. Estado atual do conhecimento e conservação da avifauna dos Campos de Cima da Serra do sul do Brasil, Rio Grande do Sul e Santa Catarina. **Rev. Bras. Ornit.** 16(4): 281-307.
- FONTANA, C. S., M. REPENNING & C. E. ROVEDDER 2009. Fauna Terreste: Aves, p. 159-206. *in*: Ilsi Boldrini (Org.) Biodiversidade do Planalto das Araucárias. MMA: Brasília. (cadernos de Bioiversidade 30)
- FOSTER, M. S. 1975. The overlap of moulting and breeding in some tropical birds. *The Condor* 77:304-314.
- FRANÇA, L. F. & MARINI, M. Â. 2009. Low and variable reproductive success of a Neotropical flycatcher (*Suiriri islerorum*). **EMU** 109: 265-269.
- FRANCISCO, M. R. 2006. Breeding biology of the Double-collared Seedeater (*Sporophila caerulescens*). **Wilson J. Ornithol.** 118(1): 85-90.
- FRANCISCO, M. R. 2009. First description of nests and eggs of the White-bellied Seedeater (*Sporophila leucoptera*). **Wilson J. Ornithol.** 121(3): 628-630.

- FRANZ, I. & C. S. FONTANA. 2010. First data on the breeding biology of the tawny-bellied seedeater (*Sporophila hypoxantha*) in south Brazilian high altitude grasslands. Proceedings of the International Ornithological Congress 25: 753.
- FRANZ, I & FONTANA, C. S. a. Breeding biology of the Tawny-bellied Seedeater (*Sporophila hypoxantha*) in South Brazilian Upland and Grasslands. *in prep* **The Wilson J. Ornithol.**
- FRANZ, I. & FONTANA, C. S. b. Reproductive success of Tawny-bellied Seedaters (*Sporophila hypoxantha*) in Brazilian subtropical grasslands: strong influence of time-specific factors on nest survival. *in prep*. **Condor**.
- FRATWELL, S. D & LUCAS, H. J. JR. 1970. On territorial behavior and others factors influencing habitat distribution in birds. **Acta Biotheor.** 19:16-36.
- FREI, B., BIRD, D. N. & TITMAN, R. D. 2010. Bobolink egg mass variability and nestling growth patterns. **Wilson. J. Ornithol.** 122: 432-438.
- GARDALLI, T. G., BALLARD, G. NUR, N. & GEUPEL, G. R. 2000. Demography of declining population of Warbling Vireos in coastal California. **Condor** 102:601-609
- GAVIN, T. A. & BOLLINGER, E. K. 1988. Reproductive correlates of breeding site fidelity in Bobolinks (*Doliconyx oryzivorus*). **Ecology.** 69:96-103.
- GILL, F.B. 1989. **Ornithology.** W. H. Freeman and Company: New York
- GILL, S. A. & STUTCHBURY, B. J. M. 2010. Delayed dispersal and territory acquisition in neotropical Buff-brested Wrens (*Thryothorus leucotis*). **Auk** 127: 372-378.
- GINN, H. B. & MELVILLE, D. S 1983. **Moult in birds.** Maund & Irvine: London.
- GOULDING, W & MARTIN, T. E. 2010. Breeding biology of Golden-faced Tyrannulet (*Zimmerius chrysops*) in Venezuela. **Wilson. J. Ornithol.** 122: 689-698.
- GRANT, B. R. & GRANT, P. R. 1987. Mate choice in Darwin's Finchs. **Biol. J. Linn. Soc.** 32:247-270
- GRANT, T. A., SHAFFER, T. L., MADDEN, E. M. & PIETZ, P. J. 2005. Time-specific variation in passerine nest survival: new insights for old questions. **Auk** 122: 661-672.
- GREENBERG, R. & J. GRADWHOLD 1986. Constant density and stable territoriality in some tropical insectivorous birds. **Oecologia** 69: 618-625.

- GREENBERG, R. S. & MARRA, P. P. 2005. The renaissance of migratory bird biology. *in* GREENBERG, RUSSELL S., **Birds of Two Worlds: the Ecology and Evolution of Migration**. Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press, pp.437-444.
- GREENWOOD, P. J. & HARVEY, P. H. 1982. The natal and breeding dispersal in birds and mammals. **Anim. Behav.** 28:11440-1162.
- GREENWOOD, P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. **Anim Behav.** 28:1140-1162.
- GRESSLER, D. T. & MARINI, M. Â. 2011. Breeding Biology of the Stripe-tailed Yellow-Finch (*Sicalis citrina*) in Central Brazilian Cerrado. **Ornitologia Neotropical** 22: 319-327.
- GRESSLER, D. T. 2008. Biologia e sucesso reprodutivo de *Sicalis citrina* Pelzeln, 1870 (Aves: Emberizidae) no Distrito Federal. **Dissertação (Mestrado)**, Universidade de Brasília, Brasília.
- GROSS, A. O. 1952. Nesting of Hiks' Seedeater at Barro Colorado Island, canal zone. **Auk.** 69: 433-446.
- GWINNER, E., & SCHEUERLEIN, A. 1999. Photoperiodic responsiveness of equatorial and temperate-zone Stonechats. **Condor** 101 347-359.
- HARVEY, P. H., P. J. GREENWOD & C. M. PERRINS 1979. Breeding area fidelity Great tits (*Parus major*). **Journal of Animal Ecology** 48:305-313.
- HAU, M., WIKELSKI, M., & WINGFIELD, J.C. 1998. A Neotropical forest bird can measure the slight changes in tropical photoperiod. **Proceedings of the Royal Society, London, B, Biological Sciences** 265: 89-95.
- HAU, M., PERFITO, N., & MOORE, I.T. 2008. Timing of breeding in tropical birds: mechanisms and evolutionary implications. *in* Proceedings of the VIII Neotropical Ornithological Congress, 2008, Maturín, Venezuela. **Ornitologia Neotropical 19 (Suppl.):39-59.**
- HELLMAYR, K. E. 1938. *Catalogue of Birds of the Americas and adjacent islands. Part XI.* Field Museum of Natural History Publications 430, **Zoology Series, Vol III.**
- HENSELL, M. 2000. Bird nest and construction behavior. Cambridge University Press: Cambridge.

