



Universidade Federal Rural do Semi-Árido
Campus Mossoró
Curso de Ecologia

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO SEMI-ÁRIDO
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
CURSO: ECOLOGIA

RAYANISON DAGNER DA COSTA MORAIS

**PADRÃO TEMPORAL DE MUDA DE PENAS E REPRODUÇÃO EM
AVES DE UM AMBIENTE SEMIÁRIDO NEOTROPICAL**

MOSSORÓ-RN

2018

RAYANISON DAGNER DA COSTA MORAIS

**PADRÃO TEMPORAL DE MUDA DE PENAS E REPRODUÇÃO EM
AVES DE UM AMBIENTE SEMIÁRIDO NEOTROPICAL**

Monografia apresentada à Universidade
Federal Rural do Semi-Árido – UFERSA,
Campus Mossoró, para a obtenção do título de
Ecólogo.

Orientador: Prof. Dr. Leonardo Fernandes
França

MOSSORÓ-RN

2018

© 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.

M832p Moraes, Rayanison Dagner da Costa.

Padrão temporal de muda de penas e reprodução
em aves de um ambiente semiárido neotropical /
Rayanison Dagner da Costa Moraes. - 2018.

35 f. : il.

Orientador: Leonardo Fernandes França.
Coorientadora: Luciana Vieira Paiva.

Monografia (graduação) - Universidade Federal
Rural do Semi-árido, Curso de Ecologia, 2018.

1. Caatinga. 2. Estratégias individuais. 3.
Gasto energético. 4. Muda de penas. 5. Reprodução.

I. França, Leonardo Fernandes, orient. II. Paiva,
Luciana Vieira, co-orient. III. Título.

O serviço de Geração Automática de Ficha Catalográfica para Trabalhos de Conclusão de Curso (TCC's) foi desenvolvido pelo Instituto de Ciências Matemáticas e de Computação da Universidade de São Paulo (USP) e gentilmente cedido para o Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal Rural do Semi-Árido (SISBI-UFERSA), sendo customizado pela Superintendência de Tecnologia da Informação e Comunicação (SUTIC) sob orientação dos bibliotecários da instituição para ser adaptado às necessidades dos alunos dos Cursos de Graduação e Programas de Pós-Graduação da Universidade.

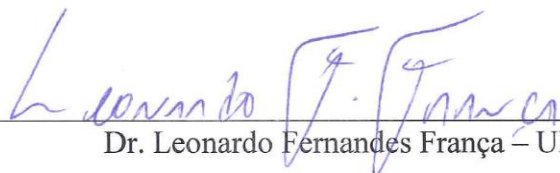
RAYANISON DAGNER DA COSTA MORAIS

**PADRÃO TEMPORAL DE MUDA DE PENAS E REPRODUÇÃO EM
AVES DE UM AMBIENTE SEMIÁRIDO NEOTROPICAL**

Monografia apresentada à Universidade
Federal Rural do Semi-Árido – UFERSA,
Campus Mossoró para a obtenção do título de
Ecólogo.

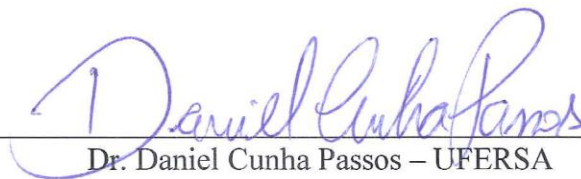
APROVADO EM: 17 / 09 / 2018

BANCA EXAMINADORA



Dr. Leonardo Fernandes França – UFERSA

Presidente



Dr. Daniel Cunha Passos – UFERSA

Primeiro Membro



Dra. Milena Wachlevski Machado – UFERSA

Segundo Membro

AGRADECIMENTOS

Agradeço a minha família, pelo apoio e incentivo durante todo o momento da graduação, em especial as minhas irmãs Renata e Rayane; meus sobrinhos Ryan e Sophia, que apesar de quase não me deixarem estudar, me incentivavam a relaxar brincando de carrinho; e a minha mãe, por todo o cuidado e carinho em todo o tempo.

Ao meu orientador, Professor Leonardo França, por todo o tempo dedicado à minha formação profissional, pelos ensinamentos, convívio e apoio durante quatro anos de pesquisa. Também a Professora Luciana Paiva, pela ajuda durante o processo de escrita do nosso trabalho, como também pela ajuda em todo o momento da graduação, e por todo o tempo dedicado em me ensinar algo novo.

A todos os meus professores, pelos ensinamentos valiosos, que foram muito além dos livros. A todos os demais profissionais da instituição, que de alguma forma contribuíram para a minha formação.

Aos meus amigos Gabriel, Thalys, José e Vinícius pela parceria, amizade e ajuda, muitas vezes, na locomoção até a universidade ou até meu local de pesquisa. Também agradeço ao borracheiro José Maria por consertar pacientemente a minha bicicleta, inúmeras vezes, pois toda semana meu pneu furava.

Aos amigos que a universidade me deu de presente, em especial a Allan, pelas melhores conversas, por todo apoio e pelo livro que ganhei de presente; a Paloma, pelos choros, risadas, lanches e pelo carinho enorme que criamos um pelo outro no decorrer da graduação; e ao menino das *Columbinas*, o garoto que não sente sede e anda descalço no caminho de volta das coletas, Saulo. Por todos os momentos de risadas altíssimas, (ainda bem que nunca fomos denunciados pelos laboratórios vizinhos), pelas caronas de volta para casa, pelos lanches, e por todos os momentos em que, juntos, passamos pelas situações mais cômicas e desastrosas possíveis, pois “foi difícil, muito difícil”.

Ao Laboratório de Ecologia de Populações Animais, bem como aos seus membros, em especial a Ana Paula, Clarisse, Marina, Lívia, Rodrigo, Railton, Isabela, Thales e Hélya, pelo esforço e ajuda em campo, como também pela descontração e risadas, e pelo convívio harmonioso em todo o momento de pesquisa. Também aos membros que já passaram pelo laboratório, em especial a Pedro, Liana e Erivanir, pelo aprendizado e troca de experiências.

A todos aqueles que de alguma forma contribuíram tanto para a minha formação profissional, como para o meu crescimento pessoal.

Por último, porém mais importante, agradeço ao divino criador, pai sempre presente, rei eterno. Ao que pôs o colorido nas aves (inclusive, obrigado às aves também) e deu a elas a capacidade de voar. Ao que fez o firmamento, criou os céus e a terra, criou a noite e o dia, para que cada dia fosse uma nova oportunidade de recomeço. Ao que me sustentou até aqui, me deu forças, me deu vontade de ir além, capacidade para trilhar meus objetivos, e fez com que tudo isso fosse possível. Obrigado Deus.

RESUMO

A reprodução e a muda de penas, são atividades importantes na rotina anual das aves e exigem um alto investimento energético para sua realização. Por isso, por vezes os indivíduos tendem a adotar estratégias de execução para ambas as atividades, ajustando o tempo, a duração, e a intensidade da reprodução e da muda, a fim de não sobrepor estas atividades energeticamente custosas, e não comprometer o seu desenvolvimento e a sua sobrevivência atual e/ou futura. Desta forma, buscamos entender o padrão individual de realização das atividades do ritmo anual (reprodução e muda de penas) em Aves de um ambiente semiárido Neotropical. O estudo foi realizado em um remanescente de Caatinga, uma das maiores florestas neotropicais secas do mundo, de Janeiro de 2013 a Dezembro de 2017. Utilizamos um conjunto de dados contendo informações de Janeiro de 2015 a Dezembro de 2017, para responder, de forma detalhada, como acontece a muda de diferentes conjuntos de penas, em *Coryphospingus pileatus* (Maria-Fita). Nossos resultados revelaram que, na maioria dos indivíduos avaliados, a reprodução é seguida pela troca de penas das rêmiges. 86% dos indivíduos trocam as penas numa sequência proximal, a qual inicia-se desde a pena mais interna (P1), seguindo até a mais externa (P10). Mais de 10% dos indivíduos sobrepueram a reprodução com a muda de penas, estando estas sempre associadas a penas de baixo custo para o voo. De modo geral, a muda acontece de forma pouco intensa, com os indivíduos trocando de uma a três penas por vez. Nossos registros de sequência temporal de eventos para *C. pileatus*, sugerem que sob sazonalidade elevada, seus indivíduos primeiro reproduzem e em seguida realizam a muda de penas primárias internas e externas, seguindo o padrão previsto em estudos teóricos. De modo geral, as características ambientais as quais as aves estão submetidas, influenciam fortemente suas estratégias temporais de sequência de atividades. Nosso estudo foi capaz de avaliar como tais atividades acontecem a nível individual, o que possibilitou corroborar, de forma empírica, as previsões teóricas e os pressupostos adotados que ainda não haviam sido comprovados.

