



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

PEDRO TEÓFILO SILVA DE MOURA

**SAZONALIDADE CLIMÁTICA E DINÂMICA POPULACIONAL DE *Lanio
pileatus* (AVES: PASSERIFORMES) EM UM SEMIÁRIDO NEOTROPICAL**

MOSSORÓ

2016

PEDRO TEÓFILO SILVA DE MOURA

SAZONALIDADE CLIMÁTICA E DINÂMICA POPULACIONAL DE *Lanio pileatus* (AVES: PASSERIFORMES) EM UM SEMIÁRIDO NEOTROPICAL

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: Prof. Dr. Leonardo Fernandes França.

MOSSORÓ

2016

© 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.

M929s Moura, Pedro Teófilo Silva de.
Sazonalidade climática e dinâmica populacional
de *Lanio pileatus* (Aves: Passariformis) em um
semiárido Neotropical / Pedro Teófilo Silva de
Moura. - 2016.
40 f. : il.

Orientador: Leonardo Fernandes França.
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal
Rural do Semi-árido, Programa de Pós-graduação em
Ecologia e Conservação, 2016.

1. *Coryphospingus pileatus*. 2. Semiárido. 3.
POPAN. 4. Abundância. 5. Ecologia de populações. I.
França, Leonardo Fernandes, orient. II. 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.

PEDRO TEÓFILO SILVA DE MOURA

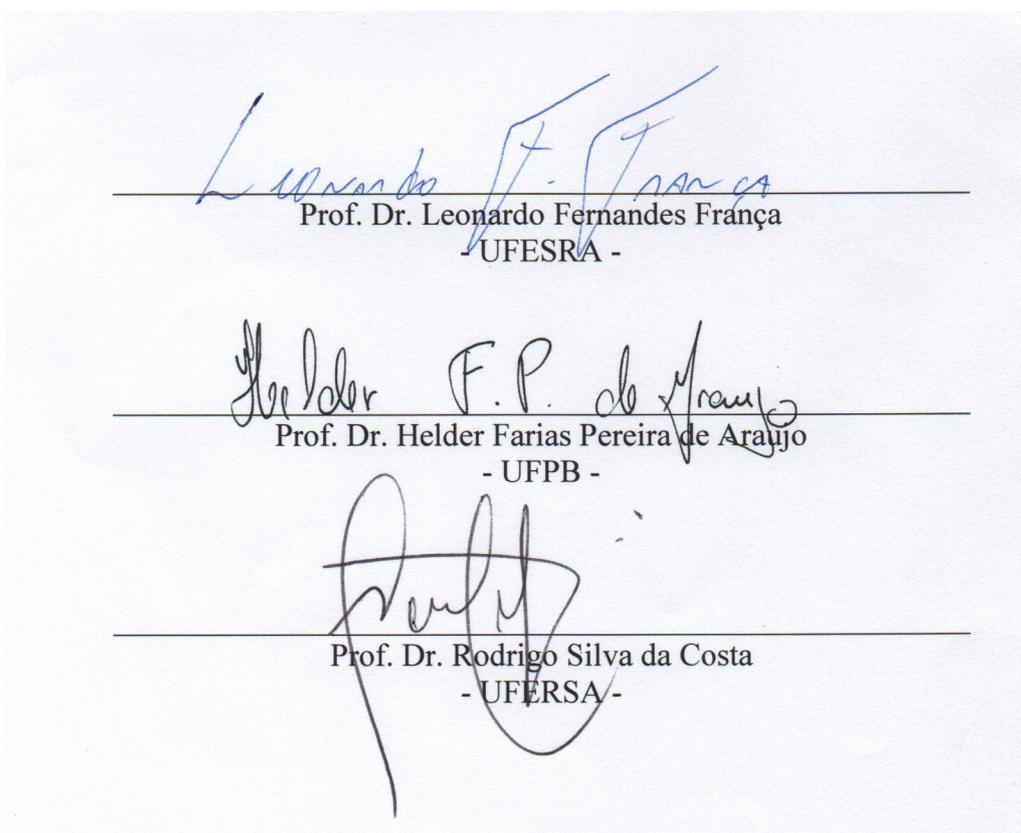
SAZONALIDADE CLIMÁTICA E DINÂMICA POPULACIONAL DE *Lanio pileatus* (AVES: PASSERIFORMES) EM UM SEMIÁRIDO NEOTROPICAL

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: 29/03/2016.

BANCA EXAMINADORA



AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais Manoel Neto e Lúcia, que desde sempre me deram o apoio e incentivo necessário para que pudesse alcançar cada objetivo.

Agradeço ao meu avô Manoel Filho, um homem que me ensinou muito sobre ética profissional e o valor do trabalho, além de ser um exemplo de dedicação e força de vontade, é sem dúvida alguém que zela pela integridade da família.

Agradeço a Clarisse Caroline, minha colega de turma, parceira de laboratório, melhor amiga e noiva. Sou muito grato pela companhia, apoio, pela paciência e por todas as considerações a cerca deste trabalho.

Agradeço ao meu Orientador Leonardo Fernandes França, pela dedicação e empenho em todas as etapas dessa minha fase na academia. Obrigado por ter fornecido as condições necessárias para o meu amadurecimento.

Agradeço a todos os Servidores da UFERSA que contribuem para o bom funcionamento do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da UFERSA.

Agradeço a CAPES pelo apoio na forma de bolsa de mestrado.

Agradeço a Banca Examinadora pela prontidão a contribuir com esse trabalho.

Agradeço aos meus Amigos e Colegas do Laboratório de Ecologia de Populações Animais – EcoPAN, que contribuíram com esforço e dedicação na árdua tarefa de coletar os dados para este estudo.

RESUMO

As variações na abundância em espécies de aves estão associadas a variação na disponibilidade de alimento ou aos efeitos da sazonalidade climática nestas populações. Sendo a Caatinga um ambiente semiárido tropical com sazonalidade característica, assumindo que o regime climático local é capaz de atuar sobre os parâmetros demográficos das populações de aves em ambientes semiáridos, nossa hipótese é que variações intra e interanuais na abundância de *L. pileatus* são determinadas em última instância pelo regime de precipitações. Desta forma esperamos que (1) a precipitação seja uma variável preditora da intensidade reprodutiva em níveis intra e interanuais, (2) a intensidade da reprodução seja uma preditora da variação temporal na abundância de jovens, (3) a variação temporal na entrada de indivíduos na população seja predita pela variação temporal na abundância de jovens e (4) a sobrevivência populacional de *L. pileatus* seja inversamente relacionada à precipitação, sendo as chuvas determinantes dos períodos intra e interanuais de maior saída (mortalidade) de indivíduos na população. As aves foram capturadas em uma área de Caatinga inserida na ecorregião da Depressão Sertaneja Setentrional com o auxílio de redes de neblina entre setembro de 2012 a setembro de 2015. Analisamos os dados no programa Mark utilizando o modelo POPAN para estimar sobrevivência, probabilidade de captura, probabilidade de entrada e tamanho populacional. As covariáveis inseridas em nossas análises foram: tempo, ano, estação chuvosa, ciclo reprodutivo, placas de incubação e período de ocorrência de jovens de maneira independente e um modelo constante. Durante o estudo registramos 411 capturas e 295 recapturas de *L. pileatus* em 78 ocasiões de amostragens ao longo dos três anos de estudo. Nesse período a reprodução da espécie se deu sempre coincidente com a estação das chuvas. As análises utilizando o programa Mark demonstraram um padrão de crescimento exponencial na população de *L. pileatus*. Os resultados do modelo médio para o conjunto de modelos candidatos demonstraram efeitos da sazonalidade ambiental sobre as estimativas de sobrevivência aparente, assim como uma relação entre os picos de entrada de novos indivíduos na população e o período reprodutivo, gerando uma oscilação cíclica do tamanho populacional.

Palavras-chave: *Coryphospingus pileatus*. Semiárido. POPAN. Abundância. Ecolgia de populações.

ABSTRACT

Variations in bird abundance species are associated with variation in food availability or effects of seasonality in these populations. As the Caatinga a tropical semi-arid environment with seasonal characteristics, assuming that local climate regime is able to act on demographic parameters of bird populations in semi-arid environments, our hypothesis is that intra and interannual variations in the abundance of *Lanio pileatus* are determined ultimately by precipitation regime. In this way we hope that (1) the precipitation is a variable predictor of reproductive intensity in intra and interannual levels, (2) the intensity of reproduction is one predictor of temporal variation in the abundance of young, (3) the temporal variation in the input individuals the population is predicted by temporal variation in the abundance of young and (4) population survival *L. pileatus* is inversely related to rainfall, and the rainfall determinants of intra and interannual periods of higher output (mortality) of individuals in the population. The birds were captured in a Caatinga area inserted in the ecoregion of the Depressão Sertaneja Setentrional with the mist nets from September 2012 to September 2015. We analyzed the data in the Mark program using the POPAN model to estimate apparent survival, probability of capture, probability of entrance and population size. The covariates entered in our analysis were: time, year, rainy season, breeding, brood patch and juvenile occurrence period independently and a constant model. On this study recorded 411 captures and 295 recaptures *L. pileatus* on 78 occasions sampling over the three years of study. During this period the reproduction of the species has always coincides with the rainy season. The analysis using Mark program demonstrated a pattern of exponential growth in the *L. pileatus* population. The results of the average model for the set of candidate models have shown effects of environmental seasonality on estimates of apparent survival, as well as a relationship between the new individuals entering the population and the reproductive period, generating a cyclical fluctuation of the population size.

Keywords: *Coryphospingus pileatus*. Semi-arid. POPAN. Abundance. Population Ecology.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Precipitação anual (mm) no raio de aproximadamente 25 km da Fazenda Experimental Rafael Fernandes entre 2008 e 2015. Dados de pluviômetros cedidos pelo CEMADEM, INMET e UFERSA. Em destaque o período de realização do estudo, entre setembro de 2012 e setembro de 2015. 15
- Figura 2 – Percentual de *Lanio pileatus* com placa de incubação (linha contínua), percentual de jovens capturados (linha pontilhada) e precipitação acumulada (barras) a cada ocasião de captura, entre set-2012 e set-2015 (A); Função de Correlação Cruzada da precipitação acumulada com o percentual de placas de incubação (B) e do percentual de placa de incubação com o percentual de jovens capturados (C). Cada unidade de *time lag* corresponde a uma ocasião de coleta (14 dias). O *time lag* considerado no estudo está demarcado nos gráficos (barra cinza). As correlações significativas estão representadas por barras que ultrapassaram as linhas pontilhadas. 21
- Figura 3 – Estimativa (linha contínua) e intervalo de confiança (barras de erro) da sobrevivência aparente (Φ_i) de *Lanio pileatus* (A). Estimativa (linha contínua) e intervalos de confiança (barras de erro) da probabilidade de entrada (b_i) de indivíduos de *Lanio pileatus* (B). Estimativa (linha contínua) e intervalos de confiança (barras de erro) do tamanho populacional (N_i) de *Lanio pileatus*; porcentagem de indivíduos com placa de incubação em relação ao total de adultos capturados (linha cinza); e porcentagem de indivíduos jovens em relação ao total de indivíduos capturados (linha pontilhada) (C). Resultados expressos em cada ocasião de captura (intervalos de 14 dias) entre setembro 2012 e setembro de 2015.. 23
- Figura 4 – Estimativa (linha contínua) e intervalos de confiança (barras de erro) da probabilidade de captura (p_i) de *Lanio pileatus*. Resultados expressos em cada ocasião de captura (intervalos de 14 dias) entre setembro 2012 e setembro de 2015. 25

