



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO NORTE**  
**CENTRO DE BIOCÊNCIAS**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

**PHOEVE MACARIO**

**SOBREVIVÊNCIA E TAMANHO POPULACIONAL DO TIÊ-PRETO *Tachyphonus rufus***  
**(AVES: THRAUPIDAE) EM FRAGMENTO DE RESTINGA NO EXTREMO NORTE DA**  
**MATA ATLÂNTICA**

**NATAL/RN**

**2013**

PHOEVÉ MACÁRIO

**SOBREVIVÊNCIA E TAMANHO POPULACIONAL DO TIÊ-PRETO *Tachyphonus rufus*  
(AVES: THRAUPIDAE) EM FRAGMENTO DE RESTINGA NO EXTREMO NORTE DA  
MATA ATLÂNTICA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Norte, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Mauro Pichorim

Co-orientador: Prof. Dr. Leonardo Fernandes  
França

NATAL/RN

2013

Catálogo da Publicação na Fonte  
Universidade Federal do Rio Grande do Norte - UFRN

Macario, Phoeve.

Sobrevivência e tamanho populacional do Tiê-preto *Tachyphonus rufus* aves thraupidade em fragmento de restinga no extremo Norte da Mata Atlântica / Phoeve Macario. - Natal, 2013.

42 f: il.

Orientador: Prof. Dr. Mauro Pichorim.

Coorientador: Prof. Dr. Leonardo Fernandes França.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Centro de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Ecologia.

1. Aves neotropicais - Dissertação. 2. História de vida - Dissertação. 3. Parâmetros populacionais - Dissertação. I. Pichorim, Mauro. II. França, Leonardo Fernandes. III. Universidade Federal do Rio Grande do Norte. IV. Título.

RN/UF/BSE01

CDU 639.1.022

## AGRADECIMENTOS

*Agradeço a minha família (papai, mamãe e Sky) que tanto me apoiaram mesmo apesar da saudade, e a Guilherme Toledo por ter estado sempre ao meu lado, participando de cada momento da realização deste trabalho.*

*Ao meu orientador Mauro Pichorim pelo convite que me fez chegar até aqui, pelo aprendizado que me proporcionou, pela paciência e pelo exemplo de profissional e pessoa que é, e ao meu co-orientador Leonardo Fernandes França pela amizade, antes de tudo, e pela grande contribuição que exerceu neste trabalho.*

*À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado concedida.*

*Ao amigo Tonny Marques, que junto com Guilherme e eu, toucou este projeto com toda a dedicação.*

*Aos professores e amigos do programa de pós-graduação pelas conversas e discussões que contribuíram em grande parte com o conhecimento que carrego hoje e ao secretário do Programa de Pós-Graduação em Ecologia da UFRN, Jair, por ser sempre atencioso e paciente.*

*Aos administradores do Centro de Lançamento da Barreira do Inferno (CLBI) por permitirem a realização deste trabalho na área.*

*À tia Josilma e ao tio Eduardo pela força e suporte dado durante nosso estabelecimento em Natal.*

*Aos amigos Guilherme Mazzochinni e Adriana Pellegrine por me receberem em sua casa, mesmo antes de me conhecerem, durante os primeiros meses que passei em Natal.*

*Aos professores Fúlvio Aurélio de Moraes Freire e Luciana Vieira de Paiva pelas sugestões propostas na qualificação deste trabalho e aos professores Márcio Zikán e Rachel M. de Lyra Neves pelas sugestões propostas na defesa, as quais contribuíram em grande parte para a melhoria desta dissertação.*

*E agradeço principalmente a todos os amigos e colegas de campo e laboratório (Annara Moura, Bárbara Melo, Bruno França, Cleyton Oliveira, Clarisse Caroline, Damião Oliveira, Elaine Bandeira, Ismael de Queiroz, Goiámir Segurado, Honara da Silva, João Paulo Tavares, João Lucas de Sousa, José Victor, Julia Albuquerque, Juliana Araújo, Karol Lyncoln Bezerra, Leonardo Vieira, Liana Monique, Marcelo Câmara, Marcelo Silva, Marília Gomes, Paulo Fernandes, Pedro Teófilo, Priscila de Castro, Priscilla Sabino, Rauny Glicério, Ricardo Duarte, Shirley Nascimento, Thanyria França e Tonny de Oliveira) por toda ajuda em todos esses dias na Barreira do Inferno, sem força dos quais este trabalho nunca sairia.*

*Dedico este trabalho à minha família (Papai, Mamãe, Sky e Gui). Este é apenas mais um passo insignificante, mas não menos importante, dentre tantos outros que daremos juntos na eternidade...*

## SUMÁRIO

Lista de Figuras.....	vii
Lista de Tabelas.....	viii
Resumo.....	01
Abstract.....	02
1. Introdução.....	03
2. Metodologia.....	07
2.1 Área de estudo.....	07
2.2 Captura e marcação dos indivíduos.....	10
2.3 Análise dos dados.....	12
2.3.1 Modelos de Multi-estratos.....	15
2.3.2 Modelos de Desenho Robusto Fechado.....	18
3. Resultados.....	21
3.1 Modelos de Multi-estratos.....	21
3.2 Modelos de Desenho Robusto Fechado.....	23
3.2.1 Seleção de Modelos.....	23
3.2.2 Estimativas.....	26
4. Discussão.....	28
5. Referências Bibliográficas.....	34
Anexos.....	42

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Área de estudo, com destaque em cinza para o domínio e remanescentes da Mata Atlântica no Brasil; estado do Rio Grande do Norte; município de Parnamirim com os remanescentes florestais (em preto) e em vermelho o *plot* onde foi realizada a coleta de dados (5°54'S e 35°10'W). (Fonte: Ribeiro et al. 2009, SOS Mata Atlântica e Google Earth 2010)..... 09
- Figura 2.** Precipitação mensal acumulada em Parnamirim durante os anos de coleta de dados. (Fonte: Empresa de Pesquisa Agropecuária do Rio Grande do Norte - EMPARN)..... 10
- Figura 3.** Área de amostragem de 300 m x 300 m onde estão representadas as trilhas e os pontos de captura e marcação de *T. rufus*, posicionados no cruzamento entre as “linhas” e as “colunas”. A região em vermelho representa os pontos de coleta do primeiro dia de cada ocasião de captura e em azul os pontos do segundo dia, totalizando 49 pontos de amostragem.. 10
- Figura 4.** Estrutura das amostragens da população de *T. rufus*, onde estão representadas as oito sessões da amostra primária e as quatro ocasiões de cada amostra secundária. (Adaptado de Cooch & White 2012)..... 11
- Figura 5.** (A) *T. rufus* macho adulto, nota-se ausência de comissura labial, mandíbula esbranquiçada e plumagem preta uniforme, (B) *T. rufus* fêmea adulta, percebe-se a ausência de comissura labial, a plumagem é castanho escuro principalmente na cabeça e a mandíbula é mais clara em sua porção anterior, e (C) indivíduo jovem, percebe-se a plumagem castanho-claro e presença de comissura labial..... 13
- Figura 6.** Estimativas de probabilidades de captura ( $p$ ) e recaptura ( $c$ ) com intervalos de confiança a 95%, para a população de *T. rufus*, geradas pelo modelo adotado como melhor, o qual admite variação entre período reprodutivo (sessões 2, 3, 6 e 7) e não reprodutivo (sessões 1, 4, 5 e 8)..... 28
- Figura 7.** Estimativas de tamanho populacional com intervalos de confiança a 95%, para a população de *T. rufus* em área de  $\approx$  12ha, no extremo norte da Mata Atlântica. Note que apesar dos valores serem diferentes, nov/11 e fev/12 seguem a mesma tendência de nov/10 e fev/11. Note ainda a acentuada queda em mai/12..... 29

**Figura 8.** Precipitação acumulada dos anos de 2010, 2011 e 2012 em Parnamirim - RN e a curva da flutuação populacional observada para *T. rufus* numa área de  $\approx 12$  ha no extremo norte da Mata Atlântica. (Fonte: Empresa de Pesquisa Agropecuária do Rio Grande do Norte - EMPARN)..... 33

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Parâmetros dos Modelos de Multi-estratos analisados para estimar sobrevivência aparente de jovens e adultos, probabilidade de captura e transição do estado de jovem para adulto de *T. rufus* em área de restinga no extremo norte da Mata Atlântica. Em negrito destacamos o valor de AIC do modelo mais bem ajustado para a modelagem dos parâmetros. ( $\hat{c} = 1.255$ )..... 24
- Tabela 2.** Parâmetros dos Modelos de Desenho Robusto Fechado, analisados para as estimativas de sobrevivência e tamanho populacional de *T. rufus*, seguindo a sequência de modelagem dos parâmetros e em ordem decrescente do valor de AICC. Em negrito destacamos o valor de AIC do modelo mais bem ajustado para a modelagem dos parâmetros. ( $\hat{c} = 1,60$ )..... 26
- Tabela 3.** Estimativas de sobrevivência aparente (trimestral), dispersão temporária, probabilidade de captura, recaptura e tamanho populacional do modelo de Desenho Robusto Fechado adotado para estimar parâmetros populacionais de *T. rufus* em área de restinga no extremo norte da Mata Atlântica..... 27
- Tabela 4.** Estimativas médias de sobrevivência aparente ( $\phi$ ) e os respectivos valores máximos e mínimos estimados para aves neotropicais..... 32



## RESUMO

Por muito tempo, acreditamos no padrão de que espécies e populações de aves provenientes de regiões tropicais e do hemisfério sul apresentavam elevadas taxas de sobrevivência. Atualmente existem resultados que contradizem esse padrão, indicando a necessidade de mais estudos nessas regiões. Ainda que um grande progresso tenha acontecido no estudo de parâmetros populacionais em aves, pouco se sabe a respeito de suas variações ao longo do ano e dos fatores que os afetam. A reprodução, por exemplo, é um fator que pode alterar as taxas de sobrevivência de adultos, uma vez que durante este processo o par reprodutor aloca recursos da própria manutenção para a manutenção da prole, tornando-se mais susceptíveis à predação e doenças. O objetivo deste estudo foi gerar estimativas de sobrevivência e tamanho populacional de *Tachyphonus rufus* (Boddaert, 1783), um passeriforme restrito a América Central e do Sul, testando hipóteses acerca dos fatores que influenciam esses parâmetros. Realizamos a coleta de dados entre nov/2010 e ago/2012, em um quadrante de 12 ha, num fragmento de Mata Atlântica no nordeste do Brasil. Através do método de captura-marcação-recaptura elaboramos históricos de captura e geramos estimativas utilizando modelos de Desenho Robusto Fechado com o uso do programa *MARK*. Por originar modelos menos complexos, utilizamos modelos de Multi-estratos para testar alguns pressupostos inerentes aos modelos de Desenho Robusto. Avaliamos a influência de co-variáveis (tempo, chuva e ciclo reprodutivo) e o efeito de indivíduos transitórios. As probabilidades de captura e recaptura e a sobrevivência aparente foram definidas pelo ciclo reprodutivo, enquanto a dispersão temporária pela chuva. As estimativas mostraram uma maior chance de sobreviver durante o período não reprodutivo ( $92\% \pm 1\%$ ) do que durante a reprodução ( $40\% \pm 9\%$ ), revelando um custo reprodutivo e evidenciando um *trade-off* entre sobreviver e se reproduzir. A baixa sobrevivência anual observada (34%) não corrobora o padrão de altas taxas esperado para os trópicos. O maior tamanho populacional estimado foi de 56 indivíduos em nov/11, explicado pelo alto recrutamento de jovens para a população adulta, enquanto em mai/12 observamos o menor: 10 indivíduos, provavelmente resultante da entrada em massa de espécies competidoras. Acreditamos que nossos resultados contribuem para o entendimento da história de vida de aves de regiões tropicais, ainda pouco conhecida. Sugerimos que mais trabalhos como este sejam desenvolvidos nos neotrópicos, em especial no Brasil pela escassez de estudos com esse caráter, e que sejam testadas co-variáveis relacionados com qualidade de habitat e alterações ambientais, de forma a podermos gerar modelos cada vez mais confiáveis.

Palavras-chave: Aves neotropicais, história de vida, *MARK*, parâmetros populacionais.

## ABSTRACT

For a long time, we believed in the pattern that tropical and south hemisphere species have high survival. Nowadays results began to contradict this pattern, indicating the need for further studies. Despite the advanced state of the study of bird population parameters, little is known about their variation throughout the year and the factors affecting them. Reproduction, for example, is one factor that may alter adult survival rates, because during this process the breeding pair allocates resources to maintain itself to maintain offspring, making itself more susceptible to diseases and predation. The aim of this study was to estimate survival and population size of a Central and South America passerine, *Tachyphonus rufus* (Boddaert, 1783), testing hypotheses about the factors that define these parameters. We performed data collection between Nov/2010 and ago/2012 in 12 ha plot, in a fragment of Atlantic Forest in northeastern Brazil. We used capture-mark-recapture methods to generate estimates using Closed Design Robust model in the program MARK. We generated Multi-state models to test some assumptions inherent to Closed Robust Design. The influence of co-variables (time, rain and reproductive cycle) and the effect of transient individuals were measured. Capture, recapture and apparent survival parameters were defined by reproductive cycle, while temporary dispersal was influence by rain. The estimates showed a higher apparent survival during the non-breeding period ( $92\% \pm 1\%$ ) than during breeding ( $40\% \pm 9\%$ ), revealing a cost of reproduction and suggesting a trade-off between surviving and reproducing. The low annual survival observed (34%) did not corroborate the pattern of high rates expected for a tropical bird. The largest population size was estimated to be 56 individuals in Nov/11, explained by high recruitment of juveniles, while the lowest observed in May/12: 10 individuals, probably as a result of massive influx of competitor species. Results from this study add to the growing literature on life history of Neotropical species. We encourage studies like this especially in Brazil, where there are few information, and suggest that covariates related to habitat quality and environmental changes should be tested, so that we can generate increasingly reliable models.