Palavras-chave: Caatinga, Estratégias individuais, Gasto energético, Muda de penas, Reprodução.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Estação Experimental Rafael Fernandes. Imagem de satélite do ano de 2017 indicando o local e o esquema de arranjo das trilhas percorridas durante o estudo (barras verdes).....	13
Figura 2 – Contraste na vegetação de Caatinga do semiárido potiguar. Registros feitos em Dezembro de 2016, quando a precipitação foi nula (A), e em fevereiro de 2017, quando se iniciou a estação chuvosa na região (B).....	14
Figura 3 – Indivíduos de <i>Coryphospingus pileatus</i> exibindo placa de incubação (A) e muda de penas (B).....	16
Figura 4 – Esquema dos diferentes conjuntos de penas de asa em <i>Coryphospingus pileatus</i>	17

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Precipitação anual média entre 2013 e 2017 para o município de Mossoró. Fonte: Centro Nacional de Monitoramento e Alertas de Desastres Naturais (CEMADEN) e Instituto Nacional de Meteorologia (INMET).....	14
Tabela 2 – Espécies avaliadas durante o estudo, ordenadas de acordo com seus grupos taxonômicos (Família), guilda alimentar e padrão de ocorrência; e registros de placa de incubação, muda de asa, sequência temporal de atividades e sobreposições entre reprodução e muda de asa.....	19
Tabela 3 – Temporalidade de reprodução e mudas de diferentes conjuntos de penas.....	24
Tabela 4 – Sequência de mudas primárias, de acordo com as estratégias Proximal-Distal (PD) e Distal-Proximal (DP).....	25
Tabela 5 – Intensidade da muda (número de mudas simultâneas por indivíduo) em diferentes conjuntos de penas da asa.....	26

LISTA DE ABREVIações E SIGLAS

CEMADEN – Centro Nacional de Monitoramento e Alertas de Desastres Naturais.

INMET – Instituto Nacional de Meteorologia.

CEMAVE – Centro Nacional de Pesquisa para a Conservação das Aves Silvestres.

UFERSA – Universidade Federal Rural do Semi-Árido.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	10
2. MATERIAIS E MÉTODOS.....	13
2.1. Área de estudo.....	13
2.2. Coleta e análise de dados.....	14
3. RESULTADOS.....	18
4. DISCUSSÃO.....	26
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	29
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	31

1. INTRODUÇÃO

A reprodução e a muda de penas estão entre as atividades mais importantes no ciclo anual das aves e exigem um alto investimento energético para sua realização (MURPHY 1996). As estratégias adotadas para definir o momento, a sequência e a intensidade com que cada uma dessas atividades irá acontecer pode influenciar a sobrevivência e o sucesso reprodutivo dos indivíduos (TOMOTANI *et al.* 2018). Sendo assim, é esperado que os indivíduos adotem estratégias para minimizar o custo e a sobrecarga energética de ambas as atividades, ajustando o tempo, a duração e a intensidade da reprodução e da muda (FOSTER 1973). Vários estudos têm demonstrado que uma das estratégias adotadas pelas aves ao alocar energia nestas atividades é evitar a sua sobreposição (DRENT & DAAN 1980, MURPHY & KING 1992). A sobreposição destas atividades de alta demanda energética pode causar a diminuição no tamanho da ninhada, e/ou no número de eventos reprodutivos, afetando diretamente o sucesso reprodutivo do indivíduo (STUTCHBURY & MORTON 2001). Pode ainda, diminuir a qualidade das penas, ou causar o aumento no tempo de duração da muda, ampliando assim, risco de predação e reduzindo a eficiência energética do voo, o que também pode afetar o *fitness* do indivíduo (ECHEVERRY-GALVIS & HAU 2013).

As estratégias utilizadas pelas aves para escolher o melhor momento para reproduzir e mudar as penas são na maioria das vezes determinadas pelas condições ambientais (BARTA *et al.* 2006, DANNER *et al.* 2014, MORRISON *et al.* 2015, ARAUJO *et al.* 2017). Algumas hipóteses sugerem que a reprodução pode ser influenciada principalmente por três variáveis ambientais: as variáveis climáticas (HUSSELL 2003, LEITNER *et al.* 2003, BOTH *et al.* 2005), a disponibilidade de alimento (EWALD & ROHWER 1982, MARTIN 1987) e o risco de predação de ninhos (MORTON 1971, DYRCZ 1983). Já o período de muda de penas usualmente varia em função do período reprodutivo (PIRATELLI *et al.* 2000, ILLERA & DÍAZ 2006). De modo geral, os indivíduos tendem a reproduzir nos períodos de maior disponibilidade de alimento, que nos ambientes semiáridos coincide com o período chuvoso (PERRINS 1969, MARINI & DURÃES 2001, AMARAL & MACEDO 2003, ARAUJO *et al.* 2017). Isto provavelmente decorre da elevada demanda energética exigida para incubação dos ovos, criação dos filhotes, manutenção do ninho, procura de alimento, além dos custos metabólicos inerentes à sobrevivência do indivíduo (MARTIN 1987). Por outro lado, o início da muda das penas também pode ser influenciado pela disponibilidade de alimento (DANNER *et al.* 2014), mas ainda assim deve existir uma demanda conflitante entre os custos reprodutivos e da muda de penas, o que pode ajustar os períodos para evitar que duas atividades de alta demanda

energética sejam realizadas em simultâneo e, assim, a muda deve acontecer no período de transição entre estações (MARINI & DURÃES 2001, ARAUJO *et al.* 2017).

Um estudo de modelagem teórica sobre o ritmo anual (períodos de reprodução e muda de penas) de Aves residentes, prediz que a sequência com que as atividades intrínsecas de alto custo energético acontecem, segue um padrão temporal pré-determinado pela sazonalidade ambiental (BARTA *et al.* 2006). De acordo com este estudo, em ambientes com baixa sazonalidade, os indivíduos podem realizar a muda completa ou parcialmente, antes da reprodução (pré-nupcial); em ambientes sob sazonalidade intermediária pode haver alternância entre reprodução e muda completa, normalmente não acontecendo ambos em um mesmo ano; já quando a sazonalidade no ambiente é intensa, os indivíduos primeiro se reproduzem e em seguida trocam suas penas (muda completa); e por fim, em ambientes sob sazonalidade muito elevada, a reprodução antecede a muda, porém a muda também segue uma ordem pré-determinada, sendo trocadas primeiro as penas primárias internas e, posteriormente, as penas primárias externas.

Os estudos empíricos sobre temporalidade e custo da muda de penas, priorizam a muda das penas distais das asas (rêmiges primárias) em suas avaliações, por considerá-las de maior custo energético para o voo (JENNI & WINKLER 1994). Para este conjunto de penas, em ambientes com alta sazonalidade, geralmente a muda segue uma ordem proximal-distal de troca, iniciando desde a pena mais interna (P1) e seguindo em direção à mais externa (P10) (GARDNER *et al.* 2008). O momento e a dinâmica da muda nos demais conjuntos de penas, é menos compreendido, embora seja esperado que a muda de penas das rêmiges secundárias e retrizes, aconteça simultaneamente com a muda das rêmiges primárias (SALOMONSEN 1968, SILVEIRA & MARINI 2012).

A velocidade com que a muda acontece, parece ser outro fator que afeta tanto os mecanismos do voo, quanto o momento da reprodução e, por conseguinte, a sobrevivência e aptidão dos indivíduos (DAWSON *et al.* 2000). Mudar mais rapidamente, ou seja, trocar várias penas ao mesmo tempo, pode acarretar custos negativos para a ave, como produção de penas de voo com tamanho reduzido e diminuição de sua qualidade (VAGASI *et al.* 2012). Em regiões com alta sazonalidade, a muda tende a acontecer de forma mais lenta (mudando simultaneamente de uma a três penas), e num longo intervalo de tempo (cerca de 120 dias), como mostra o estudo realizado por Keast (1968), em uma região seca, na Austrália, e o estudo realizado por Silveira & Marini (2012), no Cerrado brasileiro.