- HOCHACHKA, W. 1990. Seasonal decline in reproductive performance of Song Sparrows. *Ecology* 71: 1279-1288.
- HOFFMANN, D. & RODRIGUES, M. 2011. Breeding biology and reproductive success of *Polystictus superciliaris* (Aves: Tyrannidae), an uncommon tyrant-flycatcher endemic to the highlands of eastern Brazil. **Rev. Braz. Zool.** 28:305-311.
- HORBACH, R. 1986. Geologia. *in* Brasil. Instituto brasileiro de geografia e estatística. Levantamento de recursos naturais. Vol. 33. Rio de Janeiro.
- HOWLETT, J. S. & STUTCHBURY, B. 1996. Nest Concealment and predation in Hooded Warblers: experimental removal of nest cover. **Auk** 113:1-9
- IGNIS. 2010. Lista de espécies ameaçadas de extinção em Santa Catarina. Disponível em: <http://www.ignis.org.br>. Acesso em 05/07/2011.
- IUCN. 2011. IUCN Red List of Threatened Species. www.iucnredlist.org/apps/redlist. (accessed 26 October 2010).
- JACOBS, F. P., VIZENTIN-BUGONI, J., COIMBRA, M. A. A. & DIAS, R. A. 2010. Breeding biology of the marsh seedeater (*Sporophila palustris*) in Southern Brazil. **Proceedings of the International Ornithological Congress** 25: 760
- JAHN, A.E., CUETO, V.R., SAGARIO, M.C., MAMANI, A.M., VIDOZ, J. Q., CASENAVE, J. L. & DI GIACOMO, A.G. 2009. Breeding and winter site fidelity among several Neotropical austral migrant bird species. **Ornitologia Neotropical** 20:275-283
- JONES, S. L. 2011. Territory Size in mixed-grass prairie songbirds. **Canad. Field-Nat.** 125:12-15
- JONES, S. L., DIENI, J. S. & GOUSE J. P. 2010. Reproductive biology of a grassland songbird community in northcentral Montana. **The Wilson Journal of Ornithology** 122:455-464
- JONES, S. L., DANIE, J. S., GREEN, M. T. & GOUSE, P. J. 2007. Annual return rates of breeding grassland songbirds. **The Wilson Journal of Ornithology** 119: 89-94.
- KARR, J. R., NICHOLS, J. D., KLIMKIEWICZ, M. K. & BRAW, J. D. 1990. Survival rates of birds of tropical and temperate forest: will the dogma survive? **Amer. Nat.** 136:277-291.
- KATTERSON, E. D. & NOLAN, JR., V. 1994. Male parental behavior in birds. **Annu. Rev. Ecol. Syst.** 25:601-628.

- KERNS, C. K., RYAN, M. R., MURPHY, R. K., THOMPSON III, F. R. & RUBIN, CORY S. B. 2010. Factors affecting songbird nest survival in Northern mixed-grass prairie. **J. Wildlife Management** 74:257-264.
- KNICK, S.T. & ROTENBERRY, J. T. 1995. Landscape characteristics of shrubsteppe habitats and breeding passerine birds. **Conservation Biology** 9:1059-1071.
- KROODSMA, D. E. 1986. Design of song playback experiments. **Auk**. 103:640-642.
- KULESZA, G. 1989. An analysis of clutch-size in New World passerine birds. **Ibis**. 142:407-422.
- LACK, 1954. **The natural regulation of animal number**. Clarendon Press: Oxford.
- LACK, D. 1968. **Ecological adaptations for breeding in birds**. Methuen, London.
- LEFEBVRE, G. B., POULIN, B. & MCNEIL, R. 1992. Settlement period and function of long-term territory in tropical mangroves passerines. **Condor** 94:83-92.
- LIFJELDT, J. T., DUNN, P.O. & WESTNEAT, D. F. 1994. Sexual selection by sperm competition in birds: male-male competition or female choice. **J. Avian Biol.**25:244-250.
- LIMA, E. M. C. 2008. TAXONOMIA, DISTRIBUIÇÃO E CONSERVAÇÃO DOS “CABOCLINHOS” DO COMPLEXO *Sporophila bouvreuil* (Aves: Emberizidae). **Dissertação (Mestrado)** Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia. 246 p.
- LIMA, S. L. 1987. Clutch size in birds: a predation perspective. **Ecology** 68:1062-1070.
- LLOYD, J. D. & MARTIN, T. E. 2005. Reproductive success of a grassland songbird in native and exotic habitat. **Condor** 107:363-374.
- LOPES, L. E. & MARINI, M. A. 2005. Biologia reprodutiva de *Suiriri affinis* e *S. islerorum* (Aves: Tyrannidae) no Cerrado brasileiro. **Papéis Avulsos de Zoologia** 45:127-141.
- LÖWENBWRG-NETO, P. 2008. The structure of the parasite-host interaction between *Philornis* (Diptera, Muscidae) and neotropical birds. **J. Trop. Ecol.** 24:575-580
- MACEDO, R. H. 2008. Neotropical Model systems: Social and Mating behavior of birds. Proceedings of the VIII Neotropical Ornithological Congress, 2008, Maturín, Venezuela. **Ornitologia Neotropical** 19 (Suppl.): 85-98.