LISTA DE TABELAS

Tabela 1	– Conjunto de modelos candidatos ($\Delta AIC_c \leq 10$) ranqueados de acordo com o Critério de Informação de Akaike (AIC_c). Modelos elaborados com base na formulação POPAN para dados de <i>Lanio pileatus</i> , com ocasiões a cada 14 dias ao longo de três anos de estudo (78 ocasiões, entre setembro de 2012 e setembro de 2015).	21
Anexo A	– Conjunto dos 80 modelos candidatos ranqueados de acordo com o Critério de Informação de Akaike (AIC_c). Modelos elaborados com base na formulação POPAN para dados de <i>Lanio pileatus</i> , com ocasiões a cada 14 dias ao longo de três anos de estudo (78 ocasiões, entre setembro de 2012 e setembro de 2015).	38

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AIC	Critério de informação de Akaike
CBRO	Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos
CCR	Função de Correlação Cruzada
CEMADEN	Centro Nacional de Monitoramento e Alertas de Desastres Naturais
CEMAVE	Centro Nacional de Pesquisa para a Conservação de Aves Silvestres
Dr.	Doutor
IC	Intervalo de confiança
INMET	Instituto Nacional de Meteorologia
MMA	Ministério do Meio Ambiente
Prof.	Professor
RN	Rio Grande do Norte
UFERSA	Universidade Federal Rural do Semi-Árido

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	12
2	MATERIAIS E MÉTODOS	14
2.1	Área de estudo e espécie alvo	14
2.2	Coleta de dados	16
2.3	Análise de dados	17
3	RESULTADOS	19
4	DISCUSSÃO	26
4.1	Variação intra e interanual na reprodução e entrada de indivíduos na população	26
4.2	Variação intra e interanual na sobrevivência aparente	28
4.3	Relação das taxas vitais com o Tamanho populacional	30
	REFERÊNCIAS	32
	ANEXO	37

1-INTRODUÇÃO

Em ambientes áridos e semiáridos a dinâmica sazonal entre períodos de chuva e seca é apontada como condutora das alterações na abundância das espécies de aves (Poulin et al. 1993, Grant et al. 2000, Martin 2001, Schaefer et al. 2006). Os períodos de chuva favorecem o crescimento populacional por proporcionar um aumento na disponibilidade de alimento, ao contrario dos períodos de seca quando as condições ambientais geram escassez de recursos e condições climáticas adversas que somados favorecem a diminuição na abundância das populações (Poulin et al. 1993, Grant et al. 2000, Martin 2001, Cox & Cresswell 2014).

Inferências a cerca da ecologia de aves em regiões marcadas por alta sazonalidade climática sugerem que estas características ambientais interferem em pelo menos dois aspectos da história de vida os quais controlam diretamente as flutuações na abundância desses organismos (Sæther et al. 2004). A sobrevivência, que especificamente na estação não reprodutiva tende a diminuir, conduzida por condições climáticas extremas e efeitos negativos de relações dependentes da densidade. Assim como o recrutamento, para o qual o clima interfere nos estoques de recursos disponíveis para a reprodução e, com isto, afeta a taxa de entrada de novos indivíduos na população.

Flutuações na abundância em virtude de variações climáticas também são causadas por eventos de mortalidade independentes da densidade. Temperaturas extremas podem gerar períodos de maior mortalidade independente da idade ou aptidão dos indivíduos para encontrar recursos (Newton 1998, Sæther et al. 2004). Da mesma forma a estratégia reprodutiva também pode afetar sazonalmente a sobrevivência através do *trad-off* (balanço de compensação energética) entre reprodução (estação reprodutiva) e manutenção individual (descanso reprodutivo) (Griebeler et al. 2010).

Nos ambientes semiáridos os efeitos do clima nos parâmetros populacionais são tão intensos quanto em outros ambientes sazonais, tal como as zonas temperadas. Estudos avaliando reprodução de aves em ambientes semiáridos demonstraram uma tendência a concentração da reprodução próxima à estação chuvosa, sendo este um evento tanto intra quanto interespecífico, principalmente para as espécies de aves que compartilham os mesmos tipos de recursos (Poulin et al. 1993, Grant et al. 2000, Cox et

al. 2013, Cox & Cresswell 2014). Desse modo, a entrada de indivíduos jovens na população como resultado da reprodução concentrada, promove um aumento em curto prazo na abundância das espécies.

Da mesma forma a taxa de sobrevivência das aves de regiões semiáridas pode variar sazonalmente interferindo na abundância das espécies (Gibbs & Grant 1987, Martin 2001). Durante os períodos de chuvas o aumento na disponibilidade de alimento gera um incremento na sobrevivência, no entanto, com a chegada do período de seca a oferta de alimento diminui e as temperaturas aumentam, podendo resultar em alta mortalidade de adultos e, de forma mais intensa, de jovens no seu primeiro ano de vida, atuando no declínio sazonal da abundância (Poulin et al. 1993, Grant et al. 2000, Martin 2001, Cox & Cresswell 2014). Uma hipótese complementar a respeito da oscilação sazonal na sobrevivência afirma que a sobrevivência tende a ser maior e mais estável nos ambientes semiáridos onde a sazonalidade é marcada por estações definidas de chuva e seca (previsibilidade), sendo o inverso esperado para ambientes com alta instabilidade estacional (Schaefer et al. 2006). Além disso, em ambientes semiáridos tropicais, atividades de alto custo energético, como reprodução e muda ocorrem nos períodos de maior disponibilidade de recursos, visando atenuar o efeito da alocação de energia nessas atividades (Poulin et al. 1992, Cox et al. 2013), e esta concentração de atividades intrínsecas dos indivíduos podem atuar negativamente sobre as expectativas de sobrevivência.

Caatinga é um semiárido tropical com alto potencial para fornecer insights a cerca dos efeitos da sazonalidade ambiental em parâmetros demográficos de aves. Um tipo de floresta seca tropical sazonal ocupando uma área maior que 800.000km², cobrindo toda a região do nordeste brasileiro e parte norte do estado de Minas Gerais (Pennington 2000, MMA 2002, MMA 2007, Hauff 2010). Ocorrendo sob condições meteorológicas não observadas em outros ambientes neotropicais, a Caatinga apresenta as mais altas taxas de temperatura média anual e baixas taxas de umidade relativa do ar e precipitação anual (Prado 2003). As precipitações são concentradas durante o verão austral, distribuindo-se de forma irregular dentro do período chuvoso e ocasionalmente ocorrem anos com precipitações abaixo da média, gerando eventos de seca extrema (Velloso et al. 2002, Hauff 2010). Sendo um ambiente de sazonalidade marcante, as precipitações na Caatinga determinam períodos esperados de chuva em que há uma maior disponibilidade de alimento para as aves, principalmente insetívoras (*e.g.* Vasconcellos

et al. 2010), podendo isto ditar os períodos mais favoráveis a reprodução. Em contrapartida, os períodos de seca resultam em escassez de alimento e altas temperaturas o que pode atuar negativamente sobre a sobrevivência das aves. Baseando-se nessas características de alta sazonalidade climática da Caatinga buscamos caracterizar e explicar a potencial variação sazonal na abundância local de *Lanio pileatus* (Wied, 1821 (CBRO 2014), um pequeno Passeriforme de ampla distribuição na Caatinga.

Assumindo que o regime climático local é capaz de atuar sobre os parâmetros demográficos das populações de aves em ambientes semiáridos, nossa hipótese é que variações intra e interanuais na abundância de *L. pileatus* são determinadas em última instância pelo regime de precipitações. Desta forma esperamos que (1) a precipitação seja uma variável preditora da intensidade reprodutiva em níveis intra e interanuais, (2) a intensidade da reprodução seja uma preditora da variação temporal na abundância de jovens, (3) a variação temporal na entrada de indivíduos na população seja predita pela variação temporal na abundância de jovens e (4) a sobrevivência populacional de *L. pileatus* seja inversamente relacionada à precipitação, sendo as chuvas determinantes dos períodos intra e interanuais de maior saída (mortalidade) de indivíduos na população.

2-Material e métodos

2.1-Área de estudo e espécie alvo:

Desenvolvemos nosso estudo na Estação Experimental Rafael Fernandes (37°23'50.37"O e 5°3'17.57"S), município de Mossoró, RN. Área inserida na ecorregião da Depressão Sertaneja Setentrional, com clima do tipo quente e semiárido e período chuvoso ocorrendo de janeiro a junho (Velloso et al. 2002). A área amostral era composta de 400 ha de uma paisagem mista de áreas destinadas a atividades agropecuárias e de mata nativa com diferentes intensidades de intervenção antrópica. Metade da Estação Experimental era composta por mata nativa de Caatinga, onde coletamos nossos dados. Na área de amostragem, espécies vegetais como catanduva (*Pityrocarpa moniliformis* (Benth.) Luckow & R.W.Jobson), catingueira (*Poincianella*

bracteosa (Tul.) L.P.Queiroz), imburana (*Commiphora leptophloeos* (Mart.) J.B.Gillett), mororó (*Bauhinia farficata* Link), e pau-branco (*Cordia oncocalyx* Allemão) eram comuns.

Durante o estudo, os períodos de chuva foram abaixo do intervalo médio de 500 a 800 mm esperados na região (Velloso et al. 2002), sendo a estação chuvosa do ano de 2012 (anterior ao início do estudo) a de menor precipitação anual em pelo menos oito anos de registros pluviométricos (Figura 1). Com a sazonalidade das chuvas na região cada ano tendeu a ter um período dominado pela estiagem, geralmente no segundo semestre de cada ano. Mesmo os anos anteriores a 2012 com chuvas acima da média (com exceção de 2010 – Figura 1) apresentaram a tradicional estação seca durante o segundo semestre. Durante o primeiro semestre do ano de 2012 o baixo volume de precipitações gerou uma intensificação da seca durante o segundo semestre do mesmo ano, prolongando os efeitos desta até março do ano seguinte. Iniciamos as coletas de dados em setembro de 2012, no auge desta seca intensificada.

