



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO SEMI-ÁRIDO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO
MESTRADO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

CARLOS ALLAN DE SOUZA OLIVEIRA

**SOBREVIVÊNCIA CONSTANTE OU VARIADA? IMPLICAÇÕES DE FATORES
SAZONAIS E IMPREVISÍVEIS NA SOBREVIVÊNCIA EM UM PASSERIFORME
DE AMBIENTE NEOTROPICAL SEMIÁRIDO**

MOSSORÓ/RN

2019

CARLOS ALLAN DE SOUZA OLIVEIRA

**SOBREVIVÊNCIA CONSTANTE OU VARIADA? IMPLICAÇÕES DE FATORES
SAZONAIS E IMPREVISÍVEIS NA SOBREVIVÊNCIA EM UM PASSERIFORME
DE AMBIENTE NEOTROPICAL SEMIÁRIDO**

Dissertação apresentada ao Mestrado em Ecologia e Conservação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal Rural do Semi-Árido como requisito para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Linha de Pesquisa: Ecologia e Conservação de Ecossistemas Terrestres

Orientador: Professor Dr. Leonardo Fernandes França,

MOSSORÓ/RN

2019

© Todos os direitos estão reservados a Universidade Federal Rural do Semi-Árido. O conteúdo desta obra é de inteira responsabilidade do (a) autor (a), sendo o mesmo, passível de sanções administrativas ou penais, caso sejam infringidas as leis que regulamentam a Propriedade Intelectual, respectivamente, Patentes: Lei nº 9.279/1996 e Direitos Autorais: Lei nº 9.610/1998. O conteúdo desta obra tomar-se-á de domínio público após a data de defesa e homologação da sua respectiva ata. A mesma poderá servir de base literária para novas pesquisas, desde que a obra e seu (a) respectivo (a) autor (a) sejam devidamente citados e mencionados os seus créditos bibliográficos.

O48s

Oliveira, Carlos Allan de Souza.
Sobrevivência constante ou variada? Implicações
de fatores sazonais e imprevisíveis na
sobrevivência em um passeriforme de ambiente
neotropical semiárido / Carlos Allan de Souza
Oliveira. - 2019.
45 f. : il.

Orientador: Leonardo Fernandes França.
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal
Rural do Semi-árido, Programa de Pós-graduação em
Ecologia e Conservação, 2019.

1. Caatinga. 2. Cormack-Jolly-Seber. 3.
Chuvas. 4. Hemitriccus margaritaceiventer. 5.
História de vida. I. França, Leonardo Fernandes,
orient. II. Título.

CARLOS ALLAN DE SOUZA OLIVEIRA

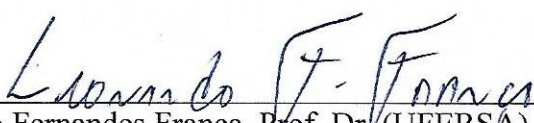
**SOBREVIVÊNCIA CONSTANTE OU VARIADA? IMPLICAÇÕES DE FATORES
SAZONAIS E IMPREVISÍVEIS NA SOBREVIVÊNCIA EM UM PASSERIFORME
DE AMBIENTE NEOTROPICAL SEMIÁRIDO**

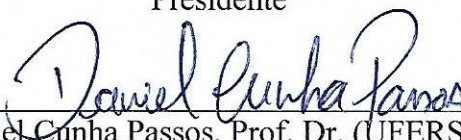
Dissertação apresentada ao Mestrado em Ecologia e Conservação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal Rural do Semi-Árido como requisito para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

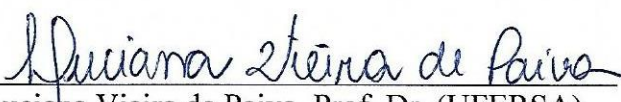
Linha de Pesquisa: Ecologia e Conservação de Ecossistemas Terrestres

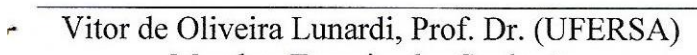
Defendida em: 26/02/2019

BANCA EXAMINADORA


Leonardo Fernandes França, Prof. Dr. (UFERSA)
Presidente


Daniel Cunha Passos, Prof. Dr. (UFERSA)
Membro Examinador


Luciana Vieira de Paiva, Prof. Dr. (UFERSA)
Membro Examinador


Vitor de Oliveira Lunardi, Prof. Dr. (UFERSA)
Membro Examinador Suplente

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Universidade Federal Rural do Semi-Árido (UFERSA) e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação pelo apoio logístico para as atividades em campo.

Agradeço ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pelo auxílio financeiro a esse e outros trabalhos desenvolvidos pelo Laboratório de Ecologia de Populações Animais (ECOPAn) da UFERSA

Agradeço ao Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Rio Grande do Norte (IFRN - *Campus* Macau) pela concessão do afastamento total para minha capacitação profissional.

Agradeço ao meu orientador, o Professor Dr. Leonardo Fernandes França por ter me recebido no ECOPAn e ajudado em todos os passos da execução deste trabalho. E ainda pelas conversas e dicas para a redação científica.

Agradeço ao Professor Dr. Mauro Pichorim, por ter despertado em mim o gosto pela ornitologia.

Agradeço aos Professores Doutores, Cristina Baldauf, Daniel Passos e Vitor Lunardi pelas excelentes aulas ministradas durante o curso de mestrado.

Agradeço a Banca Examinadora por ter aceitado avaliar o meu trabalho e poder contribuir com dicas, ajustes e melhorias que me ajudarão a melhorar profissionalmente.

Agradeço aos meus pais, irmãos, e a Tia Autinha (*in memorian*) que sempre me incentivaram a estudar. Gostaria de destacar o meu irmão Bruno a quem utilizei como exemplo de dedicação aos estudos, mesmo que indiretamente e inconscientemente ele me ajudou a chegar até aqui.

Agradeço a minha esposa (Rayane) por ter suportado minhas ausências e a solidão enquanto estive dedicado a este trabalho, e por sempre me incentivar a estudar.

Agradeço aos integrantes do ECOPAn que participaram das coletas em campo: Clarisse, Isabela, Lívia, Marina, Railton, Rodrigo, Thales e em especial Hélya, Rayanison, Paulinha e Saulo a quem considero irmãos mais novos.

Agradeço aos novos amigos que esta etapa da vida acadêmica me proporcionou, em especial: Alcéster, Camila, João Paulo, Lidianio e Rafael.

Agradeço a todos os amigos que mandaram mensagens positivas e de incentivo durante essa etapa, em especial, Renato, Rejane, Pablo, Maria Aparecida, Damião e Sara.

Obrigado a todos!

RESUMO

Sobrevivência constante ou variada? Implicações de fatores sazonais e imprevisíveis na sobrevivência em um Passeriforme de ambiente neotropical semiárido

Neotrópicos secos são ambientes sazonais e em parte imprevisíveis quanto a ocorrência e volume de chuvas intra e interanuais, sendo esta característica climática um importante fator influenciador nos padrões de sobrevivência e alocação energética em rotinas do ciclo anual (reprodução e muda de penas de voo) de Passeriformes. Nós realizamos a captura-marcação-recaptura de *Hemitriccus margaritaceiventer* para testar as hipóteses de que os níveis de precipitação intra e interanuais, as atividades de reprodução e de muda de penas de voo influenciariam as estimativas de sobrevivência aparente. Nossas hipóteses predizem que em períodos de maior precipitação as estimativas de sobrevivência são mais elevadas se comparado períodos secos a chuvosos. Além disso, a reprodução e muda de penas de voo estão associadas à sobrevivência por *trade-offs* e, por consequência, as estimativas de sobrevivência devem declinar durante a realização destas atividades. Realizamos amostragens durante seis anos a cada 14 ou 28 dias em uma área de floresta neotropical sazonalmente seca no Nordeste brasileiro, inserida no domínio Caatinga. Utilizamos a formulação Cormack-Jolly-Seber (CJS) para construir os modelos demográficos e estimar as probabilidades de sobrevivência e recaptura das aves. A análise da média dos modelos com suporte substancial para explicar a variação nos dados indicou a inexistência de variações intra e interanuais nas estimativas de sobrevivência aparente (entre 0,91 e 0,97), independente da estação do ano, precipitação anual ou período de ocorrência de placas e mudas. A sobrevivência aparente da espécie, manteve-se alta e constante durante todo o período de estudo e, portanto, nossas evidências indicam a existência de ajustes fisiológicos e comportamentais para lidar com as variações climáticas, como por exemplo a ocorrência de atividades energeticamente custosas em períodos de condições ambientais favoráveis, a redução das taxas de fecundidade, e o aumento da atividade de deslocamento durante estiagens.

Palavras-Chave: Caatinga - Cormack-Jolly-Seber - Chuvas - *Hemitriccus margaritaceiventer* - História de vida

ABSTRACT

Constant or varied survival? Implications of seasonal and unpredictable factors on survival in a Neotropical semi-arid Passeriforme

Dry neotropics are seasonal and partly unpredictable environments regarding the occurrence and volume of intra and inter yearly rains, being this climatic feature determining in the patterns of survival and energetic allocation in routines of the yearly cycle (reproduction and flight-feathers molt in Passeriformes). We used data of capture-marking-recapture of the Pearly-Vented-Tody-Tyrant (*Hemitriccus margaritaceiventer*) in order to test the hypothesis that the levels of precipitation intra and inter yearly, reproduction and flight-feathers molt would influence the rating of apparent survival. Our hypothesis indicate that periods of higher precipitation determine elevated ratings of survival if compared to periods of drought. Moreover, reproduction and flight-feathers molt are associated to survival through trade-off, and therefore survival estimates should decline during these activities. We realized sampling for six years each fourteen or twenty-eight days in a forest seasonally dry of Brazilian Northeast, inserted in a vegetal formation known as Caatinga. We used the Cormack-Jolly-Seber (CJS) formulation for building the demographic models and estimate the probabilities of survival and recapture of the birds. The analysis of the average of the models as supporter to explain the data variation indicated not exist variation intra and inter yearly in the apparent survival ratings (between 0.91 and 0.97) independent of the season annual, rainfall period or brood patch and moult occurrence. The apparent survival of the specie remained high and constant throughout the study, and our evidence indicates that these results are explained by physiological and behavioral adjustments to tolerate climatic variations such as the occurrence of energetically costly activities in periods of favorable environmental conditions, reduction of fertility rates, and increased displacement during droughts.

Keywords: Caatinga – Cormack-Jolly-Seber - Rain – *Hemitriccus margaritaceiventer* - Life History

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Localização da área de estudo	16
Figura 2: Adulto de <i>Hemitriccus margaritaceiventer</i> capturado na área de estudo.....	17
Figura 3: Precipitação anual durante o período de amostragem. Média da precipitação acumulada de 28 dias para cada mês, tendo base os meses de Set/2012 a Ago/2018.....	22
Figura 4: Média dos volumes acumulados de chuva, proporções de indivíduos com placa de incubação e de indivíduos com muda de penas de voo a cada 28 dias	23
Figura 5: Precipitação acumulada, proporção de indivíduos com placa, e com muda de penas de voo, em intervalos de 28 dias.....	24
Figura 6: Função de correlação cruzada entre a ocorrência de precipitação e placas de incubação, e entre precipitação e muda de penas de voo.....	25
Figura 7: Estimativas de sobrevivência para indivíduos transitórios, e durante períodos caracteristicamente chuvosos e secos	27
Figura 8: Estimativas de sobrevivência aparente para períodos com intenso investimento em reprodução quando o investimento reprodutivo foi ausente.....	28
Figura 9: Probabilidade de recaptura ao longo de seis anos de estudo	29

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Registros de Captura-Marcação-Recaptura.....	21
Tabela 2: Modelos candidatos utilizados para explicar a variação interanual nas estimativas de sobrevivência e probabilidade de recaptura.....	25
Tabela 3. Modelos candidatos com covariáveis interanuais adicionadas.....	26
Tabela 4. Modelos de melhor ajuste utilizados para calcular a média dos modelos	27