- MALIZIA, L.R. 2001. Seasonal fluctuations of birds, fruits, and flowers in a subtropical forest of Argentina. **Condor** 103:45-61.
- MALUF, J. R. T. 1999. Nova classificação climática do Rio Grande do Sul. Embrapa: Passo Fundo.
- MANICA, L. T. & MARINI, M. Â. 2012. Helpers at the nests of white-banded tanager (*Neothraupis fasciata*) benefit male breeders but do not increase reproductive success. **Journal of Ornithology**.153: 149-159.
- MARCONDES-MACHADO, L. O. 1997. Reproductive behavior of *Sporophila lineola* (Linnaeus) (Passeriformes, Emberizidae). **Rev. Bras. Zool.** 14:517-522.
- MARINI, M. Â. & CAVALCANTI, R. B. 1992. Notes of breeding and reproductive biology of the Helmeted Manakin. **Wilson. J. Ornithol.** 104: 169-173.
- MARINI, M. Â., DUCA, C. & MANICA, L. T. 2010. **Técnicas de pesquisa em biologia reprodutiva de aves**. In: S. Von Matter, F. Straube, J. F. Candido Jr., V. Piacentini & I. Accordi (Orgs.), *Ornitologia e Conservação: Ciência Aplicada, Técnicas de Levantamento e Pesquisa em Campo*, Technical Books Editora, Rio de Janeiro.
- MARINI, M. Â. & DURÃES, R. 2001. Annual cycles of molt and reproduction of passerines from central-south Brazil. **Condor** 103:767-775.
- MARINI, M. Â., LOBO, Y. P., LOPES, L., FRANÇA, L. F. & PAIVA, L. V. 2009 b. Biologia reprodutiva de *Tyrannus savana* (Aves, Tyrannidae) em Cerrado do Brasil Central. **Biota Neotropica**. 9 (1) 55-63.
- MARINI, M. Â., SILVEIRA, M. B., SOUSA N. M. & BORGES, F.J. 2009 a. Biologia reprodutiva de *Elaenia cristata* (Aves: Tyrannidae) em Cerrado do Brasil Central. **Neotropical Biology and Conservation** 4: 3-12
- MARRA, P. & GREENBERG, R. S. 2005. Preface. In: Greenberg, Russell S., **Birds of two worlds: the ecology and evolution of migration**. Johns Hopkins University Press, pp.xiii-xixv.
- MARSHALL, M. R. & ROBERT, J C. 2004. Territory size of a migratory songbird in response to caterpillar density and foliage structure. **Ecology**. 85:432445.
- MARTIN, T. E. 1992. Interaction of nest predation and food limitation in reproductive strategies. **Current Ornithology** 9:163-197.

- MARTIN, T. E. 1993 a. Nest predation and nest sites: new perspectives on old patterns. **Bioscience** 43:523-532.
- MARTIN, T. E. 1993 b. Nest predation among vegetation layers and habitats types: revising the dogmas. **American Naturalist** 141:897-913.
- MARTIN, T. E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest site, nest predation and food. **Ecological Monographs** 65:121-127
- MARTIN, T. E. 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we rely know? **Journal of Avian Biology** 27:263-272.
- MARTIN, T. E. 2008. Egg size variation among tropical and temperate songbirds: An embryonic temperature hypothesis. **PNAS** 105:9268-9271
- MARTIN, T. E. 2011. The cost of fear. **Science** 34:1353-1354.
- MARTIN, T. E. & GAVIN, T. A. 1995. Bobolink (*Doliconyx oryzivorus*). **The birds of North America**. n° 176
- MARTIN, T. E. & GEUPEL, G. R. 1993. Nest-monitoring plots: Methods for locating nests and monitoring success. **Journal of Field Ornithology** 64:507-519.
- MARTIN, T. E., & ROPER, J. J. 1988. Nest predation and nest site selection in a western population of the Hermit Thrush. **Condor** 90:51-57.
- MARTIN, T. E., BASSAR, R. D., BASSAR, S. K., FONTAINE, J. J., LLOYD, P., MATHEWSON, H., NIKLISON, A. & CHALFOUN, A. 2006. Life history and ecological correlates of geographic variation in egg and clutch mass among passerine species. **Evolution** 60: 390-398.
- MARTIN, T. E., MARTIN, P. R., OLSON, C. R., J. HEIDINGER, B. & FONTAINE, J. J. 2000 a. Parental care and clutch sizes in North and South American birds. **Science** 287:1482-1485.
- MARTIN, T. E., P. R. MARTIN, C. R. OLSON, B. J. HEIDINGER & J. J. FONTAINE 2009. Parental care and clutch sizes in North and South American Birds. **Science** 287:1482-1485.
- MARTIN, T. E., SCOTT, J. & MENGE, C. 2000 b. Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. **Proceedings of the Royal Society of London, B** 267:2287-2294.

- MARTIN, T. E., LLOYD, P., BOSQUE, C., BARTON, D. C., BIANCUCCI, A.L., CHENG, Y.R., & TON, R. 2011. Growth rate variation among passerine species in tropical and temperate sites: An antagonistic interaction between parental food provisioning and nest predation risk. **Evolution** 65:1607-1622.
- MARTIN, T. E., AUER, S. K., BASSAR, R. D., NIKLISON, A. M. & LLOYD, P. 2007. Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature. *Evolution* 61-11:2558-2569.
- MASON, P. 1985. The nesting biology of some passerines of Buenos Aires, Argentina. **Ornithological Monographs** 36:954-972.
- MATA, H. & BONATTO, S. L. 2006. Disponível em: http://www.pucrs.br/fabio/genoma/index_arquivos/Coleta_de_tecidos.pdf (versão 9.0) (Acesso em 20/8/2010).
- MURPH, M. T. 1996. Survivorship, breeding dispersal and mate fidelity in eastern Kingbirds. **Condor** 98:82-92.
- MAYFIELD, H. F. 1961. Nesting success calculated from exposure. **Wilson Bulletin** 73:255-261.
- MEDEIROS, R. C. 2004. Biologia e sucesso reprodutivo de *Elaenia chiriquensis albivertex* Pelzelni, 1868 (Aves: Tyrannidae) em Cerrado do Brasil Central. **Dissertação (Mestrado)** Universidade de Brasília, Brasília.
- MEDEIROS, R. C. S. e MARINI, M. A. 2007. Biologia reprodutiva de *Elaenia chiriquensis* (Lawrence) (Aves, Tyrannidae) em Cerrado do Brasil central. **Rev. Bras. Zool.** 24:12-20.
- MERMOZ, M. E. & REBORDA, J. C. 1998. Nesting success in Brown-and-yellow Marshbirds: effects of timing, nest site and brood parasitism. **Auk** 115:871-878
- MEYER DE SCHAUENSEE, R. 1952. A review of the genus *Sporophila*. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia** 54:153-198.
- MEZQUIDA, E. T. 2004. Nest site selection and nesting success of five species of passerines in a South American open *Prosopis woodland*. **Journal of Ornithology**, 145: 16-22.
- MINCHIN, P. & PETER, R. 1987. An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. **Vegetation** 69:89-107

