



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO NORTE

CENTRO DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

THANYRIA POLLYNEIDE FRANÇA CÂMARA

DEMOGRAFIA DE *Tangara cayana* (AVES: THRAUPIDAE) EM UM
FRAGMENTO DE RESTINGA NO EXTREMO NORTE DE
DISTRIBUIÇÃO DA MATA ATLÂNTICA

NATAL/RN

MARÇO - 2017

THANYRIA POLLYNEIDE FRANÇA CÂMARA

DEMOGRAFIA DE *Tangara cayana* (AVES: THRAUPIDAE) EM UM
FRAGMENTO DE RESTINGA NO EXTREMO NORTE DA MATA
ATLÂNTICA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-
Graduação em Ciências Biológicas da
Universidade Federal do Rio Grande do Norte,
como requisito para obtenção do título de
Mestre em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Mauro Pichorim

NATAL / RN

MARÇO – 2017

Universidade Federal do Rio Grande do Norte - UFRN
Sistema de Bibliotecas - SISBI

Catálogo de Publicação na Fonte. UFRN - Biblioteca Setorial Prof. Leopoldo Nelson - -Centro de Biociências - CB

Câmara, Thanyria Pollyneide França.

Demografia de *Tangara cayana* (Aves: Thraupidae) em um fragmento de restinga no extremo Norte de distribuição da Mata Atlântica / Thanyria Pollyneide França Câmara. - Natal, 2017.
38 f.: il.

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

Orientador: Prof. Dr. Mauro Pichorim.

1. Aves Tropicais - Dissertação. 2. Taxas de Sobrevivência - Dissertação. 3. Dispersão Temporária - Dissertação. 4. Desenho Robusto - Dissertação. 5. MARK - Dissertação. I. Pichorim, Mauro. II. Universidade Federal do Rio Grande do Norte. III. Título.

RN/UF/BSE-CB

CDU 598.2

AGRADECIMENTOS

Agradeço a minha família e amigos, pelo amor, incentivo e apoio incondicional. Ao meu orientador Prof. Dr. Mauro Pichorim por seus ensinamentos diários ao longo de vários anos e exemplo de profissionalismo. À minha segunda família o LabOrnito – UFRN (Laboratório de Ornitologia da Universidade Federal do Rio Grande do Norte).

Agradeço a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelas bolsas de mestrado concedidas ao PPGCB (Programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas). Aos administradores do Centro de Lançamento da Barreira do Inferno (CLBI) por permitirem a realização deste trabalho na área e por nos fornecerem dados pluviométricos do local.

SUMÁRIO

Lista de Figuras.....	5
Lista de Tabelas.....	6
Resumo.....	7
Abstract.....	8
1. Introdução.....	9
2. Métodos.....	11
2.1. Área de Estudo e Espécie Foco.....	11
2.2. Coleta de Dados.....	11
2.3. Análise de Dados.....	12
3. Resultados.....	20
4. Discussão.....	28
5. Referências Bibliográficas.....	33

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Domínio Mata Atlântica brasileiro em cinza, com os remanescentes florestais destacados em preto. Área de estudo da demografia de *Tangara cayana* em um fragmento florestal de restinga localizado no município de Parnamirim/RN, destacando também os pontos de coleta. Fonte: Lima 2013. Pág. 16

Figura 2. Dimorfismo sexual em *T. cayana*. A) *T. cayana* macho adulto, B) *T. cayana* fêmea adulta. Pág. 17.

Figura 3. Esquema da área estudada para obtenção de parâmetros demográficos de *T. cayana* por meio do método de captura-marcação-recaptura (CMR). Matriz composta por sete linhas e colunas dispostas a cada 50 m de distância, onde os cruzamentos representam os 49 pontos de amostragem. Os pontos com círculos vazios foram trabalhados no primeiro dia e os pontos preenchidos no segundo dia de cada sessão secundária de captura. Pág. 18.

Figura 4. Representação das sessões primárias e secundárias de capturas em uma estrutura de Desenho Robusto para amostragem de parâmetros demográficos de *T. cayana* na área de estudo no Centro de Lançamento da Barreira do Inferno (CLBI), município de Parnamirim, Rio Grande do Norte. Adaptado de Cooch & White (2016). Pág. 19.

Figura 5. Flutuações nas taxas de sobrevivência mensais de *T. cayana* estimadas nos intervalos entre sessões através da análise de Desenho Robusto em um fragmento florestal do extremo norte de distribuição da Mata Atlântica. Losangos representam indivíduos transitórios, quadrados representam juvenis, a barra horizontal indica a sobrevivência de machos e o círculo vazio a de fêmeas, ambos adultos. Aliado aos valores de sobrevivência encontram-se os valores da pluviosidade mensal (mm) para cada período amostrado (barras cinza). Pág. 26.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Classificação dos melhores modelos estabelecidos para estimar os parâmetros populacionais de sobrevivência (Φ), detecção (pc) e dispersão temporária ($y' y''$) de *T. cayana* a partir da análise de Desenho Robusto (DR) no programa MARK. Pág. 23.

Tabela 2. Taxas de sobrevivência mensal para os quatro grupos de indivíduos analisados, dispersão temporária e detecção para *Tangara cayana* obtidas por meio da média dos modelos (*Model Averaging*) no Desenho Robusto (DR) e valores de precipitação incluídos nos modelos em cada intervalo. Pág. 24.

Tabela 3. Taxas anuais de sobrevivência de *Tangara cayana* obtidas através do Desenho Robusto (DR) a partir do programa MARK. Pág. 25.

Tabela 4. Tamanho populacional de *T. cayana* em um extremo norte de distribuição da Mata Atlântica. Pág. 27.

Resumo

A evolução da história de vida e sua variabilidade entre espécies é um mistério que tem atraído pesquisadores por décadas. Estudos demográficos são utilizados para entender a variação dos traços de história de vida ao longo de gradientes ambientais latitudinais e altitudinais. Entretanto, ainda há lacunas de informações sobre os traços de história de vida para espécies de regiões tropicais, assim como as variáveis que os influenciam. Conservação e manejo eficientes dependem deste tipo de informações. Aferimos parâmetros demográficos de um Thraupidae tropical, *Tangara cayana*, em um fragmento de restinga no extremo norte da Mata Atlântica. Estimamos sobrevivência aparente, detecção, dispersão e tamanho populacional, testando também como indivíduos transitórios, pluviosidade e o sexo dos indivíduos influenciam as taxas de sobrevivência da população. Analisamos históricos de captura-marcação-recaptura no programa MARK por meio de modelos de Desenho Robusto. Entre novembro de 2010 e novembro de 2014 marcamos 127 indivíduos de *T. cayana*, a partir dos quais estimamos sobrevivência anual menor dos transitórios (2% a 4%), seguido pelos jovens (12% a 34%) e adultos (machos = 29% a 54%, fêmeas = 30% a 55%). Os parâmetros de dispersão ($y' = 71\%$, $y'' = 73\%$) e detecção (captura = 26%; recaptura = 5%) foram constantes, não havendo variação temporal. A densidade populacional foi de 1,7 indivíduos/ha. Encontramos uma relação negativa entre a pluviosidade e a sobrevivência. Os parâmetros demográficos obtidos exibiram valores baixos para o que é esperado para aves tropicais, os quais podem estar atrelados a grande capacidade de dispersão da espécie, nos levando à perspectiva que esses padrões demográficos ainda não estão claros, demandando ainda mais estudos em habitats dessas regiões.

Palavras-chave: Taxas de Sobrevivência, Aves Tropicais, Dispersão Temporária, Desenho Robusto, MARK.

Abstract

The evolution of life history and its variability between species is a mystery that has attracted researchers for decades. Demographic studies are used to understand a variation of life history traits along latitudinal and altitudinal environmental gradients. However, there are still gaps in information about life history traits for species in tropical regions, as well as variables that influence them. Efficient conservation and management programs depend on this type of information. We measured demographic parameters of a tropical Thraupide, *Tangara cayana*, in the northern end of the Atlantic Forest distribution. We estimated apparent survival, detection, dispersion and population size, also testing how transient individuals, rainfall, and sex of individuals influenced population survival rates. We analyzed capture history of marked individuals in program MARK using Robust Design models. Between November 2010 and November 2014 we marked 127 individuals of *T. cayana*, from which we could observe a lower annual survival of transients (2% to 4%), followed by juveniles (12% to 34%) and adults (males = 29% to 54%, females = 30% to 55%). The dispersion parameters ($y' = 71\%$, $y'' = 73\%$) and detection (capture = 26%, recapture = 5%) were constant, with no temporal variation. Population density was 1.7 individuals/ha. We found a negative relationship between rainfall and survival. The demographic parameters estimated showed low values for a tropical bird, which may be linked to the great capacity of dispersion of the species, leading us to the perspective that these demographic patterns are still unclear, requiring further studies on habitats in these regions.