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AICc	-	Critério de Informação de Akaike
CEMADEN	-	Centro Nacional de Monitoramento e Alerta de Desastres Naturais
CEMAVE	-	Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Aves Silvestres
CF	-	Função de Correlação Cruzada
CJS	-	Formulação Cormack-Jolly-Seber
CMR	-	Captura, Marcação, Recaptura
INMET	-	Instituto Nacional de Meteorologia
UFERSA	-	Universidade Federal Rural do Semi-Árido

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO:.....	13
2. MÉTODOS:.....	15
2.1. Área de estudo:	15
2.2. Espécie estudada:.....	16
2.3. Amostragem das aves:	17
2.4. Registros de Reprodução e Muda de Penas:.....	18
2.5. Obtenção de Registros Pluviométricos:.....	18
2.6. Análise de Dados:	19
3. RESULTADOS:	21
4. DISCUSSÃO:.....	29
5. REFERÊNCIAS:	33
6. ANEXOS:	40

1. INTRODUÇÃO:

O clima é capaz de exercer importantes efeitos sobre a dinâmica de populações de vertebrados terrestres em escala local (Hughes 2000, McCarty 2001, Maiorano et al. 2013). Isso é válido porque as condições climáticas afetam a distribuição e oferta temporal dos recursos para estes animais, e assim influenciam o padrão de alocação energético nas atividades do ciclo anual (Newton 1998, Morrison & Hero 2003, Araújo et al. 2006, Thomas et al. 2016). Se as condições climáticas causam variação na oferta de recursos e alteram o padrão de alocação energético é possível relacioná-las aos atributos de histórias de vida das populações (van Noordwijk & de Jong 1986). Nas aves, o efeito indireto do clima foi reconhecido pelos pesquisadores como fator explicativo da evolução de atributos das histórias de vida e demografia das espécies desde os anos de 1940 (Lack 1947, Skutch 1949). Passados aproximadamente 80 anos, questões relacionadas às diferenças nas taxas de sobrevivência e influência dos recursos alimentares em aves das zonas temperadas do norte e zonas tropicais ainda permanecem obscuras (Robinson et al. 2010, Lloyd et al. 2014, Muñoz et al. 2018), sobretudo para espécies dos trópicos secos (Albuquerque et al. 2012)

A influência do clima sobre aspectos demográficos (sobrevivência) e rotinas do ciclo anual (reprodução e muda de penas de voo) das aves neotropicais, foram até o momento pouco estudadas e a maior parte dos trabalhos proveram informações para espécies de florestas úmidas (Karr et al. 1990, Blake & Loiselle 2008, Ruiz-Gutiérrez et al. 2012, Terrill 2018, Woodworth et al. 2018), onde a fraca sazonalidade ambiental tende a manter o suprimento alimentar relativamente constante ao longo do ano (Jansen et al. 2014). Ao contrário, as florestas neotropicais sazonalmente secas, que se estendem pelos ambientes semiáridos, são fortemente sazonais e nelas as condições climáticas fazem os estoques alimentares flutuarem de pouco a muito abundantes num curto intervalo de tempo (Nimer 1972, Poulin et al. 1992, Araújo et al. 2017, Santos 2017). Dado o papel da alimentação para a manutenção do estoque energético dos indivíduos, é possível que os efeitos da sazonalidade climática interfiram em parâmetros demográficos e nas rotinas do ciclo anual de aves residentes nas florestas neotropicais secas, tornando a sobrevivência reduzida em períodos de condições ambientais desfavoráveis ou de realização de atividades fisiológicas de alto custo energético (de Moura et al. 2018; Silva 2018a, b)

Nos trópicos semiáridos, pulsos de precipitação desencadeiam cascatas de eventos que incluem transformações nas condições físicas, químicas e biológicas do solo (Schwinning & Sala 2004), aumento da produtividade primária e explosões populacionais de invertebrados como artrópodes (Poulin et al. 1992, Wolda 1992, Heisler-White et al. 2008). Estes últimos são utilizados na dieta de grande parte das aves de ambientes tropicais secos, inclusive frugívoros, granívoros e nectarívoros, algumas vezes, configurando-se como principal fonte alimentar durante a atividade reprodutiva de espécies das mais variadas guildas alimentares (Denlinger 1980; Poulin et al. 1992, 1994; Grant et al. 2000). Contudo, os trópicos semiáridos são ambientes altamente imprevisíveis quanto a distribuição temporal e volume das precipitações dentro de uma estação chuvosa (Nimer 1972, Toby-Pennington et al. 2000). Desta forma, sendo válida a premissa de efeitos indiretos das chuvas sobre os padrões de sobrevivência e a alocação de recursos nas rotinas anuais, são esperadas variações intra e interanuais nas taxas de sobrevivência e variações no período e intensidade do investimento em reprodução e muda.

A associação indireta entre reprodução e muda de penas de voo com a precipitação pluviométrica vem sendo com frequência demonstrada nos ambientes tropicais sazonalmente secos (Keast 1968, Marini & Durães 2001, Cavalcanti et al. 2016, Silva 2018a, b). Principalmente porque estas atividades dependem de substancial fornecimento de energia, as quais provém da alimentação (Jones 1978, Faaborg et al. 1984, Dugger et al. 2004, Araújo et al. 2017). Em muitos estudos ecológicos, a relação entre sobrevivência e reprodução, já foi apontada como um *trade-off* (Ashmole 1963, Dijkstra et al. 1990, Nilsson & Svensson 1996). O aumento do esforço reprodutivo aumenta as taxas de predação em aves adultas (Lima 1987) e debilita seu sistema imunológico (Gustafsson et al. 1994, Silva 2018b), comprometendo a sobrevivência dos indivíduos. Esta relação é plausível para espécies de ambientes tropicais secos, onde a concentração temporal das chuvas determina um aumento explosivo na abundância de alimento e a concentração do esforço reprodutivo de vertebrados num curto intervalo de tempo (Willig 1985, Magnusson 1989, Illera & Díaz 2006, Ribeiro et al. 2012). Entretanto, estudos que demonstraram a existência de *trade-offs* entre sobrevivência e reprodução de aves são incomuns nas florestas sazonalmente secas (e. g. Macario et al. 2017), sendo necessário cautela com previsões generalistas para espécies destes ambientes.

A exemplo da reprodução, a muda de penas de voo configura-se como uma atividade de alta demanda energética, em decorrência da síntese de estruturas

queratinizadas (Penas) canalizarem recursos proteicos que outrora seriam úteis às atividades basais do metabolismo das aves (Murphy 1996, Hoyer & Buttemer 2011). Ao mesmo tempo, a ausência de algumas penas de voo durante a muda compromete a sustentação e aumenta a demanda energética para o voo (Barta et al. 2006). Entretanto, penas velhas e desgastadas também comprometem a habilidade de voo e prejudicam a capacidade de escapar de predadores (Swaddle & Witter 1997, Lind 2001). Portanto, em virtude de promover elevado estresse fisiológico e exposição à predação, a muda de penas de voo pode ser crucial no processo de evolução da história de vida das aves, resultando em uma demanda potencialmente conflitante com a sobrevivência (Barta et al. 2006, Silva 2018b). Trabalhos que avaliaram essa demanda conflitante foram elaborados em áreas temperadas e nos trópicos úmidos (Swaddle et al. 1999, Dawson et al. 2000, Moreno et al. 2001, Martin II 2005, Ellis et al. 2012, Echeverry-Galvis & Hau 2013), mas nos trópicos secos essa relação entre muda e sobrevivência é desconhecida.

Nesse contexto, populações de Passeriformes residentes em formações vegetais semiáridas, tal como a Caatinga, onde é alta a sazonalidade/imprevisibilidade climática (Toby-Pennington et al. 2000), podem nos fornecer subsídios para compreender os efeitos exercidos pelas chuvas e rotinas anuais sobre a demografia das aves neotropicais. Nossas premissas apontam para a concentração temporal entre período chuvoso, maior abundância de artrópodes e investimento em atividade de reprodução e muda de penas nos Passeriformes. Assim esperamos (1) a redução da sobrevivência no período seco e aumento no chuvoso, assim como; (2) redução nos anos de estiagem e aumento nos anos de maior volume pluviométrico. Por outro lado, uma vez sendo os fatores intrínsecos da rotina anual das aves determinantes das taxas de sobrevivência, esperamos (3) sua redução no período reprodutivo e/ou de muda e aumento no período de ausência destas atividades.

2. MÉTODOS:

2.1. Área de estudo:

Executamos o estudo em um fragmento natural de Caatinga, na Depressão Sertaneja Setentrional, localizado na Fazenda Experimental Rafael Fernandes (5°03'15"S 37°24'02"W), propriedade da Universidade Federal Rural do Semi-Árido (UFERSA). A área encontra-se no município de Mossoró, Rio Grande do Norte, Brasil. A área amostral está inserida em um fragmento de área natural que possui vegetação arborea/arbustiva com

cerca de 200 hectares, onde esporadicamente são observadas atividades de caça e extração de madeira. A paisagem do entorno é formada por um mosaico de áreas naturais, em diferentes graus de conservação, e áreas antrópicas destinadas às atividades agrícolas como o cultivo de monoculturas e criação de animais pastejadores (Figura 1).

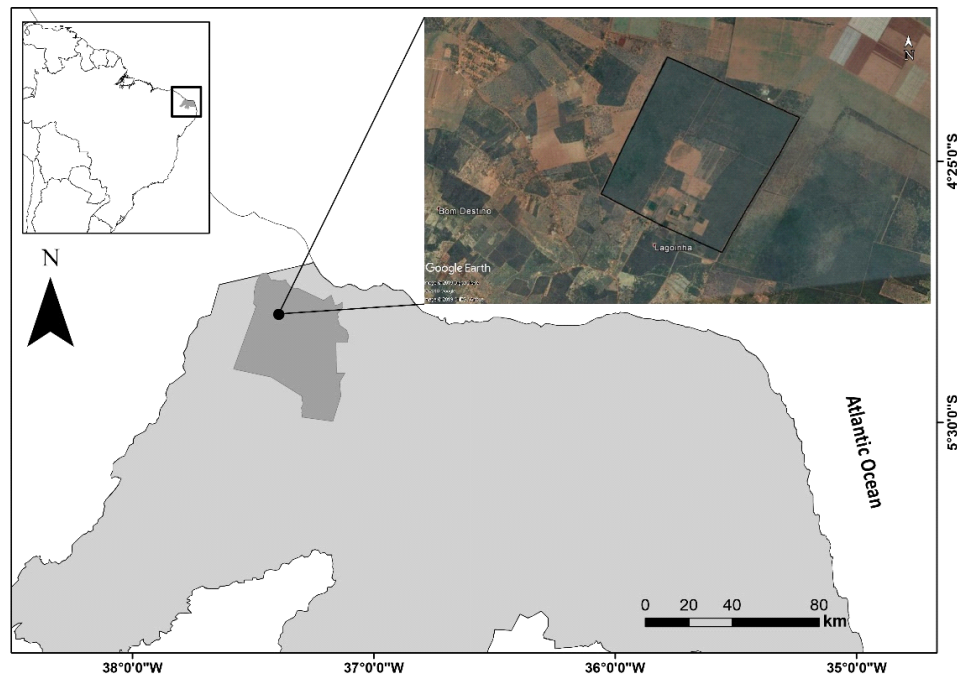


Figura 1. Localização da área de estudo onde ocorreram as capturas de *Hemitriccus margaritaceiventer*. Ao centro do detalhe está o fragmento natural de floresta tropical sazonalmente seca (200 ha).

Nesta região, o clima caracteriza-se por apresentar temperaturas médias constantes ao longo do ano e em torno de 26 °C (Andrade-Lima 1981). A precipitação média anual varia entre 500 e 800 mm e é sazonalmente distribuída, com as chuvas concentradas nos primeiros meses do ano e o período seco durando de seis a nove meses (Velloso et al. 2002). Periodicamente, em intervalos de 10 a 20 anos, as médias anuais de chuva não excedem 50% do volume esperado para a região, um evento conhecido como estiagem (Prado 2003).

2.2. Espécie estudada:

A espécie considerada no estudo, *Hemitriccus margaritaceiventer* (d'Orbigny & Lafresnaye, 1837) (Sebino-de-Olho-de-Ouro), é um Passeriforme, Rhynchocyclidae que não apresenta dimorfismo sexual e a incubação dos ovos é realizada apenas pelas fêmeas

(Sick 1997) (Figura 2). As evidências atuais apontam uma dieta puramente insetívora (Araújo 2009) e, dentro do gênero, as espécies são normalmente territorialistas, monogâmicas, não migratórias e de capacidade limitada de dispersão (Cohn-Haft 2000). Estas características de ocorrência espacial reduzem as chances de vieses, quando dados de captura são utilizados para estimar parâmetros demográficos.