Estudos buscando determinar as estratégias utilizadas pelas aves para otimizar os gastos energéticos no momento da reprodução e da muda de penas têm demonstrado que em regiões

com alta sazonalidade, a sobreposição entre a reprodução e muda de penas tem sido detectada em algumas espécies (FOSTER 1975, MORENO 2004, ECHEVERRY-GALVIS & HAU 2012, CRAIG *et al.* 2015). Apesar da estratégia considerada como ideal seja evitar a sobreposição dessas atividades e, adotar velocidade lenta para troca de penas, estas sobreposições observadas parecem estar relacionadas com o tempo médio em que acontece a troca de penas, e com a velocidade com que estas penas foram mudadas (JOHNSON *et al.* 2012). Desta forma, se no indivíduo a muda acontece mais lentamente, e num longo espaço de tempo, é provável que seja detectada uma sobreposição parcial entre suas atividades.

De modo geral, os estudos empíricos que avaliaram os aspectos de temporalidade da reprodução e muda de penas, consideraram dados populacionais para entender padrões individuais (GARDNER *et al.* 2008, JOHNSON *et al.* 2012, BOSQUE *et al.* 2018). Estes estudos necessitam assumir o pressuposto que o padrão populacional ocorre em consequência do padrão individual e frequentemente alertam para a imprecisão deste pressuposto. Neste caso, é assumido que o indivíduo realiza a reprodução e muda de penas primárias internas e externas na mesma sequência, com a mesma sobreposição e a mesma ciclicidade do nível populacional. No presente estudo, buscamos entender a estratégia individual de realização destas atividades do ritmo anual, em Aves de um ambiente semiárido Neotropical no nordeste do Brasil, a Caatinga. A Caatinga é uma floresta neotropical sazonalmente seca (PRADO & GIBBS 1993, PRADO 2003), com clima semiárido e precipitação concentrada em um quarto do ano, porém com distribuição e volume imprevisíveis dentro deste período (Referências). Neste ambiente a dinâmica populacional das aves tem se demonstrado ser influenciada pelo efeito das chuvas (MOURA *et al.* 2018). Sabe-se que a disponibilidade de alimento e a reprodução das aves é concentrada no curto período chuvoso (SANTOS 2017) e que a reprodução e muda de penas mostrou ser capaz de gerar estresse fisiológico nos indivíduos (SILVA 2018). Para ambientes como a Caatinga, esperamos que a sequência de atividades intrínsecas de alto custo energético nas aves siga um padrão temporal pré-determinado, sendo ele: reprodução, muda de penas primárias internas e muda de penas primárias externas. De uma forma mais detalhada, esperamos que a muda ocorra no sentido proximal-distal, iniciando desde a pena primária mais interna (P1) até a primária mais externa (P10), não havendo sobreposição de mudas entre estes dois conjuntos de penas. Além disso, a muda nas penas secundárias e retrizes deve acompanhar o período de troca das primárias. Esperamos ainda que poucas penas sejam mudadas por vez (baixa intensidade), e que hajam poucos registros de sobreposição entre reprodução e muda de penas de voo, a fim de que os indivíduos evitem gastos de energia excessivos e comprometam sua sobrevivência atual e/ou futura.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

Desenvolvemos nosso estudo em um remanescente nativo de caatinga, localizado na Estação Experimental da UFERSA, Mossoró-RN ($03^{\circ}05'13''$ S; $37^{\circ}24'07''$ W; Figura 1). A área apresenta aproximadamente 400 ha, sendo 50% de vegetação nativa e restante da área destinado à monocultura e ocupação humana. A área possui características de savana arbustiva-arbórea, com precipitação concentrada em poucos meses (de fevereiro a maio), e extensos períodos de escassez hídrica ao longo do ano, que resultam em um grande contraste na vegetação em diferentes épocas (Figura 2). O clima da região é semiárido, classificado como BSw_h' segundo Köppen e é caracterizado por altas temperaturas (média diária de $27,6^{\circ}\text{C}$), altas taxas de radiação solar, baixas taxas de umidade relativa do ar e, principalmente, alta escassez e irregularidade de chuvas (precipitação anual média de 756 mm) (SILVA 2014). Durante os anos de estudo (2013 a 2017), a precipitação anual variou de 462 a 629 mm (Tabela 1).

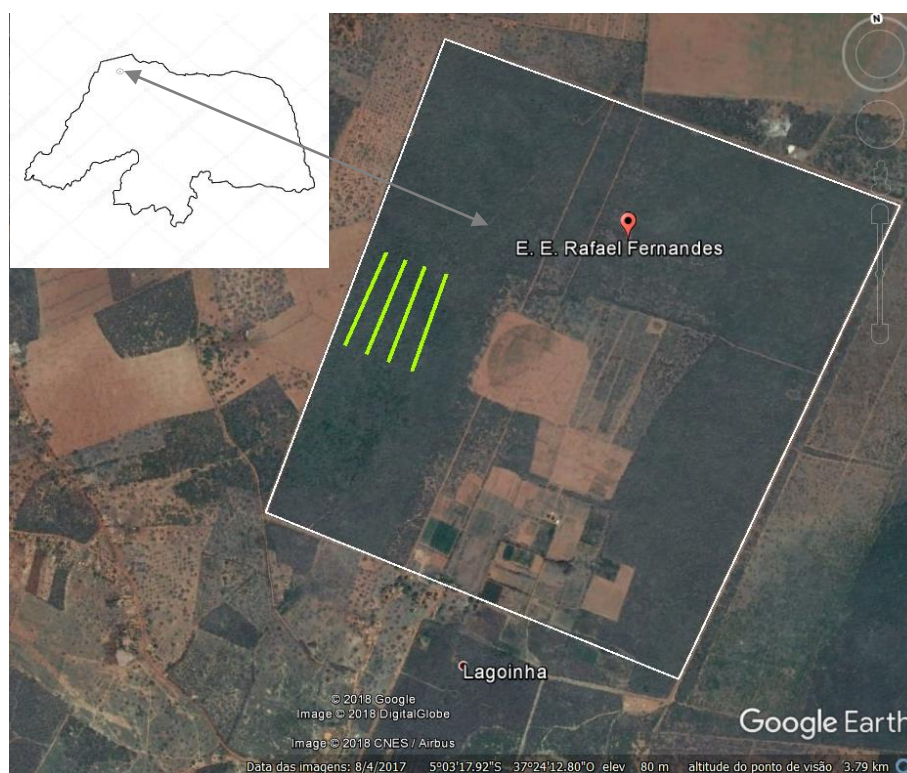


Figura 1. Estação Experimental da UFERSA. Imagem de satélite do ano de 2017 indicando o local e o esquema de arranjo das trilhas percorridas durante o estudo (barras verdes).

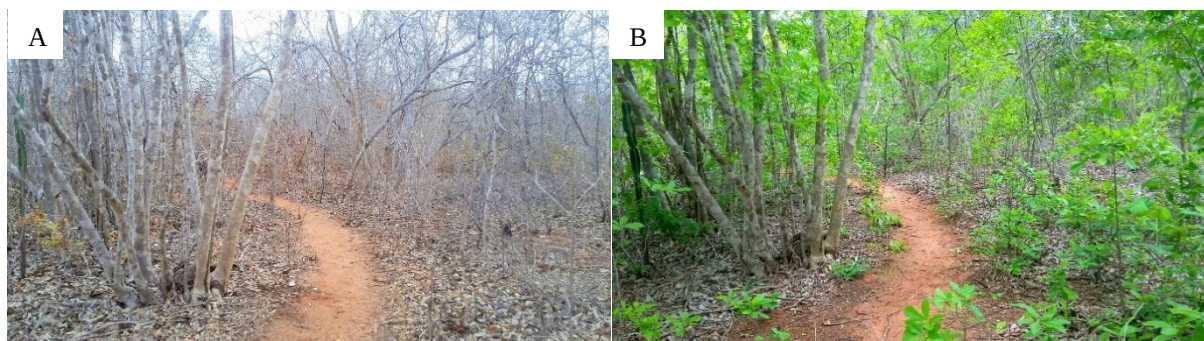


Figura 2. Contraste na vegetação de Caatinga do semiárido potiguar. Registros feitos em Dezembro de 2016, quando a precipitação foi nula (A), e em fevereiro de 2017, quando se iniciou a estação chuvosa na região (B). Fotos: Rayanison Moraes.