Key-words: Life history, MARK, population parameters, Neotropical birds.

## 1. INTRODUÇÃO

Durante muito tempo, entender as divergências dos traços da história de vida entre espécies e populações de aves de regiões temperadas e regiões tropicais foi um dos objetivos centrais da ecologia evolutiva (Ghalambor & Martin 2001, Conn et al. 2005). Até os dias de hoje, as variações latitudinais na história de vida são discutidas ao longo de um contínuo lento-rápido, em que aves de regiões temperadas ocupam a posição “rápida”, caracterizadas como sendo de maturidade antecipada, alta fecundidade e baixa sobrevivência de adultos, enquanto aves tropicais ocupam a posição “lenta”, apresentando características contrárias (Martin 1996). Apesar do estabelecimento desse padrão, muitos trabalhos desenvolvidos nos trópicos vêm obtendo resultados que contradizem o esperado (Karr et al. 1990, Johnston et al. 1997, Jullien & Clobert 2000), indicando a necessidade de mais estudos nessa região.

Ainda que um grande progresso tenha acontecido no estudo de parâmetros populacionais em aves, pouco se sabe a respeito de suas variações ao longo do ano e dos fatores que as influenciam. Em geral, os trabalhos que tratam de parâmetros demográficos tendem a prever estimativas anuais (Thomson et al. 1997, Blake & Loiselle 2008, Ruiz-Gutiérrez et al. 2012), deixando de lado diferenças que possam vir a acontecer no decorrer do ano. A pluviosidade, por exemplo, é um importante fator capaz de influenciar taxas demográficas, principalmente em regiões tropicais e subtropicais, devido à direta relação com a disponibilidade de recurso alimentar como frutos, sementes e insetos (Sharp 1996, Loiselle & Blake 1992). Contudo, poucos estudos mediram os efeitos da chuva sobre parâmetros populacionais nessas regiões (*e.g.* Schaefer et al. 2006, Faaborg et al. 1984).

Outro fator importante capaz de alterar taxas demográficas é a reprodução. Variações intra-anuais na sobrevivência influenciadas por este fator nos permitem avaliar o custo da reprodução para uma determinada população (Sankamethawee et al. 2011). O tempo gasto durante os processos de produção de ovos, defesa de ninho, procura e alimentação de filhotes

acarreta, para o par reprodutor, aumento nas taxas de mortalidade, uma vez que aloca recursos da própria manutenção para a manutenção da prole, tornando-se mais susceptível à predação (Slagsvold & Dale 1996, Merilä & Wiggins 1997).

O esforço reprodutivo está ligado à sobrevivência de adultos através do custo da reprodução, resultando em um *trade off* entre sobreviver e reproduzir (Stutchbury & Morton 2001). Comumente, o esforço e o custo reprodutivo são medidos através da manipulação de ninhadas, principalmente com aves provenientes de regiões temperadas do norte (Bryant 1979, Merilä & Wiggins 1997) e aves marinhas (Golet et al. 2004). O aumento experimental do número de ovos ou ninhegos e conseqüentemente do esforço, resulta numa redução futura na chance de sobreviver e no rendimento reprodutivo se comparados com indivíduos com ninhadas menores (Stutchbury & Morton 2001). Variações nas taxas de sobrevivência entre período reprodutivo e não-reprodutivo são capazes de esclarecer a magnitude do *trade off* entre sobreviver e reproduzir, contribuindo para a compreensão da ecologia evolutiva e dos traços da história de vida.

As histórias de vida das espécies nos permitem entender os mecanismos com os quais as populações persistem ou declinam em face às mudanças no ambiente (Martin 1996, Ricklefs 2000). Sabe-se que quanto menor for uma população, mais susceptível à extinção ela será, seja por fatores estocásticos ou outros (Griffith et al. 1989). Além do mais, algumas espécies são mais sensíveis que outras a mudanças no ambiente (Sekercioglu et al. 2002). Conseqüentemente, estimativas de tamanho populacional nos permite obter informações do tamanho mínimo para que uma determinada população seja viável (Shaffer 1981).

O avanço das técnicas de captura-marcação-recaptura e dos métodos estatísticos associados a elas vem melhorando a qualidade das estimativas de parâmetros populacionais (Clavel et al. 2008). A possibilidade de gerar modelos que consideram indivíduos transitórios, ou seja, aqueles que se encontram na área de amostragem apenas de passagem, não sendo

mais capturados (Pradel et al. 1997), reduz a chance de vieses (Johnston et al. 1997). Além disso, o desenvolvimento de modelos como o de Desenho Robusto Fechado, o qual admite a existência de emigração temporária (Pollock 1982), possibilita uma melhor estimativa para espécies de aves insetívoras (e.g. tiranídeos), nectarívoras (e.g. beija-flores) e frugívoras (e.g. tangarás), as quais aparentemente apresentam taxas elevadas para este parâmetro, podendo variar entre sexo e ou entre estação reprodutiva e não reprodutiva (Ruiz-Gutiérrez et al. 2012).

Apesar da importância de estudos demográficos em aves, poucas pesquisas têm sido realizadas na região neotropical em comparação com aqueles realizados em regiões temperadas do norte, e grande parte delas está concentrada na América Central e Caribe (Costa Rica: Blake & Loiselle 2002, Ruiz-Gutierrez et al. 2008; Panamá: Karr et al. 1990, Brawn et al. 1999; Porto Rico: Faaborg & Arendt 1995; Trinidad: Johnston et al. 1997). Na América do Sul existe um crescente número de trabalhos com esse caráter (Equador: Blake & Loiselle 2008; Guiana Francesa: Jullien & Clobert 2000), embora no Brasil ainda sejam escassos, a exemplo de França & Marini (2010), Pichorim & Monteiro-Filho (2010) e Silva et al. (2012).

*Tachyphonus rufus* (Boddaert, 1783) é um passeriforme da família Thraupidae, restrito a América Central e do Sul, com ocorrência da Costa Rica à Venezuela, Guianas e Peru, penetrando no Brasil ao sul do Amazonas, nordeste e Brasil central até Minas Gerais, São Paulo e Mato Grosso do Sul (Rigley & Tudor 1989, Sick 1997). Aves dessa família alimentam-se predominantemente de frutos de arbustos e epífitas e estão entre as mais aptas na dispersão de sementes de plantas ornitocóricas (Sick 1997), desempenhando importante papel nos ecossistemas naturais que habitam e na regeneração de ambientes degradados (Galetti & Pizo 1996). No Brasil, *T. rufus* encontra-se distribuído na Mata Atlântica e Cerrado, dois ecossistemas que perderam grande parte da cobertura vegetal original, sendo áreas prioritárias para conservação (Myers et al. 2000).

Estudar aspectos da demografia de *T. rufus* ajuda a responder questões que cercam o entendimento dos padrões que definem a história de vida das aves de regiões tropicais e do hemisfério sul, ainda pouco conhecida. Possibilita também a melhor compreensão de como as flutuações populacionais ocorrem, apontando quais fatores ambientais podem estar relacionados a essas oscilações anuais e em longo prazo. Diante disso, os objetivos deste estudo foram estimar a sobrevivência aparente de *T. rufus*, testando as hipóteses de que (1) a sobrevivência é constante, (2) a sobrevivência é dependente de tempo, (3) a sobrevivência é influenciada pela precipitação e (4) a sobrevivência é influenciada pelo ciclo reprodutivo, além de estimar o tamanho populacional, correlacionando suas flutuações com variações ligadas à estrutura da população e as condições ambientais.

## 2. METODOLOGIA

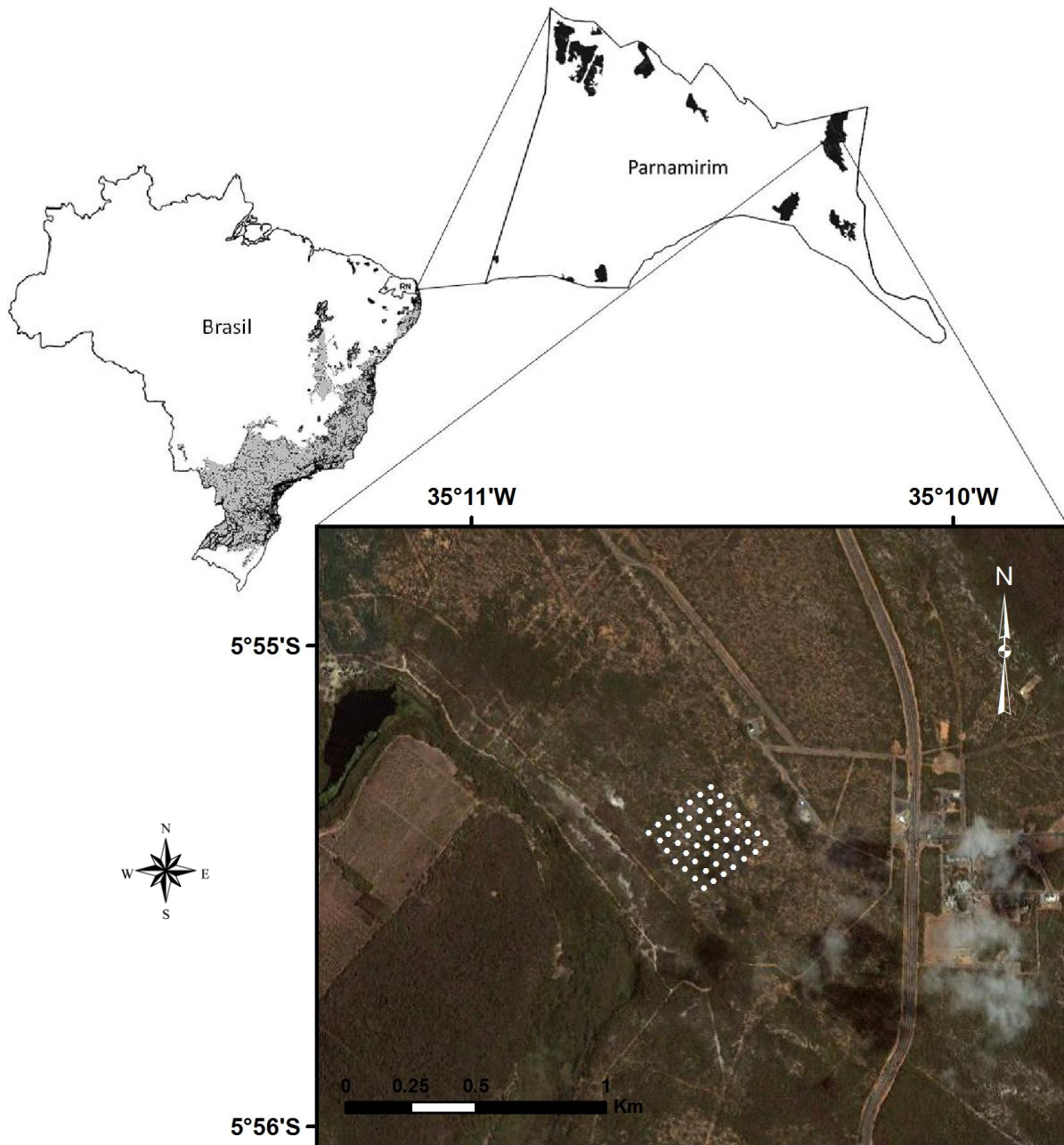
### 2.1 Área de estudo

O estudo foi conduzido em uma área militar da Aeronáutica, denominada Centro de Lançamento Barreira do Inferno (CLBI), situada no município de Parnamirim, Rio Grande do Norte (5°54'S e 35°10'W, Figura 1). Apresenta área de aproximadamente 1800 há, inserida no ecossistema Mata Atlântica. A área de estudo é coberta por floresta de restinga, caracterizada por solo arenoso e cobertura vegetal xerófila com predominância de herbáceas e arbustos (Oliveira-Filho & Fontes 2000) e florestas de tabuleiro, classificadas como Floresta Estacional Semidecidual de Terras Baixas (Cestaro 2002). Por apresentar acesso restrito, a área não mostra indícios de queimadas, exploração madeireira ou da presença de caçadores.

O clima na região é definido como quente semi-úmido, com período seco entre quatro e cinco meses iniciando comumente em setembro. Apresenta regime de chuvas do tipo Mediterrâneo ocorrendo entre março e agosto, estando as chuvas concentradas em abril, maio e junho (Nimer 1972). De acordo com a Empresa de Pesquisa Agropecuária do Rio Grande do Norte (EMPARN), durante o período da execução do projeto, as temperaturas médias nos meses de amostragem variaram entre 24-26°C. A precipitação anual acumulada foi de 1191,3 mm em 2010, 2183,4 mm em 2011 e 1178,9 mm em 2012 com variações mensais entre zero e 445,4 mm (Figura 2).