Figura 2. Adulto de *Hemitriccus margaritaceiventer* capturado na área de estudo, uma floresta sazonalmente seca no Nordeste brasileiro. Imagem: Pedro Teófilo Moura.

H. margaritaceiventer possui ampla distribuição geográfica pelo Brasil, ocorrendo principalmente em ambientes onde a sazonalidade das chuvas é marcada, tal como a Caatinga, Cerrado e Pantanal (Sick 1997). Há indícios de que a distribuição da espécie esteja mais fortemente correlacionada a ambientes com níveis de pluviosidade anual entre 447 e 1.128 mm (Souza 2017). A população na área de estudo está presente o ano todo e os indivíduos são encontrados com evidências reprodutivas e de muda de penas (ver resultados).

2.3. Amostragem das aves:

Ao longo de seis anos, entre set/2012 e ago/2018, conduzimos ocasiões de captura–marcação–recaptura (CMR) em trilhas com pontos de captura a cada 50 m, cada ponto contendo uma rede de neblina (18 × 3 m). Nos três anos iniciais de amostragem, utilizamos 24 redes de neblina distribuídas em duas trilhas e nas amostragens subsequentes ampliamos a amostragem para 40 redes distribuídas em quatro trilhas. As redes eram abertas

aproximadamente às 05:00 h e assim mantidas por cinco horas seguidas. As aves capturadas nas redes de neblina foram marcadas com anilhas metálicas alfanuméricas fornecidas pelo Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Aves Silvestres (CEMAVE).

2.4. Registros de Reprodução e Muda de Penas:

Determinamos o período reprodutivo das aves capturadas a partir dos registros de placas de incubação. Nos Passeriformes, ela tem início pouco antes da postura dos ovos, sendo caracterizada pela perda parcial de penas, espessamento e hipervascularização na região do ventre com a função de facilitar as trocas de calor da ave incubadora com seus ovos (Jones 1971). Tais registros têm sido amplamente utilizados em estudos ecológicos para se determinar as estações e o esforço reprodutivo em aves (e.g. Cox et al. 2013, Cavalcanti et al. 2016).

Processos fisiológicos desencadeiam nas aves um evento cíclico de troca das penas, denominado muda. Em Passeriformes, o ciclo de muda ocorre em geral uma vez por ano, podendo durar algumas poucas semanas ou meses. Nas rêmiges (penas de voo das asas), a muda de penas primárias é particularmente importante, pois compromete a habilidade de voo da ave (Palmer 1972). Verificamos as penas de voo dos indivíduos em busca de indícios da ocorrência de muda nas penas primárias das rêmiges. Penas em muda são identificadas devido à presença de folículos epidérmicos de penas vazios, folículos com penas em início de crescimento apresentando pequenas penas ou folículos escuros de penas maiores ainda em crescimento. Consideramos como um evento de muda quando os indícios para a sua presença ocorreram simultaneamente em penas de uma mesma posição das rêmiges direita e esquerda (Palmer 1972).

2.5. Obtenção de Registros Pluviométricos:

Reunimos dados de um pluviômetro instalado na Fazenda Experimental Rafael Fernandes e os correlacionamos aos de sete pluviômetros do Centro Nacional de Monitoramento e Alerta de Desastres Naturais (CEMADEN), operando em áreas urbanas de Mossoró, e a um pluviômetro do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET) operando em uma área rural do mesmo município. Essa ação foi necessária porque os registros pluviométricos da Fazenda Experimental só estiveram disponíveis a partir de 2016. A

correlação entre os dados pluviométricos da Fazenda Experimental mostrou ser forte em relação a um pluviômetro do CEMADEM, localizado a cerca de 20 Km da área de estudo e ao do INMET, localizado aproximadamente a 30 Km.

Corrigimos e utilizamos os dados do pluviômetro da Fazenda Experimental e dos dois outros pluviômetros que melhor se correlacionaram ao seus registros, admitindo que em intervalos de 14 dias, chuvas acumuladas em quantidades $< 1,4$ mm seriam incapazes de provocar mudanças nas características físicas, químicas e biológicas do solo, e assim esses intervalos foram considerados como de precipitação igual a zero. Por outro lado, intervalos de 14 dias com precipitação acumulada > 140 mm foram considerados como de precipitação igual a 140, tendo em vista a capacidade limitada dos solos em absorverem água (e.g. Fernández 2007).

2.6. Análise de Dados:

Geramos as estimativas demográficas utilizando a formulação Cormack-Jolly-Seber (CJS) (Cormack 1964, Jolly 1965, Seber 1970), que permite calcular probabilidades de sobrevivência aparente (ϕ) e de recapturas (p) entre as amostragens. A sobrevivência aparente consiste na probabilidade de um indivíduo capturado em uma determinada ocasião de amostragem estar vivo em uma ocasião subsequente, uma vez que não tenha emigrado. Ela é denominada ‘aparente’ porque as estimativas para esse parâmetro não distinguem a mortalidade da emigração permanente. Em relação a probabilidade de recaptura (p), ela representa a probabilidade de indivíduos que não emigraram da área amostral serem recapturados após marcados (Lebreton et al. 1992).

A formulação CJS, utiliza históricos de encontros dos indivíduos capturados, marcados e recapturados (Cooch & White 2009). Nos históricos de encontros cada indivíduo capturado ou recapturado numa determinada ocasião de amostragem foi codificado com o valor um (1) e aqueles cuja recaptura não ocorreu foram codificados com zero (0). Para gerar as estimativas demográficas, utilizamos históricos de 119 indivíduos e um total de 119/169 capturas-recapturas. O programa Mark versão 8.X foi usado para gerar as estimativas de sobrevivência aparente (ϕ) e probabilidades de recapturas (p) da espécie estudada (White & Burnham 1999).

Nós reorganizamos as ocasiões de amostragem comprimindo as ocasiões originais de duas em duas, exceto para o último ano do estudo. Desta forma, as ocasiões ocorridas a

cada 14 dias geraram novos intervalos de 28 dias, tal como foram as amostragens realizadas no ano final do estudo (out/2017 a ago/2018). Nos históricos os indivíduos capturados em pelo menos uma das duas ocasiões foram codificados como um (1) e os que não foram capturados nas duas ocasiões comprimidas foram codificados como zero (0). Construímos modelos demográficos considerando covariáveis extrínsecas e intrínsecas para avaliar o padrão temporal de variação na sobrevivência aparente e recaptura. Como covariável extrínseca consideramos a chuva acumulada em um período de 28 dias anteriores a uma ocasião de amostragem, representando os fatores imediatos capazes de afetar a sobrevivência de *H. margaritaceiventer* que variam conforme a sazonalidade da precipitação, tal como a disponibilidade de alimento. Também consideramos a pluviosidade anual acumulada, representando os fatores externos que variam interanualmente conforme a variação imprevisível na precipitação anual. Como covariáveis intrínsecas consideramos as proporções de placas de incubação e muda de penas de voo registradas nos indivíduos em um período de 28 dias anteriores a uma determinada ocasião de amostragem. Incluímos como covariáveis ao parâmetro de sobrevivência a influência de indivíduos transitórios, ou seja, indivíduos capturados em uma única amostragem que emigraram da área de estudo. Esses indivíduos podem subestimar as verdadeiras probabilidades de sobrevivências, dado que não serão mais recapturados, mas não necessariamente por estarem mortos. Para a probabilidade de recaptura incluímos uma variável binária para representar o período de amostragem com 24 redes *versus* amostragens com 40 redes.

Para testar a correlação entre as covariáveis extrínsecas e intrínsecas, utilizamos a Função de Correlação Cruzada (CF), que examina a força da associação entre duas séries de dados temporais y e x , permitindo ainda reconhecer a ocorrência de atraso no tempo (*time lags*) da variável y em relação à x , considerando x potencialmente preditora de y (Brockwell & Davis 1991). Atraso no tempo significativamente negativos indicam valores da série de dados de y que são relacionados com valores anteriores da série de dados em x .

Para ordenar os modelos candidatos, utilizamos o *Akaike Information Criterion* (AIC_c). Modelos com os menores valores de AIC_c (*best-fitting model*) são os capazes de fornecer suporte e explicar a variação nos dados. Existem outros componentes da seleção de modelos para a escolha do melhor modelo. Um deles, o $w-AIC_c$ (*normalized AIC weights*), representa em termos proporcionais o “peso” ou contribuição de cada um dos modelos em fornecer suporte aos dados, em relação a todos os outros modelos candidatos.

Assim, além de indicar a eficiência de um modelo, o $w\text{-AIC}_C$, permite-nos comparar o quanto um determinado modelo é melhor em relação aos demais. O ΔAIC_C , representa a diferença de AIC_C do modelo melhor ajustado em relação a qualquer outro modelo executado na análise. Modelos que apresentam $\Delta\text{AIC}_C \leq 2$ são considerados como tendo suporte substancial para explicar a variação nos dados (Cooch & White 2009).

Ocasionalmente, mais de um modelo apresenta $\Delta\text{AIC}_C \leq 2$, sendo recomendada a execução da média dos modelos para se estimar novos parâmetros reais de sobrevivência e recaptura. A análise da média dos modelos é executada com base na média ponderada de todos os valores de um determinado parâmetro produzido pelo conjunto de modelos candidatos, e o valor de $w\text{-AIC}$ é utilizado como ponderador no cálculo do parâmetro médio. Este procedimento é usado para acomodar a incerteza nos parâmetros estimados pelo conjunto de modelos com $\Delta\text{AIC}_C \leq 2$ (Cooch & White 2009).

Inicialmente, executamos modelos demográficos para estimar parâmetros de sobrevivência e recaptura que levaram em consideração apenas covariáveis extrínsecas. Aos modelos mais bem ajustados incorporamos as covariáveis intrínsecas. Também executamos um modelo constante (.) que considerou não haver variação temporal nos parâmetros demográficos estimados e serve assim como hipótese nula. Em seguida, apenas modelos de melhor ajuste foram utilizados para calcular a média dos modelos.

3. RESULTADOS:

Ao longo de seis anos, registramos adultos de *H. margaritaceiventer* 288 vezes, sendo 119 capturas e 169 recapturas. A presença de placas de incubação e muda de penas de voo nos indivíduos foram registradas respectivamente 28 e 29 vezes (Tabela 1).

Tabela 1. Registros de captura-marcação-recaptura (CMR), presença de placa de incubação e muda de penas de voo de *H. margaritaceiventer*, ao longo de seis anos de estudo (Set/2012 e Ago/2018), em uma área semiárida neotropical.