Tabela 1. Precipitação anual média entre 2013 e 2017 para o município de Mossoró. Fonte: Centro Nacional de Monitoramento e Alertas de Desastres Naturais (CEMADEN) e Instituto Nacional de Meteorologia (INMET).

Ano	Precipitação pluviométrica (mm)
2013	462,5
2014	512,2
2015	493,0
2016	566,1
2017	629,1

2.2. Coleta e análise de dados

Consideramos dois conjuntos de dados em nosso estudo. O primeiro possui informações temporais, de Janeiro de 2013 a Dezembro de 2017, e trata de análises baseadas no indivíduo, considerando um conjunto de espécies amostradas na área estudada, desde que apresentassem características de fácil detecção da placa de incubação e muda de penas, ou que fossem espécies abundantes e frequentes nas amostras. Com isto, objetivamos caracterizar a sequência de

atividades em indivíduos de diferentes espécies, relacionando-os com suas características alimentares, padrão de ocorrência na área estudada e grupo taxonômico (Família). O segundo conjunto de dados também trata de análises baseadas no indivíduo, porém com maior detalhamento do padrão temporal da muda. Para tal, utilizamos informações obtidas para *Coryphospingus pileatus* (Maria-Fita), entre Janeiro de 2015 e Dezembro de 2017. Esta é uma espécie residente da área estudada e a mais abundante durante as ocasiões de captura. O gênero *Coryphospingus* é composto por duas espécies (*C. pileatus* e *C. cucullatus*), as quais apenas as fêmeas incubam os ovos, porém os machos participam de atividades de cuidado parental, como a alimentação dos filhotes (ZIMA & FRANCISCO 2016).

Para a captura e individualização das aves, utilizamos redes ornitológicas (malha: 17 e 19 mm; altura: 3 m; comprimento: 18 m) e marcamos os indivíduos capturados com anilhas metálicas fornecidas pelo Centro Nacional de Pesquisa para Conservação das Aves Silvestres (CEMAVE). Ao todo realizamos 126 ocasiões de coleta de dados, cada uma sendo composta por dois dias consecutivos de amostragem, e realizadas a cada 14 dias, o que nos permitiu uma maior precisão temporal para a determinação da sequência de atividades de reprodução e muda. Utilizamos quatro trilhas, para cada ocasião de coleta (Figura 1), com dez redes em cada uma delas. Dispusemos as redes sempre nos mesmos locais, com 50 m de distância entre elas, as quais permaneciam abertas das 05h00min às 10h00min, sendo revisadas a cada uma hora para a retirada das aves capturadas.

Temporalidade da reprodução e mudas

A fim de detectar a sequência temporal das atividades de reprodução (R) e muda de penas (M) nas Aves da área de estudo, avaliamos cada indivíduo quanto a presença/ausência de placa de incubação e de muda de penas. Utilizamos como indicativo de reprodução, a presença de placa de incubação, quando havia perda parcial de penas do ventre e acentuada vascularização desta região (Figura 3A). A presença de mudas foi detectada a partir de canhões de penas em crescimento simetricamente nas duas asas (Figura 3B).

Em nossas análises envolvendo o conjunto de dados para todas as espécies, atribuímos a sigla RM para o indivíduo que observamos com características reprodutivas (placa de incubação) e que após um intervalo de tempo foi recapturado com mudas de asa. Atribuímos MR quando ocorreu o inverso (a muda antecedendo a reprodução).

Para a análise detalhada da muda em indivíduos de *C. pileatus*, categorizamos as informações para diferentes conjuntos de penas. Consideramos a muda em penas primárias e secundárias das asas (rêmiges), assim como, em penas da cauda (retrizes). Dividimos as penas primárias em dois grupos: primárias internas (I), partindo de P1 a P5, e primárias externas (E), de P6 a P10 (Figura 4), a fim de inferirmos a sequência temporal de troca de penas nestes grupos. Ao indivíduo que primeiro reproduziu e em seguida mudou suas penas primárias, internas e externas, atribuímos a sigla RIE. Também consideramos que pudesse haver indivíduos adotando sequências do tipo REI (reprodução seguida de mudas externas e internas) ou IER (mudas internas e externas seguidas de reprodução).

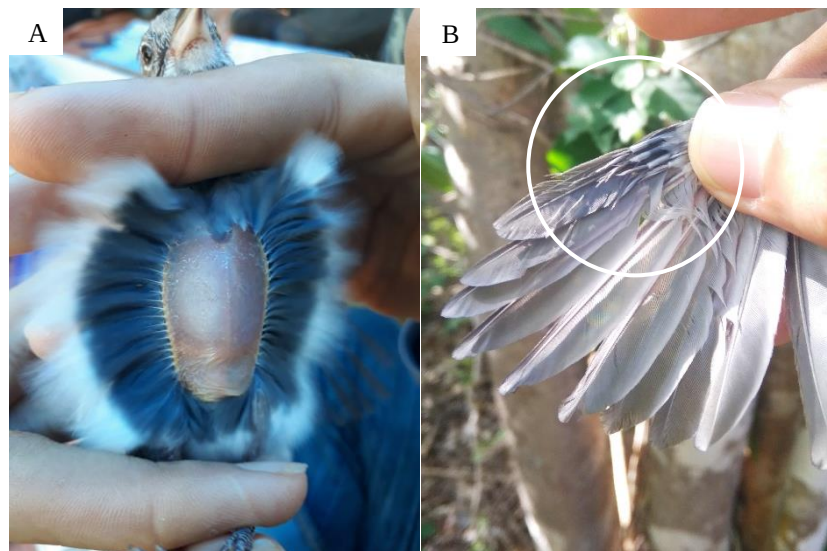


Figura 3. Indivíduos de *Coryphospingus pileatus* exibindo placa de incubação (A) e muda de penas (B). Fotos: Rayanison Moraes.



Figura 4. Esquema dos diferentes conjuntos de penas de asa em *Coryphospingus pileatus*. Foto: Rayanison Moraes

Direção e intensidade da muda em Coryphospingus pileatus

O comprimento das mudas pode revelar o grau com que a pena se encontra num determinado momento, e informar sua direção a partir das mudas que estão crescendo ao seu entorno (ROHWER 2008). Desta forma, medimos o comprimento das mudas encontradas em *C. pileatus*, comparando o tamanho daquelas que cresciam sequencialmente, a fim de detectar se estas seguiam a direção proximal-distal (PD) ou distal-proximal (DP). Indivíduos que continham apenas uma muda crescendo por vez, ou várias crescendo em direções opostas, não foram considerados nesta avaliação.

A intensidade da muda é a medida de número de penas crescendo (mudando) simultaneamente. Desta forma, a partir do número de mudas crescendo ao mesmo tempo, temos o valor da intensidade para cada indivíduo.

Sobreposição entre reprodução e muda

A sobreposição entre reprodução e muda foi identificada quando ambas as atividades eram detectadas simultaneamente num indivíduo. Para esta análise consideramos os dois conjuntos de dados do nosso estudo. Para o cálculo do percentual de sobreposição, consideramos o número de registros de sobreposições, em relação ao número de registros de indivíduos com placa de incubação e número de registros de indivíduos com mudas.