- MØLLER, A. P. 1987. Egg predation as a selective factor for nest design: an experiment. **Oikos** 50:91-94.
- MØLLER, A. P. 1990. Changes in the size of the breeding territories in relation to the nesting cycle. **Anim. Behav.** 40:1070-1079.
- MOREAU, R. E. 1972. **The Palearctic-African bird migration**. Academic Press: New York.
- MORTON, E. S. 1973. On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. **Amer. Nat.** 107: 8-22.
- MORTON, E. S., DERRICKSON, K. C. & STUTCHBURY, B. J. M. 2000. Territory switching in a sedentary tropical passerine the Dusky Antbird *cercomacra tyrannina*. **Behav. Ecol.** 11:648-653
- MOSCHIONE, F. N. 1989. El gran imitador. Notas sobre la conducta vocal del Dominó (*Sporophila collaris*). **Garganchillo** 9:10-13.
- MUCHAI, M. & DU PLESSIS, M. A. 2005. Nest predation of grassland bird species increase with parental activity at the nest. **J. Avian Biol.** 36:1101-16.
- NABINGER, C., FERREIRA, T. E., FREITAS, A. K., CRAVALHO, P.C.F. & SANT'ANNA, D. M. 2009. População animal com base no campo nativo: aplicações de resultados de pesquisa. *in*. PILLAR, V. P., MÜLLER, S. C., CASTILHO, Z. M. S. & JACQUES, A. V. Á. (eds). **Campos Sulinos conservação e uso sustentável da biodiversidade**. Ministério do Meio Ambiente: Brasília.
- NAUMBURG, E. M. B. 1935. Gazetteer and maps showing stations visited by Emil Kaempfer in eastern Brazil and Paraguay. **Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.** 68: 449-469.
- NEUDORF, D. L., STUTCHBURY, B. J. M. & PIPER, W. H. 1997. Covert extraterritorial behavior of female hooded warblers. **Behav. Ecol.** 8: 595-600.
- NICE, M. M. 1941. The role of territory in bird life. **Amer. Midl. Nat.**, 19:573-581.
- NILSSON, J.-Å. & SVENSSON, E. 1993. Causes and consequences of egg mass variation between and within Blue Tit clutches. *Journal of Zoology*, London 230: 469-481.
- NILSSON, J.-Å. 1999. Fitness consequences of timing of reproduction. *In*: Adams, N.J. & Slotow, R.H. (eds) **Proceedings of the 22 International Ornithological Congress** Durban:234-247. Johannesburg: BirdLife South Africa.

- ODUM, E. P. & E. J. KUENZLER 1955. Measurement territory size and home range size in birds. **Auk** 72:128-137.
- OLIVEIRA, L. S. DE, L. M. S. SOUSA, P. V. DAVANÇO & M. R. FRANCISCO. 2010. Breeding behavior of the Lined Seedeater (*Sporophila lineola*) in Southeastern Brazil. **Ornit. Neot.** 21:251-261.
- ONIKI, Y. 1979. Is nesting success of birds low in the tropics? **Biotropica** 11:60-69.
- ORELL, M., RYTKÖNEN, S. & KOIVULA, K. 1994. Causes of divorce in the monogamous Willow tit, *Parus montanus*, and consequences for reproductive success. **Anim. Behav.** 48:1143-1154.
- PAIVA, L. V. 2008 Fatores que determinam a período reprodutivo de *Elaenia chiriquensis* (Aves:Tyrannidae) no Cerrado do Brasil central. **Tese (Doutorado)**, Universidade de Brasília, Brasília.
- PEREIRA, Z. P. 2011. Influência dos recursos alimentares sobre a reprodução de *Neothraupis fasciata* (Aves, Thraupidae). **Dissertação (Mestrado)**, Universidade de Brasília, Brasília.
- PARKER, P. G. & BURLEY, N. T. 1998. Avian reproductive tactics: females e males perspectives. **Ornithological Monograph**. nº 49. The American Ornithologists' Union: Washington.
- PAYNE, R. B. & PAYNE, L. L. 1990. Survival estimates of Indigo buntings: coparison of banding recoveries and local obsertvations. **Condor** 92:938-946.
- PERKINS, K. A., ROTH, R.R., BOWMAN, J. L. & GREEN, J. 2004. Flushing, capture, and bleeding do not affect return rates of female Wood Trushes (*Hylocichla mustelina*) in Delaware. **Auk** 121:354-360.
- PERRINS, C. M. 1970. The timing of birds' breeding seasons. **Ibis** 112:242-255
- PERRINS, C. M. 1991. Tits and their caterpillars food supply. **Ibis** 112:242-255.
- PERRIS, C. M. & BIRKHEAD, T. R. 1983. **Avian Ecology**. Blackie Et. Son., London.
- PETERSEN, K. L., BEST, L. B. & WINTER, B M. 1986. Growth of nestling Sage Sparrows and Brewer's Sparrows. **Wilson Bulletin**. 98:535-546.

- PORNELUZI, P. A. & J. FAABORG 1999. Season-long fecundity, survival, and viability of Ovenbirds in fragmented and unfragmented landscapes. **Conservation Biology** 13:1151-1161.
- PORNELUZI, P. A. 2003. Prior breeding success affects return rates of territorial male Ovenbirds. **Condor** 105:73-79
- RABUFFETTI, F. L. & REBOREDA, J. C. 2007. Early infestation by bot Flies (*Philornis seguyi*) decreases chick survival and nesting success in Chalk-browed Mockingbird (*Mimus saturninus*). **Auk** 124: 898-906.
- RAMBO, P. 2000. Fisionomia do Rio Grande do Sul – ensaio de uma monografia natural. 3. ed. São Leopoldo: Ed. UNISINOS.
- REPENNING, M. & FONTANA, C. S. (*in press*). *Sporophila* aff. *plumbea*. **Plano de ação para a conservação dos Passeriformes ameaçados dos Campos Sulinos e Espinilho**. Instituto Chico Mendes e Ministério do Meio Ambiente..
- REPENNING, M. & FONTANA, C. S. 2010. The Plumbeous seedeater (*Sporophila plumbea*) of upland grasslands from southern Brazil: is it a new species?. **Proceedings of the International Ornithological Congress**. 25:969.
- REPENNING, M., ROVEDDER, C. E. & FONTANA, C. S. 2010 a. Distribuição e biologia de aves nos campos de altitude do sul do Planalto Meridional Brasileiro. **Rev. Bras. Ornit.** 18(4) 283-306.
- REPENNING, M., ROVEDDER, C. & FONTANA, C. S. 2010 b. Another color morph of *Sporophila* Seedeater from *capuchinos* group (Aves – Emberizidae). **Iheringia. Sér. Zool.** 100 (4) 369-378.
- REPENNING, R. & FONTANA, C. S. 2011. Seasonality of breeding, molt and fat deposition of birds in subtropical lowland of southern Brazil. **EMU** 111:268-280.
- RESTALL, R. 2006. Identifying *Sporophila* grey seedeaters in Venezuela. **Neotropical Birding** 1:48-51
- RESTALL, R. L. 2002. Is the Ring-necked Seedeater (*Sporophila insularis*) from Trinidad extinct, or is it a cryptic species widespread in Venezuela? **Studies in Trinidad and Tobago Ornithology Honouring Richard ffrench** (HAYES, F.E. AND TEMPLE, S.A., eds.). Dept. Life Sci., Univ. West Indies, St. Augustine, Occ. Pap. 11, 2002.