Ano	Capturas	Recapturas	Placas	Mudas
2012-2013	40	24	6	8
2013-2014	21	30	4	7
2014-2015	11	31	1	6
2015-2016	22	46	6	6
2016-2017	15	25	5	2
2017-2018	10	13	6	0
	119	169	28	29

Os anos de 2012-2013, e 2015-2016 foram de menor precipitação, caracterizando períodos de estiagem na região, quando a seca é mais intensa que o esperado. Dentre estes, o ano de 2015-2016 apresentou menor precipitação média anual. Nos anos de 2013-2014 e 2014-2015, a precipitação anual manteve-se abaixo, porém próximo ao limite inferior esperado para a região (entre 500 e 800 mm), enquanto nos dois anos seguintes (2016-2017 e 2017-2018) atingiram e superaram o limite inferior de chuvas esperadas para a região. A média das precipitações acumuladas durante 28 dias para cada ciclo de amostragens, apontou que 66% do volume das chuvas ocorreram entre março e maio, enquanto apenas 1% entre setembro e dezembro (Figura 3)

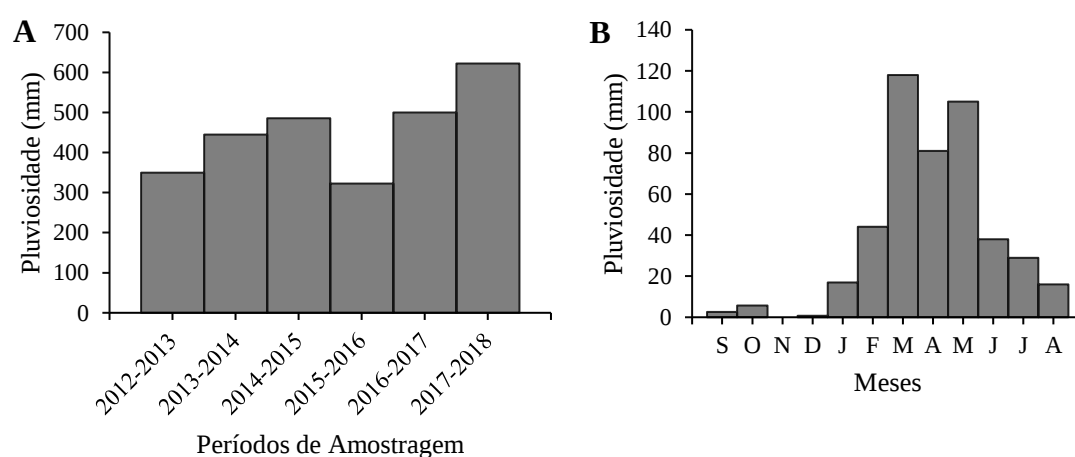


Figura 3. Precipitação anual para seis intervalos de setembro a agosto entre os anos de 2012 e 2018 (A). Média da precipitação acumulada de 28 dias entre Set/2012 a Ago/2018 (B)

Tendo como base a média dos volumes acumulados de chuva e das proporções de indivíduos com placa de incubação e muda de penas de voo, a cada 28 dias (Figura 4), observamos que a ocorrência de placa de incubação oscilou com pico centrado em abril seguindo padrão semelhante ao das chuvas. A muda de penas de voo descreveu padrão semelhante, porém perfazendo um ciclo mais longo e com uma ocasião de atraso em relação à ocorrência de placa de incubação.

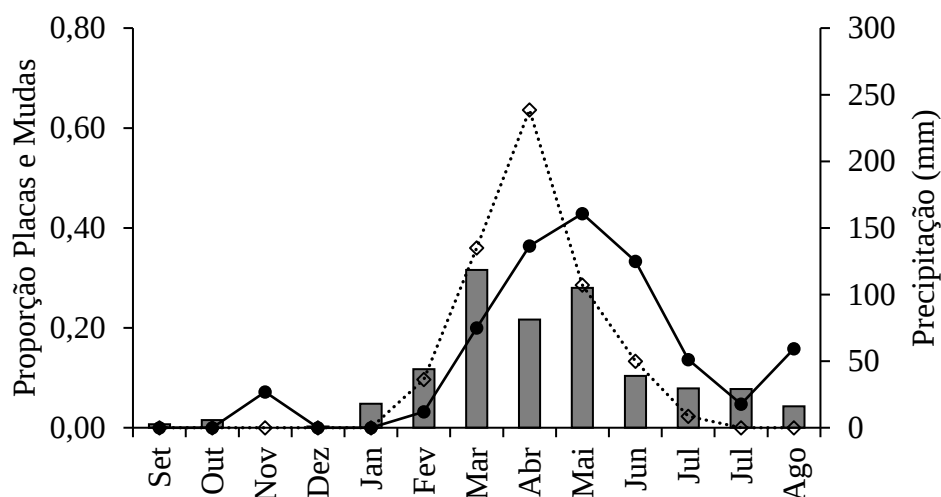


Figura 4. Média dos volumes acumulados de chuva (barras cinzas), das proporções de indivíduos com placa de incubação (linha pontilhada) e de indivíduos com muda de penas de voo (linha contínua), a cada 28 dias.

O investimento em placas de incubação mostrou uma tendência crescente entre fevereiro e abril de cada ciclo de amostragem (Figura 5), exceto para quando não obtivemos registros suficientes para essa atividade (2014-2015). Picos de atividade de placa de incubação ocorreram principalmente em março e abril. Esta atividade também ocorreu em maio e junho, porém com diferente nível de importância entre anos. O investimento em muda de penas de voo mostrou uma tendência crescente, normalmente com uma ocasião de atraso em relação aos aumentos nos registros de placas de incubação, exceto para os dois últimos ciclos de amostragem, quando praticamente não ocorreram indivíduos com mudas de penas nos registros (2016-2017 e 2017-2018). Picos para a presença de muda de penas de voo ocorreram entre abril e junho.

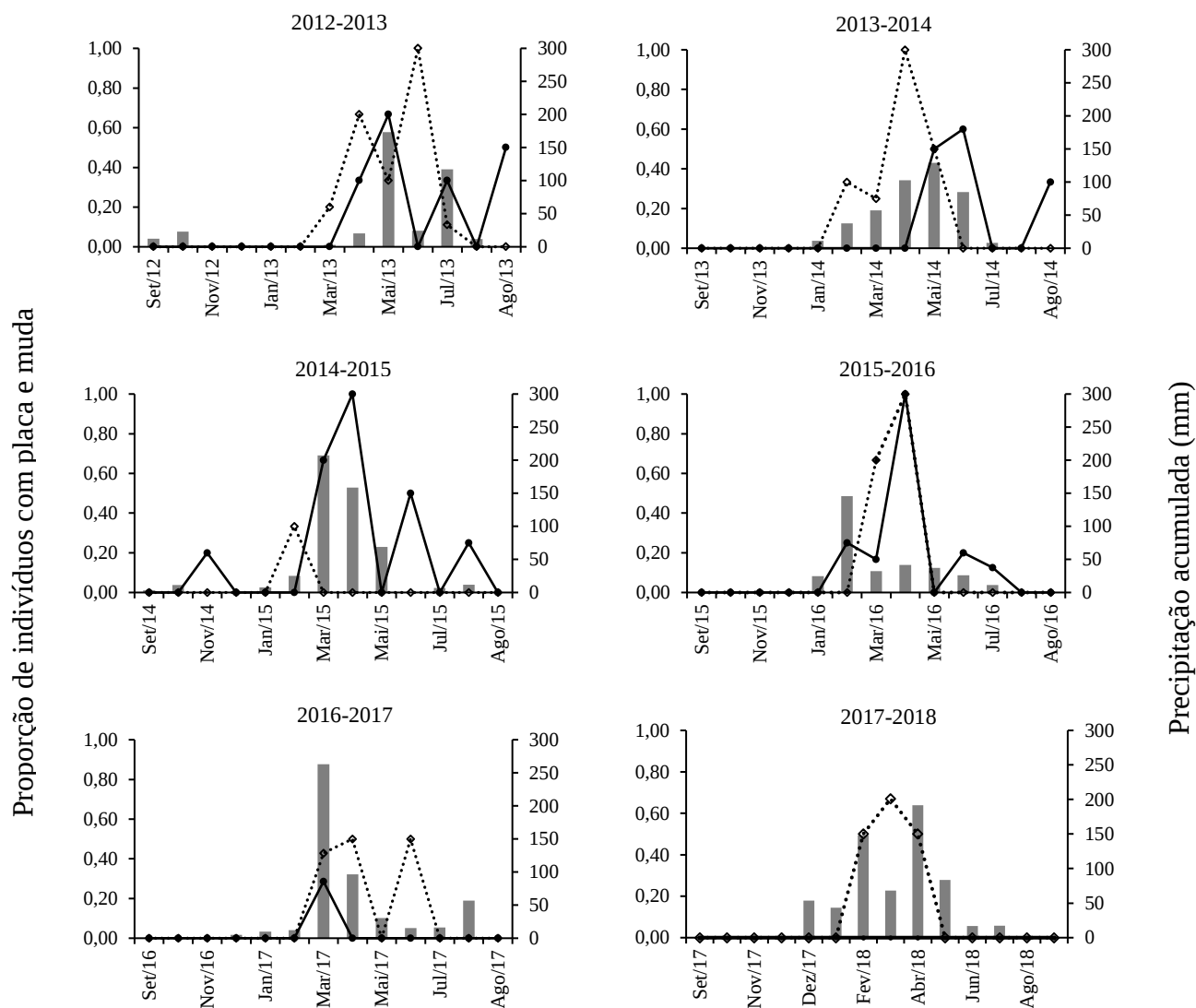


Figura 5. Precipitação acumulada de 28 dias (Barras cinzas), proporção de indivíduos com placa (Linha tracejada) e com muda de penas de voo (Linha contínua), em intervalos de 28 dias.

O padrão temporal de atividade reprodutiva esteve relacionado com a distribuição das chuvas quando considerada uma ocasião de atraso (28 dias por ocasião; $r = 0,41$), a relação imediata ($r = 0,38$) ou uma ocasião de antecipação ($r = 0,50$) da ocorrência de placas em relação às chuvas (Figura 6A). Para as mudas de penas de voo, a CF indicou que estas ocorreram imediatamente em relação às chuvas ($r = 0,62$) ou com um ou dois intervalos de atraso ($r = 0,36$ e $0,34$ respectivamente) (Figura 6B).

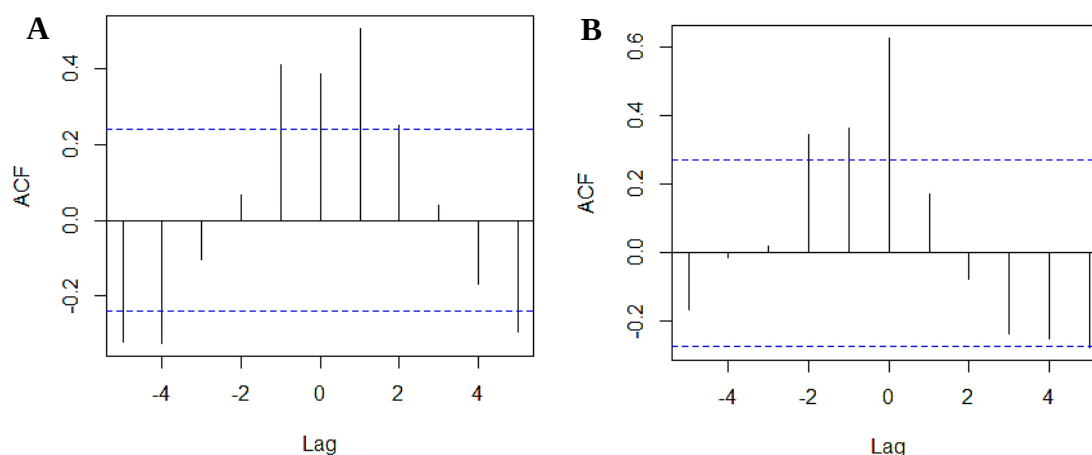


Figura 6. Função de correlação Cruzada (CF) entre a ocorrência de precipitação e placas de incubação (A), e entre precipitação e muda de penas de voo (B). Linhas pontilhadas indicam os intervalos de significância. Barras que ultrapassam as linhas pontilhadas correspondem à correlações significativas.

A primeira análise demográfica foi usada para avaliar a variação interanual nas estimativas de sobrevivência aparente (Φ) e probabilidade de recaptura (p), e testar o efeito da presença de indivíduos transitórios sobre as estimativas de sobrevivência. Dois modelos apresentaram suporte substancial para explicar a variação nos dados (Tabela 2, Anexo 1). Em ambos a covariável transitórios esteve presente influenciando a sobrevivência aparente. Em um dos modelos, além da influência dos indivíduos transitórios, também considerou a pluviosidade anual acumulada como covariável importante. A pluviosidade anual acumulada foi ainda a única covariável capaz de explicar a variação nos dados de probabilidade de recaptura.

Tabela 2. Dos modelos candidatos utilizados para explicar a variação interanual nas estimativas de sobrevivência e probabilidade de recaptura, dois modelos apresentaram suporte para explicar a variação nos dados.

Model	AICc	Δ AICc	w-AICc	Nº Par	Deviance
$\Phi_{(trans)} p_{(chuva_interanual)}$	1114,5	0,00	0,56	6	905,7
$\Phi_{(trans+chuva_interanual)} p_{(chuva_interanual)}$	1115,9	1,34	0,29	7	904,9

* Todos os modelos incluíram uma variável binária ao estimar a probabilidade de recaptura, visando acomodar as diferenças de tamanho amostral entre os três primeiros (24 redes) e três últimos (40 redes) anos de amostragem.