3. RESULTADOS

Obtivemos 5357 registros de indivíduos (3254 capturas e 2103 recapturas) de 46 espécies de Aves entre Janeiro de 2013 e Dezembro de 2017, na área de estudo. Considerando o conjunto de espécies registradas com placa e/ou muda, as Famílias mais representativas foram Tyrannidae, Thamnophilidae, Thraupidae e Picidae (Tabela 2). Cerca de 60% destas foram categorizadas como insetívoras restritivas, 21,7% foram consideradas insetívoras que acrescentam outros itens alimentares na dieta (insetívoras não restritivas), 6,5% frugívoras, 6,5% onívoras e 4,3% granívoras. A maior parte destas espécies são consideradas residentes na área de estudo (65,2%) e as demais foram espécies categorizadas como não residentes (migrantes ou nômades). Considerando os indivíduos amostrados, 29,7% dos pertencentes às espécies insetívoras restritivas apresentaram placa de incubação em pelo menos um ano do estudo e 25% apresentaram muda de asa; 14% das espécies insetívoras não restritivas apresentaram de placa de incubação e 18,4% de mudas de asa; indivíduos de espécies frugívoras, onívoras e granívoras, apresentaram, 8% e 14,7%, 13,9% e 20,4%, 15,2% e 8,4%, respectivamente. Com relação às espécies residentes, 18,1% dos indivíduos apresentaram placa de incubação e 25,5% apresentaram mudas de asa, enquanto que 23,4% dos indivíduos pertencentes às espécies não residentes, apresentaram placa de incubação e 12,8% apresentaram mudas de asa. Considerando *Coryphospingus. pileatus* ao longo dos cinco anos de estudo, obtivemos um total de 1288 registros (709 capturas e 579 recapturas), dos quais 72 indivíduos apresentaram placas de incubação e 188 apresentaram mudas de asa. Ao longo dos três anos de amostragem detalhada da muda de *C. pileatus*, obtivemos 780 registros (430 capturas e 350 recapturas), nos quais 43 fêmeas apresentaram placa de incubação, 72 fêmeas apresentaram mudas de penas primárias das asas e 97 machos apresentaram mudas primárias.

Tabela 2. Espécies avaliadas durante o estudo, ordenadas de acordo com seus grupos taxonômicos (Família), guilda alimentar e padrão de ocorrência; e registros de placa de incubação, muda de asa, sequência temporal de atividades e sobreposições entre reprodução e muda de asa.

Espécie	Registros de Placa de incubação	Registros de muda de asa	RM	MR	Sobreposição	Guilda alimentar	Padrão de ocorrência
Bucconidae							
<i>Nystalus maculatus</i>	1	9	0	0	1	Insetívoro	Residente
Corvidae							
<i>Cyanocorax cyanopogon</i>	3	9	0	0	1	Onívoro	Residente
Dendrocolaptidae							
<i>Lepidocolaptes angustirostris</i>	3	7	1	0	0	Insetívoro	Residente
<i>Sittasomus griseicapillus</i>	2	9	2	0	1	Insetívoro	Residente
Fringillidae							
<i>Euphonia chlorotica</i>	2	2	0	0	0	Frugívoro; Insetívoro	Residente
Picidae							
<i>Colaptes melanochloros</i>	3	6	0	0	0	Insetívoro	Residente
<i>Picumnus limae</i>	15	21	0	1	5	Insetívoro	Residente
<i>Veniliornis passerinus</i>	19	23	1	1	4	Insetívoro	Residente

<i>Volatinia jacarina</i>	6	2	0	0	0	Granívoro; Insetívoro	Migratório
<i>Nemosia pileata</i>	2	1	0	0	0	Insetívoro	Migratório
<i>Paroaria dominicana</i>	3	3	0	0	0	Granívoro; Insetívoro	Residente
<i>Coereba flaveola</i>	13	12	0	0	0	Onívoro	Residente
<i>Lanio pileatus</i>	72	188	13	1	8	Insetívoro; Granívoro	Residente
Tityridae							
<i>Pachyramphus polychopterus</i>	17	1	0	0	0	Insetívoro; Frugívoro	Migratório
Troglodytidae							
<i>Cantorchilus longirostris</i>	3	10	1	0	1	Insetívoro	Residente
Turdidae							
<i>Turdus rufiventris</i>	16	13	0	0	1	Insetívoro; Frugívoro	Residente
<i>Turdus amaurochalinus</i>	12	5	0	0	1	Insetívoro; Frugívoro	Migratório
Tyrannidae							
<i>Elaenia flavogaster</i>	2	16	0	0	0	Frugívoro; Insetívoro	Migratório
<i>Tyrannus melancholicus</i>	13	8	0	0	0	Insetívoro	Migratório
<i>Empidonomus varius</i>	12	5	0	0	0	Insetívoro	Migratório

<i>Myiodynastes maculatus</i>	17	13	0	0	0	Insetívoro; Frugívoro	Migratório
<i>Myiophobus fasciatus</i>	1	1	0	0	0	Insetívoro; Frugívoro	Residente
<i>Pitangus sulphuratus</i>	3	7	0	0	0	Onívoro	Residente
<i>Elaenia chilensis</i>	25	36	0	0	2	Frugívoro; Insetívoro	Migratório
<i>Euscarthmus meloryphus</i>	38	10	0	0	6	Insetívoro	Migratório
<i>Myiopagis viridicata</i>	34	3	0	0	2	Insetívoro	Migratório
<i>Sublegatus modestus</i>	1	1	0	0	1	Insetívoro	
<i>Phaeomyias murina</i>	13	9	1	0	1	Insetívoro; Frugívoro	Migratório
<i>Casiornis fuscus</i>	17	14	2	1	0	Insetívoro	Migratório
<i>Cnemotriccus fuscatus</i>	52	30	2	0	3	Insetívoro	Migratório
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	20	39	3	0	1	Insetívoro	Residente
Vireonidae							
<i>Hylophilus amaurocephalus</i>	1	2	0	0	0	Insetívoro; Frugívoro	Residente
<i>Vireo olivaceus</i>	30	6	1	0	0	Insetívoro; Frugívoro	Migratório
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	15	17	1	2	5	Insetívoro	Residente
Total	659	679	39	8	71		

Temporalidade da reprodução e muda

Os dados apontaram a ocorrência de 39 indivíduos de 18 espécies realizando primeiro a reprodução (placa de incubação) e, em seguida no mesmo ano, a muda de penas das asas (RM) (Tabela 2). Dentre os oito casos de indivíduos executando muda antes da reprodução (MR), 50% foram registrados no primeiro ano de estudo, quando as chuvas ocorreram de forma atípica. As espécies registradas com RM pertenciam a várias Famílias distintas ($n = 8$), e ambos os padrões de ocorrência espacial (residente e não residente) foram detectados. Todas estas espécies registradas são conhecidas por incluir insetos em sua dieta, seja como item exclusivo ou não. *Coryphospingus pileatus* foi responsável por 33,3% do total de registros de RM, sendo a espécie com maior número de registros de indivíduos apresentando reprodução e mudas de penas num mesmo ano. Apenas um indivíduo de *C. pileatus* foi detectado executando a sequência MR, e isto ocorreu no primeiro ano do estudo.

Considerando os dados detalhados de *C. pileatus*, 33 indivíduos foram registrados apenas durante o período em que a placa de incubação estava presente, 26 apenas durante o período em que mudas primárias internas estavam presentes e 36 quando mudas primárias externas estavam presentes. Detectamos seis indivíduos reproduzindo e, posteriormente, realizando muda primária, no mesmo ano e sem sobreposição de atividades (RIE, RE, R (IE) – Tabela 3). Em dois indivíduos foi possível identificar a sequência RIE. A reprodução esteve sobreposta com a muda em três dos seis indivíduos registrados realizando reprodução e muda primárias no mesmo ano. Os registros obtidos indicaram ter sido mais plausível a ocorrência simultânea de placa e muda primária interna (RI = 3) do que de placa e muda primária externa (RE = 0).

Tabela 3. Temporalidade de reprodução e mudas de diferentes conjuntos de penas em *C. pileatus*.

Atividade	Registros
Placa de incubação (R)	36
Primárias internas (I)	23
Primárias externas (E)	31
Secundárias	60
Retrizes	36
RIE*	2
RE*	2
R(IE)*	2
(RI)*	3
IE*	1
(IE)*	9

* RIE: Reprodução seguida de muda Interna e Externa, *RE: Reprodução seguida de muda Externa, *R(IE): Reprodução seguida de sobreposição entre muda Interna e Externa, *(RI): Sobreposição entre Reprodução e muda Interna, *IE: Muda Interna seguida de muda Externa, *(IE): Sobreposição entre muda Interna e Externa.