- RICKLEFS, R.E. 1966. The temporal component of diversity among species of birds. **Evolution** 20:235-242.
- RICKLEFS, R. E. 1969. The nest cycle of song bird in tropical and temperate regions. **Living bird** 8:1-48.
- RICKLEFS, R. E. 1980. Geographical variation in clutch size among passerines birds: Ashmole's hypothesis. **Auk** 97:38-49.
- RICKEFLS, R. E. 1990. **The economy of nature: a textbook in basic ecology**. Chiron Press: New York.
- RICKLEFS, R. E. 2002. Sibling competition, chick solicitation, and parental response. Pp. 283-301 in J. Wright and M. L. Leonard (eds.), **The Evolution of Begging: Competition, Cooperation and Communication**. Kluwer Academic Publishers: Dordrecht.
- RICKEFLS, R. E. & BLOOM, G. 1977. Components of avian breeding productivity. **Auk** 94: 86-96.
- RIDGELY, R. S. & TUDOR, G. 1989. **The birds of South America. Vol I**. University of Texas Press: Austin.
- ROBINSON, S. K., ROBINSON, W. D. & EDWARDS, C. 2000. Breeding ecology and nest-site selection of Songs Wrens in Central Panama. **Auk** 117:345-354.
- RODRIGUES, M. 1998 a. The role of the sperm competition in the breeding behavior of birds: testing the predictions. **Ciência e Cultura**:. 437-445.
- RODRIGUES, M. 1998 b. No relationship between territory size and the risk of cuckoldry in birds. **Anim. Behav.** 55: 915-923
- ROPER, J. J. & GOLDSTEIN, R. R. 1997. A test of the Skutch hypothesis: does activity at nest increase nest predation risk? **J. Avian Biol.** 28:111-116.
- ROPER, J. J., SULLIVAN, K. A. & RICKLEFS, R. E. 2010. Avoid nest predation when predation rates are low, and other lesson: testing the tropical-temperate nest predation paradigm. **Oikos** 119:719-729
- ROTELLA, J. J., DINSMORE, S. J. & SHAFFER, T. L. 2004. Modeling nest-survival data: a comparison of recently developed methods that can be implemented in MARK and SAS. **Anim. Biodiv. Conserv.** 27:187-205.

- ROTEMBERRY, J. T. & WIENS, J. A. 1989. Reproductive biology of shrubsteppe passerine birds: geographical and temporal variation in clutch size, brood size, and fledging success. **Condor** 91:1-14.
- ROVEDDER, C. E. & FONTANA, C. S. 2012. Nest, nest placement, and eggs of Black-billed Seedeater (*Sporophila melanogaster*) an endemic bird of Brazil. **Wilson J. Ornithol.** 124: 173-176.
- ROVEDDER, C. E. 2011. História natural de *Sporophila melanogaster* (Pelzeln 1870) (Aves: Emberizidae) com ênfase em sua biologia reprodutiva. **Dissertação (Mestrado)**, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- RUGGERA, R. A. & MARTIN, T. E. 2010. Breeding biology and natural history of the Slate-throated Witestart in Venezuela. **Wilson. J. Ornithol.** 122: 447-454.
- RUUSILA, V., PÖYSÄ, H., & RUNKO, P. 2001. Costs and benefits of female-biased natal philopatry in the common goldeneye. **Behav. Ecol.** 12: 686-690.
- SANTOS, L. R. 2008. Biologia reprodutiva e comportamento cooperativo em ninhos de *Cypsnagra hirundinacea*. **Dissertação (Mestrado)**. Universidade de Brasília, Brasília.
- SANZ, R. R. 2001. Latitudinal variation in female local return rate in the philopatric Pied Flycatcher (*Fidecula hypoleuca*). **Auk** 118: 539-543.
- SCHUWAGMEYER, P. L., CLAIR, R. C. ST., MOODIE, J. D., LAMEY, TIMOTHY, C. L. SCHNELL, G. D. & MOODIE, M. N.. 1999. Species differences in male parental care in birds: A reexamination of correlates with paternity. **Auk** 116:487-503.
- SEGURA, L. N. & REBORADA, J. C. 2011. Bofly Parasitism effects on nestling growth and mortality of Red-crested Cardinals. **Wilson J. Ornithol.** 123:107-115.
- SHARPE, R. B. 1888. **Catalogue of birds of the British Museum**. Part III Frigiliformes. London.
- SHORT, L. L. 1969. Relationships among some South American seedeaters (*Sporophila*), with a record of *S. hypochroma* for Argentina. **Wilson Bulletin** 81:216–219.
- SICK, H. 1963. Hybridization in certain Brazilian Fringillidae (*Sporophila* and *Oryzoborus*). **Proceedings of the XIII International Ornithological Congress**, 161–170.
- SICK, H. 1997. **Ornitologia brasileira**. Rio de Janeiro, Brasil: Ed. Nova Fronteira.