Keywords: Apparent Survival, Tropical Birds, Temporary Dispersion, Robust Design, MARK.

1. INTRODUÇÃO

História de vida é um conjunto de adaptações dos organismos em virtude de fatores ambientais, que lhes permitem se estabelecerem em determinado local (Robinson et al. 2010). Uma abordagem importante em ecologia evolutiva busca entender como as espécies diferem seus traços de história de vida, tanto entre populações como entre espécies, através de gradientes ambientais (Sandercock et al. 2000, Robinson et al. 2010).

Em decorrência da limitação de recursos o indivíduo deve ponderar seu gasto energético entre crescimento, manutenção e reprodução para maximizar seu *fitness* em seu ambiente natural, conceito expresso através do *trade-off* entre fecundidade e reprodução (Gadgil e Bossert 1970, Stearns 1992). Estar adaptado influencia não apenas o *fitness* do indivíduo, conseqüentemente também interfere na demografia da população a qual ele está inserido (Stearns 1992, Roff 2002).

Estudos demográficos em aves apontam diferenças nos traços de história de vida entre regiões tropicais e temperadas. A tendência melhor documentada é o aumento no tamanho da ninhada em latitudes mais elevadas (Lack 1947, Cody 1966). A sobrevivência em aves tropicais deve ser elevada para compensar seu pequeno tamanho de ninhada (Martin 1996). Tamanhos menores de ninhada e maiores taxas de sobrevivência atribuídas a espécies de aves tropicais estão relacionadas a adaptações ao clima menos sazonal, disponibilidade de alimentos mais estável ao longo do ano, período reprodutivo mais longo e taxas de predação de ninho elevadas (Sandercock et al. 2000). A ideia de que aves tropicais possuem elevadas taxas de sobrevivência foi contestada por Karr (1990). Este autor não encontrou diferenças discrepantes entre as sobrevivências aparentes de aves da América Central e do Norte. Existem também proposições de que as sobrevivências entre tropical e temperado sejam semelhantes porque nas regiões tropicais há mais tentativas de posturas, aumentando o custo reprodutivo anual (Roper et al. 2010). Entretanto, outros estudos têm considerado o paradigma de alta sobrevivência nos trópicos associada ao menor tamanho de postura, indicando que ainda necessitamos de mais estudos sobre tendências demográficas de forma comparativa entre regiões (Johnston et al. 1997, Peach et al. 2001, McGregor et al. 2007).

Apesar de abrigar grande diversidade, aproximadamente 4% das espécies de aves neotropicals tiveram suas taxas de sobrevivência anual estimadas (Ruiz-Gutiérrez

et al. 2012). Estimativas de taxas de sobrevivência aparente também são geograficamente e taxonomicamente limitadas (Blake & Loiselle 2008). Estudos mais detalhados se fazem necessários no estabelecimento dos traços de história de vida das aves dessa região, assim como os fatores que os influenciam. A ausência de informações demográficas para aves neotropicais é ainda mais prejudicial quando tratamos de um bioma considerado *hotspot* mundial da biodiversidade (Myers et al. 2000). Conservação e manejo eficientes de populações de aves dependem de uma boa base de informações que elucidem relações entre taxas demográficas e variações ambientais (Ruiz-Gutiérrez et al. 2012).

Respostas demográficas às variáveis ambientais requerem estudos intensivos e de longo prazo (Bulluck et al. 2013). Quando feito com espécies raras aumentam-se as dificuldades de amostragem e detectabilidade na estimativa de parâmetros demográficos (MacKenzie et al. 2005). Sendo assim, o presente estudo tem por objetivo investigar os padrões demográficos de um Thraupidae neotropical, *Tangara cayana*, em um fragmento no extremo norte da Mata Atlântica. Estimamos a sobrevivência da espécie e possíveis fatores que a influenciam (tempo, sexo e precipitação), aferindo também a densidade populacional, taxas de dispersão e detecção. Informações desse tipo são importantes para entendermos a dinâmica local das populações e como as comunidades de aves estão adaptadas a diferentes ambientes. A compreensão de variações geográficas na demografia nos fornecem informações onde é necessário concentrar esforços de conservação (Bulluck et al. 2013).

2. MÉTODOS

2.1. Área de Estudo e Espécie Foco

O estudo foi desenvolvido em um fragmento florestal localizado no Centro de Lançamento da Barreira do Inferno (CLBI, Parnamirim, Rio Grande do Norte, 05°54'S e 35°10'W) (Fig. 1). Sua área de aproximadamente 1800 ha encontra-se no domínio Mata Atlântica e é basicamente composta por restingas, sendo esta formação classificada como Floresta Estacional Semidecidual de Terras Baixas (Cestaro 2002). Segundo a classificação de Köppen, o clima da região é classificado como “As” do tipo tropical chuvoso com primavera e parte do verão secos e outono e inverno chuvosos (Jacomine et al. 1971).

Facilmente encontrada na área de estudo, *Tangara cayana* (Linnaeus, 1766) é um pequeno passeriforme (~ 14 cm, peso = 15,2 a 22,5 g) da família Thraupidae. Possui ampla distribuição, com suas sete subespécies difundidas pelo sul da Venezuela, Guianas, leste do Peru, Paraguai, norte da Argentina, Brasil amazônico, nordeste, sudeste e centro-oeste brasileiros (Pinto 1944, Hilty 2011). Habita áreas abertas como capoeiras, cerrados, matas de galeria, matas secundárias, florestas e borda de florestas, cidades e plantações (Sigrist 2009, Sick 1997). Apresenta dimorfismo sexual, com machos possuindo uma máscara negra que se estende à garganta; a fêmea é mais pálida, sem qualquer traço de preto (Hilty 2011, Sick 1997, Fig. 2). Alimenta-se principalmente de frutos, consumindo insetos ocasionalmente; reproduz-se entre outubro e novembro (Brasil) com ninhadas de dois ovos e em ninhos abertos em forma de taça. Esta espécie não migra e seu status de conservação é menos preocupante (Hilty 2011).

2.2. Coleta de Dados

Entre 2010 e 2014 utilizamos a técnica de captura-marcação-recaptura (CMR) em um quadrante de 350 m x 350 m (aproximadamente 12 ha) formado por sete linhas e colunas distantes 50 m entre si (Fig. 3). Nos pontos de interseção das linhas dispomos redes ornitológicas *Ecotone*® (18 m x 3 m, malha 19 mm, cinco bolsas) que foram abertas ao amanhecer (~ 5:00 h) permanecendo assim por cerca de 5 horas. Os indivíduos capturados foram marcados individualmente com anilha metálica cedida pelo CEMAVE (Centro de Pesquisas para a Conservação das Aves Silvestres – ICMBio) e posteriormente soltos nos respectivos pontos de captura.

Utilizamos o modelo de Desenho Robusto (DR), o qual combina modelos de população aberta e fechada, para estimar parâmetros populacionais de uma espécie foco. Durante o período de amostragem em que a população é considerada aberta, ou seja, está suscetível a ganhos (nascimento e emigração) e perdas (morte e imigração) de indivíduos na população, é possível estimar taxas de sobrevivência aparente (Φ) e de dispersão temporária (y' e y'') da espécie. Quando as sessões de captura ocorrem em períodos suficientemente curtos, durante os quais os ganhos e perdas na população são mínimos (população fechada), é possível estimar as probabilidades de captura (p), recaptura (c) e tamanho populacional (Pollock 1982, Kendall et al. 1997).

Para isso, foram realizadas 13 sessões primárias de captura (população aberta) com frequência trimestral entre novembro de 2010 e novembro de 2012 e semestral até novembro de 2014. O intervalo entre as sessões foi ajustado no programa MARK de forma a obtermos estimativas mensais entre as sessões primárias. Cada uma das sessões primárias de captura foi composta por quatro sessões secundárias (população fechada) com intervalos de cinco dias entre elas, totalizando 52 sessões secundárias de captura (Fig. 4). Em cada sessão secundária foram amostrados todos os 49 pontos do quadrante, compreendendo dois dias de captura: no primeiro foram amostrados 25 pontos (círculos vazios, Fig. 3) e no dia seguinte os 24 pontos restantes (círculos preenchidos, Fig. 3).

2.3 Análise de Dados

Montamos o histórico de capturas no formato "*Recaptures only*" (LL = "*Live Live*"), classificando os indivíduos de acordo com seu padrão de plumagem no momento da primeira captura: Machos Capturados Inicialmente como Adulto (MCIA), Fêmeas Capturadas Inicialmente como Adulta (FCIA), Machos Capturados Inicialmente como Juvenil (MCIJ) e Fêmeas Capturadas Inicialmente como Juvenil (FCIJ). O propósito destes grupos foi permitir a diferenciação de indivíduos acompanhados desde a fase juvenil daqueles acompanhados somente na fase adulta. Analisamos este histórico de captura no programa MARK, o qual baseia-se no histórico de captura para inferir diferentes parâmetros demográficos através do método de seleção de modelos (Cooch & White 2016). A partir do princípio da máxima verossimilhança o programa estima os parâmetros do modelo de forma a maximizar a probabilidade de ocorrência dos dados observados, utilizando o Critério de Informação de Akaike (AIC) como medida de ajuste dos modelos (Burnham & Anderson 2002).