Na segunda análise incorporamos covariáveis intra-anuais nos dois melhores modelos extraídos da primeira análise, para obter estimativas de sobrevivência aparente (Φ) e probabilidade de recaptura (p). Foram elas: chuva acumulada em 28 dias, placa de

incubação, muda de penas de voo e o efeito combinado de placa e muda. Dessa forma, obtivemos adicionalmente oito modelos com $\Delta AIC \leq 2$ (Tabela 3, Anexo 2). Dentre eles, dois modelos apresentaram a chuva acumulada em 28 dias e um modelo a placa de incubação, como covariáveis capazes de explicar a variação nas estimativas de sobrevivência. Entretanto, a capacidade desses modelos fornecer suporte que explicasse a variação nos dados foi limitada, uma vez que apresentaram desempenho inferior aos modelos dos quais foram derivados. Enquanto isso, a variação na probabilidade de recaptura foi explicada pela presença de placa de incubação em três modelos, a interação entre placa de incubação e muda em um, e a chuva acumulada em 28 dias em dois modelos. Porém, para a probabilidade de recaptura, todas as covariáveis intra-anuais constantes nos modelos com $\Delta AIC \leq 2$, apenas provocaram redução na capacidade de explicação dos modelos anteriores.

Tabela 3. Aos modelos mais ajustados, os quais testamos os efeitos de covariáveis intra-anuais na sobrevivência e probabilidade de recapturas, adicionamos covariáveis interanuais, que reduziram a capacidade de suporte em explicar os dados dos modelos de melhor ajuste.

Model	AICc	$\Delta AICc$	w-AICc	Nº Par	Deviance
$\Phi_{(trans)} P(chuva_interanual)$	1114,5	0,00	0,09	6	905,7
$\Phi_{(trans)} P(chuva_interanual+placa)$	1114,6	0,11	0,09	7	903,7
$\Phi_{(trans)} P(chuva_interanual+chuva28)$	1115,0	0,46	0,08	7	904,1
$\Phi_{(trans+chuva28)} P(chuva_interanual)$	1115,8	1,24	0,05	7	904,8
$\Phi_{(trans+chuva_interanual)} P(chuva_interanual)$	1115,9	1,34	0,05	7	904,9
$\Phi_{(trans)} P(chuva_interanual+placa_muda)$	1115,9	1,37	0,05	7	905,0
$\Phi_{(trans+chuva_interanual)} P(chuva_interanual+placa)$	1115,9	1,42	0,05	8	902,9
$\Phi_{(trans+chuva28)} P(chuva_interanual+placa)$	1116,2	1,68	0,04	8	903,2
$\Phi_{(trans+chuva_interanual)} P(chuva_interanual+chuva28)$	1116,5	1,96	0,04	8	903,4
$\Phi_{(trans+placa)} P(chuva_interanual)$	1116,5	1,97	0,04	7	905,6

Desconsiderando os modelos com fatores extrínsecos para explicar a variação na probabilidade de recaptura, ainda permaneceram quatro modelos demográficos com suporte substancial para explicar as variações nos dados. Dada a incerteza da importância de cada covariável presente nestes modelos, usamos a análise da média dos modelos para obter estimativas médias dos parâmetros de sobrevivência aparente e probabilidade de recaptura.

Tabela 4. Quatro modelos demográficos utilizados para calcular a média dos modelos e obter estimativas para os parâmetros de sobrevivência aparente e recaptura.

Model	AICc	Δ AICc	w-AICc	Nº Par	Deviance
$\Phi_{(trans)} p_{(chuva_interanual)}$	1114,5	0,00	0,41	6	905,7
$\Phi_{(trans+chuva28)} p_{(chuva_interanual)}$	1115,7	1,23	0,22	7	904,8
$\Phi_{(trans+chuva_interanual)} p_{(chuva_interanual)}$	1115,8	1,34	0,21	7	904,9
$\Phi_{(trans+Placa)} p_{(chuva_interanual)}$	1116,4	1,97	0,15	7	905,6

Para indivíduos transitórios a estimativa de sobrevivência aparente foi de 0,68 (95% IC= 0,52 a 0,80) tendo sido menor que as estimativas para indivíduos residentes (Figura 7). Aumentos na pluviosidade anual acumulada ou diferenças na pluviosidade do período seco em relação ao chuvoso não resultaram em variação nas estimativas de sobrevivência aparente. Mesmo quando comparados períodos mais secos (ex. 2015-2016) com mais chuvosos (ex. 2016-2017) as estimativas de um ano ficaram dentro do intervalo de confiança do outro ano, indicando não ter havido diferença nas estimativas (Figura 7). Da mesma forma, as estimativas de sobrevivência não mostraram qualquer influência quando comparamos períodos com alta precipitação acumulada de 28 dias com períodos de nenhuma precipitação acumulada de 28 dias, independente do ano em questão (Figura 7). Embora a covariável placa de incubação tenha feito parte dos modelos considerados capazes de explicar a variação nos dados em um dos modelos demográficos, as estimativas de sobrevivência em função desta covariável não variaram entre períodos de maior registro de indivíduos com placas e períodos de ausência de registros (Figura 8).

O produto da multiplicação de estimativas de sobrevivência de cada ocasião em um ciclo de amostragem, nos permitiu obter as estimativas de sobrevivência aparente para cada ano de estudo. Entre o primeiro e terceiro ano ela variou entre 0,65 e 0,69, enquanto no quarto e quinto ano foi de 0,67 e de 0,70 no último ano.

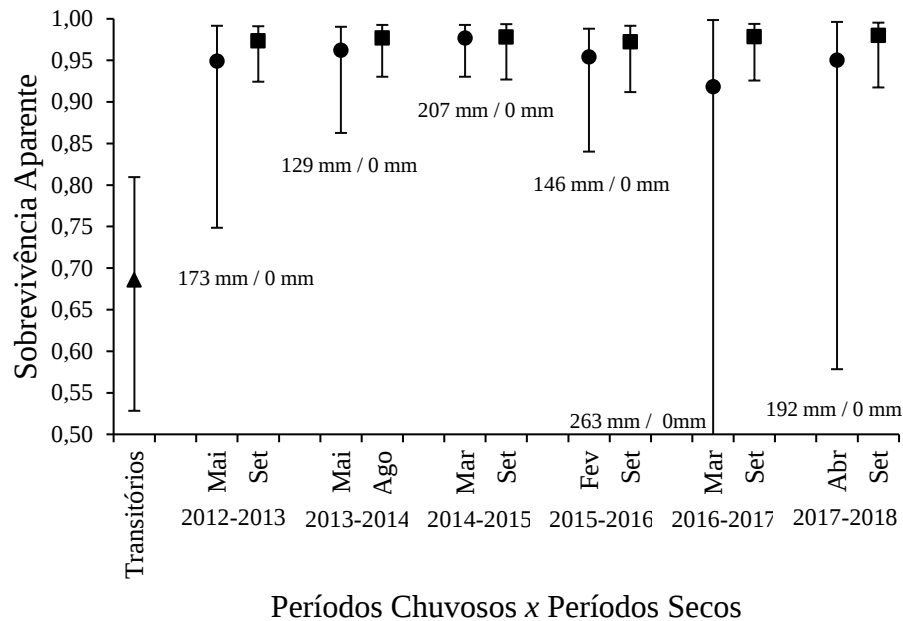


Figura 7. Estimativas de sobrevivência aparente do Sebinho-do-Olho-de-Ouro (*H. margaritaceiventer*) para indivíduos transitórios (Triângulo), para residentes durante períodos de maior precipitação (Círculos) e períodos tipicamente secos (Quadrados) ao longo dos anos de estudo.

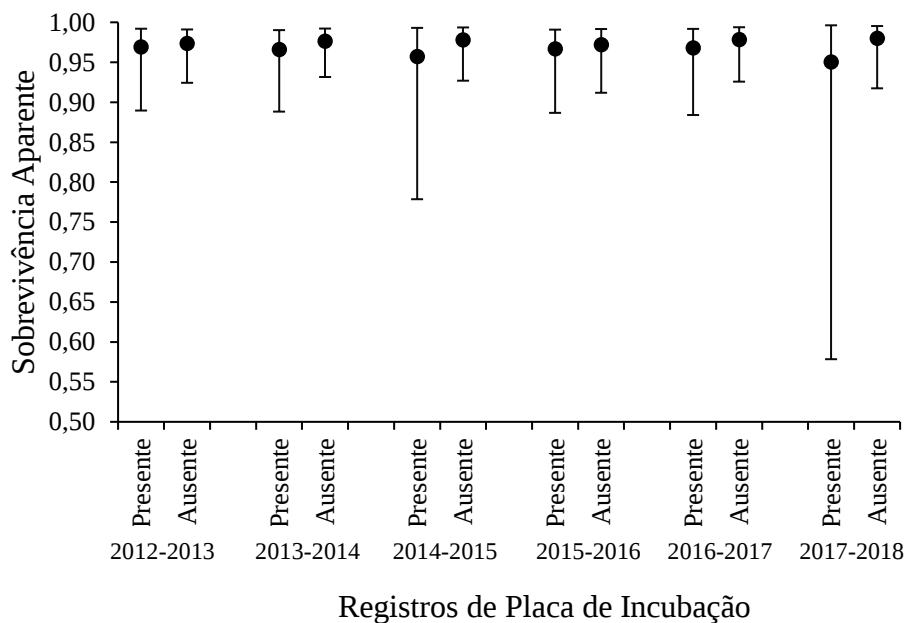


Figura 8. Estimativas de sobrevivência aparente do Sebinho-do-Olho-de-Ouro (*H. margaritaceiventer*) para períodos com presença de intenso investimento reprodutivo e para períodos em que esse investimento foi ausente.

Os quatro modelos demográficos mais ajustados aos dados, apresentaram a covariável precipitação anual acumulada como importante na determinação das

probabilidades de recaptura, que foram negativamente relacionadas ao volume total de chuvas nos períodos de amostragem (Figura 9). Nos três primeiros ciclos de amostragens (2012-2013 a 2015-2016), enquanto a pluviosidade anual acumulada foi crescente, a probabilidade de recaptura mostrou relação inversa. Durante o intervalo mais seco (2012-2013) a probabilidade de recaptura (0,11; 0,08 a 0,14) foi maior em relação ao intervalo de maior precipitação (0,05; 0,04 a 0,07). Quando comparamos os ciclos de amostragens entre 2015-2016 e 2017-2017 a relação inversa entre a pluviosidade anual acumulada e a probabilidade de recaptura foi mantida. No intervalo mais seco (2015-2016) a probabilidade de recaptura (0,15; 0,10 a 0,20) foi maior em relação ao intervalo (2016-2017) de maior pluviosidade anual acumulada (0,06; 0,03 a 0,09).

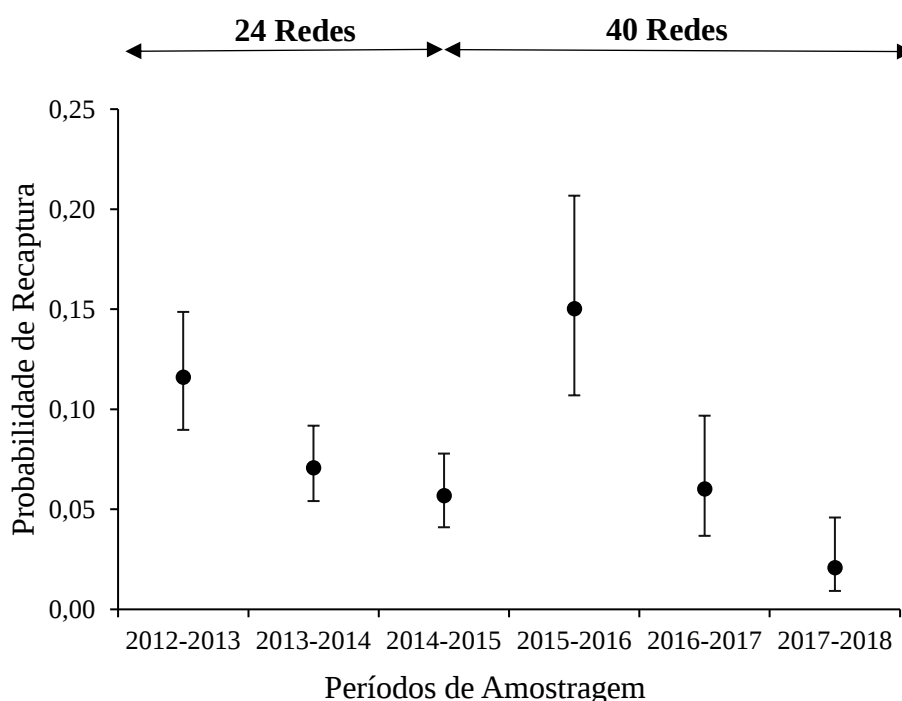


Figura 9. Probabilidade de recaptura do Sebinho-do-Olho-de-Ouro (*H. margaritaceiventer*) ao longo de seis anos de estudo.