- SILVA, J. M. C. 1999. Seasonal movements and conservation of seedeaters of the genus *Sporophila* in South America. Pp. 272-280. in.: VICKERY, P. D. & HERKERT, J. R. (eds.). **Ecology and conservation of grassland birds of the Western Hemisphere**. Lawrence, Cooper Ornithological Society (Studies in Avian Biology, 19).
- SKUTCH, A. F. 1945. Incubation and nestling periods of Central American birds. **Auk** 62:8-37.
- SKUTCH, A. F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? **Ibis**:91: 430-455.
- SKUTCH, A. F. 1954. **Life histories of Central American Birds. Pacific Coast Avifauna**. n° 31. Cooper Ornithological Society: Berkley California.
- SKUTCH, A. F. 1976. Parent birds and their young. Congress Cataloging and Publication Data. USA.
- SKUTCH, F. 1950. The nest seasons of Central American birds in relation to climate and food supply. **Ibis**. 92: 185-222.
- SLAGSVOLD, T., JOSTEIN, S., ROESTAD, G., ÖYSTEN, L. & HUSBY, M. 1984. On adaptative value of intraclutch egg variation in birds. **Auk** 101:685-697.
- SLAGVOLD, T. 1982. Clutch size variation in Passerine: the nest predation hypothesis. **Oecologia** 54: 159 169.
- SPSS, I. (2000) Systat 10.0. Computer Program: Chicago IL.
- STILES, G. 1996. When black plus white equals gray: The nature of variation in the Variable Seedeater complex (Emberizinae: *Sporophila*). **Ornitologia Neotropical**, 7: 75-107.
- STILES, G. F. & SKUTCH, F. 1989. **A guide of the birds of the Costa Rica**. Cornell University Press: New York.
- STOTZ, D. F., FITZPATRICK, J. W., PARKER III, T. A. & MOSKOVITS, D. K. 1996. **Neotropical birds: ecology and conservation**. University of Chicago Press:Chicago:
- STRAUBE, F. C. 1993. Revisão do itinerário da expedição Natterer ao estado do Paraná (Brasil). **Acta Biologica Leopoldensia** 15:5-20.
- STRAUBE, F. C. URBEN-FILHO, A. & KAJIWARA, D. 2004. Aves, p.143-496. in: S. B. Mikich e R.S. Bérnils. **Livro vermelho da fauna ameaçada no Estado do Paraná**. Instituto Ambiental do Paraná: Curitiba

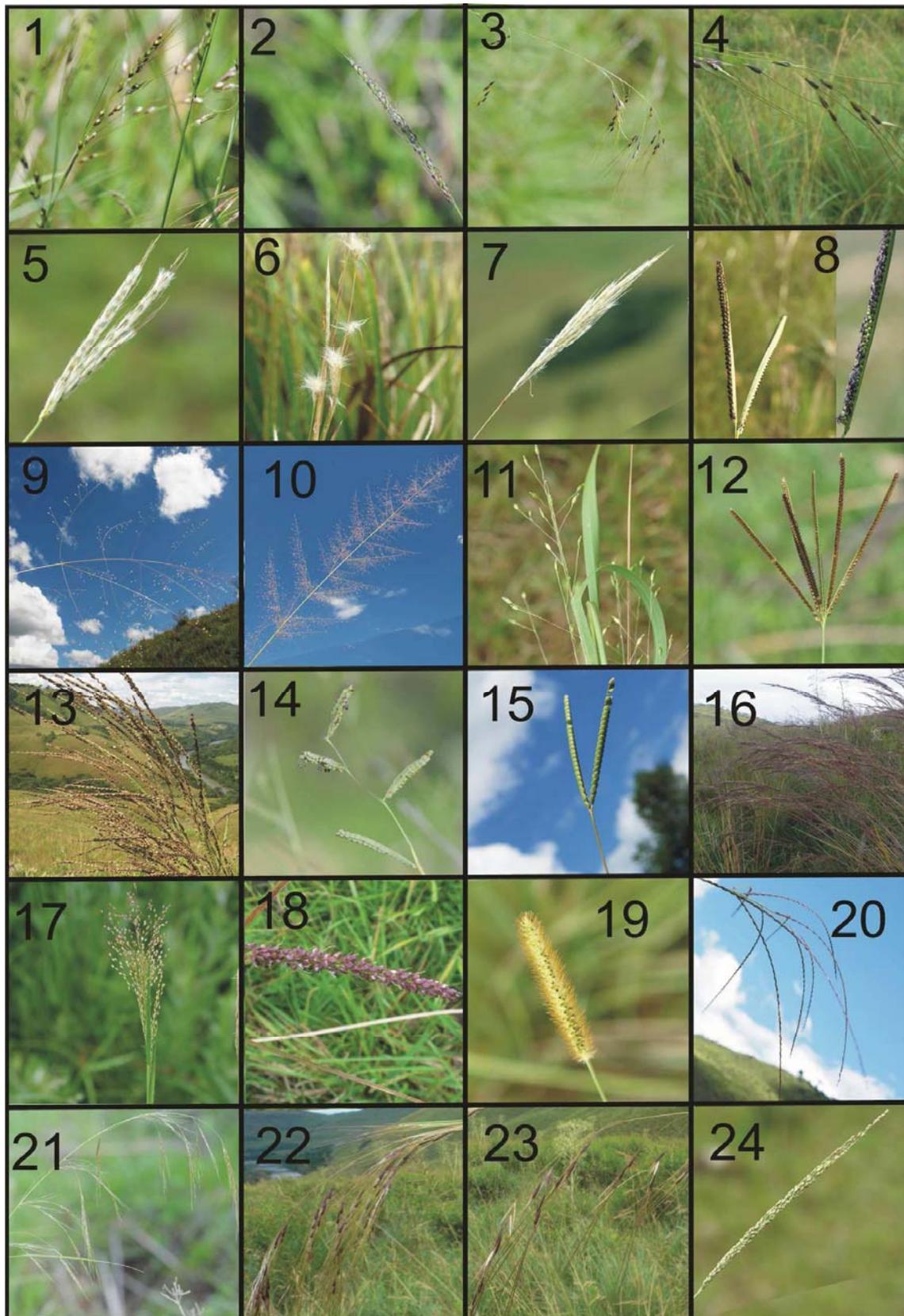
- STRAUBE, F. C.; CARRANO, E.; SANTOS, R.E.F; SHERER-NETO, P.; RIBAS, C. F.; MEIJER, A.A.R. DE; VELLEJOS, M.A.V.; LANZER, M.; KLEMMANN-JUNIOR, L.; AURÉLIO-SILVA, M.; URBEN-FILHO, A.; ARZUA, M.; LIMA, A.M.X. DE; SOBANIA, R.L.M.; DECONTO, L.R.; BISPO, A.Â.; JESUS, S. DE & ABILHÔA. V. 2009. **Aves de Curitiba: coletânea de registros**. Hori Consultoria Ambiental e Prefeitura Municipal de Curitiba: Curitiba.
- STUTCHBURY, B. J. M., & MORTON, E. S. 2001. **Behavioral ecology of tropical birds**. Academic Press: London
- TERBORGH, J. S., ROBINSON, S. K., PARKER III, T. A., MUNN, C. A. & PIERPONT, N. 1990. Structure and organization of an Amazonian forest bird community. **Ecol. Monograph**. 60: 213-238
- TEXEIRA, D. M. 1999. Myiasis caused by obligatory parasites. General observations on the biology of species of the genus *Phylornis* Meinert, 1890 (Diptera, Muscidae). Pp. 71-96 in GUIMARÃES, J. H. & PAPAVERO, N. (eds). **Myiasis in man and animals in the Neotropical region. Bibliographica database**. Peaide, São Paulo.
- THOMAS, B. T. 1996. Notes on the distribution, body mass, foods and vocal mimicry of the Gray Seedeater (*Sporophila intermedia*). **Ornitologia Neotropical**, 7: 165–169
- VERNER, J. 1977. On the adaptive significance of territoriality. *American Naturalist* 111:769-775
- VICKERY, P. D. E J. R. HERKERT 1999. Ecology and conservation of grassland birds of the Western Hemisphere. **Studies in Avian Biol.** n°. 19.
- VICKERY, P. D., HUNTER JR., M. L. & MELVIN, S. M. 1994. Effects of habitat area on the distribution of grassland birds in Maine. **Conservation Biology**. 8: 1087-1097
- VICKERY, P. D., HUNTER JR., M. L. & WELLS, J. V. 1992. Evidence of incidental nest predation and its effects on nests of threatened grassland birds. **Oikos** 63: 281-288
- VIEIRA, E.F. 1984 **Rio Grande do Sul: geografia física e vegetação**. Sagra: Porto Alegre.
- VUILLEUMIER, F. 1993. Biogeografía de las aves en el neotrópico: ierarquías conceptuales y perspectivas para futuras investigaciones. **Rev. Chil. Hist. Nat.** 66: 11-51.
- WEBB, D. R. 1987. Thermal tolerance of avian embryos: a review. **Condor** 89:874-898.