Os modelos construídos, baseados em hipóteses biológicas, são classificados em ordem decrescente de AICc (Critério de Informação de Akaike ajustado para pequenas amostras). Este se fundamenta no princípio da parcimônia e na distância Kullback-Leibler (K-L) para ranquear modelos que melhor explicam os dados observados. Seguindo o princípio da parcimônia, modelos com menos parâmetros, ou seja, mais simples são os mais capacitados a explicarem algo. A distância K-L está relacionada a uma medida de distância entre o modelo proposto e o modelo verdadeiro (que rege o processo biológico), e quanto menor essa distância mais próximo do real encontra-se o modelo proposto. Além do AICc, utilizamos o wAICc e o Δ AICc no ranqueamento dos modelos. O wAICc indica o quanto o modelo explica o ajuste de dados em relação aos demais modelos, ou seja, representa o peso de cada modelo. O Δ AICc fornece uma medida relativa do quanto um modelo suporta a informação quando comparado com o modelo com o menor AICc. Consideramos modelos igualmente explicativos aqueles que apresentaram Δ AICc ≤ 2 (Burnham e Anderson 2002).

Sob a abordagem do Desenho Robusto utilizamos a rotina “*Robust Design/Huggins p and c*” no programa MARK para obtermos estimativas de sobrevivência aparente (Φ), dispersão temporária (y' e y'') e probabilidades de captura (p) e recaptura (c). As medidas de dispersão temporária (y' e y'') refletem as chances de um indivíduo estar “disponível” para ser recapturado, sendo y' a probabilidade de permanecer fora da área de estudo entre duas sessões primárias, e y'' a probabilidade de sair da condição “disponível” para “não disponível” entre duas sessões primárias (Kendall et al. 1997).

Para evitar erros de estimativas devido a presença de indivíduos jovens e transitórios, utilizamos a estrutura de modelos de idade ou “*Time-Since-Marking*” (TSM) (Johnston et al. 1997, Parker et al. 2006, Pradel et al. 1997, Sandercock et al. 2000). Este tipo de estrutura permite separar as estimativas de sobrevivências de juvenis e adultos, bem como de residentes e transitórios (indivíduos capturados apenas uma vez e nunca mais vistos naquela área). Com base em observações pessoais de indivíduos marcados como jovens e recuperados como adultos, adotamos o período de seis meses como o tempo necessário para a aquisição da plumagem adulta. Portanto, a primeira classe de indivíduos marcados nos modelos TSM representou o período de seis meses, na qual não houve distinção de sexo. Aplicamos a estrutura TSM apenas para a sobrevivências aparente, portanto para os parâmetros de dispersão temporária (y' e y'') e

detecção (p e c) não houve distinção entre juvenis, adultos e transitórios. Por fim, os parâmetros de detecção (p e c) não variaram entre os grupos, consideramos iguais os quatro parâmetros de captura (p) de cada sessão primária, aplicando-se também aos três parâmetros de recaptura (c).

Para a construção do modelo global consideramos a hipótese de que a sobrevivência de transitórios, juvenis e adultos (machos e fêmeas) foram diferentes e dependentes do tempo. Iniciamos modelando a sobrevivência aparente (Φ) a partir das duas classes de indivíduos formadas pelos modelos TSM, na primeira classe (juvenis e transitórios) tivemos a influência apenas do tempo e nos adultos tivemos o tempo e o sexo modulando a sobrevivência. Testamos também a influência da chuva na sobrevivência aparente a partir da substituição da covariável tempo, deste modo evitamos a sobreparametrização do modelo, visto que a covariável chuva é dependente do tempo. Os parâmetros de dispersão temporária (y' e y'') foram testados quanto aos movimentos: Markoviano, Randômico, “*Even Flow*” e constante. No movimento Markoviano a probabilidade de mudar de status de disponibilidade para captura entre sessões depende do status anterior do indivíduo, no Randômico essa probabilidade independe do status anterior, o movimento “*Even flow*” considera que as probabilidades de migrar de “disponível” para “não disponível”, e vice-versa, são as mesmas, e no movimento do tipo constante os parâmetros não variaram no tempo. Testamos também a influência da covariável chuva nos parâmetros de dispersão temporária. Se o modelo não foi capaz de estimar todos os parâmetros existentes, adotamos o procedimento de restringir (retirar) variáveis até obtermos um modelo global capaz de estimá-los. Os dados de precipitação acumulada utilizados na modelagem da sobrevivência e dispersão temporária foram fornecidos pelo Centro de Lançamento da Barreira do Inferno (CLBI) sobre o acumulado de chuva (mm) durante os intervalos das sessões primárias na área de estudo.

Depois de definido o modelo global quantificamos a sobredispersão dos dados com relação ao modelo definido. Para isso, seguimos as recomendações de Cooch e White (2016) utilizando a rotina “*Test/Median c-hat*” para gerar um valor de “*c-hat*” a partir de simulações. Foi utilizado o intervalo do valor de “*c-hat*” entre um e três, oito pontos intermediários e 500 repetições (totalizando 5000 simulações). Quando o valor de “*c-hat*” é abaixo de um, não é necessário qualquer ajuste (Cooch e White 2016).

A partir do modelo global construído usamos a rotina “*Run/Subset of DM Models*” para gerar modelos mais simples com todas as combinações dos parâmetros e

variáveis de interesse. Utilizamos a rotina “*Model Averaging*” para obtermos os pesos finais de cada variável (sexo, chuva e tempo) e as estimativas dos parâmetros populacionais (Φ , y' , y'' , p e c).

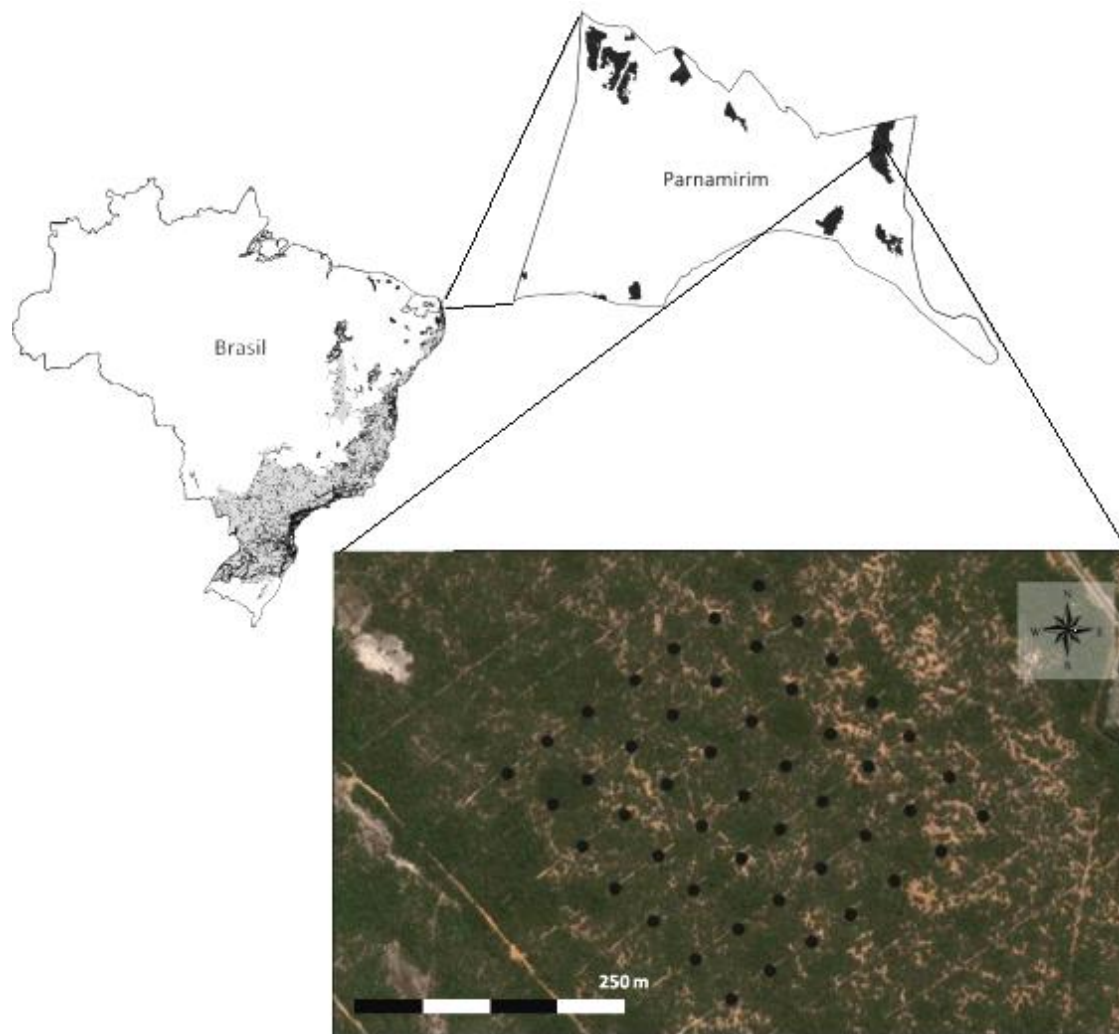


Figura 1. Domínio Mata Atlântica brasileiro em cinza, com os remanescentes florestais destacados em preto. Área de estudo da demografia de *Tangara cayana* em um fragmento florestal de restinga localizado no município de Parnamirim/RN, destacando também os pontos de coleta. Fonte: Lima 2013.