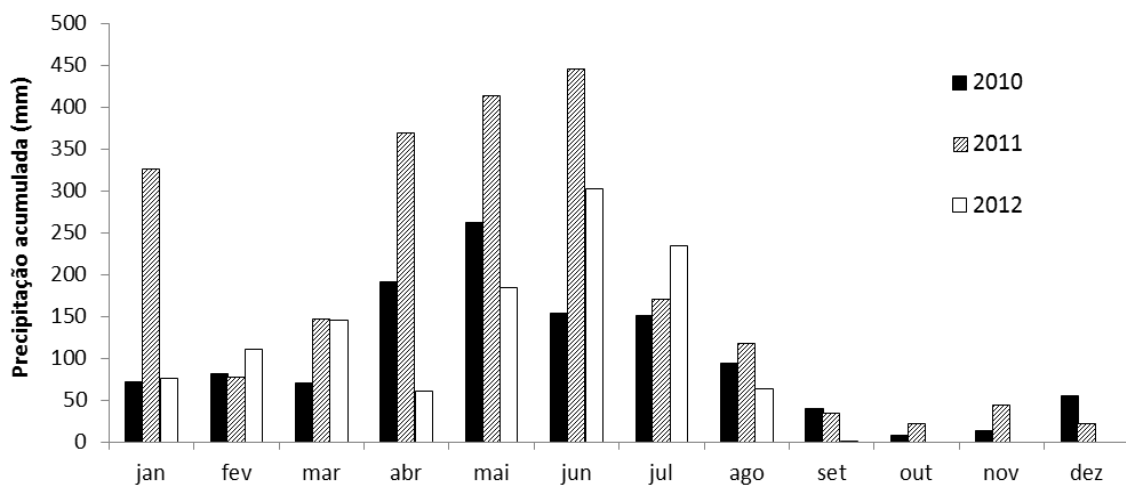
Para o monitoramento das aves, estabelecemos um quadrante de 350 m x 350 m totalizando aproximadamente 12 ha, o qual denominamos “plot”. Tal quadrante constitui uma grade de sete linhas e sete colunas somando 49 pontos de captura distantes 50 m entre si (Figura 3). Nas colunas desta grade foram dispostas trilhas para o deslocamento dos pesquisadores durante as revisões de captura. A vegetação da área de estudo cresce sobre um terreno irregular e solo arenoso e se apresenta fisionomicamente heterogênea, com a

presença de espécies arbóreas de pequeno porte e arbustos, distribuídas de forma densa em algumas porções e esparsas em outras.

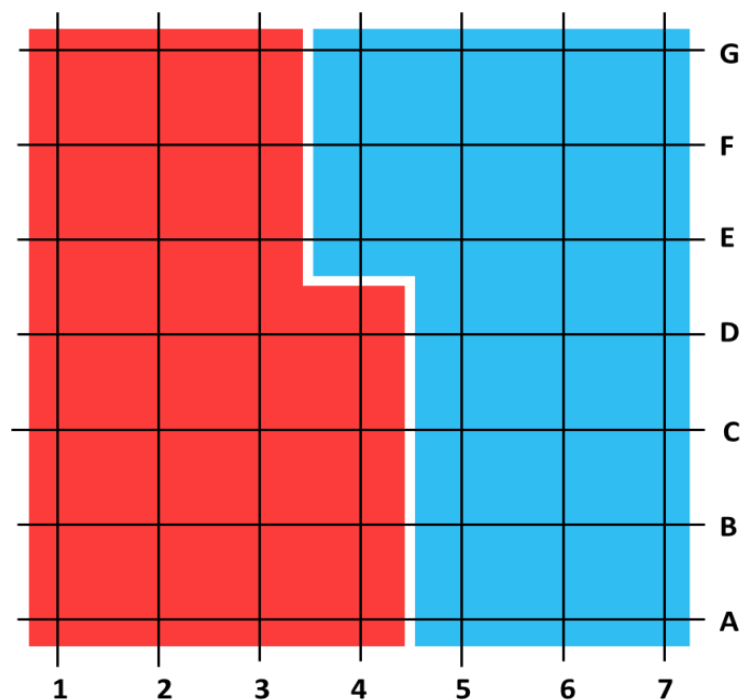


**Figura 1.** Área de estudo, com destaque em cinza para o domínio e remanescentes da Mata Atlântica no Brasil, estado do Rio Grande do Norte, município de Parnamirim com os remanescentes florestais (em preto) e em vermelho o *plot* onde foi realizada a coleta de dados (5°54'S e 35°10'W). (Fonte: Ribeiro et al. 2009, SOS Mata Atlântica e Google Earth 2010).





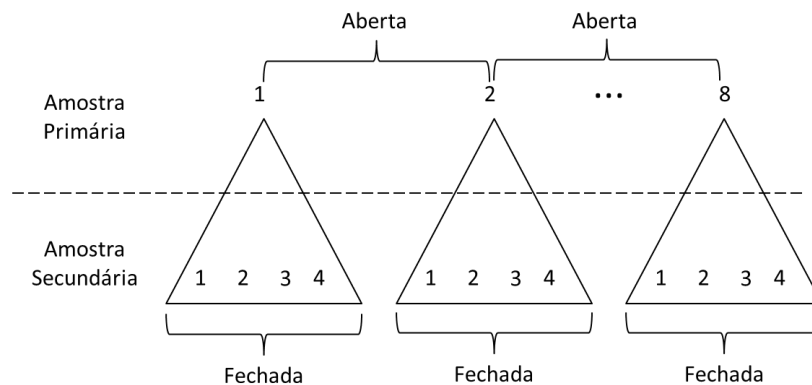
**Figura 2.** Precipitação mensal acumulada em Parnamirim durante os anos de coleta de dados. (Fonte: Empresa de Pesquisa Agropecuária do Rio Grande do Norte - EMPARN).



**Figura 3.** Área de amostragem de 300 m x 300 m onde estão representadas as trilhas e os pontos de captura e marcação de *T. rufus*, posicionados no cruzamento entre as “linhas” e as “colunas”. A região em vermelho representa os pontos de coleta do primeiro dia de cada ocasião de captura e em azul os pontos do segundo dia, totalizando 49 pontos de amostragem.

## 2.2 Captura e marcação dos indivíduos

Para a elaboração dos históricos de encontro dos indivíduos utilizamos o método de captura-marcação-recaptura. Realizamos as coletas de dados em intervalos de três meses, sempre em fevereiro, maio, agosto e novembro, tendo início em novembro de 2010 e fim em agosto de 2012. Ao todo efetivamos oito períodos amostrais, os quais denominamos como sessões. Cada sessão compôs o conjunto de capturas realizadas dentro de um mesmo mês, separadas umas das outras por um intervalo de dois meses, sendo este período amplo o suficiente para permitir que a população admitisse ganho (nascimento e/ou imigração) ou perda (morte e/ou emigração), portanto considerada aberta. O conjunto de sessões constituiu o que chamamos de amostra primária (Figura 4). Os quatro eventos de captura realizados dentro de cada sessão foram denominados de ocasiões, separadas por intervalos curtos de cinco dias de modo que ganhos e perdas de indivíduos na população fossem minimizados e esta pudesse ser considerada fechada. O conjunto de ocasiões constituiu o que chamamos de amostra secundária (Figura 4) (Kendall et al. 1997).



**Figura 4.** Estrutura das amostragens da população de *T. rufus*, onde estão representadas as oito sessões da amostra primária e as quatro ocasiões de cada amostra secundária. (Adaptado de Cooch & White 2012).

No primeiro dia de cada ocasião de captura foram abertas 25 redes, e no segundo 24 redes, correspondendo aos 49 pontos de amostragem (Figura 3). Utilizamos redes

ornitológicas *ECOTONE* de 18 m de comprimento por 3 m de altura (cinco bolsas e malha de 19 mm), sustentadas por estacas de alumínio e cordas de polipropileno. As redes foram abertas antes do amanhecer (entre 4h40min e 05h00min), revisadas a cada 60 min nas três primeiras revisões e 40 min nas três últimas e fechadas entre 9h40min e 10h00min, somando um esforço de aproximadamente 20 horas/rede em cada sessão. O esforço total de captura foi calculado com base em Straube & Biancone (2002).

As aves capturadas e retiradas das redes foram contidas em sacos de pano, com identificação do ponto de captura, e transportadas para o local de manipulação, afastado cerca de 100 m do *plot*. Cada indivíduo foi marcado com anilha metálica no tarso esquerdo, fornecidas pelo CEMAVE/IBAMA. As anilhas apresentam um código único de letra e números e foram usadas para distinguir os indivíduos da população. Fizemos a distinção dos sexos através da cor da plumagem, que nos machos se apresenta preta com algumas coberteiras alares e região sob as asas de cor branca, enquanto as fêmeas apresenta plumagem castanho uniforme (Sick 1997). Classificamos a idade de acordo com as seguintes características: 1 – Jovem: indivíduos recém saídos do ninho identificados pela plumagem castanho claro e presença de comissura labial, e 2 – Adulto: mandíbula esbranquiçada, plumagem uniforme preta e branca nos machos, e castanho escuro nas fêmeas (Figura 5).

Incluimos também na categoria de adultos indivíduos imaturos capturados em uma primeira sessão como jovem e recapturados em uma sessão seguida. Tomamos essa decisão porque 100% (n=3) dos machos jovens recapturados numa sessão seguida encontravam-se com a plumagem no padrão de adulto, com nenhuma ou poucas penas castanhas pelo corpo, enquanto que o único indivíduo jovem recapturado numa sessão seguida ainda pardo e recapturado numa terceira sessão apresentava padrão de fêmea adulta.

Além dos dados bionômicos citados, registramos presença de placa de incubação (no caso das fêmeas) para verificarmos os meses do período reprodutivo. Depois de obtidas tais

informações, os indivíduos eram devolvidos aos sacos e soltos próximos aos pontos de rede onde haviam sido capturados.



**Figura 5.** (A) *T. rufus* macho adulto, nota-se ausência de comissura labial, mandíbula esbranquiçada e plumagem preta uniforme, (B) *T. rufus* fêmea adulta, percebe-se a ausência de comissura labial, a plumagem é castanho escuro principalmente na cabeça e a mandíbula é mais clara em sua porção anterior, e (C) indivíduo jovem, percebe-se a plumagem castanho-claro e presença de comissura labial.

Durante a estação chuvosa, abortamos ou interrompemos algumas ocasiões das sessões de capturas devido ao mal tempo. Se abortadas, as capturas eram transferidas para o dia seguinte. Em situações em que a chuva começava enquanto as capturas estavam sendo realizadas, as redes foram fechadas e assim que o tempo abriu, foram abertas novamente ficando expostas durante o mesmo intervalo de tempo pré-estabelecido, compensando o tempo perdido.

### **2.3 Análise dos dados**

No presente estudo, utilizamos duas categorias de modelos para análise dos dados, os modelos de Multi-estratos (Pradel & Lebreton 1999) e os de Desenho Robusto Fechado (Pollock 1982, Kendall et al. 1997). Os modelos de multi-estratos permitem a inclusão de dados categóricos ou “estados” nos históricos de captura que podem mudar durante a vida de um indivíduo (Lebreton & Pradel 2002, Sandercock 2006). A principal vantagem desses modelos é que são capazes de fornecer estimativas de sobrevivência aparente ( $\phi$ ) e probabilidades de captura ( $p$ ) específicas de cada categoria. Além desses dois parâmetros, modelos de multi-

estratos geram estimativas de probabilidade de mudança de um estado para outro ( $\Psi$ ). Essas mudanças de estados de um indivíduo, por exemplo, podem ser dispersão entre duas áreas 'A' e 'B', mudanças entre estado reprodutivo e não reprodutivo e mudança do estado de jovem para o de adulto (Sandercock 2006).

Os modelos de Desenho Robusto Fechado, ao contrário da maioria dos modelos abertos de captura e recaptura que assumem não haver qualquer tipo de migração ou dispersão, admitem a existência de dispersão temporária, representada pelo parâmetro  $\gamma$  (gama) (Pollock 1982). Nesses modelos são estimados os parâmetros de probabilidade de captura ( $p$ ), probabilidade de recaptura ( $c$ ) e tamanho populacional ( $N$ ), a partir das amostras secundárias, e ainda os parâmetros de sobrevivência aparente ( $\phi$ ) e emigração temporária ( $\gamma$ ), a partir das amostras primárias (Pollock 1982, Kendall et al. 1997).

A dispersão temporária estimada por este modelo consiste na probabilidade de um indivíduo estar "disponível" para captura numa sessão particular de amostragem primária (Cooch & White 2012). Nas análises, este parâmetro aparece como  $\gamma'$  (gama linha) e  $\gamma''$  (gama duas linhas). O  $\gamma'$  representa a probabilidade de um indivíduo estar fora da área de estudo, indisponível para captura durante a sessão primária ( $i$ ), dado que o animal estava ausente na área de estudo durante a sessão primária ( $i - 1$ ) e sobreviveu para a sessão de captura ( $i$ ). Por sua vez, o  $\gamma''$  representa a probabilidade de um indivíduo estar fora da área de estudo, indisponível para captura durante a sessão primária ( $i$ ), dado que o animal estava presente na área de estudo durante a sessão primária ( $i - 1$ ) e sobreviveu para a sessão de captura ( $i$ ) (Kendall et al. 1997, Cooch & White 2012).