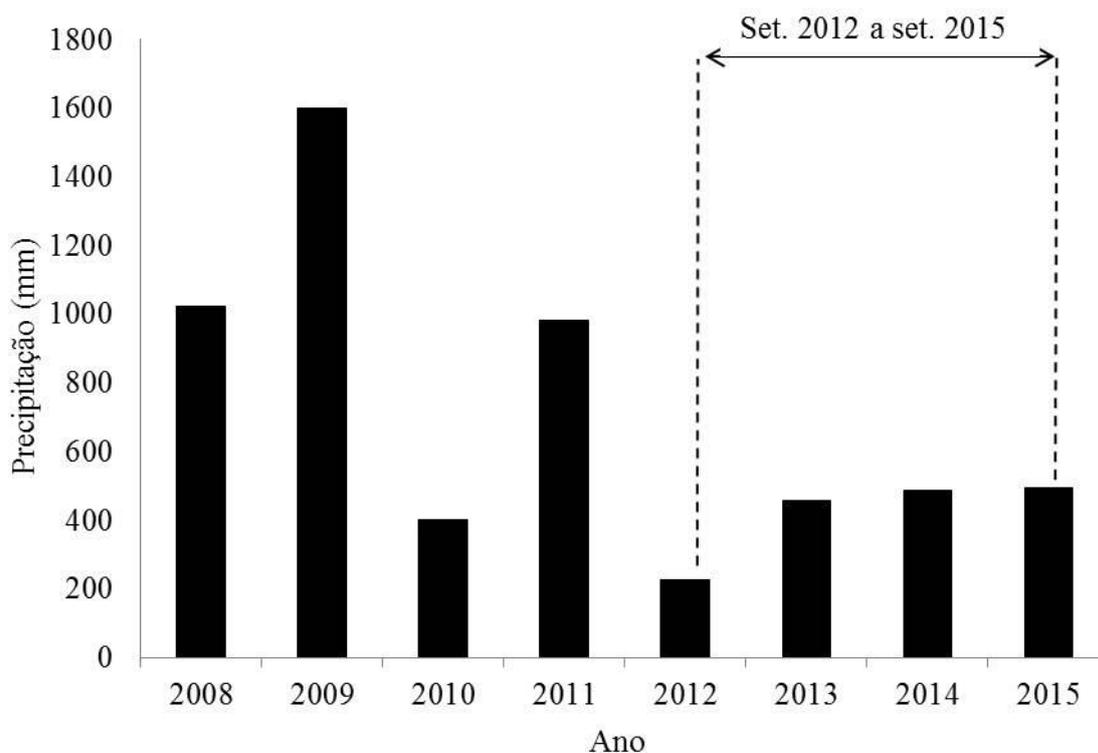


Figura 1- Precipitação anual (mm) no raio de aproximadamente 25 km da Fazenda Experimental Rafael Fernandes entre 2008 e 2015. Dados de pluviômetros cedidos pelo

CEMADEM, INMET e UFERSA. Em destaque o período de realização do estudo, entre setembro de 2012 e setembro de 2015.

A ave *L. pileatus* é pertencente à família Thraupidae (CBRO 2014), mede cerca de 13 cm de comprimento total do corpo, possui hábito alimentar diversificado, preferencialmente insetívoro-granívora, sendo a importância dos grãos pronunciada durante a estação seca não reprodutiva (Poulin et al. 1994, Araujo 2009). Assim como a maioria das espécies irmãs, *L. pileatus* apresenta dimorfismo sexual (Burns & Racicot 2009), sendo o macho adornado por um píleo de coloração avermelhada, contornado por uma borda negra em formato de ‘V’, enquanto na fêmea a mesma estrutura apresenta uma coloração cinza uniforme. Os jovens de até dois meses podem ser distinguidos dos adultos pela coloração escura da maxila inferior (mais clara que a superior nos adultos) e nos machos jovens o colorimento do píleo acontece de forma gradual até essa idade, também tornando possível a distinção da fase juvenil (*obs. pessoal*). Estas características de diferenciação entre gêneros e idades foram usadas no estudo para separar estes grupos de indivíduos. A espécie ocorre em duas populações isoladas pela floresta amazônica, uma delas ocorrendo desde a porção norte da Colômbia e Venezuela até a Guiana Francesa, a segunda estendendo-se do nordeste ao sudeste do Brasil, por onde tem avançado recentemente (Cestari & Pacheco 2010), sendo uma das espécies mais comuns em muitos pontos da Caatinga (Olmos et al. 2005).

2.2-Coleta de dados:

Coletamos nossos dados com o auxílio de 24 redes de neblina (ECOTONE[®], 18X3 m, cinco bolsas e malha de 19 mm) posicionadas equidistantes 50m a partir de seus centros em trilhas previamente demarcadas. Nossas capturas ocorreram de setembro de 2012 a setembro de 2015 com intervalos de 14 dias entre uma ocasião de amostragem e a seguinte, totalizando 78 ocasiões, tendo em vista que a ocasião de número 32 não foi executada. Cada ocasião consistiu em dois dias de capturas, sendo cada dia trabalhado em áreas distintas cerca de 500 m uma da outra e cada uma recebendo 12 redes de neblina. As capturas eram realizadas durante 5 horas consecutivas a partir do amanhecer (entre 5:00 e 5:15 h). As redes eram revisadas em intervalos de uma hora durante os três primeiros intervalos de revisão, diminuindo para de 40 a 30 minutos nos intervalos subsequentes. Estes intervalos visaram evitar

mortalidade de aves por hipertermia. As aves capturadas eram acondicionadas em sacos de tecido e levadas para uma base de processamento, onde recebiam anilhas metálicas cedidas pelo CEMAVE as quais continham um código alfanumérico usado para individualiza-las. A marcação individual era compilada junto com informações de sexo, idade e presença de placa de incubação, sendo os dois últimos aqui tratados como componentes do ciclo reprodutivo da espécie. Os indivíduos capturados eram soltos próximos ao local de captura no intervalo subsequente a sua captura.

2.3-Análise de dados:

Utilizamos a Função de Correlação Cruzada (CCF) para verificar a existência de relação entre a precipitação acumulada de 14 dias (valores reais de precipitação acumulada nos intervalos de 14 dias anteriores a cada ocasião de capturas), percentual de adultos com placa de incubação (o percentual de indivíduos com placa de incubação em relação ao total de adultos capturados em cada ocasião) e o percentual de jovens na população (o percentual de indivíduos jovens em relação ao total de indivíduos capturados). A correlação cruzada é usada para relacionar duas series temporais de dados (y e x) e possibilita que sejam verificados os efeitos de diferentes tempos de atraso (*time lag*) da variável- y em relação a variável- x , sendo esta última uma potencialmente preditora de y (Brockwell & Davis 1991). Time lags significativamente negativos indicam que valores da serie de dados- y estão relacionados com valores anteriores da serie de dados- x . *A posteriori* geramos regressões lineares simples entre os pares de variáveis temporais com o objetivo de estabelecer a força, direção e significância da relação ($\alpha < 0,05$).

Os dados do tipo captura-marcação-recaptura de *L. pileatus* foram convertidos em históricos de encontro para importação e análise no programa MARK (White & Burnham 1999). Os dados de abundância foram estimados a partir da formulação POPAN (Schwarz & Arnason 1996), uma variante da formulação Jolly-Seber (JS; Jolly 1965, Seber 1965). POPAN $\{\Phi_i, p_i, b_i\}$ consiste em um modelo para populações abertas (onde assume-se que é possível a ocorrência de eventos de nascimentos, mortes, imigração e emigração entre ocasiões de captura) que calcula além da abundância em cada ocasião de captura (N_i), também a sobrevivência aparente Φ (a probabilidade de um animal sobreviver entre a ocasião i e $i+1$), a probabilidade de entrada b (a

probabilidade de um animal da super população N entrar na população entre a ocasião i e $i+1$ e estar vivo na ocasião $i+1$), a probabilidade de captura p (a probabilidade de um animal ser capturado na ocasião i) e a super população N (representa uma população hipotética formada pelo conjunto de todos os indivíduos que fizeram parte da população durante o estudo).

No programa MARK, duplicamos o tempo do intervalo entre as ocasiões 30 e 32, visando corrigir as taxas demográficas derivadas dos modelos as quais não contaram com a ocasião 31.

As covariáveis inseridas para avaliar a variação nos dados dos diferentes parâmetros demográficos foram: ‘ano’ (A), correspondendo ao agrupamento das ocasiões em grupos de 26, a partir da primeira, para gerar um efeito de variação anual sem variação estacional; ‘precipitação acumulada’ (E); ‘placa de incubação’ (P), em percentual, covariável que visou incorporar o custo energético da reprodução nas estimativas de sobrevivência e os efeitos aditivos da reprodução nas taxas de entrada de indivíduos na população; ‘ocorrência de jovens’ (J), em percentual, adicionando para restringir a entrada de indivíduos somente como efeito do recrutamento; ‘ciclo reprodutivo’ (PJ), incorporando o período com presença de placas de incubação e período de ocorrência de jovens para incluir os aspectos do ciclo reprodutivo como um todo; e um modelo ‘constante’ (.) considerando a ausência de variação no parâmetro demográfico. Também incluímos a covariável ‘tempo-específica’ (T5), covariável que agrupou as ocasiões sequencialmente em grupos de cinco e foi usada para representar a variação temporal nos parâmetros demográficos a qual poderia não ser capturada pelas covariáveis temporais predeterminadas no estudo. O número de ocasiões a serem agrupadas foi estabelecido com base em uma análise preliminar no programa MARK. Nesta iniciamos a análise com a criação de um modelo temporal contendo as ocasiões individualmente e seguimos criando modelos que agrupavam as ocasiões em grupos cada vez maiores até obtermos um modelo que foi capaz de estimar todos os parâmetros de sobrevivência, taxa de entrada e probabilidade de captura. Este modelo foi o que agrupou as ocasiões de cinco em cinco.

Criamos modelos contendo as covariáveis individualmente ou agrupadas entre si (modelos aditivos) para tentar estabelecer o efeito destas na variação dos dados demográficos em questão. Para o parâmetro sobrevivência aparente criamos modelos

com as covariáveis 'A', 'E', 'P', 'T5' e '.'. Para o parâmetro probabilidade de entrada (b) as covariáveis inseridas foram: 'A', 'E', 'J', 'PJ' e 'T5'. O parâmetro probabilidade de captura (p) foi modelado exclusivamente em função das covariáveis 'A' e 'T5', usado para descrever a variação sazonal e anual nas taxas de captura. Não incluímos mais varrições do parâmetro p para evitar um maior número de modelos e porque não havia no estudo o interesse de definir os fatores que afetavam a variação nas taxas de captura.

Combinamos todos os modelos de sobrevivência aparente com todos os de estimativa de entrada de indivíduos, os quais foram resultantes das combinações de covariáveis descritas acima, configurando o conjunto de 80 modelos candidatos a explicar a variação nos dados demográficos. Estes modelos, foram ranqueados com base no Critério de Informação de Akaike - AIC_c (*Akaike's information criterion*) corrigido para amostras pequenas (Burnham & Anderson 2002). Segundo este método, o modelo melhor ajustado (*best-fitting model*) é o que apresenta o menor valor de AIC_c e todos os modelos com $\Delta AIC_c \leq 2$ são considerados como tendo suporte substancial para explicar a variação nos dados (Burnham & Anderson 2002).

Com o intuito de acomodar as incertezas nas estimativas dos parâmetros demográficos, utilizamos o modelo médio (*model averaging*) em nossas análises, aprimorando as estimativas entre o conjunto de modelos candidatos (Burnham & Anderson 2002). Até mesmo as estimativas dos parâmetros derivados foram obtidas através do modelo médio, como o tamanho populacional (N_i) para cada ocasião, assim como o número líquido de entradas (B_i = número de indivíduos que entraram na população entre as ocasiões i e $i+1$). Adicionalmente, calculamos as taxas anuais de crescimento populacional (λ) a partir da razão entre o número de indivíduos nas ocasiões 1 e 26, para cada ano do estudo.