4. DISCUSSÃO:

A sobrevivência aparente do *H. margaritaceiventer* demonstrou ser constante dentro e entre os anos de amostragem nos seis anos do estudo, não tendo sido registrada qualquer influência da sazonalidade das chuvas (fator intra-anual) ou da variação imprevisível do seu volume (fator interanual). Além disso, os fatores intrínsecos aos indivíduos, reprodução e muda de penas de voo, também não estiveram relacionados às alterações na sobrevivência aparente. Por fim, as estimativas de sobrevivência anual

aparente foram altas, variado entre 0,65 e 0,70 entre anos, resultados que se encaixam ao padrão estabelecido para espécies tropicais (Stutchbury & Morton 2001).

Padrões semelhantes aos encontrados nesse estudo já foram descritos para Passeriformes estudados em ambientes de elevada sazonalidade ambiental. Para duas espécies do gênero *Sylvia*, a sobrevivência aparente não mostrou variação entre períodos de seca e chuva (Schaefer et al. 2006) e análises de modelos demográficos que testaram esse parâmetro em 40 Passeriformes residentes em uma savana, mostraram melhor ajuste quando a sobrevivência foi considerada constante (Stevens et al. 2013). Entretanto, no primeiro estudo os volumes de precipitação não foram incorporados aos modelos demográficos e no segundo a variação temporal na sobrevivência foi avaliada através de um único modelo tempo-dependente. Nestes poucos estudos a granulação temporal dos dados foi sempre baixa (intervalos longos entre amostragens) e em nenhum caso foram consideradas variáveis ambientais específicas. No corrente estudo, *H. margaritaceiventer* mostrou ser capaz de suportar não só a variação sazonal do ambiente em relação as estações secas e chuvosas, mas também à imprevisibilidade na ocorrência das chuvas, de tal forma que as estimativas de sobrevivência não foram afetadas.

Sobrevivência aparente constante dentro dos anos e variada em função da imprevisibilidade entre anos foi encontrada para *Veniliornis passerinus* e *Coryphospingus pileatus* na mesma área do nosso estudo (de Moura et al. 2018, Reis 2018). De forma semelhante em uma floresta tropical úmida, um ano inesperadamente seco reduziu cerca de 10-15% a sobrevivência aparente na população de um beija-flor – *Phaethornis superciliosus* (Stiles 1992). Já em uma Pradaria na América do Norte, um período atipicamente seco reduziu em 61% a densidade populacional em seis de oito espécies avaliadas (George et al. 1992). Nas florestas úmidas, o clima estável favorece a seleção de traços de histórias de vida que permitem aos Passeriformes taxas elevadas de sobrevivência em função de menor investimento em reprodução (Ghalambor & Martin 2001) mas imprevisibilidades climáticas são raras e não toleradas em aspectos populacionais demográficos. Em Pradarias, ambientes sazonais e bastante previsíveis, os traços de histórias de vida evoluíram em resposta às taxas reduzidas de sobrevivência (Lack 1947, Ashmole 1963, Ricklefs 1980, Newton 1998, Schloss et al. 1999, Stutchbury & Morton 2001), mas nesses ambientes aspectos demográficos de Passeriformes são negativamente afetados por eventos climáticos imprevisíveis (George et al. 1992, Stiles 1992). Os resultados para *C. pileatus* e *V. passerinus* na área do corrente estudo, indicaram padrão de

sobrevivência constante dentro dos anos, porém uma certa intolerância às condições imprevisíveis de estiagem. No entanto, para *H. margaritaceiventer*, o ambiente sazonal-imprevisível resultou em um padrão de sobrevivência aparente alta e constante tanto diante dos fatores sazonalmente típicos quanto das imprevisibilidades ambientais entre anos.

Mecanismos fisiológicos e comportamentais poderiam então explicar a ausência de variação nas estimativas de sobrevivência do *H. margaritaceiventer*, mesmo em ambientes sazonais-imprevisíveis como as florestas tropicais sazonalmente secas do Nordeste brasileiro. Nelas, a estação chuvosa altera as condições físicas, químicas e biológicas do solo, que através de uma cadeia de eventos tornam os habitats mais produtivos (Schwinning & Sala 2004), aumentando a disponibilidade de recursos alimentares como os artrópodes, item mais importante na dieta da espécie (Poulin et al. 1992, Wolda 1992). Com recursos disponíveis, mas por tempo limitado ao curto período chuvoso, os indivíduos podem então canalizar energia para a realização de atividades de alto custo energético, como a reprodução rápida e a muda prolongada de penas de voo. Desta forma, minimizando os efeitos deletérios dessas atividades sobre a sobrevivência, ao aproveitar condições ambientais favoráveis (Keast 1968, Jones 1978, Zann et al. 1995). Essa perspectiva recebeu subsídio no presente estudo que indicou estarem as atividades fisiológicas de alto custo em *H. margaritaceiventer* correlatas ao período chuvoso. Sendo esta relação comum para Passeriformes neste ambiente sazonal-imprevisível, tendo sido retratada para diversas espécies em conjunto ou em estudos com a comunidade em geral (Cavalcanti 2016, Cavalcanti et al. 2016, Santos 2017, de Moura et al. 2018, Silva 2018a, b).

Alguns mecanismos fisiológicos e comportamentais atrelados à estação seca também parecem ter ocorrido e resultado em estimativas de sobrevivência aparente alta e constante na população estudada de *H. margaritaceiventer*. Durante esta estação, quando há menor disponibilidade de recursos para sustentar o alto metabolismo, os indivíduos suspenderam por completo atividades de reprodução e muda. Além disso, nossos resultados mostraram a relação negativa entre pluviosidade anual e probabilidade de recaptura dos indivíduos, sendo esta uma evidência indireta que aponta maior atividade de deslocamento durante anos mais secos em relação aos mais chuvosos. Desta forma, estes mecanismos com potencial de evitar a redução na sobrevivência aparente durante os meses de seca e nos anos de imprevisível estiagem, podem ter contribuído para a manutenção de estimativas de sobrevivência altas e constantes, nesta população de *H. margaritaceiventer*.

Encontramos evidências para a inexistência de *trade-off* entre sobrevivência, reprodução e muda de penas de voo na população de *H. margaritaceiventer*, mesmo durante anos de asseveramento das condições ambientais. Embora correlações negativas entre sobrevivência e reprodução sejam comumente apontadas nas hipóteses de evolução da história de vida (Ashmole 1963, Stearns 1976) e o mesmo faça sentido para a relação sobrevivência-muda de penas (Barta et al. 2006), alguns estudos não detectaram tais associações. Para exemplificar, o número de ninhegos (uma medida do esforço reprodutivo) criados por casais de um Passeriforme comum na Europa (*Pica pica*), não mostrou correlação com as estimativas de sobrevivência adulta (Hogstedt 1981), enquanto a sobrevivência aparente de dois Passeriformes residentes na mesma área do presente estudo (*C. pileatus*, *Tolmomyias flaviventris*), não foi diferente entre estações de reprodução e não reprodução (de Moura et al. 2018, Silva 2018a). No terceiro ano do corrente estudo (2014-2015), embora um número satisfatório de indivíduos tenha sido capturados/recapturados (42), registramos uma única ave com indícios de atividade reprodutiva o que pode indicar redução nessa atividade dentro da população. A redução das taxas de fecundidade já foram descritas como um fator importante para reduzir o estresse fisiológico durante períodos mais secos (Wikelski et al. 2003) e aumentar as estimativas de sobrevivência de aves (Duca & Marini 2014). Este também é um dos tipos de ajuste fisiológico com potencial para ter mitigado efeitos negativos sobre as estimativas de sobrevivência aparente ao longo desse estudo.

Embora estudos experimentais tenham apresentado visões contrastantes sobre a existência de *trade-off* entre sobrevivência e muda de penas de voo (Swaddle & Witter 1997, Lind 2001), Passeriformes podem reduzir o impacto dessa atividade de alta demanda metabólica através de uma sequência de troca de penas capaz de reduzir os impactos sobre a aerodinâmica do voo (Figuerola & Jovani 2001, Barta et al. 2006). Isto é obtido através da substituição das penas primárias mais internas das rêmiges antes das mais externas, como o descrito para dois Passeriformes – *Chthonicola sagittata*I (em florestas de eucaliptos na Austrália) e *C. pileatus* (área do corrente estudo) (Gardner et al. 2008, Moraes 2018). Em *H. margaritaceiventer*, identificamos períodos prolongados de mudas de penas de voo na população e anos de baixa detecção dessa atividade. Comportamentos estes com potencial para reduzir o estresse fisiológico em ambientes secos e imprevisíveis (Keast 1968, Silveira & Marini 2012), tal como a floresta de ambiente semiárido aqui considerada. Assim, é provável que as estratégias utilizadas para se reduzir o estresse da muda de penas

de voo também sejam eficientes ao ponto de não influenciarem negativamente a sobrevivência no período dessa atividade.

Estimativas de sobrevivência aparente próximas ou superiores a 0,70 foram amplamente confirmadas para aves nos trópicos úmidos (Johnston et al. 1997, Sandercock et al. 2000, Parker et al. 2006). Entretanto, nessas áreas não há gradiente de sazonalidade ambiental, o que ajuda a explicar taxas elevadas e constantes de sobrevivência (Martin 1996). Diferentemente, áreas temperadas do Hemisfério Norte, apresentam alto gradiente de sazonalidade, mas não há imprevisibilidade climática, e as taxas de sobrevivência em Passeriformes foram normalmente descritas como baixas e sazonalmente variadas (Bennett & Owens 2002). Enquanto isto, os ambientes neotropicais secos são em parte sazonais e em parte imprevisíveis, sendo comuns mudanças radicais nas condições físicas e disponibilidade de recursos dentro e entre anos (Murphy & Lugo 1986). Ao mesmo tempo, são ambientes onde as taxas de predação de ninhos são elevadas e indicadas como fator crucial na determinação do *trade-off* entre sobrevivência e reprodução das aves, condicionando altas estimativas de sobrevivência anual (Stutchbury & Morton 2001). Taxas elevadas de predação de ninhos ocorrem na área do corrente estudo (Oliveira et al. 2013). Portanto, nossos resultados indicam que a combinação entre forte sazonalidade, imprevisibilidade ambiental-anual e baixas expectativas de sucesso reprodutivo, são capazes de manter altas e constantes as estimativas de sobrevivência em uma população de *H. margaritaceiventer* residente nesta floresta neotropical sazonalmente seca.

5. REFERÊNCIAS:

- ALBUQUERQUE, U. P. *et al.* (2012). Caatinga revisited: Ecology and conservation of an important seasonal dry forest. **The Scientific World Journal** 2012:1–18.
- ANDRADE-LIMA, D. (1981). The caatingas dominium. **Revista Brasileira de Botânica** 4:149–153.
- ARAÚJO, H. F. P. (2009). Amostragem, Estimativa de Riqueza de Espécies e Variação Temporal na Diversidade, Dieta e Reprodução de Aves em Área de Caatinga. **Tese De Doutorado. Universidade Federal da Paraíba**. Brasil.
- ARAÚJO, H. F. P. *et al.* (2017). Passerine phenology in the largest tropical dry forest of South America: effects of climate & resource availability. **Emu Austral Ornithology** 117:78–91.
- ARAÚJO, M. B. *et al.* (2006). Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. **Journal of Biogeography** 33:1712–1728.