A partir do conjunto de modelos candidatos definido *a priori* para cada procedimento de análise (Multi-estrato ou Desenho Robusto Fechado), ordenamos os modelos com base no Critério de Informação de Akaike -  $AIC_c$  (*Akaike's information criterion*), ajustado para amostras pequenas (Burnham & Anderson 2002). Segundo este método, o modelo melhor ajustado

(*best-fitting model*) é o que apresenta o menor valor de  $AIC_c$ . Outros componentes da seleção de modelos também podem ser usados para escolha do melhor modelo. O  $w-AIC_c$  (*normalized AIC weights*), representa o “peso” proporcional de cada modelo em relação a todos os modelos juntos, ou seja, indica o quão eficiente um dado modelo se apresenta para ser considerado superior aos outros (Cooch & White 2012). O componente  $\Delta AIC_c$  representa a diferença de  $AIC_c$  do modelo melhor ajustado em relação a um determinado modelo dentro da análise. Todos os modelos que apresentam  $\Delta AIC_c \leq 2$  são considerados como tendo suporte substancial para explicar a variação nos dados (Burnham & Anderson 2002).

Outro fator importante a ser considerado na definição do melhor modelo é o “tamanho do efeito”, utilizado para responder o quão grande é a diferença entre estimativas de um determinado parâmetro obtidas a partir de um dado modelo. Para ser mais claro, o “tamanho do efeito” pode ser entendido, por exemplo, como a estimativa da magnitude da diferença de sobrevivência entre estação reprodutiva e não reprodutiva, ou entre estação seca e chuvosa. Tal diferença, chamada de efeito médio da co-variável, está associada a um intervalo de confiança de 95% que representa a incerteza do efeito. Este por sua vez, só terá um significado biológico válido sobre o parâmetro em questão se o intervalo de confiança não incluir o zero (Cooch & White 2012).

Quando mais de um modelo possui suporte para explicar a variação nos dados ( $\Delta AIC_c \leq 2$ ) é recomendada a criação de um modelo médio. Esse modelo é usado para estimar novos parâmetros reais (*e.g.* sobrevivência, recaptura) para o melhor modelo e usa como base uma média ponderada. Nesta média são considerados todos os valores de um dado parâmetro produzido pelo conjunto de modelos candidatos e, ainda, o valor do  $w-AIC$  que é usado como peso no cálculo do parâmetro médio. Este procedimento é usado para acomodar a incerteza nos parâmetros estimados (Cooch & White 2012).

Para a análise dos dados utilizamos o programa *MARK* (versão 6.1) (Cooch & White 2012), que consiste em um *software* amplamente utilizado para gerar estimativas de parâmetros demográficos com base em protocolos de captura-marcação-recaptura. O *input* básico do *MARK* é o histórico de encontros de cada indivíduo, o qual depende da categoria do modelo escolhido (White & Burnham 1999). O *MARK* organiza os modelos gerados em ordem decrescente de valor de  $AIC_c$ , além de apresentar os valores de  $\Delta AIC_c$  e  $w\text{-}\Delta AIC_c$ .

### 2.3.1 Modelos de Multi-estratos

Por serem menos complexos, os modelos de Multi-estratos foram utilizados com a finalidade de verificar se as co-variáveis idade e sexo seriam importantes para definir o parâmetro de sobrevivência aparente. Dessa forma, obtivemos informações que revelaram a existência de elementos no conjunto de dados que causariam vieses na análise dos modelos de Desenho Robusto Fechado por violar um de seus pressupostos. Além disso, a probabilidade de recaptura entre sessões de amostragem primária e a sobrevivência aparente entre categoria de idade (jovens e adultos) só foram possíveis de serem estimadas através deste conjunto de modelos.

Elaboramos o histórico dos indivíduos de *T. rufus* a partir das capturas e recapturas considerando apenas as amostras primárias, que incluem oito sessões de captura. Cada indivíduo, em uma determinada sessão, foi codificado como sendo (A) quando capturado como adulto, (J) quando capturado como jovem ou (0) quando não foi capturado. O sexo foi inserido como '100' para machos, '010' para fêmeas e '001' para jovens cujo sexo era desconhecido, sendo este um dos possíveis históricos de captura: JOA000A0 100. Admitimos a idade como um estado dinâmico, aceitando a chance de um indivíduo passar do estado de jovem para o estado de adulto (parâmetro  $\psi_{JA}$ ). Do mesmo modo, obtivemos as estimativas de sobrevivência aparente ( $\phi_J$  e  $\phi_A$ ) e probabilidade de captura ( $p_J$  e  $p_A$ ) para jovens e adultos.

Fixamos alguns parâmetros nesta análise para evitar o cálculo de estimativas para os quais não existiram dados. Fixamos como zero a probabilidade de transição do estado de adulto para jovem ( $\psi_{AJ}=0$ ), visto que tal evento é impossível. Fixamos como zero a probabilidade de recaptura de jovens ( $p_j$ ), uma vez que todo jovem recapturado foi considerado adulto, não existindo, portanto, recaptura de indivíduos na categoria jovem. Por último, fixamos como zero a transição de jovem para adulto ( $\psi_{JA}=0$ ) nas sessões 1, 4 e 5, pois não existiram jovens se tornando adultos durante este período, enquanto as demais fixamos como um, já que todo jovem recapturado era considerado adulto após três meses. Este mesmo procedimento se repetiu para estimativas de sobrevivência aparente de jovens ( $\phi_j$ ), ou seja, para os períodos em que não consideramos a existência indivíduos jovens na população este parâmetro foi fixado como zero. Como os modelos geram parâmetros de adultos e jovens para as três categorias de sexo (macho, fêmea e desconhecido), fixamos como zero a categoria de adultos com sexo desconhecido, já que para adultos o sexo era sempre macho ou fêmea, e tornamos um só os parâmetros de jovens machos, jovens fêmeas e jovens com sexo desconhecido.

Durante a elaboração dos modelos, testamos a influência das co-variáveis tempo, sexo e ciclo reprodutivo nas estimativas dos parâmetros. Ao considerarmos ciclo reprodutivo, assumimos valores constantes para as estimativas durante os intervalos dos meses de reprodução (fevereiro-maio) e de não-reprodução (novembro-fevereiro, maio-agosto e agosto-novembro). Além disso, avaliamos também o efeito dos indivíduos transitórios na estimativa de sobrevivência aparente, que são aqueles capturados, marcados e soltos e que não foram mais vistos por se encontrarem na área apenas de passagem, dispersando-se permanentemente (Pradel et al. 1997). Os indivíduos transitórios são uma importante fonte de erros nas estimativas de sobrevivência, uma vez que são facilmente confundidos com indivíduos residentes que morreram (Cooch & White 2012). Nos modelos é gerado uma



estimativa de sobrevivência aparente durante a primeira sessão depois que os indivíduos foram marcados ( $\phi^1$ ), referente aos transitórios, e uma estimativa durante as sessões subsequentes ( $\phi^{2+}$ ), referida como a sobrevivência de residentes. Essa nomenclatura foi baseada no modelo Time-since-marking (TSM), o qual é capaz de estimar a sobrevivência aparente de forma a corrigir uma subestimação desse parâmetro como resultado de transitórios ou indivíduos jovens (Pradel et al. 1997, Johnston et al. 1997).

Com as restrições citadas estabelecidas, o modelo global foi elaborado considerando o parâmetro de sobrevivência aparente de jovens constante ( $\phi$ ), sobrevivência aparente de adultos com a presença de transitórios e interação entre tempo ( $t$ ) e sexo, e probabilidade de recaptura de adultos variando no tempo ( $\phi_{J(f)} \phi_A^1 \phi_A^{2+} p_{J(f)} p_{A(t)} \psi_{JA(f)} \psi_{AJ(f)}$ ). A partir dele elaboramos modelos mais simples. Inicialmente modelamos a probabilidade de recaptura ( $p$ ), alterando suas co-variáveis (tempo, sexo e ciclo reprodutivo) com a finalidade de testar hipóteses e encontrar a que melhor explica a variação desse parâmetro. Ao identificarmos o  $p$  de melhor ajuste, partimos para a modelagem do parâmetro de sobrevivência aparente ( $\phi$ ), gerando modelos com as mesmas hipóteses de  $p$ . Tais hipóteses foram: ( $H_0$ ) os parâmetros demográficos são constantes ( $\phi$ ); ( $H_1$ ) os parâmetros demográficos são totalmente tempo dependentes ( $t$ ); ( $H_2$ ) os parâmetros demográficos são afetados pelo fator ciclo reprodutivo; e para o parâmetro  $\phi$  testamos ainda: ( $H_3$ ) a sobrevivência aparente é afetada pela presença de indivíduos transitórios e ( $H_4$ ) a sobrevivência aparente é afetada pela combinação aditiva ou interativa de mais de um fator entre os testados.

Para verificar a existência de sobre-dispersão do nosso conjunto de dados, aplicamos o teste *goodness of fit* (GOF) “*median c-hat*” no nosso modelo global. Este teste é apropriado para casos em que o modelo global não é totalmente dependente de tempo (Cooch & White 2012). O procedimento do teste *media c-hat* calcula um fator de inflação da variância, (*variance inflation factor*) o qual é usado para ajustar o AIC (Critério de Informação de Akaike).

### 2.3.2 Modelos de Desenho Robusto Fechado

Geramos os modelos de Desenho Robusto Fechado com a finalidade de obter estimativas dos parâmetros de tamanho populacional ( $N$ ) e probabilidade de captura ( $p$ ) e recaptura ( $c$ ) dentro das amostras secundárias. No nosso conjunto de dados, excluímos os indivíduos capturados apenas como jovens. Para aqueles capturados como jovens e recapturados como adultos, consideramos os dados a partir das ocasiões em que passaram a ser registrados como adultos. Essa decisão foi tomada porque os resultados do modelo de Multi-estratos demonstraram haver diferença na sobrevivência de jovens e adultos, violando o pressuposto do modelo de Desenho Robusto Fechado que afirma que a sobrevivência não pode variar entre os indivíduos da população (Cooch & White 2012). Além disso, a co-variável sexo não foi incluída por não ter se mostrado importante para as estimativas de sobrevivência aparente nos modelos de Multi-estratos.

Elaboramos o histórico dos indivíduos com base nas capturas e recapturas das 32 ocasiões da amostra secundária. Cada indivíduo, em uma determinada ocasião, foi codificado como sendo (1) quando capturado e (0) quando não capturado, sendo o seguinte um dos possíveis históricos de captura: 1001 1010 0000 0000 0010 1101 0100 0001. Com os modelos de Desenho Robusto Fechado foi possível obter as estimativas de sobrevivência aparente ( $\phi$ ), dispersão temporária ( $\gamma$ ), probabilidade de captura ( $p$ ) e recaptura ( $c$ ) e tamanho populacional ( $N$ ). A estimativa de sobrevivência aparente obtida corresponde à sobrevivência trimestral da população. Para obtenção da estimativa de sobrevivência anual é necessário o cálculo do produto dos valores estimados em cada período amostral que ocorrem durante o intervalo de um ano.

Testamos a influência das seguintes co-variáveis nas estimativas dos parâmetros demográficos: tempo ( $t$ ), ciclo reprodutivo e precipitação (chuva), além de avaliarmos a presença de indivíduos transitórios. Ao considerarmos ciclo reprodutivo, assumimos valores

constantes para as estimativas durante os intervalos dos meses de reprodução (fevereiro-maio) e de não-reprodução (novembro-fevereiro, maio-agosto e agosto-novembro). A co-variável (chuva) entrou na modelagem dos parâmetros com valores que correspondem à precipitação acumulada do período entre duas sessões (três meses), ou seja, do dia 15 de um dado mês de amostragem até o dia 15 do mês seguinte de amostragem. Para a dispersão temporária ( $\gamma$ ) assumimos as co-variáveis de tipo de movimento como sendo randômico, markoviano ou nulo. O randômico admite que a chance de dispersão durante um intervalo de tempo é a mesma de permanecer fora da área de coleta ( $\gamma'=\gamma$ ), enquanto o markoviano admite que a chance de mudar dos estágios de “estar” e “não estar” disponível para captura numa ocasião ( $i+1$ ), depende do estágio em que o indivíduo encontrava-se na ocasião anterior ( $i$ ). Quando não se admite a existência de movimento, o parâmetro de dispersão temporária é nulo (Kendall et al. 1997).

Na elaboração do modelo global consideramos o parâmetro de sobrevivência aparente de transitórios ( $\phi^1$ ) constante e de residentes ( $\phi^{2+}$ ) com variação temporal, probabilidade de dispersão temporária ( $\gamma$ ) seguindo o movimento markoviano, as probabilidades de captura ( $p$ ) e recaptura ( $c$ ) iguais entre si e variando no tempo e tamanho populacional ( $N$ ) também variando no tempo [ $\phi^1_{(t)}$ ,  $\phi^{2+}_{(t)}$ ,  $\gamma_{(m)}$ ,  $p=c_{(t)}$ ,  $N_{(t)}$ ]. A partir dele elaboramos modelos mais simples. Inicialmente modelamos a probabilidade de captura e recaptura alterando suas co-variáveis com a finalidade de testar hipóteses e encontrar a que melhor explica a variação desse parâmetro. Ao identificarmos o  $p$  de melhor ajuste, partimos para a modelagem do parâmetro de emigração temporária e em seguida para o de sobrevivência aparente.