3-RESULTADOS

Durante o estudo registramos 411 capturas e 295 recapturas de *L. pileatus* em 78 ocasiões de amostragens ao longo dos três anos de estudo, correspondendo a ~15% das capturas e ~30% das recapturas entre o total de 97 espécies detectadas na área. *Lanio*

pileatus foi cerca de três vezes mais capturada que a segunda espécie na ordem de registros de captura. Os registros de placa de incubação indicaram que a população de *L. pileatus* reproduziu entre março e julho (154 dias; primeiro ciclo reprodutivo), março e junho (98; segundo ciclo) e março e junho (98; terceiro ciclo; Figura 2- A). Enquanto a presença de indivíduos jovens na população de *L. pileatus* foi registrada entre março e setembro (196 dias; primeiro ciclo reprodutivo), maio e julho (98; segundo ciclo) e abril e julho (84; terceiro ciclo; Figura 2- A). Tanto o percentual de adultos com placas de incubação quanto de jovens na população, aumentaram de forma progressiva ao longo dos três anos de estudo. Os correlogramas da Função de Correlação Cruzada (cross correlograms; Figura 2- B; C) indicaram que o percentual de adultos com placa de incubação esteve significativamente relacionada à precipitação acumulada, sendo esta relação mais intensa quando considerado o *time lag* de três ocasiões (42 dias) das placas em relação a precipitação. Ao mesmo tempo o percentual de jovens na população foi significativamente relacionado ao de adultos com placa, sendo a relação mais intensa quando considerados dois *time lags* de atraso (28 dias) dos jovens em relação às placas. Considerando os *time lags* estabelecidos pela CCF, o percentual de adultos com placa foi significativamente dependente da precipitação acumulada (*três time lags*; $r^2 = 0,39$, $F = 45,22$, $p < 0,001$, $Placa = 1,91 + 0,38 * chuva$) e o percentual de jovens foi significativamente dependente do percentual de adultos com placa (*dois time lags*; $r^2 = 0,50$, $F = 72,95$, $p < 0,001$, $Jovens = 1,26 + 0,72 * placa$).

O conjunto de modelos candidatos usados para avaliar a dinâmica populacional da espécie (Tabela 1), resultou em sete modelos com suporte substancial para explicar a variação nos dados ($AIC_c \leq 2$). Juntos estes explicaram 70,7% (w -AIC) da variação explicada pelo conjunto total de modelos (Tabela 1). De acordo com os sete modelos a variação nos dados do parâmetro sobrevivência aparente (Φ_i) foi melhor explicada pela covariável ‘ano’, tendo esta aparecido em todos os modelos, seguida das covariáveis ‘placa de incubação’ (um modelo) e ‘tempo-específica’ (dois modelos). Para a probabilidade de entrada de novos indivíduos na população (b_i) a covariável ‘ocorrência de jovens’ esteve presente em todos os modelos bem ajustados, seguida pelas covariáveis ‘ano’ e ‘placa de incubação’ (quatro modelos cada).

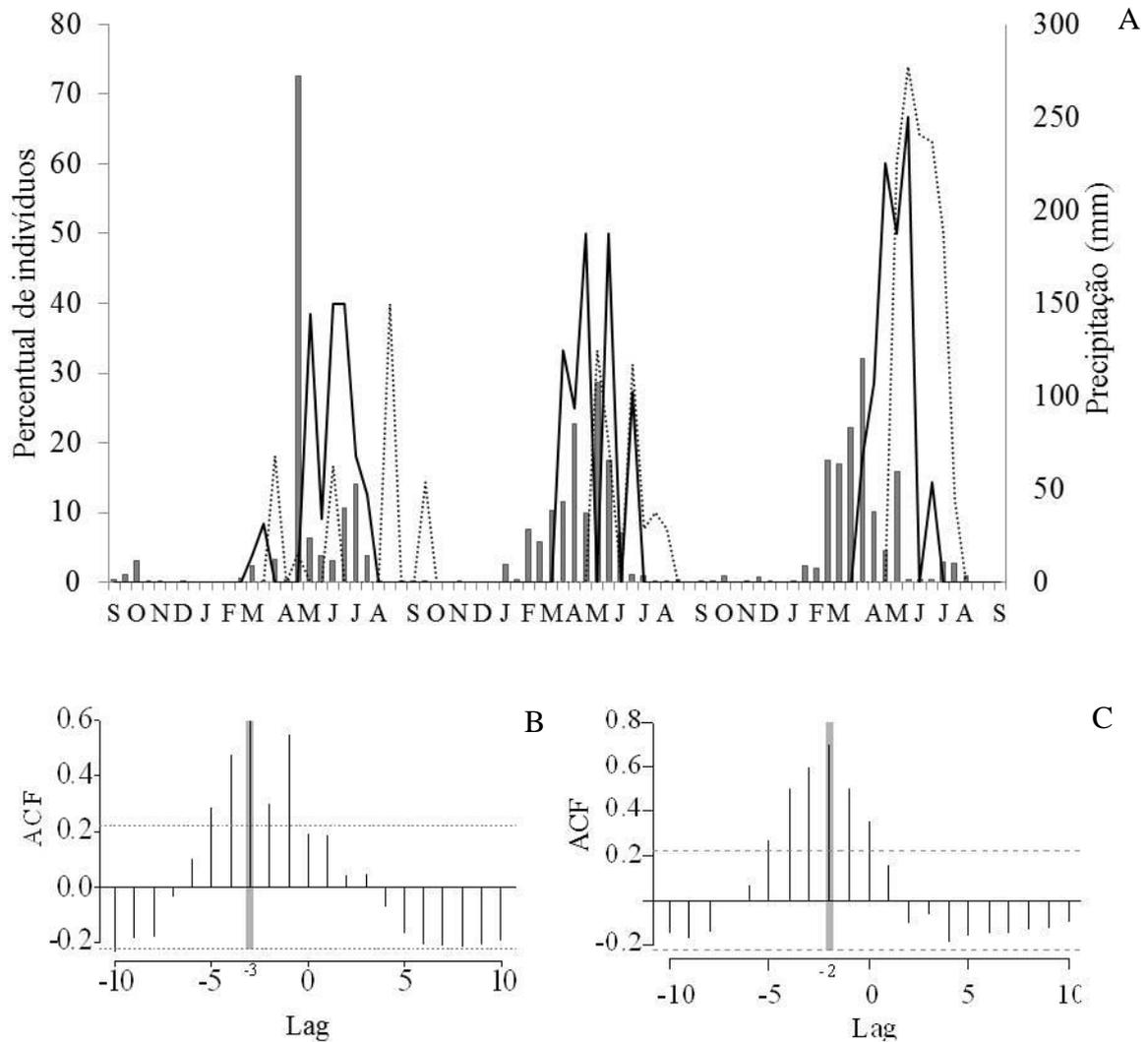


Figura 2- Percentual de *Lanio pileatus* com placa de incubação (linha contínua), percentual de jovens capturados (linha pontilhada) e precipitação acumulada (barras) a cada ocasião de captura, entre set-2012 e set-2015 (A); Função de Correlação Cruzada da precipitação acumulada com o percentual de placas de incubação (B) e do percentual de placa de incubação com o percentual de jovens capturados (C). Cada unidade de *time lag* corresponde a uma ocasião de coleta (14 dias). O *time lag* considerado no estudo está demarcado nos gráficos (barra cinza). As correlações significativas estão representadas por barras que ultrapassaram as linhas pontilhadas.

Tabela 1- Conjunto de modelos candidatos ($\Delta AIC_c \leq 10$) ranqueados de acordo com o Critério de Informação de Akaike (AIC_c). Modelos elaborados com base na formulação POPAN para dados de *Lanio pileatus*, com ocasiões a cada 14 dias ao longo de três anos de estudo (78 ocasiões, entre setembro de 2012 e setembro de 2015).

Modelos	AIC_c	ΔAIC_c	$w-AIC_c$	Num. Par.	Desvio
$\Phi_{(A)} p_{(T5+A)} b_{(PJ+A)}$	2990,866	0,000	0,176	16	-873,845
$\Phi_{(A)} p_{(T5+A)} b_{(J)}$	2991,814	0,948	0,110	13	-866,624

$\Phi_{(A)} p_{(T5+A)} b_{(PJ)}$	2991,857	0,991	0,107	14	-868,666
$\Phi_{(P+A)} p_{(T5+A)} b_{(PJ+A)}$	2992,090	1,224	0,095	17	-874,724
$\Phi_{(A)} p_{(T5+A)} b_{(J+A)}$	2992,398	1,532	0,082	15	-870,216
$\Phi_{(T5+A)} p_{(T5+A)} b_{(PJ+A)}$	2992,682	1,816	0,071	20	-880,481
$\Phi_{(T5+A)} p_{(T5+A)} b_{(J)}$	2992,837	1,971	0,066	17	-873,977
$\Phi_{(T5+A)} p_{(T5+A)} b_{(PJ)}$	2993,129	2,263	0,057	18	-875,796
$\Phi_{(P+A)} p_{(T5+A)} b_{(PJ)}$	2993,345	2,480	0,051	15	-869,268
$\Phi_{(P+A)} p_{(T5+A)} b_{(J)}$	2993,677	2,811	0,043	14	-866,846
$\Phi_{(T5+A)} p_{(T5+A)} b_{(J+A)}$	2993,739	2,873	0,042	19	-877,302
$\Phi_{(P+A)} p_{(T5+A)} b_{(J+A)}$	2994,229	3,363	0,033	16	-870,482
$\Phi_{(.)} p_{(T5+A)} b_{(PJ+A)}$	2994,246	3,380	0,032	14	-866,277
$\Phi_{(P)} p_{(T5+A)} b_{(PJ+A)}$	2995,497	4,631	0,017	15	-867,117
$\Phi_{(.)} p_{(T5+A)} b_{(J+A)}$	2997,677	6,811	0,006	13	-860,761
$\Phi_{(T5)} p_{(T5+A)} b_{(PJ+A)}$	2998,535	7,669	0,004	18	-870,389
$\Phi_{(P)} p_{(T5+A)} b_{(J+A)}$	2999,602	8,736	0,002	14	-860,921
$\Phi_{(.)} p_{(T5+A)} b_{(PJ)}$	2999,876	9,011	0,002	12	-856,483
$\Phi_{(.)} p_{(T5+A)} b_{(J)}$	3000,806	9,940	0,001	11	-853,481

A fim de acomodar as incertezas sobre a importância das diferentes covariáveis para as estimativas dos parâmetros demográficos, usamos a análise de modelo médio (*model averaging*) ao gerar as estimativas de todos os parâmetros demográficos. As estimativas de sobrevivência aparente (Φ_i) variaram entre 0,90 (95% IC = 0,67 a 0,97) e 0,95 (0,85 a 0,98) durante o primeiro ano, entre 0,97 (0,91 a 0,99) e 0,98 (0,94 a 0,99) no segundo ano e 0,95 (0,88 a 0,98) e 0,97 (0,90 a 0,99) no terceiro ano (Figura 3- A). Isto resultou em uma sobrevivência aparente anual extremamente baixa no primeiro ano (16,8%), um resultado aumentando para 64,5% no segundo e outro intermediário (40%) no terceiro ano. Ao considerar o efeito do período reprodutivo sobre as flutuações na sobrevivência aparente foi possível constatar uma pequena diferença quando comparadas as médias de períodos reprodutivos (ano 1 \bar{x} = 0,933; ano 2 \bar{x} = 0,981; ano 3 \bar{x} = 0,961) com as de períodos não reprodutivos (ano 1 \bar{x} = 0,935; ano 2 \bar{x} = 0,983; ano 3 \bar{x} = 0,967). Estas estimativas por intervalo, caso fossem fixas ao longo de um ano completo, resultariam em sobrevivências aparentes anuais de 40,4% (período reprodutivo) e 41,7% (período não-reprodutivo) no primeiro ano de estudo, 77,8% e 80,4% no segundo ano e 60 % a 64,5% no terceiro.