Sobreposição entre reprodução e muda

Das 46 espécies avaliadas ao longo de cinco anos de estudo, 25 (71 indivíduos, %) foram observadas sobrepondo reprodução e muda nas asas. Dentre os 659 indivíduos capturados com placa de incubação (18 espécies em cinco anos de estudo), 10,7% apresentaram simultaneamente muda nas asas. Considerando os 679 indivíduos capturados com mudas, 10,4% apresentaram simultaneamente placa de incubação. Não identificamos um padrão para a sobreposição, quanto aos grupos taxonômicos, hábitos alimentares ou padrões de ocorrência. Entretanto destacamos aqui o fato de algumas espécies não residentes apresentarem sobreposição, mesmo que para algumas os percentuais sejam baixos.

Dentre os 36 indivíduos de *C. pileatus* registrados com placa de incubação ao longo dos três anos finais de estudo, 16,6% apresentaram simultaneamente muda nas asas, sendo três casos envolvendo sobreposição entre reprodução e mudas primárias internas, e três casos envolvendo reprodução e mudas secundárias. O momento em que aconteceu a sobreposição em *C. pileatus*, coincidiu com os meses de maio e junho, período em que detectamos o fim da reprodução e início da muda no local. A sobreposição entre reprodução e muda, esteve associada com penas secundárias (n = 3) e primárias internas (n = 5). Não registramos indivíduos executando simultaneamente reprodução e mudas primárias externas.

Temporalidade das mudas primárias

Identificamos a direção da muda em *C. pileatus* a partir de 57 registros de indivíduos realizando muda de penas primárias sequencialmente (três anos de dados). Em 86% dos casos a direção da muda foi proximal-distal (PD) e o restante foi distal-proximal (DP), indicando uma maior tendência pela sequência terminal (P1 a P10; Tabela 4).

Registramos 14 indivíduos realizando mudas primárias internas e externas num mesmo ano (Tabela 3). Dentre estes, três registros permitiram caracterizar a sequência temporal IE (RIE, IE) e não foram observados indivíduos realizando a sequência EI. Dos 73 eventos temporais de caracterização da muda primária (I, E, RIE, RE, R(IE), (RI), IE, (IE); Tabela 3), em 11 (15%) registros simultaneidade entre mudas internas e externas (R(IE), (IE)). Excluindo-se os cinco eventos em que a sobreposição ocorreu entre a última primária e primeira secundária (P5 e P6) a simultaneidade na muda de internas e externas cai para 9,5%.

Obtivemos um total de 60 registros de mudas secundárias das asas e 36 registros de mudas de retrizes (Tabela 3). Os valores de sobreposição entre mudas primárias e secundárias foram altos (56,6%), podendo ser detectados 34 indivíduos trocando ambos os conjuntos de penas, indicando então, que a muda secundária pode ocorrer dentro do período de muda das primárias. Ainda foi possível identificar 16 indivíduos sobrepondo (44,4%) a muda das penas primárias com a muda de penas retrizes.

Tabela 4. Sequência de mudas primárias, de acordo com as estratégias Proximal-Distal (PD) e Distal-Proximal (DP) para *C. pileatus*.

Sequência da muda	PD	DP
P1-P2	0	0
P2-P3	6	2
P3-P4	5	1
P4-P5	3	0
P5-P6	5	0
P6-P7	3	1
P7-P8	3	2
P8-P9	10	2
P9-P10	14	0
Total	49	8

Intensidade da muda

A maioria dos indivíduos trocaram de uma a três penas por vez (Tabela 5). Tratando-se de mudas primárias, isto aconteceu com 93,4% dos indivíduos e, considerando a muda de penas secundárias, ocorreu em 91,1% dos indivíduos. Foram raros os registros de indivíduos trocando de 4 a 6 penas, podendo significar que a muda, nos indivíduos avaliados, aconteceu de forma pouco intensa.

Tabela 5. Intensidade da muda (número de mudas simultâneas por indivíduo) em diferentes conjuntos de penas da asa.

Número de mudas por indivíduo	Número de indivíduos com muda	
	Primárias	Secundárias
1	28	10
2	26	13
3	17	8
4	4	2
5	0	0
6	1	1

4. DISCUSSÃO

O presente estudo possibilitou demonstrar, de forma empírica, a estratégia utilizada pelas aves neotropicais de ambientes semiáridos para realizar as atividades intrínsecas de alto custo energético (reprodução e muda de penas), tendo sido observado que a maioria das Aves do semiárido brasileiro (residentes ou não) tenderam reproduzir primeiro e realizar a muda de penas depois (estratégia RM), ambas no mesmo ano, corroborando o padrão proposto por Barta *et al.* (2006) para ambientes com sazonalidade alta ou muito elevada. Esse padrão temporal era esperado, uma vez que, em regiões semiáridas, as aves se reproduzem durante a estação chuvosa, período em que há maior disponibilidade de alimento (SANTOS 2017) tanto para os adultos quanto para os filhotes, permitindo que adquiram energia suficiente para conseguir sobreviver aos próximos períodos de instabilidade ambiental (BARTA *et al.* 2006). E apesar da troca de penas também depender da disponibilidade de alimento, realizar muda após a

reprodução pode garantir um menor desgaste das penas para resistir a períodos mais difíceis (HOLMGREN & HEDENSTRÖM 1995, ARAUJO *et al.* 2017).

A estratégia MR também foi observada em nossos estudos, mesmo que em menores proporções (~17% dos indivíduos, N=8), sendo que metade dos registros aconteceu apenas no primeiro ano de estudo, quando as chuvas aconteceram de forma atípica. Barta *et al.* (2006) preveram que um aumento ou uma baixa na sazonalidade, bem como a variação na disponibilidade de alimento, podem alterar o tempo de realização das atividades de reprodução e de muda. No primeiro ano de estudo (2013), a precipitação ocorreu bem abaixo (462,5 mm) da média para a região e, no ano anterior, a média da precipitação anual foi de 250 mm, período em que observou-se uma seca supra sazonal. Uma vez que a chuva é forte condicionante da distribuição de insetos (WOLDA 1980, CHAN *et al.* 2008), principal fonte de alimento das espécies aqui estudadas, a sua variação poderia culminar em prejuízos para a sequência de eventos da história de vida das Aves.

Em geral, observamos pouco mais de 10% dos indivíduos (com postura reprodutiva) sobrepondo reprodução e mudas, resultado semelhante aos achados por Foster (1975). A sobreposição tem sido relatada em estudos envolvendo aves de regiões neotropicais, e em geral envolve uma baixa proporção de indivíduos (PIRATELLI *et al.* 2000, REPENNING & FONTANA 2011). A sobreposição pode acontecer quando ocorre um prolongamento da reprodução (GARDNER *et al.* 2008), ou se a muda acontece de forma lenta e em um longo período (JOHNSON *et al.* 2012). A muda de voo em *C. pileatus*, dura cerca de 102 dias (Leonardo F. França, dados não publicados), tempo longo e esperado para realização da muda completa em aves de regiões sazonalmente secas (OSCHADLEUS & UNDERHILL 2008). Isto pode explicar a sobreposição encontrada. Além disso, como reproduzir e trocar as penas ao mesmo tempo é uma atividade arriscada, uma vez que voar com penas crescendo pode gerar riscos à sua sobrevivência, como redução na velocidade do voo (ECHEVERRY-GALVIS & HAU 2013), o indivíduo que o faz tende a trocar poucas penas simultaneamente. Assim, os indivíduos conseguem realizar ambas as atividades em vista do menor custo metabólico quando se tem mudas crescendo de forma pouco intensa (JONES 1977).

Espécies não residentes apresentaram a mesma estratégia das residentes (estratégia RM), com sobreposição entre reprodução e mudas. Esta sobreposição poderia ser facilmente justificada para migrantes, uma vez que há uma limitação do tempo da estadia delas na área reprodutiva (TOMOTANI *et al.* 2018). Segundo a literatura, espécies migrantes podem fazer a muda imediatamente após a reprodução (ainda na área reprodutiva) ou somente após a chegada em seus locais de invernada (ALERSTAM 1994, ALERSTAM & HÖGSTEDT 1982, BARTA

et al. 2007). Isto vai depender da importância de se ter penas novas para uma determinada atividade. No nosso estudo, foi possível observar que muitos indivíduos de espécies migratórias variadas fizeram a muda, ainda, na área reprodutiva, o que demonstra a importância das penas novas para iniciar a migração rumo à área de invernada.