Figura 2. Dimorfismo sexual em *T. cayana*. A) *T. cayana* macho adulto, B) *T. cayana* fêmea adulta.

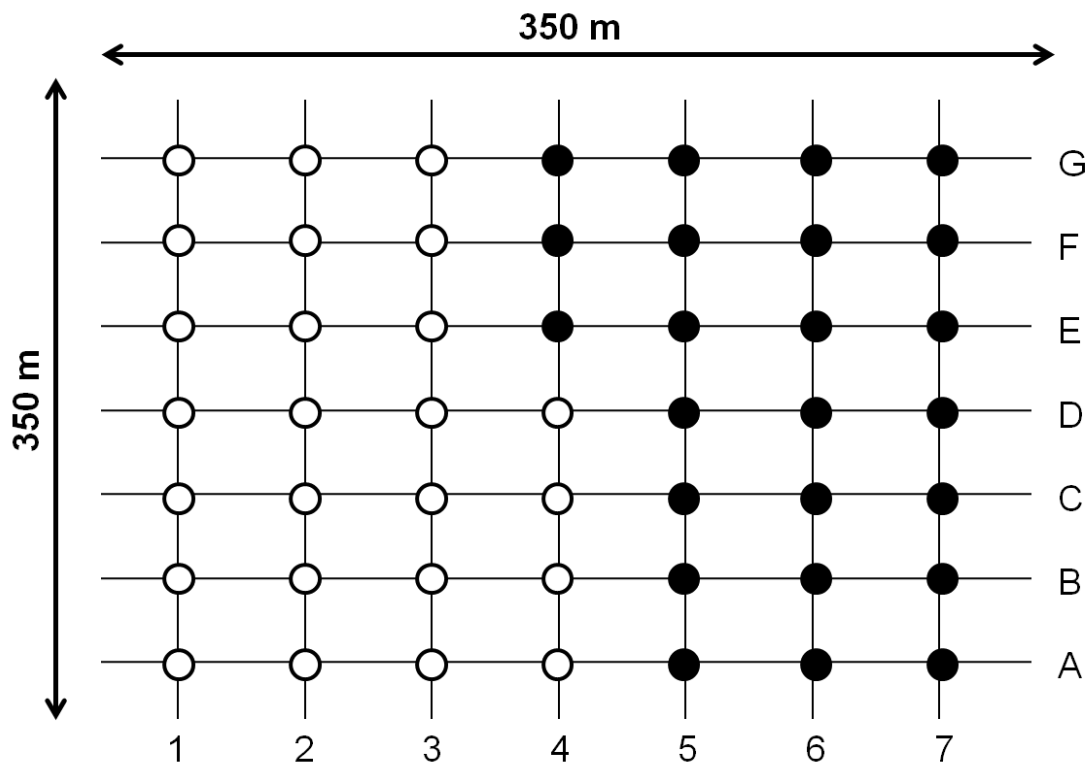


Figura 3. Esquema da área estudada para obtenção de parâmetros demográficos de *T. cayana* por meio do método de captura-marcação-recaptura (CMR). Matriz composta por sete linhas e colunas dispostas a cada 50 m de distância, onde os cruzamentos representam os 49 pontos de amostragem. Os pontos com círculos vazios foram trabalhados no primeiro dia e os pontos preenchidos no segundo dia de cada sessão secundária de captura.

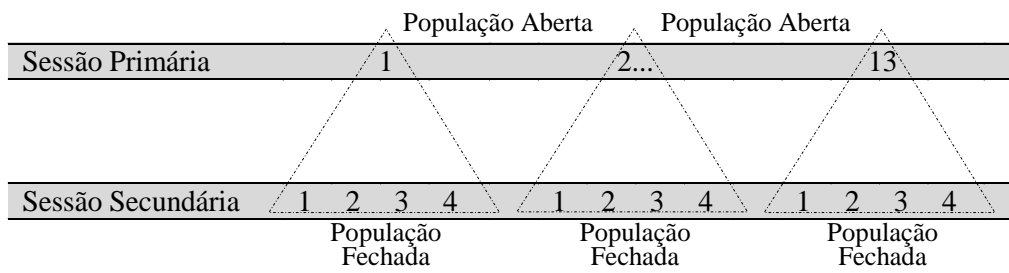


Figura 4. Representação das sessões primárias e secundárias de capturas em uma estrutura de Desenho Robusto para amostragem de parâmetros demográficos de *T. cayana* na área de estudo no Centro de Lançamento da Barreira do Inferno (CLBI), município de Parnamirim, Rio Grande do Norte. Adaptado de Cooch & White (2016).

3. RESULTADOS

O modelo mais parametrizado, escolhido como modelo global, considerou sobrevivência aparente diferente entre as classes TSM (jovens-transitórios e adultos residentes), parâmetros de dispersão variando com a pluviosidade e a detecção sob influência do tempo (modelo 15, Tabela 1). Neste modelo a sobrevivência aparente da primeira classe (jovens-transitórios) foi influenciada pela chuva e a da segunda classe (adultos residentes) variou quanto à chuva e o sexo dos indivíduos. Modelos temporais de sobrevivência (modelo 16, Tabela 1) e de dispersão clássicos não ficaram bem ajustados (modelos 14, 17-19, Tabela 1).

O teste de aderência (*goodness off fit test* – GOF) “*median c-hat*”, aplicado ao modelo global demonstrou que não houve sobre-dispersão dos dados ($c-hat < 1$), não sendo necessário qualquer ajuste do AICc. Conseguimos então, a partir do modelo global, gerar 63 modelos mais simples com diferentes combinações dos parâmetros e covariáveis testadas. Reunimos na Tabela 1 os treze modelos melhor ajustados (modelos 1 – 13) que representam 97% do peso total (wAICc) entre os modelos gerados.

Considerando modelos igualmente explicativos, aqueles que apresentam $\Delta AICc \leq 2$, obtivemos um conjunto de cinco melhores modelos (modelos 1 – 5, Tabela 1) que ajudam a explicar 70% dos dados. Destes cinco apenas um não distingui a sobrevivência aparente de jovens e transitórios da sobrevivência aparente dos adultos residentes ($\Phi_{(chuva)} y'y''_{(.)} pc_{(.)}$) e somente o modelo $\Phi_{(2M \cdot)} y'y''_{(.)} pc_{(.)}$ não assume a influência da chuva sobre a sobrevivência aparente dos indivíduos. Quando analisamos a distinção da sobrevivência entre classes para os 63 modelos gerados, aqueles que a consideram somam wAICc = 0,73 e aqueles que não o fazem somam wAICc = 0,26. Fazendo o mesmo para o peso da covariável chuva na sobrevivência temos wAICc = 0,58. Desta forma, observamos a importância de se considerar a sobrevivência aparente de jovens e transitórios diferente de adultos residentes, juntamente com a influência da chuva na sobrevivência de *T. cayana*. Entretanto, a variável sexo foi ressaltada apenas um vez entre os melhores modelos (modelo 5, Tabela 1) e ao observamos os 63 modelos gerados, aqueles que possuem a influência do sexo tiveram wAICc = 0,28, mostrando que a sobrevivência de *T. cayana* foi semelhante nos dois sexos.

A estimativa de sobrevivência mensal mais baixa ocorreu em indivíduos transitórios (63% a 81%) e jovens (77% a 90%). Machos adultos apresentaram taxas de

sobrevivência mensal flutuando entre 85% e 94% e as fêmeas adultas com taxas variando entre 86% e 94% (Tabela 2, Fig. 5). Foi possível ainda notar uma pequena diferença na sobrevivência entre machos e fêmeas adultos, com fêmeas apresentando uma tendência em possuírem uma sobrevivência média superior (0,27 pontos percentuais) em relação à sobrevivência dos machos. Quando extrapolamos tais sobrevivências (transitórios, jovens, machos adultos e fêmeas adultos) para um ciclo anual é possível ver com mais clareza as diferentes estimativas entre os grupos (Tabela 3).