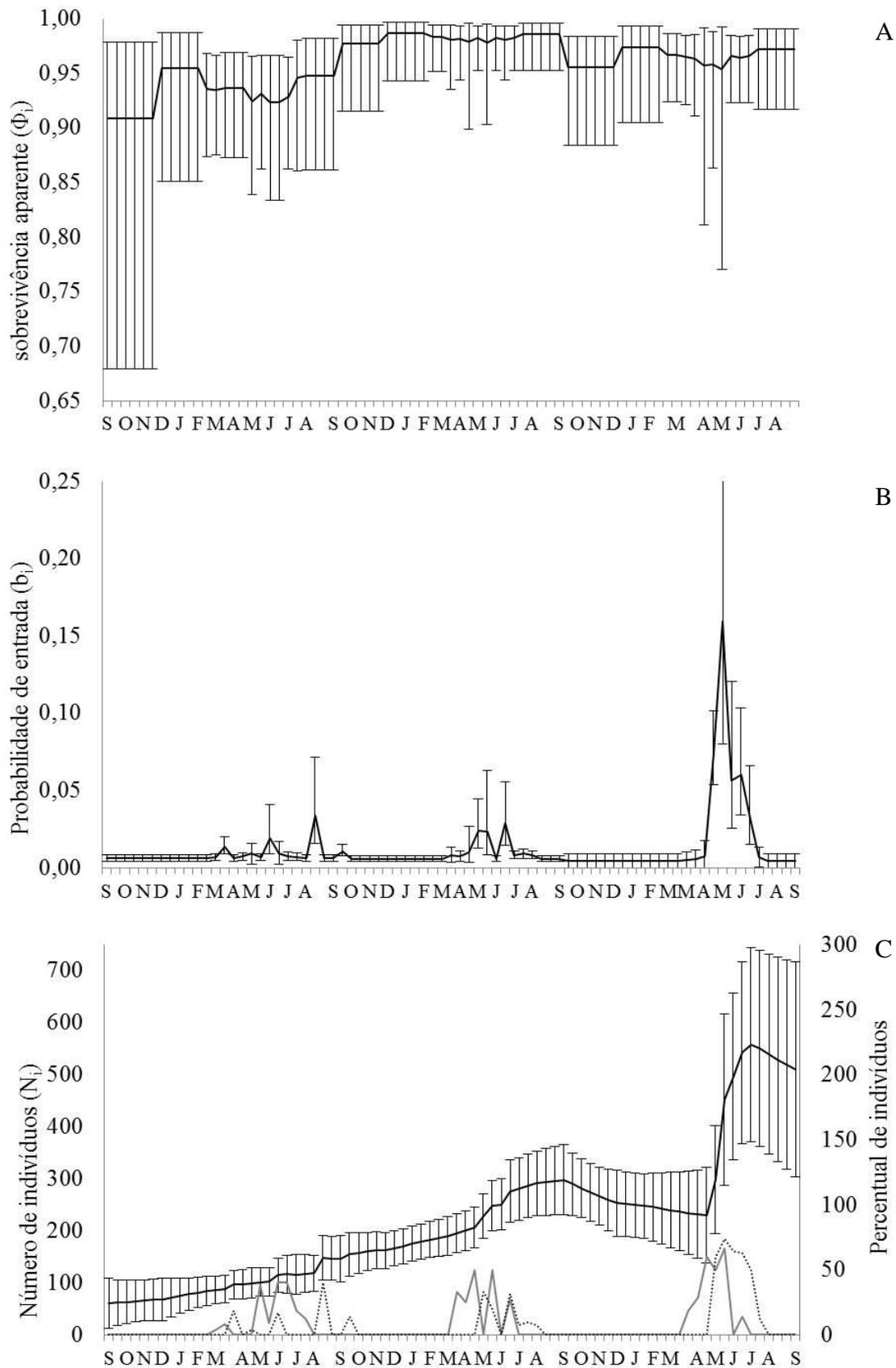


Figura 3- Estimativa (linha contínua) e intervalo de confiança (barras de erro) da sobrevivência aparente (Φ_i) de *Lanio pileatus* (A). Estimativa (linha contínua) e intervalos de confiança (barras de erro) da probabilidade de entrada (b_i) de indivíduos

de *Lanio pileatus* (B). Estimativa (linha contínua) e intervalos de confiança (barras de erro) do tamanho populacional (N_i) de *Lanio pileatus*; porcentagem de indivíduos com placa de incubação em relação ao total de adultos capturados (linha cinza); e porcentagem de indivíduos jovens em relação ao total de indivíduos capturados (linha pontilhada) (C). Resultados expressos em cada ocasião de captura (intervalos de 14 dias) entre setembro 2012 e setembro de 2015.

A probabilidade de entrada de novos indivíduos na população (b_i) teve picos de alta taxa de entrada de indivíduos durante os períodos reprodutivos anuais (covariáveis ‘placa de incubação’ e ‘ocorrência de jovens’), principalmente durante as épocas de registro de indivíduos jovens na população (Figura 3- B). Além disso, a entrada de indivíduos foi desproporcionalmente alta no terceiro ano, com pico máximo por ocasião atingindo a chance de 0,16, contra os picos máximos de 0,034 no primeiro ano e 0,029 no segundo (Figura 4- B). O número estimado de indivíduos que entraram (B_i) na população amostrada foi de aproximadamente 238, 245 e 509 no primeiro, segundo e terceiro ano, respectivamente. As entradas de indivíduos durante o período reprodutivo corresponderam a 68,7% (Número de indivíduos = 174,8) do total de entradas no primeiro ano, 58,5% (143) do total no segundo ano e 84,5% (429,1) no terceiro ano. O aumento substancial na probabilidade de entradas até o terceiro ano foi compatível com os dados brutos de porcentagem de jovens detectados nas ocasiões de captura, a qual cresceu mais de 700% entre o primeiro e terceiro ano de estudo (Figura 3- B).

O parâmetro probabilidade de captura (p_i), o único modelado exclusivamente em função das covariáveis ‘tempo específica’ e ‘ano’ (T5+A), variou entre 0,059 (95% IC = 0,044 a 0,079) e 0,098 (0,072 a 0,132) no primeiro ano, entre 0,029 (0,022 a 0,038) e 0,050 (0,038 a 0,065) no segundo e 0,026 (0,018 a 0,037) e 0,044 (0,031 a 0,062) no terceiro. A probabilidade de captura declinou ao longo dos anos, sendo o declínio mais acentuado entre o primeiro e segundo anos (Figura 4). Os picos intra-anuais de maior probabilidade de captura ocorreram durante o início dos períodos chuvosos dentro de cada ano (Figura 4). A variação intra-anual diminuiu de 0,039 para 0,018 entre o primeiro e último ano.

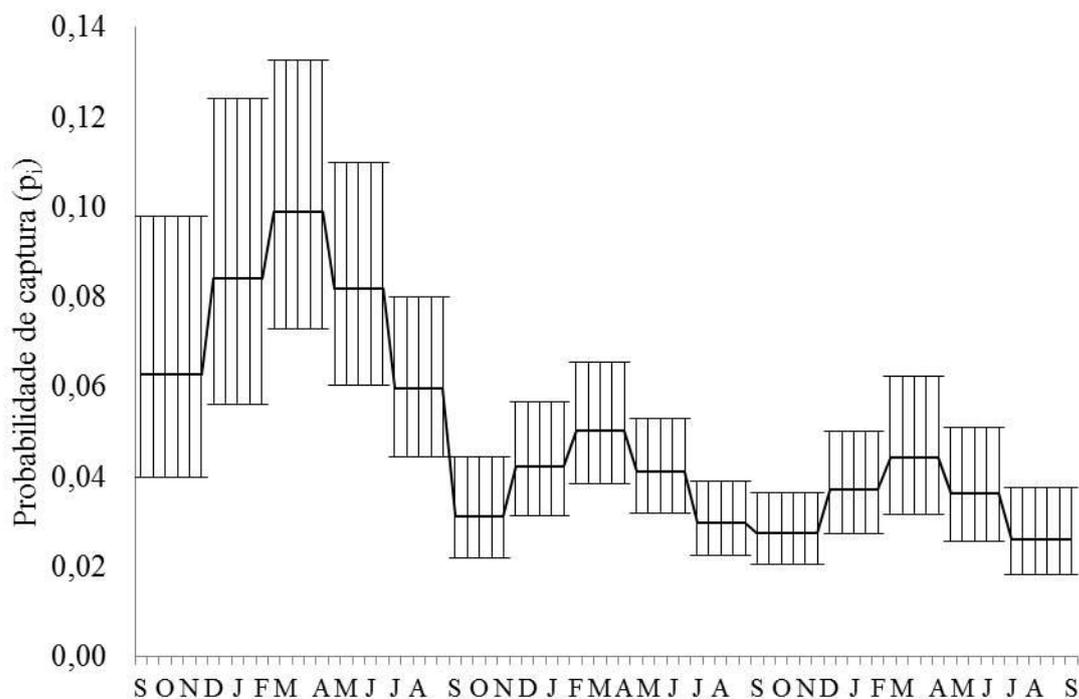


Figura 4- Estimativa (linha contínua) e intervalos de confiança (barras de erro) da probabilidade de captura (p_i) de *Lanio pileatus*. Resultados expressos em cada ocasião de captura (intervalos de 14 dias) entre setembro 2012 e setembro de 2015.

O tamanho estimado para a população amostral de *L. pileatus* (N_i) apresentou uma tendência de crescimento exponencial positivo com oscilações intra-anuais progressivamente mais intensas ao longo dos anos (Figura 3- C). Com isto, o número de indivíduos estimado para a população amostral passou de 60 para 500 indivíduos entre a primeira e última ocasião de captura. Entre o início do estudo e a estação reprodutiva do segundo ano a população cresceu de forma exponencial sem oscilações evidentes, passando de 60 para quase 200 indivíduos em um intervalo de 19 meses. Posteriormente o padrão de crescimento manteve a tendência exponencial, porém com oscilações intra-anuais, com a população variando entre 150 e 300 indivíduos e 200 e 500 indivíduos, no segundo e terceiro ano, respectivamente. As taxas anuais de crescimento populacional (λ) foram de 2,42, 2,02 e 1,71 ao longo dos três anos, demonstrando um crescimento positivo e alto, porém em desaceleração.

No primeiro ano de avaliação do crescimento populacional foi registrado o menor número de entrada de indivíduos e as menores estimativas de sobrevivência, durante o período reprodutivo. Resultando na ausência de pico intra-anual na curva de tamanho

populacional. Durante o segundo ano de estudo as taxas de entrada se mantiveram semelhantes ao ano anterior, porém a sobrevivência foi alta e pouco variada ao longo do ano, resultando em oscilação no tamanho populacional, porém com pico relativamente baixo. No terceiro ano a entrada de indivíduos dobrou em relação aos anos anteriores e a sobrevivência foi intermediária, resultando no maior registro de oscilação no tamanho populacional.