Para os parâmetros  $p$ ,  $c$  e  $\phi$  geramos modelos com as mesmas hipóteses. Tais hipóteses foram: ( $H_0$ ) os parâmetros demográficos são constantes (.); ( $H_1$ ) os parâmetros demográficos são dependentes do tempo ( $t$ ) e ( $H_2$ ) os parâmetros demográficos são afetados pelo fator precipitação acumulada (chuva). Para o parâmetro  $\phi$  testamos ainda: ( $H_3$ ) o

parâmetro demográfico é afetado pelo fator ciclo reprodutivo; (H<sub>4</sub>) o parâmetro é afetado pela presença de indivíduos transitórios e (H<sub>5</sub>) o parâmetro é afetada pela combinação aditiva ou interativa de mais de um fator entre os testados. Para a emigração temporária ( $\gamma$ ) testamos as hipóteses dos tipos de movimento (H<sub>1</sub>) randômico, (H<sub>2</sub>) markoviano ou (H<sub>3</sub>) nulo, além de considerarmos também a hipótese (H<sub>4</sub>) de que este parâmetro é afetado pelo fator precipitação acumulada (chuva).

Assim como para outros modelos utilizados para dados de captura-marcação-recaptura, não existe consenso quanto à forma de verificar o ajustamento de um determinado conjunto de dados ao Desenho Robusto Fechado (Cooch & White 2012). Portanto, seguimos o procedimento adotado por Karanth et al. (2006) ou seja, examinamos a dispersão dos nossos dados aplicando o teste *Bootstrap GOF (goodness of fit test)* a partir de um modelo global de Cormack-Jolly-Seber (CJS) tempo dependente e admitindo indivíduos transitórios [ $\phi_{(t)}^1 \phi_{(t)}^{2+} p_{(t)}$ ]. A partir das simulações realizadas e com o valor de  $p$  encontrado, obtivemos o fator de inflação da variância  $\hat{c}$  (c-chapeu) usado para ajustar o AIC. Este número foi calculado por dois caminhos diferentes. O primeiro a partir da razão entre o valor médio do desvio obtido com o teste *Bootstrap GOF* e o valor do desvio do modelo global gerado no CJS. Enquanto o segundo foi obtido pela razão do  $\hat{c}$  do modelo global e do  $\hat{c}$  médio estimado pelo teste. Por conveniência, adotamos o valor mais alto para o ajuste do AIC nos Modelos de Desenho Robusto Fechado.

Realizamos um teste de fechamento de população utilizando o *software CLOSE TEST* (Stanley & Burnham 1999) para verificarmos se os dados coletados nas ocasiões de captura admitem a população como fechada para perdas e ganhos. Os dados são fornecidos ao programa como uma matriz de histórico de capturas em que o conjunto de ocasiões de uma mesma sessão é analisado individualmente. A análise nos fornece valores de qui-quadrado, graus de liberdade e *p-valor* para os testes de perdas ou ganhos de Stanley & Burnham. Um

alto *p*-valor indica que não existe a possibilidade de entrada ou saída de indivíduos na população durante cada sessão (Stanley & Richards 2005).

### 3. RESULTADOS

Durante as oito sessões de coleta, com início em novembro de 2010 e fim em agosto de 2012, marcamos 142 indivíduos de *T. rufus*, entre machos (n=51), fêmeas (n=54) e jovens (n=37), e realizamos 221 recapturas. O esforço amostral total de captura foi de 423.360 h.m<sup>2</sup> de rede. Observamos placas de incubação em 59 % das fêmeas capturadas e/ou recapturadas nos meses de fevereiro (n=27) e em 36 % nos meses de maio (n=11), sendo estes considerados os meses de reprodução e os demais de não reprodução (agosto e novembro). Indivíduos jovens entraram na população principalmente no mês de maio (n=28), com poucos em fevereiro (n=3) e agosto (n=6).

#### 3.1 Modelos de Multi-estrato

O teste de aderência (*goodness of fit test* - GOF) “median  $\hat{c}$ ” aplicado no modelo global  $[\Phi_{J(f,.)} \Phi_A^1 \Phi_A^2 \rho_{J(f)} \rho_{A(t)} \Psi_{JA(f)} \Psi_{AJ(f)}]$ , demonstrou baixa sobre-dispersão no nosso conjunto de dados, com  $\hat{c} = 1.255$  (SE= 0.011 e I.C. a 95% = 0.976 - 1.535). Este valor foi utilizado para ajustar o AICc.

Na modelagem do parâmetro de probabilidade de recaptura de adultos o modelo que admitiu variação em função do efeito do ciclo reprodutivo foi melhor ajustado do que aqueles em que este parâmetro foi considerado constante ou temporalmente variado (Tabela 1, modelos 01 - 03). Na modelagem da probabilidade de sobrevivência, dois modelos apresentaram  $\Delta AIC \leq 2$ , explicando juntos 71% da variação dos dados (modelos 04 e 05). No modelo mais bem ajustado (modelo 04), a probabilidade de sobrevivência de jovens foi

considerada constante no tempo e diferente da de adultos, a qual também foi constante e admitiu haver efeito da presença de indivíduos transitórios.

**Tabela 1.** Parâmetros dos Modelos de Multi-estratos analisados para estimar sobrevivência aparente de jovens e adultos, probabilidade de captura e transição do estado de jovem para adulto de *T. rufus* em área de restinga no extremo norte da Mata Atlântica. Em negrito destacamos o valor de AIC do modelo mais bem ajustado para a modelagem dos parâmetros. ( $\hat{c} = 1.255$ ).

	Modelos	AICc	$\Delta$ AICc	wAICc	Nº. Par	Dev.
<b>Modelo Global</b>						
01	$\phi_{J(f,.)} \phi_A^1(.,) \phi_A^{2+}(t*\text{sexo}) p_{J(f)} p_{A(t)} \psi_{JA(f)} \psi_{AJ(f)}$	345.11	25.53	0.00	21	126.69
<b>Modelando a probabilidade de recaptura (p)</b>						
02	$\phi_{J(f,.)} \phi_A^1(.,) \phi_A^{2+}(t*\text{sexo}) p_{J(f)} p_{A(\text{ciclo reprodutivo})} \psi_{JA(f)} \psi_{AJ(f)}$	<b>340.49</b>	20.92	0.00	17	131.70
03	$\phi_{J(f,.)} \phi_A^1(.,) \phi_A^{2+}(t*\text{sexo}) p_{J(f)} p_{A(.,)} \psi_{JA(f)} \psi_{AJ(f)}$	349.17	29.59	0.00	16	142.72
<b>Modelando a probabilidade de sobrevivência (phi)</b>						
04	$\phi_{J(f,.)} \phi_A^1(.,) \phi_A^{2+}(.) p_{J(f)} p_{A(\text{ciclo reprodutivo})} \psi_{JA(f)} \psi_{AJ(f)}$	<b>319.58</b>	0.00	0.43	05	137.52
05	$\phi_{J(f)} = \phi_A^1(.,) = \phi_A^{2+}(.) p_{J(f)} p_{A(\text{ciclo reprodutivo})} \psi_{JA(f)} \psi_{AJ(f)}$	320.40	0.82	0.28	04	140.44
06	$\phi_{J(f,.)} \phi_A^1(.,) \phi_A^{2+}(\text{sexo}) p_{J(f)} p_{A(\text{ciclo reprodutivo})} \psi_{AJ(f)}$	321.63	2.05	0.15	06	137.46
07	$\phi = \phi_{A(.,)} p_{J(f)} p_{A(\text{ciclo reprodutivo})} \psi_{JA(f)} \psi_{AJ(f)}$	325.59	6.01	0.02	03	147.70
08	$\phi_{J(f,.)} \phi_A^1(.,) \phi_A^{2+}(t) p_{J(f)} p_{A(\text{ciclo reprodutivo})} \psi_{JA(f)} \psi_{AJ(f)}$	326.65	7.07	0.01	10	133.82
09	$\phi_{J(f,.)} \phi_{A(.,)} p_{J(f)} p_{A(\text{ciclo reprodutivo})} \psi_{JA(f)} \psi_{AJ(f)}$	327.24	7.66	0.01	04	147.27
10	$\phi_{J(f,.)} \phi_A^1(.,) \phi_A^{2+}(t+\text{sexo}) p_{J(f)} p_{A(\text{ciclo reprodutivo})} \psi_{JA(f)} \psi_{AJ(f)}$	328.82	9.24	0.00	11	133.77
11	$\phi_{J(f,.)} \phi_{A(\text{sexo})} p_{J(f)} p_{A(\text{ciclo reprodutivo})} \psi_{JA(f)} \psi_{AJ(f)}$	329.22	9.64	0.00	05	147.16
12	$\phi_{J(f,.)} \phi_{A(t)} p_{J(f)} p_{A(\text{ciclo reprodutivo})} \psi_{JA(f)} \psi_{AJ(f)}$	336.76	17.18	0.00	10	143.93
13	$\phi_{J(f,.)} \phi_{A(t+\text{sexo})} p_{J(f)} p_{A(\text{ciclo reprodutivo})} \psi_{JA(f)} \psi_{AJ(f)}$	338.88	19.30	0.00	11	143.84
14	$\phi_{J(f,.)} \phi_{A(t*\text{sexo})} p_{J(f)} p_{A(\text{ciclo reprodutivo})} \psi_{JA(f)} \psi_{AJ(f)}$	340.49	20.92	0.00	17	131.70

*Nota: o significado dos símbolos que representam os parâmetros e dos termos entre parênteses (co-variáveis) está contido no anexo I.*

Adotamos como melhor o primeiro modelo na ordem de ajustamento por ser plausível biologicamente, uma vez que admitiu a sobrevivência de jovens e adultos diferentes, ao contrário do segundo mais bem ajustado. A probabilidade de recaptura foi maior entre as sessões do período não-reprodutivo ( $0,70 \pm 0,06$ ) do que entre as sessões do período

reprodutivo ( $0,37 \pm 0,06$ ), enquanto a estimativa de sobrevivência aparente foi maior para adultos ( $0,84 \pm 0,04$ ) do que para os jovens ( $0,54 \pm 0,16$ ).

### **3.2 Modelos de Desenho Robusto Fechado**

O teste de fechamento populacional desenvolvido pelo software *CLOSE TEST* (Stanley & Burnham 1999) demonstrou que a população de *T. rufus* se manteve fechada durante as seis primeiras sessões de captura, com valores de  $p$  não significativos para perdas e ganhos ( $p \geq 0,1$ ), enquanto que nas sessões sete e oito a população se comportou como aberta com valores significativos para perda de indivíduos ( $p = 0.03$  e  $p = 0.006$ , respectivamente). Apesar disso, os modelos de Desenho Robusto Fechado foram rodados com as oito amostragens primárias. O teste de aderência *Bootstrap – GOF*, gerado a partir do modelo global  $\phi_{(.)}^1 \phi_{(t)}^{2+} p_{(t)}$  desenvolvido em CJS, demonstrou haver baixa sobre-dispersão no nosso conjunto de dados. O valor do  $\hat{c}$  gerado (1.60) foi utilizado para ajustar o AICc.

#### **3.2.1 Seleção de Modelos**

A modelagem dos parâmetros de probabilidade de captura ( $p$ ) e recaptura ( $c$ ) demonstrou o efeito do ciclo reprodutivo como uma importante co-variável, explicando melhor a variação dos dados do que aqueles constantes ou de acordo com a precipitação (Tabela 2, modelos 02-06). Baseado no peso ( $w$ ) do AIC, este modelo foi 16,6 vezes melhor do que o segundo mais bem ajustado (modelo 03), que considerou os parâmetros iguais entre si e com efeito da precipitação. Modelando o parâmetro de dispersão temporária, verificamos que o movimento realizado pelos indivíduos da população dentro e fora da área de amostragem pôde ser melhor explicado pelo regime das chuvas do que pelos outros tipos de movimento (markoviano, randômico e nulo) (modelos 07-09). O peso do AIC deste modelo demonstrou que ele foi 1,2 vezes melhor do que o segundo mais bem ajustado para este parâmetro, que considerou o movimento como randômico (modelo 08).

**Tabela 2.** Parâmetros dos Modelos de Desenho Robusto Fechado, analisados para as estimativas de sobrevivência e tamanho populacional de *T. rufus*, seguindo a sequência de modelagem dos parâmetros e em ordem decrescente do valor de AIC<sub>c</sub>. Em negrito destacamos o valor de AIC do modelo mais bem ajustado para a modelagem dos parâmetros. ( $\hat{c} = 1,60$ ).