A chuva teve influência negativa sobre a sobrevivência de *T. cayana* (β negativo), sendo que menores estimativas médias coincidiram com os maiores volumes acumulados de precipitação (Tabela 2). Na menor taxa pluviométrica registrada (Dez 11 – Fev 12, Fig. 5) observamos sobrevivência elevada em todos os grupos estudados. Observamos o contrário durante os períodos chuvosos (Jun11-Ago11, Jun11-Ago12 e Jun13-Nov13, Fig. 5).

Sobre as estimativas de sobrevivência anual encontramos nos transitórios os valores mais baixos (2% a 4%), seguidos pelos indivíduos jovens da população (12% a 34%) (Tabela 3). Os adultos apresentaram valores um pouco maiores de sobrevivência anual: machos variando entre 29% e 54%, fêmeas entre 30% e 55%, não havendo diferença clara entre os sexos (Tabela 3). Apesar da sobreposição existente entre o valor máximo da sobrevivência anual dos jovens e as taxas de sobrevivência dos adultos, quando observamos o período que concentram as menores taxas de sobrevivência para todos os grupos (Nov/2012 – Nov/2013, Tabela 3) encontramos uma diferença de 2,41 pontos percentuais.

Nosso conjunto de dados mostrou-se pouco robusto para estimar os parâmetros de dispersão temporária (y' e y'') com variações temporais. Os modelos clássicos: Markoviano, Randômico e “*Even Flow*” não ficaram ajustados durante a construção do modelo global. Assim como y' e y'' influenciados pela chuva apareceu em apenas um dos cinco melhores modelos classificados (modelo 3, Tabela 1). A dispersão temporária em *T. cayana* diferiu entre y' e y'' , porém foram constantes. A probabilidade dos indivíduos saírem da área de estudo (y'') variou entre 72% e 75%, já a probabilidade de entrar na área de estudo ($1 - y'$) foi de ~ 30% (Tabela 2). Os parâmetros de detecção p (captura) e c (recaptura) foram constantes e diferentes entre si em todos os 13 melhores modelos (Tabela 1). Registramos taxas de captura de ~ 26% e de recaptura de ~ 5% por sessão secundária (Tabela 2).

Com relação aos valores de tamanho populacional de *T. cayana*, conseguimos registrar entre novembro de 2010 e novembro de 2014 uma abundância geral de $20,4 \pm 7,1$ indivíduos (média \pm erro padrão) para a área estudada, com densidade de 1,7 indivíduos/ha. A densidade de machos nas sessões acompanhadas apresentou um valor médio de $11,8 \pm 4,8$ indivíduos (média \pm erro padrão), variando entre 4,6 (Fev/2011, Fev/2012, Nov/2012) e $27,5 \pm 9,8$ indivíduos (Ago/2011) (média \pm erro padrão) (Tabela 4). O menor valor registrado para a abundância de fêmeas foi em Mai/2014, com $3,1 \pm 2,0$ indivíduos (média \pm erro padrão), sendo a abundância máxima em fêmeas também registrada em maio, porém em 2011 ($16,8 \pm 8,4$ indivíduos (média \pm erro padrão)) (Tabela 4). Fêmeas apresentaram média de $8,6 \pm 4,5$ indivíduos (média \pm erro padrão), valor mais baixo quando comparado à abundância média dos machos de *T. cayana* (Tabela 4). Analisando os valores de tamanho populacional obtidos para a espécie juntamente com precipitação (mm) em cada sessão, estes não pareceram estar correlacionados.

Tabela 1. Classificação dos melhores modelos estabelecidos para estimar os parâmetros populacionais de sobrevivência (Φ), detecção (pc) e dispersão temporária ($y' y''$) de *T. cayana* a partir da análise de Desenho Robusto (DR) no programa MARK.

	Modelo	AICc	Δ AICc	wAICc	Desempenho
1	$\Phi_{(2M \text{ chuva/chuva})} y' y''_{(.)} pc_{(.)}$	931,40	0,00	0,2294	8/8
2	$\Phi_{(2M ./.)} y' y''_{(.)} pc_{(.)}$	931,89	0,50	0,1788	7/7
3	$\Phi_{(2M \text{ chuva/chuva})} y' y''_{(\text{chuva})} pc_{(.)}$	932,99	1,60	0,1032	9/9
4	$\Phi_{(\text{chuva})} y' y''_{(.)} pc_{(.)}$	933,08	1,69	0,0987	6/6
5	$\Phi_{(2M \text{ chuva/chuva+sex})} y' y''_{(.)} pc_{(.)}$	933,30	1,90	0,0886	9/9
6	$\Phi_{(.)} y' y''_{(.)} pc_{(.)}$	933,70	2,30	0,0725	5/5
7	$\Phi_{(2M ./sex)} y' y''_{(.)} pc_{(.)}$	933,80	2,41	0,0689	8/8
8	$\Phi_{(\text{chuva+sex})} y' y''_{(.)} pc_{(.)}$	935,14	3,75	0,0352	7/7
9	$\Phi_{(2M ./sex)} y' y''_{(\text{chuva})} pc_{(.)}$	935,70	4,30	0,0267	9/9
10	$\Phi_{(\text{sex})} y' y''_{(.)} pc_{(.)}$	935,73	4,33	0,0263	6/6
11	$\Phi_{(\text{chuva+sex})} y' y''_{(\text{chuva})} pc_{(.)}$	936,54	5,15	0,0175	8/8
12	$\Phi_{(2M ./.)} y' y''_{(\text{chuva})} pc_{(.)}$	936,78	5,38	0,0156	7/7
13	$\Phi_{(\text{sex})} y' y''_{(\text{chuva})} pc_{(.)}$	937,57	6,18	0,0105	7/7
14	$\Phi_{(2M t/\text{sex+t})} y' y''_{(.)} pc_{(t)}$	946,84	15,44	0,0001	26/31
15	$\Phi_{(2M \text{ chuva/chuva+sex})} y' y''_{(\text{chuva})} pc_{(t)}$	948,76	17,37	0,0000	22/22*
16	$\Phi_{(2M t/\text{sex+t})} y' y''_{(\text{chuva})} pc_{(t)}$	949,27	17,87	0,0000	27/32
17	$\Phi_{(2M t/\text{sex+t})} y' y''_{(\text{Radom})} pc_{(t)}$	963,66	32,27	0	33/41
18	$\Phi_{(2M t/\text{sex+t})} y' y''_{(\text{Even Flow})} pc_{(t)}$	965,52	34,12	0	33/40
19	$\Phi_{(2M t/\text{sex+t})} y' y''_{(\text{Markovian})} pc_{(t)}$	986,57	55,17	0	36/50

Desempenho = número de parâmetros estimados pelo modelo/número total de parâmetros do modelo;
 $\Phi_{(2M \text{ x/x})}$ = representença das duas classes TSM que diferencia a sobrevivência de juvenis/transitórios e adultos/residentes; chuva = precipitação acumulada durante os intervalos de sobrevivência; sex = sexo; (*) modelo global.

Tabela 2. Taxas de sobrevivência mensal, dispersão temporária e detecção para *T. cayana* no extremo norte de distribuição da Mata Atlântica. Parâmetros obtidos por meio da média dos modelos sob a abordagem do Desenho Robusto (DR), juntamente com valores de precipitação incluídos nos modelos em cada intervalo.