- WELTY, J. C. & BAPTISTA, L. 1988. **The life of birds**. W.B. Saunders: New York.
- WHEELWRIGHT, N. T. & RISING, J. D. 2008. Savannah Sparrow (*Passerculus sandwichensis*). **The birds of North America**. n° 45.
- WHITAKER, D. M. & WARKENTIN, I. C. 2010. Spatial ecology of migratory passerines on temperate forest breeding grounds. **Auk**. 127:471-484.
- WHITE, G. C. & K. P. BURNHAM 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. **Bird Study** 46:120-139.
- WIED, M. 1830. *Baiträge zur Naturgeschichte von Brasilien. III. Band*. Landes-Industrie-Comptoirs, Weimar
- WIENS, J. A. 2009. Landscape ecology as a foundation for sustainable conservation. **Landscape Ecology** 24:1053-1065.
- WIENS, J. A., ROTENBERRY, J. T. & HORNE, B. V. 1985. Territory size variations in Shrubsteppe birds. **Auk** 102:500-506.
- WIKELSKI, M., HAU, M., ROBINSON, W.D., AND WINGFIELD, J.C. (2003) Reproductive seasonality of seven neotropical passerine species. **Condor** 105:683-695.
- WILLIS, E.O. 2004. Birds of a habitat spectrum in the Itirapina savanna, São Paulo, Brazil (1982-2003). **Braz. Journ. Biol.** 64:901-910.
- WINDHAM, E. 1986. Length of birds' breeding seasons. **Amer. Nat.** 128:155-164.
- WINKLER, D. W. 1991. Parental investment decision roles in Tree Swallows: parental defense, abandonment, and the so-called Concorde Fallacy. **Behav. Ecol.** 2: 133- 142.
- WINKLER, D.W. 2004. **Handbook of Bird Biology**. 2 (ed.). Cornell Laboratory of Ornithology: Ithaca
- WINTER, M., JOHNSON, D. H. & SHAFFER, J. A. 2005. Variability in vegetation effects on density and nesting success of grassland birds. **J. Wildlife Management**. 69: 185-197.
- WOLF, L., KETTERSON, E. D. & NOLAN JR, V. 1988. Paternal influence on growth and survival of Dark-eye junco young: Do parental males benefit? **Anim. Behav.** 36:1601-1618.

YOM-TOV, Y., CHRISTIE, M. I. & IGLESIAS, G. J. 1994. Clutch size in passerines of Southern South America. **Condor**. 96:170-177.