- ASHMOLE, N. P. (1963). The Regulation of Numbers of Tropical oceanic Birds. **Ibis** 103b:458–473.
- BARTA, Z. *et al.* (2006). Annual routines of non-migratory birds: optimal moult strategies. **Oikos** 112:580–593.
- BENNETT, P. M. & OWENS, I. P. F. (2002). Evolutionary Ecology of Birds: Life Histories, Mating Systems, and Extinction. **Oxford Series in Ecology and Evolution**.
- BLAKE, J. G., & LOISELLE B. A. (2008). Estimates of apparent survival rates for forest birds in eastern Ecuador. **Biotropica** 40:485–493.
- BROCKWELL, P. J., & DAVIS, R. A. (1991). Time Series: Theory and Methods (Springer Series in Statistics). **Spring**.
- CAVALCANTI, L. M. P. (2016). Oscilação Intra e Interanual na Reprodução de uma Comunidade de Aves na Caatinga, um Semiárido Neotropical. **Dissertação de Mestrado: Universidade Federal Rural do Semi-Árido**. Brasil.
- CAVALCANTI, L. M. P. *et al* (2016). Effects of rainfall on bird reproduction in a semi-arid Neotropical region. **Zoologia** 33:1–6.
- COHN-HAFT, M. (2000). A case study in Amazonian biogeography: vocal and DNA-sequence variation in Hemitriccus flycatchers Ph.D. Thesis, Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana. **Lousiana State University: Historical Dissertation and Thesis: Doctoral Examination and Dissertation Report**.
- COOCH, E., & WHITE, G. (2009). Program MARK. Mark. A Gentle Introduction.
- CORMACK, R. M. (1964). Estimates of survival from the sighting of marked animals. **Biometrika** 51:429–438.
- COX, D. T. C. *et al.* (2013). The seasonality of breeding in savannah birds of West Africa assessed from brood patch and juvenile occurrence. **Journal of Ornithology** 154:671–683.
- DAWSON, A. *et al.* (2000). Rate of moult affects feather quality: A mechanism linking current reproductive effort to future survival. **Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences** 267:2093–2098.
- DENLINGER, D. L. (1980). Seasonal and Annual Variation of Insect Abundance in the Nairobi National Park, Kenya. **Biotropica** 12:100–106.
- DIJKSTRA, C. *et al.* (1990). Brood Size Manipulations in the Kestrel (*Falco tinnunculus*): Effects on Offspring and Parent Survival. **The Journal of Animal Ecology** 59:269–285.
- DUCA, C., & MARINI, M. Â. (2014). High survival and low fecundity of a neotropical savanna tanager. **Emu Austral Ornithology** 114:121–128.
- DUGGER, K. M. *et al.* (2004). Understanding Survival and Abundance of Overwintering Warblers : Does Rainfall Matter? **The Condor** 106:744–760.
- ECHEVERRY-GALVIS, M. A. & HAU, M. (2013). Flight Performance and Feather Quality: Paying the Price of Overlapping Moulting and Breeding in a Tropical Highland Bird. **PLoS ONE** 8:1–9.

- ELLIS, V. A. *et al.* (2012). Changes in Immunocompetence and Other Physiological Measures During Molt in Brown-Headed Cowbirds (*Molothrus Ater*). **Auk** 129:231–238.
- FAABORG, J. *et al.* (1984). Rainfall Correlates of Bird Population Fluctuations in a Puerto Rican Dry Forest: A Nine Year Study. **The Wilson Bulletin** 96:575–593.
- FERNÁNDEZ, R. J. (2007). On the frequent lack of response of plants to rainfall events in arid areas. **Journal of Arid Environments** 68:688–691.
- FIGUEROLA, J. & JOVANI, R. (2001). Ecological correlates in the evolution of moult strategies in Western Palearctic passerines. **Evolutionary Ecology** 15:183–192.
- GARDNER, J. L. *et al.* (2008). Timing and sequence of moult, and the trade-off with breeding, in the Speckled Warbler (*Chthonicola sagittata*). **Emu Austral Ornithology** 108:90–96.
- GEORGE, T. L. *et al.* (1992). Impacts of a Severe Drought on Grassland Birds in Western North Dakota. **Ecological Applications** 2:275–284.
- GHALAMBOR, C. K. & MARTIN, T. E. (2001). Fecundity-Survival Trade-Offs and Parental Risk-Taking in Birds. **Science** 292:494–497.
- GRANT, P. R. *et al.* (2000). Effects of El Niño events on Darwin’s finch productivity. **Ecology** 81:2442–2457.
- GUSTAFSSON, L. *et al.* (1994). Infectious diseases, reproductive effort and the cost of reproduction in birds. **Philosophical Transactions - Royal Society of London, B** 346:323–331.
- HEISLER-WHITE, J. L. *et al.* (2008). Increasing precipitation event size increases aboveground net primary productivity in a semi-arid grassland. **Oecologia** 158:129–140.
- HOGSTEDT, G. (1981). Effect of Additional Food on Reproductive Success in the Magpie (*Pica pica*). **Journal of Animal Ecology** 50:219–229.
- HOYE, B. J. & BUTTEMER, W. A. (2011). Inexplicable Inefficiency of Avian Molt? Insights from an Opportunistically Breeding Arid-Zone Species, *Lichenostomus penicillatus*. **PLoS ONE** 6:1–7.
- HUGHES, L. (2000). Biological consequences of global warming: is the signal already. **Trends in Ecology & Evolution** 15:56–61.
- ILLERA, J. C. & DÍAZ, M. (2006). Reproduction in an endemic bird of a semiarid island: a food-mediated process. **Journal of Avian Biology** 37:447–456.
- JANSEN, D. Y. M. *et al.* (2014). Does seasonality drive spatial patterns in demography? Variation in survival in African reed warblers *Acrocephalus baeticatus* across southern Africa does not reflect global patterns. **Ecology and Evolution** 4:889–898.
- JOHNSTON, J. P. *et al.* (1997). Survival Rates of Tropical and Temperate Passerines: A Trinidadian Perspective. **The American Naturalist** 150:771–789.
- JOLLY, G. M. (1965). Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. **Biometrika** 52:225–247.

- JONES, P. J. (1978). Overlap of Breeding and Moults in the Whitebrowed Sparrowweaver in Northwestern Botswana. **Ostrich** 49:21–24.
- JONES, R. (1971). The Incubation Patch of Passerine Birds. **Biological Reviews** 46:315–339.
- KARR, J. R. *et al.* (1990). Survival Rates of Birds of Tropical and Temperate Forests: Will the Dogma Survive? **The American Naturalist** 136:277–291.
- KEAST, A. (1968). Moults in birds of the Australian dry country relative to rainfall and breeding. **Journal of Zoology** 155:185–200.
- LACK, D. (1947). The Significance of Clutch size. **Ibis** 89:302–352.
- LEBRETON, J. D. *et al.* (1992). Modeling survival & testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. **Ecological Monographs** 62:67–118.
- LIMA, S. L. (1987). Clutch size in birds: a predation perspective. **Ecology** 68:1062–1070.
- LIND, J. (2001). Escape flight in moulting Tree Sparrows (*Passer montanus*). **Functional Ecology** 15:29–35.
- LLOYD, P. *et al.* (2014). South temperate birds have higher apparent adult survival than tropical birds in Africa. **Journal of Avian Biology** 45:493–500.
- MACARIO, P. *et al.* (2017). Apparent survival and cost of reproduction for White-lined Tanager (*Tachyphonus rufus*, Thraupidae) in the northern Atlantic Rainforest, Brazil. **PLoS ONE** 12:1–13.
- MAGNUSSON, W. E. (1989). Reproductive Cycles of Teiid Lizards in Amazonian Savanna. **Journal of herpetology** 21:307–316.
- MAIORANO, L. *et al.* (2013). Threats from Climate Change to Terrestrial Vertebrate Hotspots in Europe. **PLoS ONE** 8:1–14.
- MARINI, M. Â. & DURÃES, R. (2001). Annual Patterns of Molt and Reproductive Activity of Passerines in South-Central Brazil. **The Condor** 103:767–775.
- MARTIN II, L. B. (2005). Trade-offs between molt and immune activity in two populations of house sparrows (*Passer domesticus*). **Canadian Journal of Zoology** 83:780–787.
- MARTIN, T. E. (1996). Life History Evolution in Tropical and South Temperate Birds: What Do We Really Know? **Journal of Avian Biology** 27:263–272.
- MCCARTY, J. P. (2001). Ecological Consequences of Recent Climate Change. **Conservation Biology** 15:320–331.
- MORAIS, R. D. C. (2018). Padrão temporal de muda de penas e reprodução em aves de um ambiente semiárido neotropical. **Trabalho de Conclusão de Curso de Graduação. Universidade Federal Rural do Semi-Árido. Brasil.**

- MORENO, J. *et al.* (2001). Daily energy expenditure and cell-mediated immunity in pied flycatchers while feeding nestlings: Interaction with moult. **Oecologia** 129:492–497.
- MORRISON, C. & HERO, J. M. (2003). Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review. **Journal of Animal Ecology** 72:270–279.
- de MOURA, P. T. S. *et al.* (2018). Rainfall and population dynamics of Grey Pileated Finch *Coryphospingus pileatus* (Aves: Passeriformes) in a Neotropical dry forest. **Population Ecology** 60:223–235.
- MUÑOZ, A. P. *et al.* (2018). Age effects on survival of Amazon forest birds and the latitudinal gradient in bird survival. **The Auk** 135:299–313.
- MURPHY, M. E. (1996). Energetics and Nutrition of Molt. In **Avian Energetics and Nutritional Ecology**. pp. 158–198.
- MURPHY, P. G. & LUGO, A. E. (1986). Ecology of Tropical Dry Forest. **Annual Review of Ecology and Systematics** 17:67–88.
- NEWTON, I. (1998). Population Limitation in Birds. **Academic Press**.
- NILSSON, J. A. & SVENSSON, E. (1996). The cost of reproduction: A new link between current reproductive effort and future reproductive success. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences** 263:711–714.
- NIMER, E. (1972). Climatologia da região Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Geografia** 34:3–51.
- van NOORDWIJK, A. J. & de JONG, G. (1986). Acquisition and Allocation of Resources: Their Influence on Variation in Life History Tactics. **The American Naturalist** 128:137–142.
- OLIVEIRA, C. W. S. *et al.* (2013). Predation on artificial nests in open habitats of central Brazil: effects of time and egg size. **Biota Neotropica** 13:142–146.
- PALMER, R. S. (1972). Patterns of Molting. In **Avian Biology**. pp. 65–101.
- PARKER, T. H. *et al.* (2006). Apparent survival estimates for five species of tropical birds in an endangered forest habitat in western Ecuador. **Biotropica** 38:764–769.
- POULIN, B. *et al.* (1992). Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. **Ecology** 73:2295–2309.
- POULIN, B. *et al.* (1994). Diets of Land Birds from Northeastern Venezuela. **The Condor** 96:354–367.
- PRADO, D. E. (2003). As caatingas da América do Sul. In **Ecologia e Conservação da Caatinga**. pp. 3–74.
- REIS, L. L. D. (2018). Oscilação Temporal na Sobrevivência de um População do Pica-Pau *Veniliornis passerinus* com Ocorrência em Ambientes Tropicais Semiáridos. **Trabalho de Conclusão de Curso de Graduação. Universidade do Estado do Rio Grande do Norte**. Brasil.