Intervalo entre sessões	Pluviosidade mensal (mm)	Sobrevivência – Transitórios	Sobrevivência- Jovens	Sobrevivência - Machos Adultos	Sobrevivência- Fêmeas Adultas	Parâmetros de dispersão temporária			
						y''	y'	Captura (p)	Recaptura (c)
Dez10-Fev11	141,30	0,774±0,1079	0,880±0,0588	-	-	0,726±0,1655	-	0,262±0,0663	0,055±0,0127
Mar11–Mai11	139,04	0,775±0,1079	0,881±0,0588	0,929±0,0282	0,932±0,0292	0,726±0,1655	0,712±0,1282	0,262±0,0663	0,055±0,0127
Jun11-Ago11	256,57	0,733±0,1235	0,854±0,0642	0,912±0,0301	0,915±0,0320	0,722±0,1672	0,722±0,1268	0,262±0,0662	0,055±0,0126
Set11-Nov11	24,09	0,808±0,1108	0,900±0,0620	0,941±0,0322	0,944±0,0325	0,730±0,1669	0,692±0,1783	0,262±0,0663	0,055±0,0128
Dez11-Fev12	21,96	0,809±0,1110	0,900±0,0621	0,941±0,0323	0,944±0,0325	0,730±0,1670	0,692±0,1785	0,262±0,0662	0,055±0,0126
Mar12-Mai12	72,83	0,795±0,1082	0,893±0,0603	0,937±0,0304	0,939±0,0309	0,729±0,1660	0,694±0,1698	0,262±0,0663	0,055±0,0127
Jun12-Ago12	199,33	0,754±0,1129	0,868±0,0598	0,921±0,0276	0,924±0,0291	0,724±0,1662	0,722±0,1226	0,262±0,0662	0,055±0,0126
Set12-Nov12	29,66	0,807±0,1106	0,899±0,0618	0,941±0,0320	0,943±0,0323	0,730±0,1668	0,692±0,1777	0,262±0,0662	0,055±0,0127
Dez12-Mai13	48,43	0,784±0,1150	0,886±0,0592	0,933±0,0290	0,935±0,0298	0,727±0,1656	0,702±0,1498	0,262±0,0665	0,055±0,0127
Jun13-Nov13	203,14	0,629±0,2135	0,772±0,1418	0,854±0,0963	0,857±0,0971	0,750±0,1338	0,711±0,1540	0,262±0,0665	0,055±0,0127
Dez13-Mai14	63,30	0,773±0,1082	0,879±0,0588	0,929±0,0280	0,931±0,0291	0,726±0,1655	0,714±0,1245	0,262±0,0664	0,055±0,0128
Jun14-Nov14	150,88	0,694±0,1533	0,826±0,0831	0,893±0,0451	0,896±0,0468	0,726±0,1641	0,718±0,1345	0,262±0,0667	0,055±0,0128

Tabela 3. Taxas anuais de sobrevivência de *T. cayana* obtidas através do Desenho Robusto a partir do programa MARK em um fragmento florestal no extremo norte de distribuição da Mata Atlântica.

Ano	Transitórios	Jovens	Machos Adultos	Fêmeas Adultas
Nov/2010 – Nov/2011	0,09	0,30	-	-
Nov/2011 – Nov/2012	0,12	0,34	0,54	0,55
Nov/2012 – Nov/2013	0,02	0,12	0,29	0,30
Nov/2013 – Nov/2014	0,04	0,18	0,37	0,38

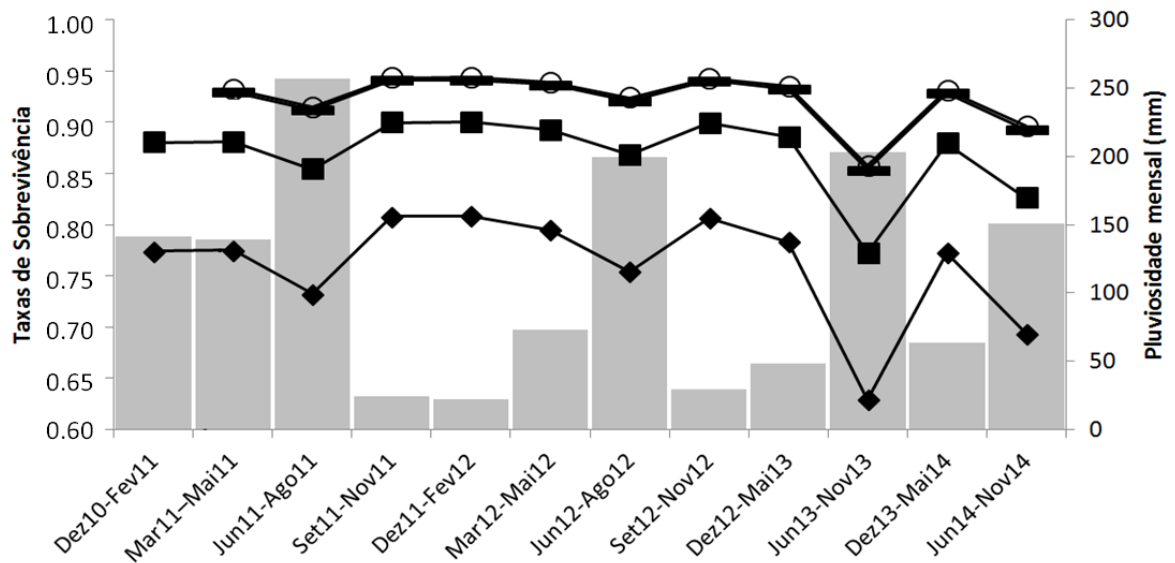


Figura 5. Flutuações nas taxas de sobrevivência mensais de *T. cayana* estimadas nos intervalos entre sessões através da análise de Desenho Robusto em um fragmento florestal do extremo norte de distribuição da Mata Atlântica. Losangos representam indivíduos transitórios, quadrados representam juvenis, a barra horizontal indica a sobrevivência de machos e o círculo vazio a de fêmeas, ambos adultos. Aliado aos valores de sobrevivência encontram-se os valores da pluviosidade mensal (mm) para cada período amostrado (barras cinza).

Tabela 4. Tamanho populacional de *T. cayana*, seguido pelos valores de erro padrão, e pluviosidade acumulada durante as sessões de capturas em um fragmento florestal no extremo norte de distribuição da Mata Atlântica.

Sessão	Chuva (mm)	Machos	Fêmeas	Total
Nov/2010	13,80	11 ± 5,3	12 ± 6,0	23 ± 8,3
Fev/2011	103,40	5 ± 2,3	5 ± 2,7	9 ± 3,7
Mai/2011	290,8	15 ± 6,3	17 ± 8,4	32 ± 10,5
Ago/2011	72,2	28 ± 9,8	11 ± 5,5	38 ± 12,5
Nov/2011	23	9 ± 4,6	9 ± 4,9	18 ± 7,0
Fev/2012	86,1	5 ± 2,4	11 ± 5,6	15 ± 5,2
Mai/2012	159,9	17 ± 7,0	9 ± 4,9	26 ± 9,5
Ago/2012	50,6	11 ± 2,8	11 ± 4,9	21 ± 5,3
Nov/2012	0	5 ± 2,8	11 ± 5,8	15 ± 5,8
Mai/2013	265,1	20 ± 6,9	5 ± 2,4	24 ± 8,2
Nov/2013	24	14 ± 4,4	5 ± 2,7	18 ± 5,8
Mai/2014	185	6 ± 3,2	3 ± 2,0	9 ± 4,2
Nov/2014	16,00	9 ± 4,9	5 ± 2,8	14 ± 6,3

4. DISCUSSÃO

A sobrevivência mensal influenciada basicamente pela presença de indivíduos transitórios e pela precipitação na área de estudo, com valores anuais de sobrevivência aparente baixos foram os padrões que encontramos para a população de *T. cayana* estudada. A variável “sexo” não demonstrou influência sobre a sobrevivência da espécie. Os parâmetros de dispersão e detecção foram constantes, não havendo variação temporal. A densidade populacional de *T. cayana* na área de estudo foi considerada também baixa.

Encontramos taxas de sobrevivência aparente mensais mais baixas em períodos de elevada precipitação. Este resultado pode estar relacionado a uma resposta tardia à escassez de chuva do período anterior. A taxa de sobrevivência decresce até o momento em que as chuvas retornam e elevam a disponibilidade de alimento e, conseqüentemente, aumentam as taxa de sobrevivência da espécie. Diferenças sazonais na disponibilidade de recursos são provocadas por flutuações na temperatura, precipitação e duração do dia, que afetam tanto o crescimento de plantas como a abundância de insetos (Wolda 1987). Regiões tropicais são mais estáveis quanto à temperatura e duração do dia, sendo a precipitação a variável ambiental que mais influencia a disponibilidade de alimento e, assim influencia a demografia de determinada população (Wolda 1987, Karr 1976).

A maior disponibilidade de alimentos na estação chuvosa pode estar guiando os adultos a reproduzirem-se neste período, e devido ao alto custo associado à reprodução teríamos taxas de sobrevivência mensais mais baixas neste período. Custos adicionais com a produção de ovos, construção do ninho, incubação, alimentação da prole, cuidado parental, defesa contra predadores acabam por diminuir as taxas de sobrevivência dos adultos no período reprodutivo (Lack 1968, Sibly et al. 2012). Por exemplo, Sankamethawee et al. (2011) associou diferenças expressivas nas taxas de sobrevivência de *Alophoixus pallidus* aos períodos reprodutivo e não-reprodutivo da espécie. Esta se dedica a várias tentativas de reprodução em uma mesma estação reprodutiva o que acarreta um gasto energético ainda maior neste período. A construção de ninhos e alimentação de filhotes requer maior número de visitas ao ninho, de forma que, estando mais exposto a predadores sua mortalidade aumenta (Slagsvold & Dale 1996).