	Modelos	AICc	$\Delta$ AICc	wAICc	Nº. Par	Dev.
<b>Modelo Global</b>						
01	$\phi^1_{(.)} \phi^{2+}_{(t)} Y_{(m)} p=C_{(t)} N_{(t)}$	342.33	75.41	0.00	58	225.72
<b>Modelando a probabilidade de captura (p) e recaptura (c)</b>						
02	$\phi^1_{(.)} \phi^{2+}_{(t)} Y_{(m)} p_{(\text{ciclo reprodutivo})} C_{(\text{ciclo reprodutivo})} N_{(t)}$	<b>283.90</b>	16.97	0.00	30	250.04
03	$\phi^1_{(.)} \phi^{2+}_{(t)} Y_{(m)} p=C_{(\text{chuva})} N_{(t)}$	289.50	22.58	0.00	28	260.77
04	$\phi^1_{(.)} \phi^{2+}_{(t)} Y_{(m)} p=C_{(\text{ciclo reprodutivo})} N_{(t)}$	293.51	26.58	0.00	29	262.23
05	$\phi^1_{(.)} \phi^{2+}_{(t)} Y_{(m)} p_{(.)}=C_{(.)} N_{(t)}$	301.42	34.49	0.00	34	257.03
06	$\phi^1_{(.)} \phi^{2+}_{(t)} Y_{(m)} p_{(.)} C_{(.)} N_{(t)}$	309.03	42.10	0.00	42	242.40
<b>Modelando a probabilidade de dispersão temporária (y)</b>						
07	$\phi^1_{(.)} \phi^{2+}_{(t)} Y_{(\text{chuva})} p_{(\text{ciclo reprodutivo})} C_{(\text{ciclo reprodutivo})} N_{(t)}$	<b>276.33</b>	9.40	0.00	23	260.01
08	$\phi^1_{(.)} \phi^{2+}_{(t)} Y_{(r)} p_{(\text{ciclo reprodutivo})} C_{(\text{ciclo reprodutivo})} N_{(t)}$	276.70	9.78	0.00	25	255.49
09	$\phi^1_{(.)} \phi^{2+}_{(t)} Y_{(0)} p_{(\text{ciclo reprodutivo})} C_{(\text{ciclo reprodutivo})} N_{(t)}$	284.01	17.09	0.00	19	277.25
<b>Modelando a probabilidade de sobrevivência aparente (<math>\phi</math>)</b>						
10	$\phi^1_{(.)} \phi^{2+}_{(\text{ciclo reprodutivo})} Y_{(\text{chuva})} p_{(\text{ciclo reprodutivo})} C_{(\text{ciclo reprodutivo})} N_{(t)}$	266.92	0.00	0.47	19	260.16
11	$\phi_{(\text{ciclo reprodutivo})} Y_{(\text{chuva})} p_{(\text{ciclo reprodutivo})} C_{(\text{ciclo reprodutivo})} N_{(t)}$	<b>267.61</b>	0.69	0.33	18	263.19
12	$\phi^1_{(.)} \phi^{2+}_{(.)} Y_{(\text{chuva})} p_{(\text{ciclo reprodutivo})} C_{(\text{ciclo reprodutivo})} N_{(t)}$	269.72	2.80	0.12	18	265.30
13	$\phi^1_{(.)} \phi^{2+}_{(\text{chuva})} Y_{(\text{chuva})} p_{(\text{ciclo reprodutivo})} C_{(\text{ciclo reprodutivo})} N_{(t)}$	271.08	4.15	0.06	19	264.31
14	$\phi_{(.)} Y_{(\text{chuva})} p_{(\text{ciclo reprodutivo})} C_{(\text{ciclo reprodutivo})} N_{(t)}$	274.54	7.62	0.01	17	272.43
15	$\phi_{(\text{chuva})} Y_{(\text{chuva})} p_{(\text{ciclo reprodutivo})} C_{(\text{ciclo reprodutivo})} N_{(t)}$	276.83	9.90	0.00	18	272.40
16	$\phi_{(t)} Y_{(\text{chuva})} p_{(\text{ciclo reprodutivo})} C_{(\text{ciclo reprodutivo})} N_{(t)}$	278.19	11.27	0.00	23	261.88

*Nota: o significado dos símbolos que representam os parâmetros e dos termos entre parênteses (co-variáveis) está contido no anexo I.*

Os dois modelos mais bem ajustados para sobrevivência aparente explicaram juntos 80% da variação dos dados (modelos 10 e 11). Ambos assumiram a hipótese de que a sobrevivência aparente é afetada pelo fator ciclo reprodutivo, com o melhor admitindo ainda o efeito de indivíduos transitórios. Através do peso do AIC, observamos que modelo mais bem ajustado explicou 47% da variação dos dados, sendo ainda 1,4 vezes melhor que o segundo,



que explicou 33,2% da variação dos dados. Apesar disso, decidimos não usar o primeiro modelo na ordem de ajustamento por apresentar estimativas de sobrevivência aparente com intervalos de confiança muito grandes. Como se mostraram bastante parecidos, adotamos o segundo melhor por ser capaz de fornecer valores mais bem estimados para os parâmetros de interesse (Tabela 3).

**Tabela 3.** Estimativas de sobrevivência aparente (trimestral), dispersão temporária, probabilidade de captura, recaptura e tamanho populacional do modelo de Desenho Robusto Fechado adotado para estimar parâmetros populacionais de *T. rufus* em área de restinga no extremo norte da Mata Atlântica.

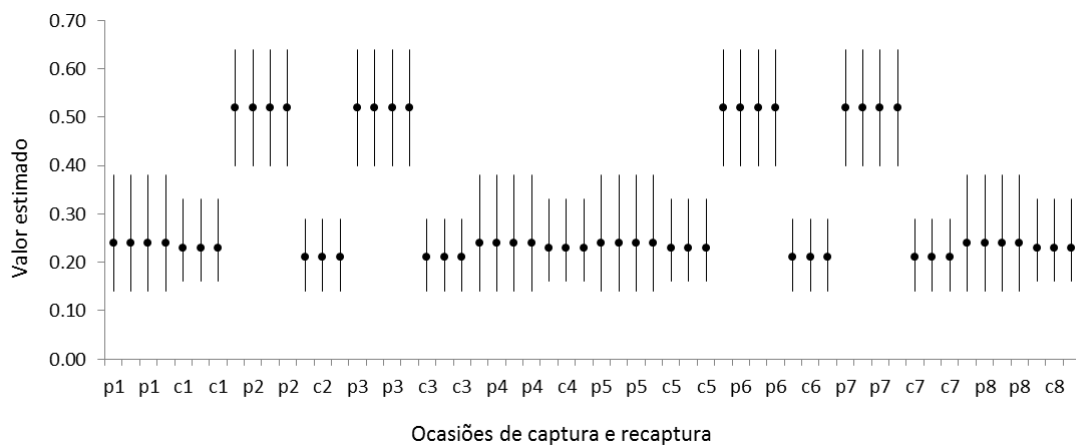
Parâmetro	Estimativa	Erro padrão	Intervalo de Confiança	
			máx	mín
$\Phi$ (não reprodução)	0.92	0.10	0.99	0.38
$\Phi$ (reprodução)	0.40	0.09	0.59	0.23
$\gamma''$ (chuva)1	0.42	0.80	0.58	0.28
$\gamma''$ (chuva)2	0.48	0.13	0.72	0.24
$\gamma''$ (chuva)3	0.49	0.14	0.74	0.24
$\gamma''$ (chuva)4	0.39	0.10	0.59	0.22
$\gamma''$ (chuva)5	0.38	0.10	0.60	0.20
$\gamma''$ (chuva)6	0.41	0.08	0.58	0.25
$\gamma''$ (chuva)7	0.47	0.12	0.70	0.25
$\gamma'$ (chuva)1	0.04	0.13	0.95	0.00
$\gamma'$ (chuva)2	0.03	0.10	0.95	0.00
$\gamma'$ (chuva)3	0.85	0.13	0.97	0.41
$\gamma'$ (chuva)4	0.89	0.11	0.99	0.42
$\gamma'$ (chuva)5	0.69	0.19	0.92	0.27
$\gamma'$ (chuva)6	0.61	0.16	0.94	0.00
$p$ (não reprodução)	0.24	0.06	0.39	0.13
$p$ (reprodução)	0.51	0.07	0.65	0.37
$c$ (não reprodução)	0.23	0.04	0.33	0.16
$c$ (reprodução)	0.21	0.03	0.29	0.14
N1	39.53	8.73	56.64	22.41
N2	23.79	1.73	27.19	20.38
N3	16.37	1.40	19.14	13.61
N4	15.80	4.49	24.61	6.99
N5	55.84	11.53	78.45	33.22
N6	37.55	2.29	42.05	33.04
N7	10.01	1.09	12.16	7.86
N8	21.73	5.58	32.68	10.78

$\phi$ : sobrevivência aparente,  $\gamma$ : dispersão temporária,  $p$ : probabilidade de captura,  $c$ : probabilidade de recaptura e  $N$ : tamanho populacional.

Ao testarmos o efeito da co-variável ciclo reprodutivo no modelo 11, observamos um efeito médio entre as estações reprodutiva e não reprodutiva de 5,2%, sem que o intervalo de confiança cruzasse o zero (IC 95% = 0,16 - 0,87). Dessa forma, essa diferença foi importante e concluímos que o efeito do ciclo reprodutivo biologicamente significativo, tornando este modelo adequado para estimar o parâmetro de sobrevivência.

### 3.2.2 Estimativas

As estimativas de  $p$  e  $c$  mostraram que durante o período reprodutivo a probabilidade de captura ( $0.51 \pm 0.07$ ) foi mais de duas vezes maior que a de recaptura ( $0.21 \pm 0.03$ ). Já durante o período não reprodutivo as chances de captura ( $0.24 \pm 0.06$ ) e de recaptura ( $0.23 \pm 0.04$ ) semelhantes entre si e semelhantes à estimativa de recaptura no período reprodutivo (Figura 6).

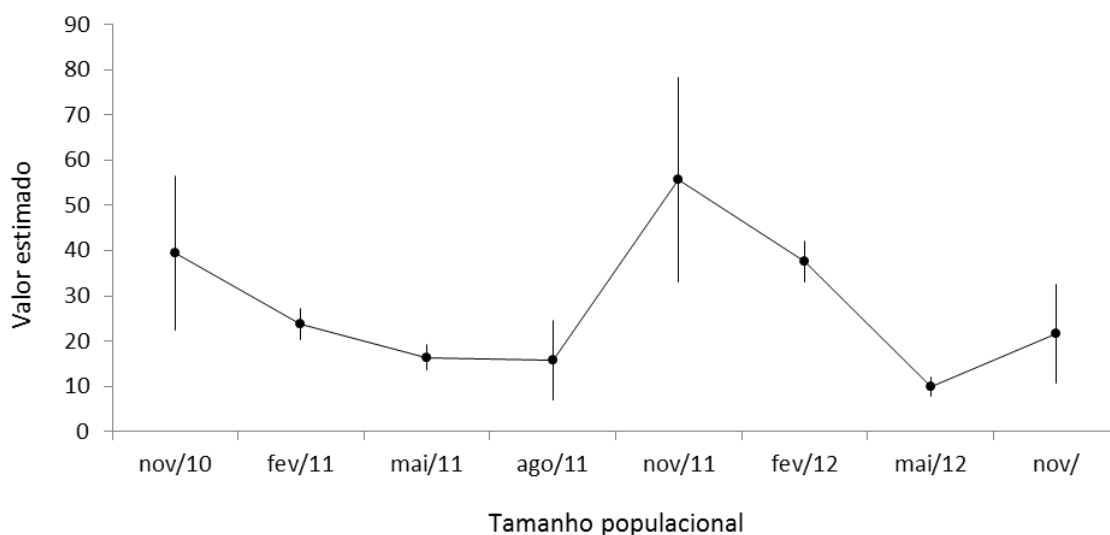


**Figura 6.** Estimativas de probabilidades de captura ( $p$ ) e recaptura ( $c$ ) com intervalos de confiança a 95%, para a população de *T. rufus*, geradas pelo melhor modelo adotado, o qual admite variação entre período reprodutivo (sessões 2, 3, 6 e 7) e não reprodutivo (sessões 1, 4, 5 e 8).

Em relação à dispersão temporária, observamos para  $\gamma''$  valores estimados próximos entre si e com intervalos de confiança sobrepostos, ou seja, houve pouca variação deste parâmetro com as variações na precipitação. Já para  $\gamma'$  observamos uma tendência de

diminuição dessa probabilidade com aumento da precipitação. No entanto é importante ressaltar que durante as sessões mais secas as estimativas de  $\gamma'$  estiveram associadas a intervalos de confiança muito grandes (Tabela 3).

Para o parâmetro de sobrevivência aparente verificamos uma maior chance de sobreviver durante o período não reprodutivo ( $0,92 \pm 0,1$ ) do que durante o período reprodutivo ( $0,40 \pm 0,09$ ). Estes resultados geraram um valor de sobrevivência anual de 0,34. Nas estimativas de tamanho populacional (N) verificamos picos de abundância nos meses de novembro, com tendência de queda nos dois períodos de amostragem seguintes, fevereiro e maio (Figura 7). Em maio de 2012 observamos uma queda bastante acentuada, diferente do observado no mesmo mês do ano anterior. No primeiro ano o tamanho populacional praticamente se manteve entre as sessões três e quatro, passando de  $16,4 \pm 1,4$  indivíduos em maio para  $15,8 \pm 4,4$  em agosto, enquanto que no segundo ano a população dobrou durante o mesmo período, passando de  $10,0 \pm 1,0$  para  $21,7 \pm 5,5$  indivíduos.



**Figura 7.** Estimativas de tamanho populacional com intervalos de confiança a 95%, para a população de *T. rufus* em uma área de  $\approx 12$ ha, no extremo norte da Mata Atlântica. Note que apesar dos valores serem diferentes, nov/11 e fev/12 seguem a mesma tendência de nov/10 e fev/11. Note ainda a acentuada queda em mai/12.

#### 4. DISCUSSÃO

Fornecemos aqui a primeira estimativa de sobrevivência intra-anual de *T. rufus*. Observamos que a sobrevivência intra-anual está correlacionada ao ciclo reprodutivo, onde verificamos menor chance de sobreviver durante o período reprodutivo ( $40\% \pm 9\%$ ) se comparada ao período não reprodutivo ( $92\% \pm 10\%$ ). Este resultado sugere um custo reprodutivo, o qual foi capaz de reduzir a menos da metade a sobrevivência da população durante a reprodução, evidenciando um *trade-off* entre sobreviver e se reproduzir (Stuchbury & Morton 2001). Resultado semelhante foi observado por Sankamethawee et al. (2011) para *Alophoixus pallidus* no nordeste da Tailândia, embora com menor variação entre as estações ( $89\% \pm 2\%$  na estação reprodutiva e  $96\% \pm 2\%$  na estação não reprodutiva).