4-DISCUSSÃO

4.1-Variação intra e interanual na reprodução e entrada de indivíduos na população

Os resultados aqui encontrados deram subsídios as nossas hipóteses iniciais que estabelecem ser a entrada de novos indivíduos na população de *L. pileatus* definida por um processo em cadeia, que em última instância, foi controlado pelas chuvas. A distribuição mensal das chuvas foi preditora da quantidade de adultos se reproduzindo, que por sua vez foi preditora da quantidade de jovens na população que, de acordo com os modelos demográficos, foi preditora da variação nas taxas de entrada de indivíduos na população. É importante ressaltar a existência de um *time lag* total de cinco ocasiões (70 dias) entre as chuvas e a entrada de novos indivíduos na população. Frequentemente a distribuição e volume da precipitação são apontados como fatores determinantes do período e intensidade da reprodução de aves em áreas semiáridas (Gibbs & Grant 1992, Schaefer et al. 2006). Sendo esta relação intermediada pela disponibilidade de alimento e alterações na paisagem (Ashmole 1963, Dunning & Brown 1982, Repenning & Fontana 2011, Cox et al. 2013, Cox & Cresswell 2014, Araujo et al. no prelo). Nosso estudo apontou um novo elo, nesta potencial cadeia de processos que desencadeiam o padrão de abundância de aves de áreas semiáridas. Relacionando a taxa de entrada de novos indivíduos na população de *L. pileatus* e a abundância de jovens provenientes do evento reprodutivo imediato. Uma relação muitas vezes pressuposta em outros estudos (Poulin et al. 1993, Grant et al. 2000, Martin 2001), porém quase nunca demonstrada. Também, fica estabelecido aqui um parâmetro de tempo decorrido entre o início (chuvas) e fim do processo (variação na abundância da população), para esta população

de *L. pileatus*. Sendo este um indicador da quantidade de tempo necessária para que os efeitos das chuvas imediatas fossem convertidos em novos indivíduos para a população estudada.

Uma vez tendo sido constatado o processo em cadeia que relaciona a variação intra-anual nas chuvas e na entrada de jovens na população de *L. pileatus*, fica também estabelecida a relação interanual destas covariáveis. Desta forma a alta variação anual na precipitação acumulada, até certo ponto, deve ter sido responsável pela grande variação na entrada anual de jovens na população. No primeiro ano do estudo ocorreu o menor esforço reprodutivo da população, com entrada líquida (B) de 174,8 indivíduos. Isto pode ter ocorrido em consequência da seca intensa no período anterior. Entre o início da estação seca de 2011 e o início da estação chuvosa de 2013, ocorreu a seca supra-sazonal de 2012 a qual resultou em uma estiagem anormal de ~17 meses, sendo as chuvas do ano de 2012 praticamente ausentes. Este longo período de rigor climático pode ter resultado em baixa disponibilidade de alimento e alta competição entre indivíduos, culminando juntos no baixo investimento em reprodução. No segundo ano o investimento reprodutivo foi semelhante ao do primeiro (B= 143 indivíduos). O terceiro ano foi o de maior investimento em reprodução e entrada de indivíduos na população (B= 429,1 indivíduos). Isto que pode ter ocorrido em consequência dos dois anos anteriores de menor rigor da seca, associado à menor intensidade da competição, uma vez que a população encontrava-se ainda em baixa densidade populacional. A relação entre volume de chuvas e abundância de alimento para aves já foi detectada em diversos semiáridos neotropicais (Illera & Díaz 2006, Salgado-Ortiz et al. 2009), inclusive daqueles que compartilham espécies com a Caatinga (Poulin et al. 1992). Portanto, essa potencial relação entre o regime hídrico e a disponibilidade de alimento pode ter sido determinante para as variações entre anos no esforço reprodutivo e entrada de novos indivíduos na população estudada de *L. pileatus*.

Determinar as vias de entrada de indivíduos em populações de aves é uma tarefa normalmente dificilmente atingida. Na maioria das vezes é praticamente impossível distinguir os indivíduos nascidos na população daqueles que imigram para ela. Além disso, há uma grande dificuldade logística de se capturar e/ou identificar as aves jovens de uma população e acompanhar quantitativamente o efeito destas nas oscilações de tamanho populacional. Em nosso estudo a prevalência da covariável ‘ocorrência de jovens’ entre os melhores modelos usados para explicar a variação nas taxas de entrada

de indivíduos, demonstrou que a reprodução controlou, em grande parte, a entrada de novos indivíduos na população. Isso dá subsídio às hipóteses que estabelecem ser o recrutamento o principal processo de controle da abundância de indivíduos nas populações de Passeriformes, sendo a dispersão de indivíduos um parâmetro de pouco efeito populacional.

4.2-Variação intra e interanual na sobrevivência aparente

As estimativas de sobrevivência anual de *L. pileatus* foram normalmente baixas e fortemente variadas entre anos ($\Phi_{\text{Ano1}} = 16,8\%$; $\Phi_{\text{Ano2}} = 64,5\%$ $\Phi_{\text{Ano3}} = 40\%$). A maioria dos Passeriformes estudados em ambientes tropicais apresentaram sobrevivência anual superior a 60% (Karr et al. 1990, Brawn et al. 1995, Faaborg & Arendt 1995, Johnston et al. 1997, Monticelli et al. 2010, Sankamethawee et al. 2011), sendo estas pelo menos 10 pontos percentuais maiores do que o observado para espécies de ambientes temperados (Karr et al. 1990, Faaborg & Arendt 1995, Schmaltz et al. 2015). Um dos poucos registros de sobrevivência anual de Passeriformes em ambientes semiáridos (Galápagos) relatou estimativas maiores do que as que observamos e mais semelhantes às de outras áreas tropicais ($0,66 \pm 0,44$ para *Geospiza fortis* e de $0,82 \pm 0,21$ para *G. scandens*; Gibbs & Grant 1987). Em áreas de savana africana alguns Passeriformes residentes também apresentaram altas taxas de sobrevivência anual ($\bar{x} = 0,64 \pm 0,14$; Cox & Cresswell 2014; Schaefer et al. 2006). Um dos únicos estudos a demonstrar baixa sobrevivência anual em aves de ambiente semiárido, apresentou uma sobrevivência anual de $0,33 \pm 0,13$ para *Geococcyx californianus* (não-Passeriformes) em Wilbarger, Texas (Kelley et al. 2011). Estas comparações indicam a existência de algum fator ambiental de alto efeito negativo sobre a sobrevivência pelo menos durante o primeiro ano do estudo.

Quanto a forte variação anual, em curto prazo, na sobrevivência aparente de *L. pileatus*, este parece ser um padrão comum das aves de ambientes semiáridos tropicais (Gibbs & Grant 1987, Grant & Grant 1993, Cox & Cresswell 2014). Para *G. fortis* e *G. scandens* em Galápagos a sobrevivência variou até 30 pontos percentuais entre anos consecutivos (Gibbs & Grant 1987). Esse tipo de variação também pode ser observada em aves de áreas temperadas, assim como o observado em populações de *Cyanocitta cristata* ($\Phi_{\text{anual}} \sim 11\%$ e 67% - Hickey & Brittingham 1991) e *Aegithalos caudatus*

($\Phi_{\text{anual}} \sim 30\%$ e 65% - Gullett et al. 2014) para as quais as variações anual na sobrevivência foram semelhantes ao que observamos para *L. pileatus* ($\Phi_{\text{anual}} \sim 17\%$ e 64%). Considerando o curto intervalo de tempo deste estudo com *L. pileatus* é possível que ainda não tenhamos capturado toda a amplitude de variação na sobrevivência da população. De qualquer forma, ficou evidente que valores tão baixos e a alta variação da sobrevivência são resultados possíveis, mesmo que não possamos estabelecer a frequência temporal com que a população está sujeita a estas situações.

É possível que o padrão de variação anual na sobrevivência de *L. pileatus* tenha sido desencadeado pelo regime de chuvas dos anos anteriores (fator denso-independente). Variável climática que usualmente controla a disponibilidade de alimento (fator denso-dependente) para aves de ambientes semiáridos (Poulin et al. 1993, Grant et al. 2000, Martin 2001, Schaefer et al. 2006). Neste contexto uma sequência de quatro ciclos anuais de precipitação excepcionalmente alta (2008 até 2011, 1000 a 1600 mm de chuvas), seguido de um ciclo extremamente seco (~ 220 mm, 2012), podem ter resultado inicialmente em um aumento populacional superior à média histórica e um subsequente efeito sobrecompensador da densidade, culminando na baixa sobrevivência aparente inicial (estimativa do intervalo 2012-2013 $\cong 16,8\%$). Neste caso, a baixa sobrevivência teria sido acentuada tanto pelo adensamento populacional anterior quanto pela seca extrema posterior. Em contrapartida, a precipitação anual durante os próximos três ciclos anuais de chuva (2013 a 2015), apesar de ter sido inferior às médias históricas, foi mais elevada que a de 2012 e constante entre anos (entre 400 e 500 mm). No segundo ano de estudo a baixa densidade populacional somada ao menor rigor da seca podem ter cessado possíveis efeitos negativos da densidade, resultando na maior estimativa de sobrevivência anual (estimativa do intervalo 2013-2014 $\cong 64\%$). No terceiro ano, uma maior densidade populacional somada ao igual rigor de seca do ano anterior, podem ter resultado em uma elevação do efeito compensador da densidade e culminado no valor intermediário de sobrevivência (estimativa do intervalo 2014-2015 $\cong 40\%$). Todo este processo, tratado aqui como um desdobramento dos nossos resultados, subsidia nossa hipótese inicial de relação da sobrevivência anual aparente e precipitação anual. A severidade das estações de seca já foi apontada como condutora de eventos de maior mortalidade, principalmente por se tratar de períodos onde não ocorre a reposição dos estoques de recursos e/ou sua oferta é limitada, conduzindo as populações a momentos de escassez e alta competição (Gibbs & Grant 1987, Newton

1998, Sæther et al. 2000, Vasconcellos et al. 2010). Em adição, quando a densidade de uma população se eleva a ponto de gerar limitações na quantidade de recursos, fatores denso-dependentes podem passar a atuar e afetar negativamente parâmetros vitais como a sobrevivência populacional (Ashmole 1963, Engen et al. 1998, Ricklefs 2000, Crick 2004).

Nossos resultados também indicaram haver flutuações intra-anuais (sazonais) na sobrevivência aparente de *L. pileatus*, apesar de estas terem sido mais fracas e menos prováveis. De forma, diferente à hipótese previamente formulada as flutuações sazonais estiveram parcialmente relacionadas ao ciclo reprodutivo e não à sazonalidade das chuvas. Em geral a sobrevivência aparente diminuiu ligeiramente durante a época de reprodução e devido a um segundo fator tempo-específico desconhecido (T5). Efeitos negativos da reprodução sobre a sobrevivência foram demonstrados para *Alophoixus pallidus* (Passeriformes) no nordeste da Tailândia sobrevivência de 0.89 ± 0.02 durante a estação reprodutiva contra 0.96 ± 0.02 na estação não reprodutiva (Sankamethawee et al. 2011), assim como para *Tachyphonus rufus* (Passeriformes: Thraupidae), em um fragmento de restinga semi-decídua, distante cerca de 270 km da área de estudo aqui considerada, com sobrevivência no período não reprodutivo (0.93 ± 0.10) cerca de duas vezes maior que no período reprodutivo (0.41 ± 0.09 ; Macário 2013). Os efeitos fracos da reprodução sobre a sobrevivência durante o período reprodutivo podem ter origem evolutiva. Em espécies adaptadas a ambientes semiáridos, onde o clima atua como fator extremo sobre a sobrevivência, a seleção natural favorece o estabelecimento de ecótipos resistentes, e considerando a natureza generalista de *L. pileatus* a estratégia de investir em reprodução durante a estação chuvosa, quando o alimento é mais abundante, pode ser suficiente para atenuar os efeitos dessa atividade energeticamente dispendiosa sobre a sobrevivência de adultos (Schaefer et al. 2006, Cox & Cresswell 2014, Jansen et al. 2014). Além dos fatores históricos, é possível que a alta imprevisibilidade climática durante nosso estudo, culminando em uma população inicial em crescimento exponencial, tenha mascarado possíveis variações sazonais.