Diferenças na sobrevivência relacionadas ao sexo são reflexos de diferenças comportamentais, ecológicas e de histórias de vida entre machos e fêmeas da mesma espécie (Fairbairn et al. 2007). Inclusive, há evidências de que indivíduos de determinado sexo podem estar mais expostos a predadores ou serem mais susceptíveis a parasitos e patógenos do que o sexo oposto (Berger & Gompper 1999, Moore & Wilson 2002). Espera-se que fêmeas de aves apresentem mortalidade mais elevada do que machos, característica oriunda principalmente do custo em produzir ovos e pela redução em sua eficiência no forrageamento devido ao aumento de massa corporal (Monaghan et al. 1998, Lack 1968, Liker & Székely 2005, Székely et al. 2014, Slagsvold & Dale 1996). Entretanto, não encontramos distinção sexual na sobrevivência aparente mensal dos adultos de *T. cayana*. Essa equivalência nas taxas de sobrevivência pode fundamentar-se em aspectos da biologia e comportamento dos machos desta espécie. Em espécies onde há intensa competição entre machos para reproduzir-se; e em espécies com ocorrência de cuidado parental dos machos pós-eclosão registra-se maior mortalidade destes indivíduos (Liker & Székely 2005, Székely et al. 2015). Tais características podem estar nivelando as taxas de sobrevivência entre machos e fêmeas da espécie.

Com relação a alguns aspectos reprodutivos do grupo em geral, sabe-se que ninhos de Thraupidae são geralmente construídos por ambos os sexos, sendo da fêmea a maior incumbência em coletar materiais e construir o ninho, principalmente as do gênero *Tangara*; machos atuam ocasionalmente encontrando e levando materiais de ninho e auxiliando a moldá-lo (Isler & Isler 1987, Hilty 2011). Os machos da família Thraupidae permanecem próximos às fêmeas, podendo até mesmo alimentá-las; os filhotes são geralmente alimentados por ambos os sexos, sendo registrados alguns casos em que a contribuição dos machos chega a exceder a da fêmea quando os filhotes são mais velhos (Hilty 2011).

Como esperado, a sobrevivência anual aparente dos jovens de *T. cayana* foi menor que dos adultos. Indivíduos jovens tendem a se dispersarem da região de onde nasceram (Anderson et al. 2012). Na “dispersão natal” os jovens de uma população deixam a área onde nasceram para uma potencial área de reprodução. Este tipo de movimento é influenciado pela qualidade do local de nascimento, onde os indivíduos jovens podem ser forçados a se dispersarem em busca de um sítio vago devido a competição direta com adultos (Greenwood & Harvey 1982). Visto que, movimentos de

dispersão confundem-se com mortalidade durante as estimativas de sobrevivência, essa baixa sobrevivência pode estar ligada diretamente à dispersão (Sandercock 2000).

Outro fator que pode estar diminuindo as taxas de sobrevivência desse grupo é a inexperiência no início da vida da ave que afeta negativamente sua busca por alimento e sua capacidade de livrar-se de predadores, gerando assim, maior mortalidade destes indivíduos (Anders et al. 1997, Sæther and Bakke 2000, Hernandez-Matias et al. 2011). Sullivan (1989) e Anders et al. (1997) encontraram um padrão similar na sobrevivência de juvenis, de forma que o risco da mortalidade variou com a idade e probabilidade de predação. Indivíduos que não conseguem voar possuem taxas de sobrevivência baixas. Quando aprendem a voar e ainda dependem dos pais para se alimentarem, incrementam a sobrevivência, mas quando precisam buscar seu próprio alimento (quando se expõem mais) a sobrevivência cai novamente voltando a crescer à medida que os juvenis amadurecem. Uma menor sobrevivência dos jovens de *Neothraupis fasciata* (Thraupidae) foi associada a pouca dispersão de juvenis, esta característica está atrelada a uma densidade-dependente da população uma vez que o aumento da densidade, em função da entrada dos jovens na população, provoca maior competição por recursos e a mortalidade dos menos experientes tende a aumentar (Duca & Marini 2014, Newton 1998).

Nossos dados sobre sobrevivência anual de *T. cayana* ajudam a contestar o paradigma de que aves de regiões tropicais possuem altas taxas anuais de sobrevivência. Encontramos baixas taxas de sobrevivência anual de adultos (29% a 55%) quando comparado com taxas de sobrevivência de outras de aves de regiões tropicais, por exemplo: Costa Rica (56%), Equador (59%), Peru (68%), Guiana francesa (63%), Porto Rico (68%) e Trinidad (65%) (Blake & Loiselle 2013, Faaborg & Arendt 1995, Johnston et al. 1997, Jullien & Clobert 2000, Black & Loiselle 2008, Francis et al. 1999). Entre os Thraupidae também foi um dos menores valores relatados para sobrevivência anual: *Neothraupis fasciata* 68% (Duca & Marini 2014), *Tachyphonus luctuosus* 64%, *Tachyphonus rufus* (61%), *Tangara palmarum* 67% e *Tangara gyrola* 74%, se aproximando mais de *Cyanerpes caeruleus* (50%) (Johnston et al. 1997).

Aves com alta sobrevivência aparente indicam alta sobrevivência verdadeira e alta fidelidade ao local. Entretanto, em espécies com sobrevivência aparente menor isto pode significar tanto uma baixa sobrevivência verdadeira, quanto uma baixa fidelidade à área estudada (Parker et al. 2006). Para espécies frugívoras a sobrevivência real torna-se ainda mais difícil de ser estimada devido à baixa fidelidade ao local devido

ao deslocamento de grandes distâncias em busca de alimento (Martin & Karr 1986, Loiselle & Blake 1992). Diversos estudos apontam que a abundância de aves frugívoras varia temporal e espacialmente em resposta a disponibilidade de frutos, fornecendo evidências que tais animais se movem em busca de recursos alimentares (Holbrook et al. 2002). Acreditamos estar associado a esses aspectos o baixo valor de sobrevivência aparente anual encontrado para *T. cayana*.

Os modelos TSM demonstraram-se importantes nas estimativas de sobrevivência da espécie. O valor mais baixo encontrado na sobrevivência anual dos indivíduos jovens e transitórios, em comparação com adultos residentes, indica que a não distinção dos grupos por meio dos modelos TSM subestimaria a verdadeira sobrevivência dos adultos. Karr (1990) encontrou estimativas de sobrevivência entre aves tropicais e temperadas não tão discrepantes, porém seu trabalho foi criticado por não fazer a distinção de transitórios e adultos, o que pode ter enviesado seus resultados (Johnston et al. 1997). Mesmo após a inclusão de transitórios por Brawn *et al.* (1999) em estimativas de sobrevivência na mesma área de estudo, tais taxas continuaram sendo baixas, assim como o encontrado para *T. cayana*.

Comumente, controlar as estimativas de sobrevivência aparente pela idade, transitórios, heterogeneidade de captura, emigração e detecção promovem o incremento nas taxas de sobrevivência aparente (Sandercock et al. 2000). Utilizamos o TSM e o Desenho Robusto para minimizar vieses da influência dos movimentos de dispersão temporários e de migração dos juvenis e transitórios sobre a sobrevivência verdadeira dos indivíduos. Mesmo assim encontramos baixos valores de estimativa anual de sobrevivência para *T. cayana*, provavelmente atrelados a grande capacidade de dispersão da espécie.

Os baixos valores encontrados para as taxas de recaptura, dispersão, detecção e densidade podem estar relacionados também à grande capacidade de deslocamento que aves frugívoras, como *T. cayana*, possuem. Obtivemos uma densidade média de 1,7 indivíduos/ha para a referida população de *T. cayana*, o que representa cerca de um casal por hectare. Espécies frugívoras tendem a se dispersarem mais em busca de alimento (Ruiz-Gutiérrez et al. 2012). Observamos grandes variações na densidade desta população, onde o maior valor da abundância de machos chega a ser aproximadamente seis vezes maior do que o menor valor encontrado. Não foi possível observar um padrão na abundância ao longo das fases, inclusive para especulações com dados pluviométricos. Flutuações de curto prazo nas abundâncias podem ser causadas

pelo movimento de indivíduos entrando e saindo da área de estudo (Martin & Karr 1986). Talvez com dados mais robustos oriundos de mais anos de acompanhamento será possível entender melhor o que rege o tamanho populacional da espécie na região.

Por fim, concluímos que nossos resultados são relevantes para o melhor entendimento dos padrões demográficos e de história de vida em aves de regiões tropicais. O fato de termos encontrado sobrevivência aparente anual abaixo da esperada para a região revela o quanto ainda desconhecemos a demografia de aves neotropicais. Por isso, há a necessidade de estudos mais longos e que englobem diferentes habitats neotropicais para que consigamos melhor entender o que rege as histórias de vida das aves dessa região tão diversa.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Anders, A., D. C. Dearborn, J. Faaborg, & F. R. Thompson. 1997. Juvenile survival in a population of Neotropical migrant birds. *Conservation Biology* 11: 698–707.

Anderson, K. E., Fujiwara, M. & Rothstein, S. I. 2012. Demography and dispersal of juvenile and adult brown-headed cowbirds (*Molothrus ater*) in the Eastern Sierra Nevada, California, estimated using multistate models. *The Auk* 129: 307–318.