Através dos dados de *C. pileatus*, a espécie mais abundante na área de estudo, foi possível sugerir que a sequência mais detalhada no padrão temporal de reprodução e muda de penas em regiões semiáridas foi a reprodução seguida pela muda de primárias internas e, posteriormente, por muda de primárias externas (RIE). Apesar de termos observado RIE em apenas dois indivíduos de *C. pileatus*, outros registros indicaram que esta estratégia seja a mais comum. Entre estes registros, foram observados dois indivíduos com placa de incubação, em um certo momento e, posteriormente, com mudas internas e externas simultaneamente, e dois indivíduos com placa de incubação e, após um certo intervalo de tempo, com mudas externas. Isto pode ter acontecido devido à dificuldade de se recapturar o mesmo indivíduo várias vezes ao longo do ano. A pequena sobreposição entre mudas primárias internas e externas (8,5%) observada neste estudo, que é relatado como incomum por Barta *et al.* (2006), pode ter ocorrido como resposta dos indivíduos à seca supra sazonal que ocorreu na área (MOURA *et al.* 2018). Isso pode ter afetado o padrão de realização da muda IE, e feito com que os indivíduos adotassem estratégias individuais pouco comuns, durante este período.

Em *C. pileatus* a sobreposição entre reprodução e mudas esteve associada com penas de menor custo para o voo. As penas primárias são conhecidas como sendo o conjunto de penas de maior efeito sobre o voo das aves (JENNI & WINKLER 1994, SERRA 2001), por isso não devem sobrepor-se à atividade reprodutiva. Do grupo das primárias, as penas mais externas parecem ter um efeito ainda maior sobre a capacidade de voo dos indivíduos, se comparada a penas mais internas e penas secundárias (CHAI 1997). Desta forma, a sobreposição entre a reprodução e penas externas, poderia acarretar custos negativos sobre a sobrevivência dos indivíduos.

A muda nas primárias seguiu uma ordem proximal-distal (P1-P10) e com baixa intensidade (1 a 3 penas trocadas simultaneamente), corroborando com a hipótese de que, em ambientes com alta sazonalidade, a muda inicia-se nas penas primárias internas e segue até as primárias externas, lentamente. De forma geral, os indivíduos aqui observados trocaram suas penas mais externas por último, estratégia comum em regiões com alta sazonalidade (GARDNER *et al.* 2008). Do ponto de vista energético, trocar as penas mais externas (penas de maior custo para o voo) durante o período de maior disponibilidade de alimento seria crucial, entretanto, trocá-las mais tardiamente, garante que estas estejam em bom estado durante o

período de maior instabilidade ambiental (BARTA *et al.* 2006) e evita que haja sobreposição da reprodução com a muda das penas mais importantes para o voo. Desta forma, os indivíduos garantem que suas penas estejam nas melhores condições possíveis, a fim de não comprometer sua aerodinâmica e a sustentação do voo (ACHACHE *et al.* 2018). Este padrão também foi observado para Aves neotropicais de uma região de Cerrado do Brasil central, que exibiram uma única sequência de substituição das primárias, iniciando em P1 e prosseguindo até P9 ou P10 (SILVEIRA & MARINI 2012).

À medida que aconteceu a muda das primárias, as penas secundárias e as retrizes (cauda) também foram trocadas, o que corroborou com o proposto por Salomonsen (1968) e Silveira & Marini (2012). Estudos que ocorreram em regiões com alta sazonalidade demonstraram que o início da muda das secundárias e das retrizes parece variável, porém que sua extensão se alinha ao momento das primárias, e o término da estação de mudas é marcado sempre pela muda das penas primárias externas (FILARDI & ROHWER 2001, GARDNER *et al.* 2008, RENFREW *et al.* 2011, SILVEIRA & MARINI 2012). A exemplo disto, em um estudo realizado no Cerrado brasileiro, foi observado a muda das secundárias acontecendo a partir da troca da P1 e a muda das retrizes iniciando com a muda da P3 (SILVEIRA & MARINI 2012) e em um estudo desenvolvido na Austrália, a muda das secundárias ocorreu após o início da muda em P5, e a muda das retrizes antes mesmo do início da P1 (GARDNER *et al.* 2008). Em ambos, o fim da muda das penas secundárias e das retrizes ocorreu simultaneamente à muda das penas primárias externas. Sobreposição entre reprodução e mudas das retrizes, bem como seus possíveis custos para o indivíduo, parece ainda não ter sido relatada nos estudos envolvendo a dinâmica e sequência temporal de eventos. No entanto, nosso estudo sugere não ser comum o indivíduo reproduzir e executar a muda das retrizes ao mesmo tempo.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nossos registros individuais de sequência temporal de eventos, sugerem que sob sazonalidade muito elevada, as aves reproduzem-se e em seguida realizam a muda de penas nas primária internas e externas, seguindo o padrão previsto em estudos teóricos. De acordo com estes estudos, as peculiaridades do ambiente, como a dinâmica sazonal de distribuição das chuvas e disponibilidade de alimento, influenciam fortemente o momento da reprodução, bem como a intensidade da muda, sua direção e sobreposição com a atividade reprodutiva. Nosso estudo corrobora com as hipóteses propostas em estudos teóricos e contribui com informações relevantes acerca do padrão temporal de atividades de reprodução e muda em ambientes semiáridos, marcadamente sazonais. Além disso, nosso estudo foi capaz de avaliar como tais

atividades acontecem a nível individual, o que possibilita comprovar de forma empírica as previsões teóricas e os pressupostos adotados que ainda não haviam sido comprovados.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACHACHE, Y. *et al.* Hovering hummingbird wing aerodynamics during the annual cycle. II. Implications of wing feather moult. **Royal Society open science**, v. 5, n. 2, p. 171766, 2018.
- ALERSTAM, T. & HÖGSTEDT, G. Bird migration and reproduction in relation to habitats for survival and breeding. **Ornis Scandinavica**, p. 25-37, 1982.
- ALERSTAM, T. Bird migration. Cambridge University Press. Cambridge, 1994.
- AMARAL, M. F. & MACEDO, R. H. F. Breeding Patterns and Habitat Use in the Endemic Curl-Crested Jay of Central Brazil (Patrones de reproducción y utilización del hábitat por *Cyanocorax cristatellus*, ave endémica al centro de Brazil). **Journal of Field Ornithology**, p. 331-340, 2003.
- ARAÚJO, H. F. P. *et al.* Passerine phenology in the largest tropical dry forest of South America: effects of climate and resource availability. **Emu-Austral Ornithology**, v. 117, n. 1, p. 78-91, 2017.
- BARTA, Z. *et al.* Annual routines of non-migratory birds: optimal moult strategies. **Oikos**, v. 112, n. 3, p. 580-593, 2006.
- BARTA, Zoltan *et al.* Optimal moult strategies in migratory birds. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 363, n. 1490, p. 211-229, 2007.
- BOSQUE, C. *et al.* Breeding and molt patterns of the common ground-dove (*Columbina passerina*) in xeric, unpredictable environments of Venezuela. **Ornitología Neotropical**, v. 29, n. 2, p. 37-49, 2018.
- BOTH, C. *et al.* Climatic effects on timing of spring migration and breeding in a long-distance migrant, the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. **Journal of Avian Biology**, v. 36, n. 5, p. 368-373, 2005.
- CHAI, P. E. N. G. Hummingbird hovering energetics during moult of primary flight feathers. **Journal of Experimental Biology**, v. 200, n. 10, p. 1527-1536, 1997.
- CHAN, E. K. W. *et al.* Distribution patterns of birds and insect prey in a tropical riparian forest. **Biotropica**, v. 40, n. 5, p. 623-629, 2008.
- CRAIG, A. J. F. K. *et al.* The timing of moult in males and females of the monomorphic Pale-winged Starling *Onychognathus nabouroup*. **African Zoology**, v. 50, n. 1, p. 69-71, 2015.