- RIBEIRO, L. B. *et al.* (2012). Reproductive and fat body cycles of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata, Tropiduridae) in a caatinga of northeastern Brazil. **Revista Chilena de Historia Natural** 85:307–320.
- RICKLEFS, R. E. (1980). Geographical Variation in Clutch Size among Passerine Birds: Ashmole's Hypothesis. **The Auk** 97:38–49.
- ROBINSON, W. D. *et al.* (2010). Diversification of Life Histories in New World Birds. **The Auk** 127:253–262.
- RUIZ-GUTIÉRREZ, V. *et al.* (2012). Survival of resident Neotropical birds: Considerations for sampling and analysis based on 20 years of bird-banding efforts in Mexico. **The Auk** 129:500–509.
- SANDERCOCK, B. K. *et al.* (2000). Survival rates of a neotropical parrot: Implications for latitudinal comparisons of avian demography. **Ecology** 81:1351–1370.
- SANTOS, K. B. (2017). Efeitos da pluviosidade e disponibilidade de alimento na reprodução de aves em uma floresta seca neotropical. **Dissertação de Mestrado: Universidade Federal Rural do Semi-Árido**. Brasil.
- SCHAEFER, H. C. *et al.* (2006). Monthly survival of African *Sylvia* warblers in a seasonally arid tropical environment. **Ibis** 148:411–424.
- SCHLOSS, A. L. *et al.* (1999). Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): overview and key results. **Global Change Biology** 5:25–34.
- SCHWINNING, S. & SALA, O. E. (2004). Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. **Oecologia** 141:211–220.
- SEBER, G. A. F. (1970). Estimating time-specific survival and reporting rates for adult birds from band returns. **Biometrika** 57:313–318.
- SICK, H. (1997). Ornitologia Brasileira. Rio de Janeiro: **Nova Fronteira**.
- SILVA, H. M. S. (2018a). Sobrevivência aparente e ritmo anual (reprodução e muda) de *Tolmomyias flaviventris* (Aves) em um ambiente neotropical semiárido. **Dissertação de Mestrado. Universidade Federal Rural do Semi-Árido**. Brasil.
- SILVA, T. A. D. (2018b). Influência da Reprodução, Muda de Penas e Alimento no Estresse Fisiológico de *Coryphospingus pileatus* (Aves: Passeriformes), em um Ambiente Semiárido. **Dissertação de Mestrado. Universidade Federal Rural do Semi-Árido**. Brasil.
- SILVEIRA, M. B. & MARINI, M. Â. (2012). Timing, Duration, and Intensity of Molt in Birds of a Neotropical Savanna in Brazil. **The Condor** 114:435–448.
- SKUTCH, A. F. (1949). Do Tropical Birds Rear as Many Young as They Can Nourish? **Ibis** 91:430–455.
- SOUZA, C. E. A. R. (2017). Exposição das Espécies do Gênero *Hemitriccus* (Aves, Rhynchocyclidae) a Mudanças Climáticas Futuras. **Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro**. Brasil.

- STEARNS, S. C. (1976). Life-History Tactics: A Review of the Ideas. **The Quarterly Review of Biology** 51:3–47.
- STEVENS, M. C. *et al.* (2013). Survival rates in West African savanna birds. **Ostrich** 84:11–25.
- STILES, F. G. (1992). Effects of a Severe Drought on the Population Biology of a Tropical Hummingbird. **Ecology** 73:1375–1390.
- STUTCHBURY, B. J. M. & MORTON, E. S. (2001). Life history traits. In Behavioral Ecology of Tropical Birds. **Academic Press**, pp. 23–38.
- SWADDLE, J. P. *et al.* (1999). The effect of simulated flight feather moult on escape take-off performance in starlings. **Avian Biology**. 30:351–358.
- SWADDLE, J. P. & WITTER, M. S. (1997). The effects of molt on the flight performance, body mass, and behavior of European starlings (*Sturnus vulgaris*): an experimental approach. **Canadian Journal of Zoology** 75:1135–1146.
- TERRILL, R. S. (2018). Feather growth rate increases with latitude in four species of widespread resident Neotropical birds. **The Auk** 135:1055–1063.
- THOMAS, R. J. *et al.* (2016). Climatic impacts on invertebrates as food for vertebrates. In **Global Climate Change and Terrestrial Invertebrates**. pp. 295–316.
- TOBY-PENNINGTON, R. *et al.* (2000). Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. **Journal of Biogeography** 27:261–273.
- VELLOSO, A. L. *et al.* (2002). Ecorregiões - propostas para o Bioma Caatinga. Recife: APNE, **The Nature Conservance do Brasil**.
- WHITE, G. C. & BURNHAM, K. P. (1999). Program mark: Survival estimation from populations of marked animals. Bird Study. <https://doi.org/10.1080/00063659909477239>
- WIKELSKI, M. *et al.* (2003). Reproductive Seasonality of Seven Neotropical Passerine Species. **The Condor** 105:683–695.
- WILLIG, M. R. (1985). Reproductive Patterns of Bats from Caatingas and Cerrado Biomes in Northeast Brazil. **Journal of Mammalogy** 66:668–681.
- WOLDA, H. (1992). Trends in abundance of tropical forest insects. **Oecologia** 89:47–52.
- WOODWORTH, B. K. *et al.* (2018). Hot temperatures during the dry season reduce survival of a resident tropical bird. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences** 285.
- ZANN, R. A. *et al.* (1995). The timing of breeding by zebra finches in relation to rainfall in central australia. **Emu Austral Ornithology** 95:208–222.

6. ANEXOS:

Anexo 1. Conjunto de modelos candidatos utilizados para avaliar estimativas de sobrevivência aparente e recaptura a partir de covariáveis extrínsecas (Pluviosidade anual acumulada e chuva acumulada em 28 dias) e presença de indivíduos transitórios. Os modelos estão classificados crescentemente de acordo com o AICc. Modelos de melhor ajuste estão marcados em cinza.

Model	AICc	Δ AICc	w-AICc	Nº Par	Deviance
$\Phi_{(trans)} p_{(chuva_interanual)}$	1114,5	0,00	0,56	6	905,7
$\Phi_{(trans+chuva_interanual)} p_{(chuva_interanual)}$	1115,9	1,34	0,29	7	904,9
$\Phi_{(chuva_interanual)} p_{(chuva_interanual)}$	1117,1	2,59	0,15	6	908,3
$\Phi_{(.)} p_{(chuva_interanual)}$	1124,2	9,70	0,00	5	917,5
$\Phi_{(trans)} p_{(rede+N_amostras)}$	1133,3	18,77	0,00	5	926,6
$\Phi_{(trans+chuva_interanual)} p_{(rede+N_amostras)}$	1134,2	19,70	0,00	6	925,4
$\Phi_{(chuva_interanual)} p_{(rede+N_amostras)}$	1139,5	24,99	0,00	5	932,8
$\Phi_{(.)} p_{(rede+N_amostras)}$	1139,9	25,39	0,00	4	935,3

Anexo 2. Conjunto de modelos candidatos utilizados para avaliar estimativas de sobrevivência e recaptura a partir de covariáveis extrínsecas (Pluviosidade anual acumulada e chuva acumulada em 28 dias) e intrínsecas (Placa de incubação e muda de penas de voo) e presença de indivíduos transitórios. Os modelos estão classificados crescentemente de acordo com o AICc. Modelos de melhor ajuste estão marcados em cinza.

Model	AICc	Δ AICc	w-AICc	Nº Par	Deviance
$\Phi_{(trans)} P(chuva_interanual)$	1114,5	0,00	0,09	6	905,7
$\Phi_{(trans)} P(chuva_interanual+placa)$	1114,6	0,11	0,09	7	903,7
$\Phi_{(trans)} P(chuva_interanual+chuva28)$	1115,0	0,46	0,08	7	904,1
$\Phi_{(trans+chuva28)} P(chuva_interanual)$	1115,8	1,24	0,05	7	904,8
$\Phi_{(trans+chuva_interanual)} P(chuva_interanual)$	1115,9	1,34	0,05	7	904,9
$\Phi_{(trans)} P(chuva_interanual+placa_muda)$	1115,9	1,37	0,05	7	905,0
$\Phi_{(trans+chuva_interanual)} P(chuva_interanual+placa)$	1115,9	1,42	0,05	8	902,9
$\Phi_{(trans+chuva28)} P(chuva_interanual+placa)$	1116,2	1,68	0,04	8	903,2
$\Phi_{(trans+chuva_interanual)} P(chuva_interanual+chuva28)$	1116,5	1,96	0,04	8	903,4
$\Phi_{(trans+placa)} P(chuva_interanual)$	1116,5	1,97	0,04	7	905,6
$\Phi_{(trans+placa_muda)} P(chuva_interanual)$	1116,6	2,10	0,03	7	905,7
$\Phi_{(trans+placa)} P(chuva_interanual+placa)$	1116,8	2,23	0,03	8	903,7
$\Phi_{(trans+placa_muda)} P(chuva_interanual+placa)$	1116,8	2,24	0,03	8	903,7
$\Phi_{(trans+placa_muda)} P(chuva_interanual+chuva28)$	1117,1	2,57	0,03	8	904,0
$\Phi_{(trans+chuva28)} P(chuva28)$	1117,1	2,57	0,03	8	904,0
$\Phi_{(trans+placa)} P(chuva_interanual+chuva28)$	1117,1	2,57	0,03	8	904,0
$\Phi_{(trans+chuva_interanual)} P(chuva_interanual+placa_muda)$	1117,2	2,66	0,03	8	904,1
$\Phi_{(trans+chuva28)} P(chuva_interanual+placa_muda)$	1117,5	3,00	0,02	8	904,5
$\Phi_{(trans+chuva_interanual+chuva28)} P(chuva_interanual)$	1117,7	3,16	0,02	8	904,6
$\Phi_{(trans+chuva_interanual+placa_muda)} P(chuva_interanual)$	1117,7	3,16	0,02	8	904,6
$\Phi_{(trans+chuva_interanual+placa_muda)} P(chuva_interanual+placa)$	1117,8	3,31	0,02	9	902,6
$\Phi_{(trans+chuva_interanual+placa)} P(chuva_interanual+placa)$	1117,9	3,41	0,02	9	902,7
$\Phi_{(trans+placa_muda)} P(chuva_interanual+placa_muda)$	1117,9	3,43	0,02	8	904,9

$\Phi_{(\text{trans}+\text{chuva_interanual}+\text{placa})} \mathcal{P}(\text{chuva_interanual})$	1118,0	3,44	0,02	8	904,9
$\Phi_{(\text{trans}+\text{chuva_interanual}+\text{chuva28})} \mathcal{P}(\text{chuva_interanual}+\text{placa})$	1118,0	3,48	0,02	9	902,8
$\Phi_{(\text{trans}+\text{placa})} \mathcal{P}(\text{chuva_interanual}+\text{placa_muda})$	1118,0	3,50	0,02	8	905,0
$\Phi_{(\text{trans}+\text{chuva_interanual}+\text{placa_muda})} \mathcal{P}(\text{chuva_interanual}+\text{chuva28})$	1118,1	3,60	0,02	9	902,9
$\Phi_{(\text{trans}+\text{chuva_interanual}+\text{placa})} \mathcal{P}(\text{chuva_interanual}+\text{chuva28})$	1118,4	3,84	0,01	9	903,2
$\Phi_{(\text{trans}+\text{chuva_interanual}+\text{chuva28})} \mathcal{P}(\text{chuva_interanual}+\text{chuva28})$	1118,4	3,92	0,01	9	903,2
$\Phi_{(\text{trans}+\text{chuva_interanual}+\text{placa_muda})} \mathcal{P}(\text{chuva_interanual}+\text{placa_muda})$	1118,8	4,31	0,01	9	903,6
$\Phi_{(\text{trans}+\text{chuva_interanual}+\text{placa})} \mathcal{P}(\text{chuva_interanual}+\text{placa_muda})$	1119,1	4,58	0,01	9	903,9
$\Phi_{(\text{trans}+\text{chuva_interanual}+\text{chuva28})} \mathcal{P}(\text{chuva_interanual}+\text{placa_muda})$	1119,3	4,78	0,01	9	904,1

Anexo 3. Conjunto de modelos candidatos utilizados para calcular os parâmetros de sobrevivência e recaptura através da média dos modelos. Os modelos estão classificados crescentemente de acordo com o AICc.

Model	AICc	ΔAICc	w-AICc	Nº Par	Deviance
$\Phi_{(\text{trans})} p_{(\text{chuva_interanual})}$	1114,5	0,00	0,41	6	905,7
$\Phi_{(\text{trans}+\text{chuva28})} p_{(\text{chuva_interanual})}$	1115,8	1,24	0,22	7	904,8
$\Phi_{(\text{trans}+\text{chuva_interanual})} p_{(\text{chuva_interanual})}$	1115,9	1,34	0,21	7	904,9
$\Phi_{(\text{trans}+\text{placa})} p_{(\text{chuva_interanual})}$	1116,5	1,97	0,15	7	905,5