Berger, J. & Gompper, M. E. 1999. Sex ratios in extant ungulates: products of contemporary predation or past life histories? *J. Mammol.* 80: 1084–1113.

Blake, J.G. & Loiselle, B.A. 2008. Estimates of apparent survival rates for forest birds in eastern Ecuador. *Biotropica* 40: 485–493.

Blake, J. G. & Loiselle, B. A. 2013. Apparent Survival Rates of Forest Birds in Eastern Ecuador Revisited: Improvement in Precision but No Change in Estimates. *PLoS ONE* 8(12): e81028

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.

Bulluck, L., Buehler, D., Vallender, R., & Robertson, R. J. 2013. Demographic comparison of Golden-winged Warbler (*Vermivora chrysoptera*) populations in northern and southern extremes of their breeding range. *The Wilson Journal of Ornithology*, 125(3): 479-490.

Burnham, K. P. & Anderson, D. R. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretical Approach* (2nd Edition). *Springer-Verlag*, New York, NY.

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.

Cody, M. L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 20: 174–184.

Cooch, E. & White, G. 2016. *Program MARK: A Gentle Introduction*. 14 ed.

- Duca, C., & Marini, M. Â. 2014. High survival and low fecundity of a neotropical savanna tanager. *Emu*, 114(2): 121-128.
- Faaborg, J. & Arendt, W. J. 1995. Survival rates of Puerto Rican birds: are islands really that different? *Auk* 112: 503–507.
- Fairbairn, D. J., Blanckenhorn, W. U. & Székely, T. 2007. Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Francis, C. M., Terborgh, J. S. & Fitzpatrick, J. W. 1999. Survival rates of understory forest birds in Peru. *Intern Orn Congr* 22: 326–335.
- Gadgil, M. & Bossert, W. 1970. Life history consequences of natural selection. *Amer. Natur.* 104: 1–24.
- Greenwood, P. J., & Harvey, P. H. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. *Annual review of ecology and systematic*. Vol. 13, n. 1, p. 1-21.
- 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: Del Hoyo, J., Elliott, A, & Christie, D,A, Eds, (2011), *Handbook of the Birds of the World*, Vol, 16, Tanagers to New World Blachbirds, Lynx Edicions, Barcelona.
- Holbrook, K. M., Smith, T. B., & Hardesty, B. D. 2002. Implications of long-distance movements of frugivorous rain forest hornbills. *Ecography*, 25(6): 745-749.
- Isler, M. L., & Isler, P. R. 1987. The tanagers: natural history, distribution, and identification. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Jacomine, P, K,T,; Rodrigues e Silva, F,B,; Formiga, R,A,; Almeida, J,C,; Beltrão, V,A,; Pessôa, S,C,P, e Ferreira, R,C, 1971, Levantamento Exploratório - Reconhecimento de Solos do Estado do Rio Grande do Norte, Recife, Ministério da Agricultura/ Sudene, 531p, (Boletim Técnico, 21; Série Pedologia, 9).

- Johnston, J. P., Peach, W. J., Gregory, R. D. & White, S. A. 1997. Survival rates of tropical and temperate passerines: a Trinidadian perspective. *American Naturalist* 150: 771–789.
- Jullien, M. & Clobert, J. 2000. The survival value of flocking in Neotropical birds: reality or fiction? *Ecology* 81: 3416–3430.
- Karr, J. R. 1976. Seasonality, resource availability, and community diversity in tropical bird communities. *The American Naturalist* 110(976): 973-994.
- Karr, J. R., Nichols, J. D., Klimkiewicz, M. K., & Brawn, J. D. 1990. Survival rates of birds of tropical and temperate forests: will the dogma survive? *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.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch-size. *Ibis* 89: 302–352.
- Lack, D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.
- Liker, A. & Székely, T. 2015. Mortality costs of sexual selection and parental care in natural populations of birds. *Evolution* 59:890–897.
- Lima, G. S. T.de, 2013. Sobrevivência de adultos e estimativa populacional da guaracava-de-topete-uniforme *elaenia cristata* (aves: tyrannidae) em fragmento de mata atlântica no Nordeste do Brasil. 2013. 43 f. Dissertação (Mestrado em Bioecologia Aquática) - Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal.
- Loiselle, B. A., & Blake, J. G. 1992. Population variation in a tropical bird community. *BioScience* 42: 838-845.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J., Sutton, N., Kawanishi, K., & Bailey, L. L. 2005. Improving inferences in population studies of rare species that are detected imperfectly. *Ecology* 86(5): 1101-1113.
- 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., & Karr, J. R. 1986. Temporal dynamics of neotropical birds with special reference to frugivores in second-growth woods. *Wilson Bulletin* 98: 38-60.
- McGregor, R., Whittingham, M. J. & Cresswell, W. 2007. Survival rates of tropical birds in Nigeria, West Africa. *Ibis* 149: 615-618.
- Monaghan, P., Nager, R. G. & Houston, D. C. 1998. The price of eggs: increased investment in egg production reduces the offspring rearing capacity of parents. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 1731–1735.
- Moore, S. L. & Wilson, K. 2002. Parasites as a viability cost of sexual selection in natural populations of mammals. *Science* 297: 2015–2018.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(6772): 853-858.
- Newton, I. 1998. *Population Limitation in Birds*. Academic Press: San Diego, CA.
- Parker, T. H., C. D. Becker, B. K. Sandercock, & A. E. Agreda. 2006. Apparent survival estimates for five species of tropical birds in an endangered forest habitat in western Ecuador. *Biotropica* 38:764–769.
- Peach, W. J., Hanmer, D. B. & Oatley, T. B. 2001. Do southern African songbirds live longer than their European counterparts? *Oikos* 93: 235 – 249.
- Pinto, O. M.O. 1944. *Catálogo das Aves do Brasil, segunda parte: Ordem Passeriformes (continuação); Superfamília Tyrannoidea e Subordem Passeres*. Departamento de Zoologia, Secretaria de Agricultura, São Paulo.
- Pollock, K. H. 1982. A capture–recapture design robust to unequal probability of capture. *Journal of Wildlife Management* 46: 757–760.
- Pradel, R., J. E. Hines, J. D. Lebreton, & J. D. Nichols. 1997. Capture–recapture survival models taking account of transients. *Biometrics* 53: 60–72.
- Robinson, W. D., Hau, M., Klasing, K. C., Wikelski, M., Brawn, J. D., Austin, S. H., Tarwater, C. E. & Ricklefs, R. E. 2010. Diversification of life histories in New World birds. *The Auk* 127(2): 253–262.
- Roff, D.A. 2002. *Life history evolution*. Sinauer, Sunderland, Mass.

- Roper, J. J., Sullivan, K. A. & Ricklefs, R. E. 2010. Avoid nest predation when predation rates are low, and other lessons: testing the tropical–temperate nest predation paradigm. *Oikos* 119: 719–729.
- Ruiz-Gutiérrez V., Doherty Jr., P.F., Santana E.C., 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.
- Sæther, B. E., & Bakke, O. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81:642–653.
- Sandercock, B.K., S.R. Beissinger, S.H. Stoleson, R.R. Melland & C.R. Hughes. 2000. Survival rates of a Neotropical parrot: implications for latitudinal comparisons of avian demography. *Ecology* 81: 1351-1370.
- Sankamethawee, W., Pierce, A. J., Hardesty, B. D., & Gale, G. A. 2011. Seasonal variability in survivorship of a cooperatively breeding tropical passerine. *Ecological Research* 26(2): 429-436.
- Sibly, R. M., Witt, C. C., Wright, N. A., Venditti, C., Jetz, W., & Brown, J. H. 2012. Energetics, lifestyle, and reproduction in birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109(27): 10937-10941.
- Sick, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Nova Fronteira, Rio de Janeiro.
- Sigrist, T. 2009. *Guia de Campo Avis Brasilis - Avifauna brasileira: Descrição das Espécies*. São Paulo: Avis Brasilis. 600 p.
- Slagsvold T. & Dale, S. 1996. Disappearance of female Pied Flycatchers in relation to breeding stage and experimentally reduced molt. *Ecology* 77: 461–471.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Sullivan, K. 1989. Predation and starvation: age-specific mortality in juvenile juncos (*Junco phaeotus*). *Journal of Animal Ecology* 58: 275-286.

Székely, T., Liker, A., Freckleton, R. P., Fichtel, C., & Kappeler, P. M. 2014. Sex-biased survival predicts adult sex ratio variation in wild birds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 281(1788): 20140342.

Wolda, H. 1987. Seasonality and the community. In Gee, J.H.R. & Giller, P.S. (eds) *Organization of communities. Past and present. The 27th Symposium of the British Ecological Society*: pp69–95. Oxford: Blackwell Scientific Publications.