4.3-Relação das taxas vitais com o Tamanho populacional

Lanio pileatus é uma espécie comum em ambientes de Caatinga e muitas vezes suas populações são as mais abundantes dentre as aves (Olmos et al. 2005). Sua ampla

distribuição e alta abundância relativa na Caatinga, assim como, seu comportamento alimentar mais generalista do que de outros Passeriformes (Poulin et al. 1994, Araujo et al. no prelo), afastam a hipótese de a espécie estar em processo de recolonização na área de estudo. É provável que o crescimento exponencial apontado pela curva de abundância da população de *L. pileatus* tenha ocorrido em função de um evento anterior de declínio populacional, não registrado pelo estudo. Um evento decorrente das altas taxas de mortalidade imediatamente anteriores (não registradas) e posteriores (taxas da primeira seca registrada no estudo) ao início do estudo. Em contrapartida o padrão registrado de crescimento exponencial da população aconteceu em um cenário de progressiva amenização das altas taxas de mortalidade e progressivo aumento nas taxas anuais de entrada de novos indivíduos. Portanto, o padrão de abundância parece ter sido consequência de variações mútuas nas duas taxas vitais da população de *L. pileatus*, as quais foram em última instância influenciadas por variações sazonais e anuais no volume e distribuição das chuvas. Um processo semelhante foi relatado por estudos de estrutura etária e padrões demográficos de tentilhões de Darwin em Galápagos (Gibbs & Grant 1987, Grant & Grant 1993). Estes demonstraram um elevado crescimento nas populações de espécies do gênero *Geospiza*, em um curto período de tempo, conduzido por expressivos recrutamentos impulsionados por condições ambientais favoráveis posteriores a eventos de seca extensa.

Além do padrão anual de crescimento exponencial da população de *L. pileatus*, registramos oscilações cíclicas (sazonais) e progressivamente mais intensas na abundância. Ambientes de alta sazonalidade climática podem conduzir os parâmetros demográficos vitais a oscilações cíclicas (sazonais), resultando em períodos cuja mortalidade é superada por uma alta taxa de entrada de indivíduos (estação chuvosa/reprodutiva), sendo o crescimento populacional positivo, seguido de períodos de baixa entrada de indivíduos (estação seca/não-reprodutiva) sobrando apenas o efeito da mortalidade, quando o crescimento populacional é negativo (Dunning & Brown 1982, Gibbs & Grant 1987, Smith 2015). Os balanceamentos entre esses dois parâmetros demográficos foram responsáveis pelas oscilações intra-anuais na população de *L. pileatus*. Essa abordagem demográfica em escala intra e interanual nos ambientes áridos e semiáridos pode ser útil para fornecer uma perspectiva dos efeitos da qualidade dos anos (intensidade e duração das secas) sobre os parâmetros vitais e padrão de crescimento populacional das aves. Fornecendo inclusive um alerta sobre o papel da

intensificação das secas, via aquecimento global, nos processos de declínio e extinção das populações de aves na Caatinga.

O fator ambiental que impera sobre a dinâmica de populações de aves nos trópicos semiáridos é o regime de precipitações, trazendo modificações na abundância de recursos (Dunning & Brown 1982, Gibbs & Grant 1987, Grant & Grant 1993, Grant et al. 2000, Smith 2015). A inconstância das precipitações ao longo dos anos força traços da história de vida das espécies, como a sobrevivência, a oscilarem bruscamente em curtos períodos de tempo (Gibbs & Grant 1987, Grant & Grant 1993), o que é incomum em ambientes tropicais úmidos, em geral relacionados à maior estabilidade nos parâmetros ambiental (Karr et al. 1990, Brawn et al. 1995, Faaborg & Arendt 1995, Johnston et al. 1997, Monticelli et al. 2010, Sankamethawee et al. 2011). No estudo aqui apresentado, demonstramos como o clima pode conduzir flutuações nas taxas vitais de *L. pileatus*, atingido diferenças anuais semelhantes a de outros semiáridos (e.g. Dunning & Brown 1982, Gibbs & Grant 1987, Poulin et al. 1993, Grant et al. 2000). Os efeitos da sazonalidade como causador de modificações em curto prazo no ambiente quase nunca são explorados em estudos de populações de aves. As poucas informações a cerca dessa questão revelam que variações sazonais previsíveis em ambientes áridos (volume e frequência de precipitações fixas a cada ciclo) geram oscilações de limites estáveis nos parâmetros vitais que controlam a abundância das espécies de aves (Schaefer et al. 2006). As informações a cerca dos efeitos da sazonalidade na dinâmica populacional de *L. pileatus* demonstram que as variações estacionais geraram oscilações também sazonais na curva do crescimento populacional. Apesar da sazonalidade marcante, a Caatinga também está sujeita a eventos estocásticos de seca pronunciada, provocando eventos de alto declínio populacional, seguidos de subsequente crescimento exponencial, assim como o constatado para a população estudada de *L. pileatus*.

REFERÊNCIAS

ARAÚJO, H. F. P. **Amostragem, estimativa de riqueza de espécies e variação temporal na diversidade, dieta e reprodução de aves em área de caatinga, Brasil.** 2009. 198 p. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas). Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, 2009.

- ARAÚJO, H. F. P. et al. Effects of climate and resource seasonality on bird phenology in the largest South America's tropical dry forest region. **Emu**. No prelo.
- ASHMOLE, N. P. The regulation of numbers of Tropical Oceanic Birds. **Ibis**, v. 103b, n. 3, p. 458–473, 1963.
- BRAWN, J. D. et al. Demography of birds in a neotropical forest: Effects of allometry, taxonomy, and ecology. **Ecology**, v. 76, n. 1, p. 41–51, 1995.
- BROCKWELL, P. J. & DAVIS, R. A. **Time Series: Theory and Methods**. 2ª ed. New York: Springer, 1991, p. 577.
- BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R. **Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach**. 2ª ed. New York: Springer-Verlag, 2002, p. 488.
- BURNS, K. J.; RACICOT, R. A. Molecular phylogenetics of a Clade of Lowland Tanagers: Implications for avian participation in the great American interchange. **The Auk**, v. 126, n. 3, p. 635–648, 2009.
- CESTARI, C.; PACHECO, J. F. Aves, Emberizidae, *Coryphospingus pileatus* (Wied, 1821): A new gathered bird species to São Paulo state and evidences of southern geographic expansion in Brazil. **Check List**, v. 6, n. 4, p. 501–502, 2010.
- COMITÊ BRASILEIRO DE REGISTROS ORNITOLÓGICOS - CBRO. Listas das aves do Brasil. 11ª ed. 2014. 41 p. Disponível em: < <http://www.cbro.org.br> >. Acesso em: 15 jan. 2016.
- COX, D. T. C. et al. The seasonality of breeding in savannah birds of West Africa assessed from brood patch and juvenile occurrence. **Journal of Ornithology**, v. 154, n. 3, p. 671–683, 2013.
- COX, D. T. C.; CRESSWELL, W. Mass gained during breeding positively correlates with adult survival because both reflect life history adaptation to seasonal food availability. **Oecologia**, v. 174, n. 1, p. 1197–1204, 2014.
- CRICK, H. Q. P. The impact of climate change on birds. **Ibis**, v. 146, n. 1, p. 48–56, 2004.
- DUNNING-JR., J. B.; BROWN, J. H. Summer rainfall and winter sparrow densities: a test of the food limitation hypothesis. **The Auk**, v. 99, n.1, p. 123–129, 1982.
- ENGEL, S. et al. Demographic and environmental stochasticity-concepts and definitions. **Biometrics**, v. 54, n. 3, p. 840–846, 1998.
- FAABORG, J.; ARENDT, W. J. Survival rates of Puerto Rican birds: are islands really that different? **The Auk**, n. 112, v. 2, p. 503–507, 1995
- GIBBS, H.; GRANT, P. Adult survivorship in Darwin's ground finch (*Geospiza*) populations in a variable environment. **The Journal of Animal Ecology**, v. 56, n. 3, p. 797–813, 1987.

GIBBS, H.; GRANT, P. Demography and the genetically effective sizes of two populations of Darwin's finches. **Ecology**, v. 73, n. 3, p. 766-784, 1992.

GRANT, B. R; GRANT, P. R. Evolution of Darwin's finches caused by a rare climatic event. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 251, n. 1, p. 111-117, 1993.

GRANT, P. R. et al. Effects of El Niño events on Darwin's finch productivity. **Ecology**, v. 81, n. 9, p. 2442–2457, 2000.

GRIEBELER, E. M et al. Evolution of avian clutch size along latitudinal gradients: Do seasonality, nest predation or breeding season length matter? **Journal of Evolutionary Biology**, v. 23, n. 5, p. 888–901, 2010.

GULLETT, P. et al. Climate change and annual survival in a temperate passerine: Partitioning seasonal effects and predicting future patterns. **Oikos**, v. 123, n. 4, p. 389–400, 2014.

HAUFF, S. N. **Representatividade do Sistema Nacional de Unidades de Conservação na Caatinga**. Brasília: PNUD - Programa das Nações Unidas para o Desenvolvimento. Projeto BRA/00/021. 2010. 110 p.

HICKEY, M.; BRITTINGHAM, M. Population dynamics of blue jays at a bird feeder. **Wilson Bulletin**, v. 103, n. 3, p. 401–414, 1991.

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.

JANSEN, D. Y. M. et al. 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**, v. 4, n. 7, p. 889–898, 2014.

JOHNSTON, J. P. et al. Survival rates of tropical and temperate passerines: a Trinidadian perspective. **The American naturalist**, v. 150, n. 6, p. 771–789, 1997.

JOLLY, G. M. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. **Biometrika**, v. 52, n. 1-2, p. 225-247, 1965.

KARR, J. R. et al. Survival rates of birds of tropical and temperate forests: Will the dogma survive? **The American Naturalist**, v. 136, n. 3, p. 277-291, 1990.

KELLEY, S. W. et al. Home range dynamics, habitat selection, and survival of Greater Roadrunners. **Journal of Field Ornithology**, v. 82, n. 2, p. 165–174, 2011.

MACÁRIO, P. **Sobrevivência e tamanho populacional do Tiê-preto *Tachyphonus Rufus* (Aves: Thraupidae) em fragmento de restinga no extremo Norte da Mata Atlântica**. 2013. 42 p. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação) – Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, 2013. Disponível em: <http://repositorio.ufrn.br/jspui/bitstream/123456789/14048/1/PhoeveM_DISSERT.pdf> Acesso em: 20 dez. de 2015.

MARTIN, T. E. Abiotic vs. biotic influences on habitat selection of coexisting species: Climate change impacts? **Ecology**, v. 82, n. 1, p. 175-188, 2001

MMA. **Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da Caatinga**. 1ª ed. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, Secretaria de Biodiversidade e Florestas, 2002. 38 p.

MMA. **Áreas Prioritárias para Conservação, Uso Sustentável e Repartição de Benefícios da Biodiversidade**. Brasileira: Atualização - Portaria MMA nº9, de 23 de janeiro de 2007. / Ministério do Meio Ambiente, Secretaria de Biodiversidade e Florestas, 2007. 300 p.

MONTICELLI, D. et al. High survival rate of a critically endangered species, the Azores Bullfinch *Pyrrhula murina*, as a contribution to population recovery. **Journal of Ornithology**, v. 151, n. 3, p. 627–636, 2010.

NEWTON, I. **Population Limitation in Birds**. London: Academic Press, 1998. 597 p.