Comumente, os trabalhos que tratam do custo reprodutivo em aves o medem a nível individual, principalmente através da correlação entre fecundidade e sobrevivência de fêmeas (Sendecka et al. 2007) ou através da manipulação de ninhadas, correlacionando perda de massa com a reprodução (Merilä & Wiggins 1997). Aqui, geramos resultados em termos populacionais, demonstrando as consequências para a sobrevivência em resposta ao investimento reprodutivo por parte da população.

O esforço reprodutivo é resultado da energia consumida para produção de ovos, defesa de ninho, alimentação de filhotes e do aumento nas taxas de mortalidade devido à reprodução (Weimerskirch 1992, Slagsvold & Dale 1996, Stuchbury & Morton 2001). Acreditamos que para esta população de *T. rufus* o maior desgaste energético ocorra durante a construção de ninho e entrega de alimento para ninhegos, eventos nos quais macho e fêmea participam (Hilty 2011). Somado ao desgaste, que torna os indivíduos debilitados e susceptíveis a doenças (Slagsvold & Dale 1996), durante estes eventos existe alta pressão de predação devido a maior movimentação dos indivíduos e conseqüentemente maior detecção pelos predadores (Ghalambor & Martin 2001).

Apesar de ser esperado elevada sobrevivência anual para espécies de aves de regiões tropicais (Martin 1996, Ricklefs 2000), a menor chance de sobreviver durante a reprodução contribuiu para uma estimativa baixa (34%). Esse resultado torna clara a importância da coleta de dados em mais de um período do ano, ao contrário do observado na maioria dos trabalhos que tratam de sobrevivência. Além disso, utilizamos os modelos de Desenho Robusto Fechado, que conforme o sugerido por Ruiz-Gutiérrez et al. (2012), é indicado para espécies frugívoras, como o *T. rufus*, por apresentarem elevadas taxas de dispersão temporária.

A sobrevivência anual de *T. rufus* já havia sido estimada por Johnston et al. (1997) em uma área de 7,5 ha em Trinidad, durante 10 anos. Através do modelo de Cormack-Jolly-Seber (CJS), esses autores observaram uma estimativa de  $60\% \pm 6\%$ . No entanto, apenas parte das coletas aconteceu durante a estação reprodutiva, o que sugere valores subestimados. Divergências nas estimativas de sobrevivência anual entre populações de uma mesma espécie também foram verificadas por Blake & Louiselle (2008) no Equador para quatro espécies igualmente estudadas por Jullien & Clobert (2000) na Guiana Francesa. A maior diferença foi para *Pithys albifrons*, que variou de  $27\% \pm 6\%$  a  $80\% \pm 5\%$ .

Comparando nossas estimativas com outras observadas em trabalhos desenvolvidos nos neotrópicos (Tabela 4), observamos que seis apresentaram estimativas de sobrevivência anual próximas à encontrada pelo presente estudo (*Glyphorhynchus spirurus* = 36%, *Microbates cinereiventris* = 33%, *Mionectes oleagineus* = 32%, *Pithys albifrons* = 36%, *Sitta carolinensis* = 35% e *Turdus albicollis* = 34%; Karr et al. 1990, Jullien & Clobert 2000, Blake & Louiselle 2008). Portanto, nosso resultado é somado a esses e a outros que não corroboram com o padrão de alta sobrevivência para aves tropicais e do hemisfério sul.

**Tabela 4.** Estimativas médias de sobrevivência aparente ( $\phi$ ) e os respectivos valores máximos e mínimos estimados para aves neotropicais.

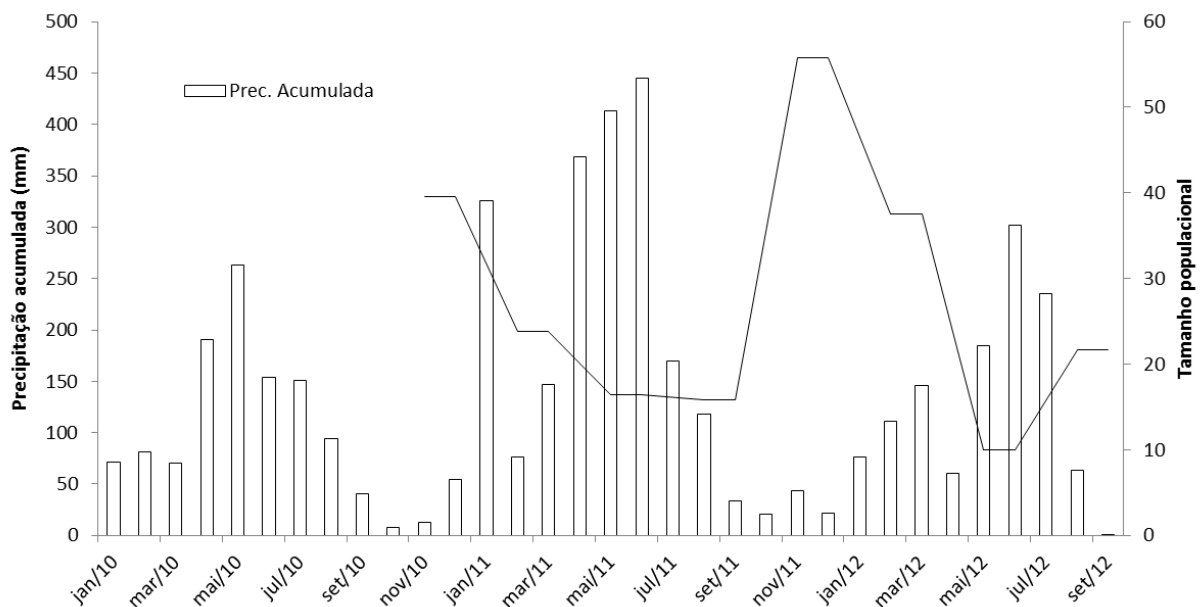
Fonte	Sobrevivência ( $\pm$ DP)			Localização	
	Nº de espécies	estimativa média	estimativa máxima		estimativa mínima
Karr et al. 1990	25	0.56 ( $\pm$ 0.02)	0.73 ( $\pm$ 0.05)	0.33 ( $\pm$ 0.09)	Panamá
Faaborg & Arendt 1995	09	0.68 ( $\pm$ 0.04)	0.79 ( $\pm$ 0.04)	0.51	Porto Rico
Johnstone et al. 1997	17	0.65 ( $\pm$ 0.10)	0.84 ( $\pm$ 0.05)	0.45 ( $\pm$ 0.07)	Trinidade
Brawn et al. 2000	11	0.58 ( $\pm$ 0.03)	0.73 ( $\pm$ 0.04)	0.41 ( $\pm$ 0.07)	Panamá
Jullien & Clobert 2000	17	0.63 ( $\pm$ 0.16)	0.87 ( $\pm$ 0.05)	0.34 ( $\pm$ 0.07)	Guiana Francesa
Parker et al. 2006 <sup>a</sup>	05	0.57 ( $\pm$ 0.12)	0.86 ( $\pm$ 0.10)	0.56 ( $\pm$ 0.11)	Equador
Pearce-Higgins et al. 2007	01	0.67	-	-	Bolívia
Blake & Loiselle 2008	31	0.58 ( $\pm$ 0.02)	0.80 ( $\pm$ 0.15)	0.32 ( $\pm$ 0.09)	Equador
Ruiz-Gutiérrez et al. 2008 <sup>b</sup>	01	0.80 ( $\pm$ 0.11)	0.97 ( $\pm$ 0.15)	0.74 ( $\pm$ 0.06)	Costa Rica
França & Marini 2010	01	0.78 ( $\pm$ 0.06)	-	-	Brasil
Pichorim & Monteiro-Filho 2010 <sup>a</sup>	01	0.88 ( $\pm$ 0.07)	-	-	Brasil

<sup>a</sup> Inclui Apodiformes, <sup>b</sup> espécie estudada em mais de uma área.

Estimamos a sobrevivência aparente para indivíduos adultos de *T. rufus* maior do que a de jovens. Indivíduos jovens apresentam menor habilidade em forragear em busca de alimento e perceber potenciais predadores, levando a maiores taxas de mortalidade e fazendo com que a sobrevivência em aves aumente com a idade (Anders et al. 1997, Saether & Bakke 2000, Hernandez-Matias et al. 2011). Logo, essa diferença é comumente observada em estudos tanto em aves de regiões tropicais e do hemisfério sul quanto de regiões temperadas do norte (Gardali et al. 2003, Tarwater et al. 2011).

No presente trabalho, as estimativas de tamanho populacional caíram durante a estação reprodutiva (fevereiro e maio) se comparadas com as do mês que antecede este período (novembro), aumentando pouco em agosto, momento que marca o início da estação não reprodutiva. Este resultado evidencia mais uma vez o custo reprodutivo para esta população de *T. rufus*. O risco adicional admitido pelo par reprodutor durante a nidificação e cuidado com a prole (Ricklefs 2000, Tarwater et al. 2011) possivelmente aumentaram as taxas de mortalidade durante a reprodução, causando redução no tamanho populacional.

Observamos pronunciada diferença nos valores das estimativas de tamanho populacional no mês de novembro para os anos de 2010 e 2011. Atribuímos a essa diferença o maior recrutamento de jovens para a população adulta durante novembro de 2011, uma vez que no primeiro trimestre deste ano, período que marca o início da reprodução, ocorreu maior precipitação em comparação ao mesmo período em 2010 (Figura 8), possivelmente aumentando a disponibilidade de alimento para os meses seguintes. Recursos alimentares em abundância resultam num aumento nas taxas de entrega de alimentos pelos pais e consequentemente em taxas de crescimento mais rápidas e filhotes mais viáveis (Tremblay et al. 2003, Martin et al. 2011).



**Figura 8.** Precipitação acumulada dos anos de 2010, 2011 e 2012 em Parnamirim - RN e a curva de flutuação populacional observada para *T. rufus* numa área de  $\approx 12$  ha no extremo norte da Mata Atlântica. (Fonte: Empresa de Pesquisa Agropecuária do Rio Grande do Norte - EMPARN).

A baixa precipitação no primeiro trimestre de 2012 e nos meses subsequentes, aliado ao investimento reprodutivo, comprometeu o tamanho populacional em maio desse mesmo ano, evidenciado na queda de  $37,55 \pm 2,29$  indivíduos em fevereiro para  $10,01 \pm 1,09$  em maio (Figura 8). Além disso, durante o ano de 2012, grande parte do nordeste brasileiro sofreu com

a seca excessiva. Esse evento extremo deve ter influenciado padrões migratórios e de deslocamento de várias espécies. Como exemplo, observamos em nossa área amostral a entrada em massa de indivíduos de *Turdus amarochalinus*, potencial competidor de *T. rufus* por apresentarem hábitos semelhantes (Collar 2005, Hilty 2011). Dos 269 eventos de captura e recapturas desta espécie durante o período de estudo, 203 aconteceram no ano de 2012 com picos em maio (66 eventos) e junho (62), ocorrendo aumento na densidade e conseqüentemente na competição, o que provavelmente contribuiu para evasão e/ou mortalidade de *T. rufus* na área, reduzindo o tamanho populacional.

Parâmetros populacionais inversamente correlacionados com a densidade já foram propostos há muito tempo (Nicholson 1933, Lack 1954, Lack 1966, Newton 1998) considerando indivíduos da mesma espécie. No entanto, o aumento da densidade de espécies competidoras também pode exercer efeito semelhante. Além disso, a dependência de densidade parece ser mais comum em residentes do que em migrantes (Both 2000). Em todos os casos, as relações de dependência da densidade foram pouco investigadas se se repetem no espaço e no tempo (Krebs 2002). Por isso, necessitamos saber como os indivíduos são influenciados por fatores ligados a densidade e porque variam em suas respostas às mudanças de suprimentos, competidores, predadores, parasitas, doenças e clima.

Embora o presente estudo tenha sido conduzido com apenas uma espécie, acreditamos que nossos resultados contribuem para o entendimento e preenchimento de lacunas no conhecimento da história de vida de aves de regiões tropicais. Além do mais, a coleta de dados em mais de um período do ano possibilitou avaliar a interferência da reprodução e também de variáveis ambientais, como a chuva, sobre os parâmetros populacionais. Vale ressaltar que apesar das nossas análises terem sido geradas com dados coletados em um período menor, comparado a outros trabalhos semelhantes, o esforço



empenhado na execução do nosso desenho amostral permitiu estimativas plausíveis para os parâmetros de interesse.

Por fim, tem-se tentado estimar a sobrevivência e o tamanho populacional de animais por mais de meio século, primeiramente com as espécies de valor comercial, posteriormente com espécies com problemas de conservação. Não devemos ser historiadores ambientais, devemos ser capazes de previsões para podermos manejar populações no espaço e no tempo. Sugerimos que mais trabalhos como este sejam desenvolvidos nos neotrópicos, em especial no Brasil pela escassez de estudos com esse caráter, e que sejam testadas co-variáveis relacionados com qualidade do habitat e alterações ambientais, de forma a podermos gerar modelos cada vez mais confiáveis para previsões de tendências.