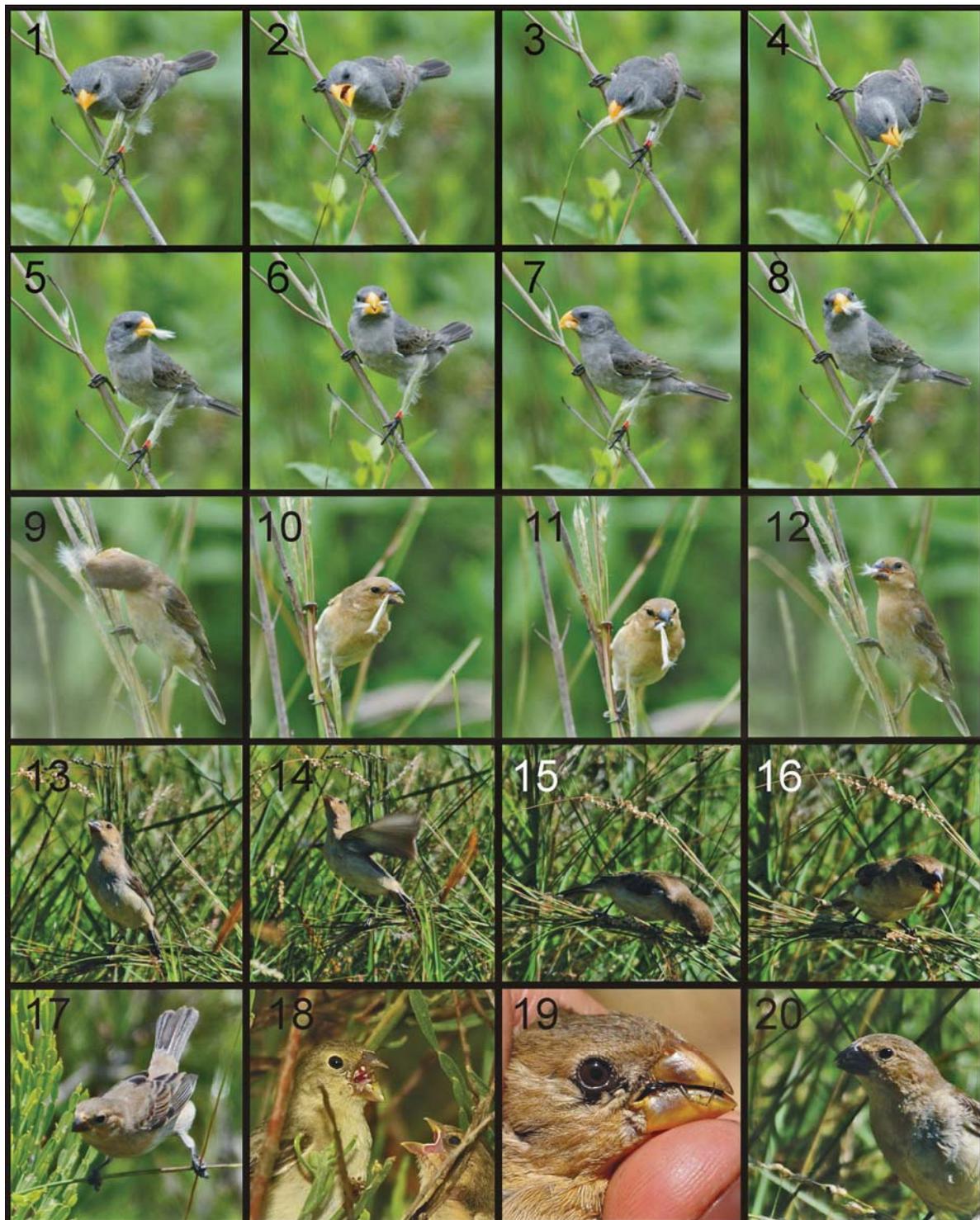
ZANETTE, L. Y., AIJA, WHITE, A. F., ALLEN, M. C. & CLINCHY, M. 2011. Perceived predation risk reduce the number of offspring songbirds produces per year. **Science** 334:1398-1401.

Anexo 1. Inflorescências das gamíneas (Poaceae) consumidas por *Sporophila* aff. *plumbea*, nos campos de altitude do sul do Brasil.



1. *Piptochaetium stipoides*; 2. *Piptochaetium montevidense*; 3. *Piptochaetium lasianthum*; 4. *Piptochaetium bicolor*; 5. *Andropogon macrothrix*; 6. *Andropogon selloanus*; 7. *Bothriochla laguroides*; 8. *Thrasiosopsis yunguersii*; 9. *Eragrostis polytricha*; 10. *Eragrostis airoides*; 11. *Eragrostis olyroides*; 12. *Eustachys uliginosa*; 13. *Paspalum guenoarum*; 14. *Paspalum plicatulum*; 15. *Paspalum notatum*; 16. *Sorghastrum setosum*; 17. *Panicum olyroides*; 18. *Setaria vaginata*; 19. *Setaria parviflora*; 20. *Axonopus siccus*; 21. *Stipa airoides*; 22. *Stipa nutans*; 23. *Stipa melanosperma*; 24. *Digitaria corynothricha*.

Anexo 2. Comportamento de forrageio e características da dietas de *Sporophila* aff. *plumbea* nos campos de altitude do sul do Brasil. * Ilustrações de *Sporophila* aff. *plumbea*; 1-8, macho adulto de em sequência explorando sementes de *Andropogon* cf. *macrothrix* a partir de um poleiro oblicuo; 9-12, fêmea em poleiro vertical prendendo com os pés a haste da inflorescência de *Andropogon* cf. *selloanus* e separando uma semente do resto da espiga para depois macera-la; 13-16, fêmea capturando a inflorescência de *Piptochaetium stipoides* acima de sua cabeça, puxando para o poleiro e prendendo com os pés para poder explorar as sementes ao lado de seu corpo; 17, macho pardo prestes a acessar uma inflorescência distante de seu puleiro; 18, fêmea com sementes armazenadas no palato para serem entregues ao filhote; 19, fêmea capturada quando alimentava os ninhegos, carregando uma aranha dentro do bico; 20, fêmea com bico entreaberto repleto de sementes para serem entregues aos filhotes.



Anexo 3. Parâmetros relacionados à morfometria de ovos e relação de proporção da massa dos ovos de alguns Passeriformes neotropicais apresentados para efeito de comparação com os resultados obtidos para *Sporophila* aff. *plumbea* nos campos de altitude do sul do Brasil.

	comprimento (mm)	largura (mm)	Massa ovo/massa fêmea (%)	referência
<i>Sporophila</i> aff. <i>plumbea</i>	18,2	13,26	12,2	Este trabalho
<i>Sporophila</i> <i>melanogaster</i>				Rovedder (2011)
<i>Sporophila</i> <i>hypoxantha</i>	16,3	12,2	12,2	Di Giacomo (2005)
<i>Sporophila</i> <i>caerulescens</i>	16,4	12,8	11,1	Di Giacomo (2005)
<i>Sporophila collaris</i>	18,1	13	11,2	Di Giacomo (2005)
<i>Sporophila</i> <i>leucoptera</i>	19,2	13		Francisco (2009)
<i>Sporophila</i> <i>torqueola</i>	16,3	12,7		Skutch (1945)
Outro				
Emberizidae				
<i>Volatinia jacarina</i>	16,4	12,4	11,5	Di Giacomo (2005)
<i>Sicalis flaveola</i>	19	14	11,2	Di Giacomo (2005)
<i>Ammodramus</i> <i>humeralis</i>	19,1	14,9	12,8	Di Giacomo (2005)
<i>Zonotrichia</i> <i>capensis</i>	19,2	15,1	12,2	Di Giacomo 2005
<i>Emberizoides</i> <i>herbicola</i>	22,6	16,8	11,2	Di Giacomo 2005
Suboscines				
Neotropicais				
<i>Culicivora</i> <i>caudacuta</i>			13,4	Di Giacomo 2005
<i>Polystictus</i> <i>pectoralis**</i>			17,5	Fontana et. al dados não publicados
<i>Alectrurus risora</i>			14,2	Di Giacomo 2005
<i>Thamnophilus</i> <i>caerulescens</i>			15,5	Di Giacomo 2005