- DANNER, R. M. *et al.* Winter food limits timing of pre-alternate moult in a short-distance migratory bird. **Functional Ecology**, v. 29, n. 2, p. 259-267, 2014.
- DAWSON, A. *et al.* Rate of moult affects feather quality: a mechanism linking current reproductive effort to future survival. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 267, n. 1457, p. 2093-2098, 2000.
- DRENT, R. H. & DAAN, S. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. **Ardea**, v. 68, p. 225-252, 1980.
- DYRCZ, A. Breeding ecology of the Clay-coloured Robin *Turdus grayi* in lowland Panama. **Ibis**, v. 125, n. 3, p. 287-304, 1983.
- ECHEVERRY-GALVIS, M. A. & HAU, M. Flight performance and feather quality: paying the price of overlapping moult and breeding in a tropical highland bird. **PLoS One**, v. 8, n. 5, p. e61106, 2013.
- ECHEVERRY-GALVIS, M. A. & HAU, M. Molt–breeding overlap alters molt dynamics and behavior in zebra finches, *Taeniopygia guttata castanotis*. **Journal of Experimental Biology**, v. 215, n. 11, p. 1957-1964, 2012.
- EWALD, P. W. & ROHWER, S. Effects of supplemental feeding on timing of breeding, clutch-size and polygyny in red-winged blackbirds *Agelaius phoeniceus*. **The Journal of Animal Ecology**, p. 429-450, 1982.
- FILARDI, C. E. & ROHWER, S. Life history implications of complete and incomplete primary molts in Pelagic Cormorants. **The condor**, p. 555-569, 2001.
- FOSTER, M. S. A model to explain molt-breeding overlap and clutch size in some tropical birds. **Evolution**, v. 28, n. 2, p. 182-190, 1973.
- FOSTER, M. S. The overlap of molting and breeding in some tropical birds. **The Condor**, v. 77, n. 3, p. 304-314, 1975.
- GARDNER, J. L. *et al.* Timing and sequence of moult, and the trade-off with breeding, in the Speckled Warbler (*Chthonicola sagittata*). **Emu-Austral Ornithology**, v. 108, n. 1, p. 90-96, 2008.
- HOLMGREN, N. & HEDENSTRÖM, A. The scheduling of molt in migratory birds. **Evolutionary ecology**, v. 9, n. 4, p. 354-368, 1995.

- HUSSELL, D. J. T. Climate change, spring temperatures, and timing of breeding of tree swallows (*Tachycineta bicolor*) in southern Ontario. **The Auk**, v. 120, n. 3, p. 607-618, 2003.
- ILLERA, J. C. & DÍAZ, M. Reproduction in an endemic bird of a semiarid island: a food-mediated process. **Journal of Avian Biology**, v. 37, n. 5, p. 447-456, 2006.
- JENNI, L. & WINKLER, R. Moults and ageing of European passerines. - Academic Press. 1994.
- JOHNSON, E. I. *et al.* The phenology of molting, breeding and their overlap in central Amazonian birds. **Journal of Avian Biology**, v. 43, n. 2, p. 141-154, 2012.
- JONES, P. J. Overlap of breeding and moult in the Whitebrowed Sparrowweaver in northwestern Botswana. **Ostrich**, v. 49, n. 1, p. 21-24, 1977.
- KEAST, A. Moults in birds of the Australian dry country relative to rainfall and breeding. **Journal of Zoology**, v. 155, n. 2, p. 185-200, 1968.
- LEITNER, S. *et al.* Flexible reproduction in wild canaries is independent of photoperiod. **General and comparative endocrinology**, v. 130, n. 2, p. 102-108, 2003.
- MARINI, M. A. & DURÃES, R. Annual patterns of molt and reproductive activity of passerines in south-central Brazil. **The condor**, v. 103, n. 4, p. 767-775, 2001.
- MARTIN, T. E. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. **Annual review of ecology and systematics**, v. 18, n. 1, p. 453-487, 1987.
- MORENO, J. Moults-breeding overlap and fecundity limitation in tropical birds: a link with immunity. **Ardeola**, v. 51, n. 2, p. 471-476, 2004.
- MORRISON, C. A. *et al.* Flexibility in the timing of post-breeding moult in passerines in the UK. **Ibis**, v. 157, n. 2, p. 340-350, 2015.
- MORTON, E. S. Food and migration habits of the Eastern Kingbird in Panama. **The Auk**, v. 88, n. 4, p. 925-926, 1971.
- MOURA, P. T. S. *et al.* Rainfall and population dynamics of Grey Pileated Finch *Coryphospingus pileatus* (Aves: Passeriformes) in a Neotropical dry forest. **Population Ecology**, v. 60, n. 3, p. 223-235, 2018.
- MURPHY, M. E. Energetics and nutrition of molt. In: **Avian energetics and nutritional ecology**. Springer, Boston, MA. p. 158-198. 1996.
- MURPHY, M. E. & KING, J. R. Energy and nutrient use during moult by White-crowned Sparrows *Zonotrichia leucophrys gambelii*. **Ornis Scandinavica**, p. 304-313, 1992.

- OSCHADLEUS, H. D. & UNDERHILL, L. G. Primary moult of adult Red-billed Queleas (*Quelea quelea*) in southern Africa in relation to patterns of movement. **Emu-Austral Ornithology**, v. 108, n. 4, p. 331-339, 2008.
- PERRINS, C. M. The timing of birds 'breeding seasons. **Ibis**, v. 112, n. 2, p. 242-255, 1969.
- PIRATELLI, A. J. *et al.* Reprodução e muda de penas em aves de sub-bosque na região leste de Mato Grosso do Sul. **Ararajuba**, v. 8, n. 2, p. 99-107, 2000.
- PRADO, D. E. As caatingas da América do Sul. **Ecologia e conservação da Caatinga**, v. 2, p. 3-74, 2003.
- PRADO, D. E. & GIBBS, P. E. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, p. 902-927, 1993.
- RENFREW, R. B. *et al.* Phenology and sequence of the complete prealternate molt of Bobolinks in South America. **Journal of Field Ornithology**, v. 82, n. 1, p. 101-113, 2011.
- REPENNING, M. & FONTANA, C. S. Seasonality of breeding, moult and fat deposition of birds in subtropical lowlands of southern Brazil. **Emu-Austral Ornithology**, v. 111, n. 3, p. 268-280, 2011.
- ROHWER, S. A primer on summarizing molt data for flight feathers. **The Condor**, v. 110, n. 4, p. 799-806, 2008.
- SALOMONSEN, F. The moult migration. **Wildfowl**, v. 19, n. 19, p. 5-24, 1968.
- SANTOS, K. B. Efeitos da pluviosidade e disponibilidade de alimento na reprodução de aves em uma floresta seca neotropical. 37 p. Dissertação (Pós-Graduação em Ecologia e Conservação). Universidade Federal Rural do Semi-Árido, Mossoró, 2017.
- SERRA, L. Duration of primary moult affects primary quality in Grey Plovers *Pluvialis squatarola*. **Journal of Avian Biology**, v. 32, n. 4, p. 377-380, 2001.
- SILVA, S. A. O. Análise das variáveis meteorológicas no município de Mossoró-RN (1970-2013). 46 p. Monografia (Bacharelado em Agronomia). Universidade Federal Rural do Semi-Árido, Mossoró, 2014.
- SILVA, T. A. D. Influência da reprodução, muda de penas e alimento no estresse fisiológico de *Coryphospingus pileatus* (aves: passeriformes), em um ambiente semiárido. 32 p. Dissertação (Pós-Graduação em Ecologia e Conservação). Universidade Federal Rural do Semi-Árido, Mossoró, 2018.

- SILVEIRA, M. B. & MARINI, M. A. Timing, duration, and intensity of molt in birds of a Neotropical savanna in Brazil. **The Condor**, v. 114, n. 3, p. 435-448, 2012.
- STUTCHBURY, B. J. & MORTON, E. S. **Behavioral ecology of tropical birds**. Academic Press. San Diego, 165 p, 2001.
- TOMOTANI, B. M. *et al.* Simulated moult reduces flight performance but overlap with breeding does not affect breeding success in a long-distance migrant. **Functional Ecology**, v. 32, n. 2, p. 389-401, 2018.
- VAGASI, C. I. *et al.* Haste makes waste but condition matters: molt rate–feather quality trade-off in a sedentary songbird. **PLoS One**, v. 7, n. 7, p. e40651, 2012.
- WOLDA, H. Seasonality of tropical insects. **The Journal of Animal Ecology**, p. 277-290, 1980.
- ZIMA, V. Q. FRANCISCO, M. R. Reproductive behavior of the Red-crested Finch *Coryphospingus cucullatus* (Aves: Thraupidae) in southeastern Brazil. **Zoologia (Curitiba)**, v. 33, n. 4, 2016.