## 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anders, A., Dearborn, D. C., Faaborg, J. & Thompson, F. R. 1997. Juvenile survival in a population of neotropical migrant birds. *Conservation Biology*, 11(3): 698-707.
- Blake, J. G. & Loiselle, B. A. 2002. Manakins (Pipridae) in second-growth and old-growth forests: patterns of habitat use, movement, and survival. *The Auk*, 119(1): 132-148.
- Blake, J. G. & Loiselle, B. A. 2008. Estimates of apparent survival rates for forest birds in Eastern Ecuador. *Biotropica*, 40(4): 485–493.
- Both, C. 2000. Density dependence of avian clutch size in resident and migrant species: is there a constraint on the predictability of competitor density? *Journal of Avian Biology*, 31: 412–417.
- Brawn, J. D., Karr, J. R., Nichols J. D. & Robinson, W. D. 1999. Demography of tropical forest birds in Panama: how do transients affect estimates of survival rates? *Proceedings of the International Ornithological Conference*, 22: 297-305.
- Bryant, D. M. 1979. Reproductive costs in the house martin (*Delichon urbica*). *Journal of Animal Ecology*, 48: 655-675.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R. 2002. *Model selection and inference: a practical information-theoretic approach*. 2<sup>nd</sup> ed. Springer-Verlag, New York, NY, USA.
- Cestaro, L. A. 2002. *Fragmentos de Florestas Atlânticas no Rio Grande do Norte: relações estruturais, florísticas e fitogeográficas*. Tese de Doutorado. Universidade Federal de São Carlos. São Carlos – SP. 149p.
- Clavel, J., Robert, A., Devictor, V. & Julliard, R. 2008. Abundance estimation with a transient model under the Robust Design. *Journal of Wildlife Management*, 72(5): 1203-1210.

- Collar, N. 2005. Family Turdidae (Thrushes). Pp. 514–807 in: del Hoyo, J., Elliott, A. & Christie, D. A. Eds. Handbook of the Birds of the World. Vol. 10. Cuckoo-shrikes to Thrushes. Lynx Edicions, Barcelona, Spain.
- Conn, P. B., Doherty, P. F. Jr. & Nichols, J. D. 2005. Comparative demography of new world populations of Thrushes (*Turdus spp.*): comment. *Ecology*, 86(9): 2536–2541.
- Cooch, E. & White, G. 2012. Program MARK: A Gentle Introduction. 11<sup>a</sup> ed., 929p.
- Faaborg, J. & Arendt, W. J. 1995. Survival rates of Puerto Rican birds: are Islands really that different? *The Auk*, 112(2): 503-507.
- Faaborg, J., Arendt, W. J. & Kaiser, M. S. 1984. Rainfall correlates of bird population fluctuations in a Puerto Rican dry forest: a nine year study. *The Wilson Bulletin*, 96(4): 575–593.
- França, L. F. & Marini, M. A. 2010. Negative population trend for Chapada Flycatchers (*Suiriri islerorum*) despite high apparent annual survival. *Journal of Field Ornithology*, 81(3):227–236.
- Galetti, M. & Pizo, M. A. 1996. Fruit eating by birds in a forest fragment in southeastern Brazil. *Ararajuba*, 4: 71-79.
- Gardali, T., Barton, D. C., White, J. D. & Geupel, G. R. 2003. Juvenile and adult survival of swainson's thrush (*Catharus ustulatus*) in coastal California: annual estimates using capture–recapture analyses. *The Auk*, 120(4): 1188-1194.
- Ghalambor, C. K. & Martin, T. E. 2001. Fecundity-survival trade-offs and parental risk-taking in birds. *Science*, 292: 494-497.

- Golet, G. H., Schmutz, J. A., Irons, D. B. & Estes, J. A. 2004. Determinants of reproductive costs in the long-lived black-legged kittiwake: a multiyear experiment. *Ecological Monographs*, 74(2): 353-372.
- Griffith, B., Scott, J. M., Carpenter, J. W. & Reed, C. 1989. Translocation as a Species Conservation Tool: Status and Strategy. *Science*, 245: 477-480.
- Hernandez-Matias, A., Real, J., Pradel, R., Ravayrol, A. & Vincent-Martin, N. 2011. Effects of age, territoriality and breeding on survival of Bonelli's Eagle *Aquila fasciata*. *Ibis*, 153: 846–857.
- Hilty, S. L. 2011. Family Thraupidae (Tanagers). Pp. 46-329 in: 807 in: del Hoyo, J., Elliott, A. & Christie, D. A. Eds. *Handbook of the Birds of the World. Vol. 16. Tanagers to New World Blackbirds*. Lynx Edicions, Barcelona, Spain.
- Johnston, P. J., Peach, W. J., Gregory, R. D. & White, S. A. 1997. Survival rates of tropical and temperate passerines: a Trinidadian perspective. *The American Naturalist*, 150(6): 771-779.
- Jullien, M. & Clobert, J. 2000. The survival value of flocking in neotropical birds: reality or fiction? *Ecology*, 81(12): 3416-3430.
- Karanth, K., Nichols, J. D., Kumar N. S. & Hines J. E. 2006. Assessing tiger population dynamics using photographic capture-recapture sampling. *Ecology*, 87(11): 2925–2937.
- Karr, J. R., Nichols, J. D., Klimkiewicz, M. K. & Brawn, J. D. 1990. Survival rates of birds tropical and temperate forests: will the dogma survive? *The American Naturalist*, 136: 277-291.
- Kendall, W. L., Nichols, J. D. & Hines J. E. 1997. Estimating temporary emigration using capture–recapture data with Pollock's Robust Design. *Ecology*, 78(2): 563–578.

- Krebs, C. J. 2002 Two complementary paradigms for analyzing population dynamics. *Phil. Trans. R. Soc. Lond., B* 357: 1211-1219.
- Lack, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford Univ. Press, Oxford. 343pp.
- Lack, D. 1966. *Population Studies of Birds*. Clarendon Press, Oxford. 341 pp.
- Lebreton, J. D. & Pradel, R. 2002. Multistate recapture models: modeling incomplete individual histories. *Journal of Applied Statistics*, 29: 353-369.
- Loiselle, B. A. & Blake, J. G. 1992. Population variation in tropical bird community - Implications for conservation. *BioScience*, 42(11): 838–845.
- Martin, E. T. 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? *Journal of Avian Biology*, 27(4): 263-278.
- 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(6): 1607–1622.
- Merilä, J. & Wiggins, D. A. 1997. Mass loss in breeding Blue Tits: the role of energetic stress. *Journal of Animal Ecology*, 66(4): 452-460.
- Myers, N., Mittermeier, A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspot for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858.
- Newton, I. 1998. *Population limitation in birds*. Academic Press, San Diego, London, 597 pp.
- Nicholson, A. J. 1933. The balance of animal population. *Journal of Animal Ecology*, 2: 132-178.

- Nimer, E. 1972. Climatologia da região nordeste do Brasil: introdução à climatologia dinâmica. *Revista Brasileira de Geografia*, 34(1): 3-51.
- Oliveira-Filho, A. T. & Fontes, M. A. L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica*, 32:793-810.
- Pichorim, M. & Monteiro-Filho, E. L. A. 2010. Population size, survival, longevity, and movements of the biscutate swift in Southern Brazil. *Ann. Zool. Fennici*, 47: 123-132.
- Pollock, K. H. 1982. A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *Journal of Wildlife Management*, 46:757–760.
- Pradel, R. & Lebreton, J. D. 1999. Comparison of different approaches to the study of local recruitment of breeders. *Bird Study*, 46: 74-81.
- Pradel, R., Hines, J. E., Lebreton, J. D. & Nichols, J. D. 1997. Capture-recapture survival models taking account of transients. *Biometrics*, 53: 60-72.
- Ribeiro, M. C., Metzger, J. P., Martensen, A. C., Ponzoni, F. J. & Hirota, M. M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, 142: 1141–1153.
- Ricklefs, R. E. 2000. Lack, Skutch and Moreau: The early development of life-history thinking. *The Condor*, 102: 3-8.
- Rigley, R. S. & Tudor, G. 1989. *The birds of South America*. University Texas Press, Austin. Vol. I +516p.
- Ruiz-Gutiérrez, V., Doherty, P. F., Santana, E. C. Jr., Martínez, S. C., Schondube, J., Munguía H. V. & Iñigo-Elias, E. 2012. Survival of resident neotropical birds: considerations for sampling

and analysis based on 20 years of bird-banding efforts in Mexico. *The Auk*, 129(3): 500-509.

Ruiz-Gutiérrez, V., Gavin, T. A. & Dhondt A. A. 2008 Habitat fragmentation lowers survival of a tropical forest bird. *Ecological Applications*, 18(4): 838-846.

Saether, B. E. & Bakke, O. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology*, 81(3): 642-653.

Sandercock, B. K. 2006. Estimation of demographic parameters from live-encounter data: a summary review. *Journal of Wildlife Management*, 70(6): 1504-1520.

Sankamethawe, W., Pierce, A. J., Hardesty, B. D. & Gale, G. A. 2011. Seasonal variability in survivorship of a cooperatively breeding tropical passerine. *Ecol. Res.*, 26: 429–436.

Schaefer, H. C., Eshiamwata, G. W., Munyekenye, F. B., Griebeler, E. M. & Böhning-Gaese, K. 2006. Monthly survival of African *Sylvia* warblers in a seasonally arid tropical environment. *Ibis*, 148: 411–424.

Sekercioglu, H. C., Ehrlich, P. R., Daily, G. C., Aygen, D., Goehring, D. & Sandí, R. F. 2002. Disappearance of insectivorous birds from tropical forest fragments. *PNAS*, 99(1): 263-267.

Sendecka, J., Cichon, M. & Gustafsson, L. 2007. Age-dependent reproductive costs and the role of breeding skills in the Collared flycatcher. *Acta Zoologica (Stockholm)* 88: 95-100.

Shaffer, M. L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *BioScience*, 31: 131-134.

Sharp, P. J. 1996. Strategies in avian breeding cycles. *Animal Reproduction Science*, 42: 505-513.

Sick, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. 2ª edição. Rio de Janeiro, Ed. Nova Fronteira. 862p.

- Silva, J. V. C., da Conceição, B. S., Anciães, M. 2012. Uso de florestas secundárias por aves de sub-bosque em uma paisagem fragmentada na Amazônia central. *Acta Amazonica*, 42(1): 73-80.
- Slagsvold, T. & Dale, S. 1996. Disappearance of female pied flycatchers in relation to breeding stage and experimentally induced molt. *Ecology*, 77 (2): 461-471.
- Stanley, T. R. & Burnham, K. P. 1999. A closure test for time-specific capture-recapture data. *Environmental and Ecological Statistics*. 6(2): 197-209.
- Stanley, T. R. & Richards, J. D. 2005. Software Review: A program for testing capture-recapture data for closure. *Wild Society Bulletin*, 33(2): 782-785.
- Straube, F. C. & Bianconi, G. V. 2002. Sobre a grandeza e a unidade utilizada para estimar esforço de captura com utilização de redes-de-neblina. *Chiroptera Neotropical*, 8: 150-152.
- Stutchbury, B. J. M. & Morton, E. S. 2001. *Behavioral Ecology of Tropical Birds*. Academic Press, San Diego, 165 pp.
- Tarwater, C. E., Ricklefs, R. E., Maddox, J. D. & Brawn, J. D. 2011. Pre-reproductive survival in a tropical bird and its implications for avian life histories. *Ecology*, 92(6): 1271–1281.
- Thomson, D. L., Baillie, S. R. & Peach, W. J. 1997. The demography and age-specific annual survival of a song thrushes during periods of population stability and decline. *Journal of Animal Ecology*, 66: 414-424.
- Tremblay, I., Thomas, D. W., Lambrechts, M. M., Blondel, J. & Perret, P. 2003. Variation in blue tit breeding performance across gradients in habitat richness. *Ecology*, 84(11): 3033-3043.



Weimerskirch, H. 1992. Reproductive effort in long-lived birds: age-specific patterns of condition, reproduction and survival in the wandering albatross. *OIKOS*, 64: 464-47.

White, G. C. & Burnham, K. P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46: 120-139.

## ANEXOS

**Anexo 1.** Significado dos símbolos que representam os parâmetros e as co-variáveis utilizados na nomenclatura dos modelos contidos nas tabelas 1 e 2.

Parâmetro / Co-variável	Significado
$\phi_J$	probabilidade de sobrevivência de jovens
$\phi_A^1$	probabilidade de sobrevivência de adultos transitórios
$\phi_A^{2+}$	probabilidade de sobrevivência de adultos residentes
$\phi_A$	probabilidade de sobrevivência geral de adultos
$p_J$	probabilidade de recaptura de jovens
$p_A$	probabilidade de recaptura de adultos
$p$	probabilidade de captura (desenho robusto)
$c$	probabilidade de recaptura (desenho robusto)
$\psi_{JA}$	probabilidade de jovens se tornarem adultos
$\psi_{AJ}$	probabilidade de adultos se tornarem jovens
$\gamma$	probabilidade de dispersão temporária
(f)	parâmetro fixo em determinadas sessões
(sexo)	parâmetro variando entre sexos
(t)	parâmetro variando no tempo
(t+sexo)	parâmetro variando no tempo e entre sexos
(t*sexo)	parâmetro variando com a interação entre tempo e sexo
(.)	parâmetro constante
(ciclo anual)	parâmetro variando entre estação reprodutiva e não reprodutiva
(chuva)	parâmetro variando de acordo com a precipitação acumulada
(m)	parâmetro variando de acordo com movimento markoviano
(r)	parâmetro variando de acordo com movimento randômico
(0)	parâmetro variando de acordo com movimento nulo