OLMOS, F. et al. Aves em oito áreas de caatinga no sul do Ceará e Oeste de Pernambuco, Nordeste do Brasil: composição, riqueza e similaridade. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 45, n. 14, p. 179-199, 2005.

PENNINGTON, R. T. et al. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. **Journal of Biogeography**, v. 27, n. 2, p. 261–273, 2000.

POULIN, B.; LEFEBVRE, G.; MCNEIL, R. Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. **Ecology**, v. 73, n. 6, p. 2295–2309, 1992.

POULIN, B.; LEFEBVRE, G.; MCNEIL, R. Variations in bird abundance in tropical arid and semi-arid habitats. **Ibis**, v.145, n. 4, p. 432-441, 1993.

POULIN, B. et al. Diets of land birds from Northeastern Venezuela. **The Condor**, v. 96, n. 2, p. 354–367, 1994.

PRADO, D. E. As Caatingas da América do Sul. In: LEAL; I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C.(Org.). **Ecologia e conservação da caatinga**. Recife: Editora Universitária da UFPR, 2003. v. 1, p. 03- 74.

REPENNING, M.; FONTANA, C. S. Seasonality of breeding, moult and fat deposition of birds in subtropical lowlands of southern Brazil. **Emu**, v. 111, n. 3, p. 268–280, 2011.

RICKLEFS, R. E. Density dependence, evolutionary optimization, and the diversification of avian life histories. **The Condor**, v. 102, n. 1, p. 9–22, 2000.

SAETHER, B. et al. Population dynamical consequences of climate change for a small temperate songbird. **Science**, New York, v. 287, n. 5454, p. 854–856, 2000.

SAETHER, B. et al. Climate influence on avian population dynamics. **Advances in Ecological Research**, v. 35, n. 04, p. 185–209, 2004.

SALGADO-ORTIZ, J. et al. Breeding seasonality of the mangrove warbler (*Dendroica petechia bryanti*) from Southern Mexico. **Ornitologia Neotropical**, v.20, n. 2, p. 255–263, 2009

SANKAMETHAWEE, W. et al. Seasonal variability in survivorship of a cooperatively breeding tropical passerine. **Ecological Research**, v. 26, n. 2, p. 429–436, 2011.

- SCHAEFER, H. C. et al. Monthly survival of African *Sylvia* warblers in a seasonally arid tropical environment. **Ibis**, v. 148, n. 3, p. 411–424, 2006.
- SCHMALTZ, L. E. et al. Apparent annual survival of staging ruffs during a period of population decline: insights from sex and site-use related differences. **Population Ecology**, v. 57, n. 4, p. 613–624, 2015.
- SCHWARZ, C. J.; ARNASON, A. N. A general methodology for the analysis of capturer-recapture experiments in open populations. **Biometrics**, v. 52, n. 3, p. 860–873, 1996.
- SEBER, G. A. F. A note on the multiple-recapture census. **Biometrika**, v. 52, n. 1-2, p. 249-259, 1965.
- SMITH, J. E. Effects of environmental variation on the composition and dynamics of an arid-adapted Australian bird community. **Pacific Conservation Biology**, v. 21, n. 1, p. 74–86, 2015.
- VASCONCELLOS, A. et al. Seasonality of insects in the semi-arid Caatinga of northeastern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 54, n. 3, p. 471–476, 2010.
- VELLOSO, A. L. et al. **Ecorregiões, propostas para o bioma Caatinga**. Recife. . Associação Plantas do Nordeste, Instituto de Conservação Ambiental, The Nature Conservancy do Brasil. 2002. 76 p.
- WHITE, G. C.; BURNHAM, K. P. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. **Bird Study**, v. 46, n. sup001, p. S120–S139, 1999.

ANEXO

Anexo A- Conjunto dos 80 modelos candidatos ranqueados de acordo com o Critério de Informação de Akaike (AIC_c). Modelos elaborados com base na formulação POPAN para dados de *Lanio pileatus*, com ocasiões a cada 14 dias ao longo de três anos de estudo (78 ocasiões, entre setembro de 2012 e setembro de 2015).

Modelos	AIC_c	ΔAIC_c	w-AIC_c	Num. Par.	Desvio
$\Phi_{(A)} p_{(T5+A)} b_{(PJ+A)}$	2990,866	0,000	0,176	16	-873,845
$\Phi_{(A)} p_{(T5+A)} b_{(J)}$	2991,814	0,948	0,110	13	-866,624
$\Phi_{(A)} p_{(T5+A)} b_{(PJ)}$	2991,857	0,991	0,107	14	-868,666
$\Phi_{(P+A)} p_{(T5+A)} b_{(PJ+A)}$	2992,090	1,224	0,095	17	-874,724
$\Phi_{(A)} p_{(T5+A)} b_{(J+A)}$	2992,398	1,532	0,082	15	-870,216
$\Phi_{(T5+A)} p_{(T5+A)} b_{(PJ+A)}$	2992,682	1,816	0,071	20	-880,481
$\Phi_{(T5+A)} p_{(T5+A)} b_{(J)}$	2992,837	1,971	0,066	17	-873,977
$\Phi_{(T5+A)} p_{(T5+A)} b_{(PJ)}$	2993,129	2,263	0,057	18	-875,796
$\Phi_{(P+A)} p_{(T5+A)} b_{(PJ)}$	2993,345	2,480	0,051	15	-869,268
$\Phi_{(P+A)} p_{(T5+A)} b_{(J)}$	2993,677	2,811	0,043	14	-866,846
$\Phi_{(T5+A)} p_{(T5+A)} b_{(J+A)}$	2993,739	2,873	0,042	19	-877,302
$\Phi_{(P+A)} p_{(T5+A)} b_{(J+A)}$	2994,229	3,363	0,033	16	-870,482
$\Phi_{(.)} p_{(T5+A)} b_{(PJ+A)}$	2994,246	3,380	0,032	14	-866,277
$\Phi_{(P)} p_{(T5+A)} b_{(PJ+A)}$	2995,497	4,631	0,017	15	-867,117
$\Phi_{(.)} p_{(T5+A)} b_{(J+A)}$	2997,677	6,811	0,006	13	-860,761
$\Phi_{(T5)} p_{(T5+A)} b_{(PJ+A)}$	2998,535	7,669	0,004	18	-870,389
$\Phi_{(P)} p_{(T5+A)} b_{(J+A)}$	2999,602	8,736	0,002	14	-860,921
$\Phi_{(.)} p_{(T5+A)} b_{(PJ)}$	2999,876	9,011	0,002	12	-856,483
$\Phi_{(.)} p_{(T5+A)} b_{(J)}$	3000,806	9,940	0,001	11	-853,481
$\Phi_{(T5)} p_{(T5+A)} b_{(J+A)}$	3001,322	10,456	0,001	17	-865,493
$\Phi_{(P)} p_{(T5+A)} b_{(PJ)}$	3001,758	10,892	0,001	13	-856,680
$\Phi_{(P)} p_{(T5+A)} b_{(J)}$	3002,862	11,996	0,000	12	-853,498
$\Phi_{(A)} p_{(T5+A)} b_{(T5+A)}$	3003,912	13,046	0,000	18	-865,012
$\Phi_{(T5)} p_{(T5+A)} b_{(PJ)}$	3004,046	13,180	0,000	16	-860,665
$\Phi_{(T5)} p_{(T5+A)} b_{(J)}$	3004,699	13,834	0,000	15	-857,914
$\Phi_{(P+A)} p_{(T5+A)} b_{(T5+A)}$	3006,028	15,162	0,000	19	-865,012
$\Phi_{(T5+A)} p_{(T5+A)} b_{(T5+A)}$	3007,022	16,156	0,000	22	-870,405
$\Phi_{(A)} p_{(T5+A)} b_{(T5)}$	3011,748	20,882	0,000	16	-852,963
$\Phi_{(P+A)} p_{(T5+A)} b_{(T5)}$	3012,944	22,078	0,000	17	-853,870
$\Phi_{(T5+A)} p_{(T5+A)} b_{(T5)}$	3014,598	23,732	0,000	20	-858,565
$\Phi_{(.)} p_{(T5+A)} b_{(T5+A)}$	3016,602	25,736	0,000	14	-843,921
$\Phi_{(P)} p_{(T5+A)} b_{(T5+A)}$	3022,115	31,250	0,000	17	-844,699
$\Phi_{(T5)} p_{(T5+A)} b_{(T5+A)}$	3026,671	35,805	0,000	20	-846,492
$\Phi_{(.)} p_{(T5+A)} b_{(T5)}$	3031,861	40,995	0,000	13	-826,577
$\Phi_{(P)} p_{(T5+A)} b_{(T5)}$	3035,806	44,941	0,000	15	-826,807
$\Phi_{(E+A)} p_{(T5+A)} b_{(PJ)}$	3038,053	47,187	0,000	15	-824,560
$\Phi_{(T5)} p_{(T5+A)} b_{(T5)}$	3038,390	47,524	0,000	18	-830,534
$\Phi_{(E+A)} p_{(T5+A)} b_{(J)}$	3040,978	50,112	0,000	14	-819,545
$\Phi_{(E+A)} p_{(T5+A)} b_{(J+A)}$	3041,545	50,679	0,000	16	-823,166
$\Phi_{(E)} p_{(T5+A)} b_{(J)}$	3044,328	53,462	0,000	12	-812,032
$\Phi_{(E)} p_{(T5+A)} b_{(PJ)}$	3044,339	53,473	0,000	13	-814,099

$\Phi_{(E+A)} p_{(T5+A)} b_{(PJ+A)}$	3046,020	55,154	0,000	17	-820,794
$\Phi_{(E)} p_{(T5+A)} b_{(PJ+A)}$	3049,915	59,050	0,000	15	-812,698
$\Phi_{(E+A)} p_{(T5+A)} b_{(T5+A)}$	3054,963	64,097	0,000	19	-816,077
$\Phi_{(E+A)} p_{(T5+A)} b_{(T5)}$	3055,015	64,149	0,000	17	-811,800
$\Phi_{(E)} p_{(T5+A)} b_{(J+A)}$	3067,960	77,095	0,000	14	-792,562
$\Phi_{(E)} p_{(T5+A)} b_{(T5+A)}$	3089,515	98,649	0,000	17	-777,299
$\Phi_{(E)} p_{(T5+A)} b_{(T5)}$	3100,687	109,821	0,000	15	-761,927
$\Phi_{(E+P+A)} p_{(T5+A)} b_{(T5+A)}$	3325,942	335,076	0,000	20	-547,221
$\Phi_{(E+P+A)} p_{(T5+A)} b_{(T5)}$	3351,782	360,916	0,000	18	-517,142
$\Phi_{(E+P+A)} p_{(T5+A)} b_{(PJ+A)}$	3361,372	370,507	0,000	18	-507,552
$\Phi_{(E+P+A)} p_{(T5+A)} b_{(J+A)}$	3367,814	376,948	0,000	17	-499,000
$\Phi_{(E+P+A)} p_{(T5+A)} b_{(J)}$	3368,657	377,791	0,000	15	-493,957
$\Phi_{(E+P+A)} p_{(T5+A)} b_{(PJ)}$	3375,965	385,099	0,000	16	-488,746
$\Phi_{(P+A)} p_{(T5+A)} b_{(E+A)}$	3399,561	408,695	0,000	16	-465,150
$\Phi_{(T5+A)} p_{(T5+A)} b_{(E+A)}$	3401,338	410,473	0,000	19	-469,702
$\Phi_{(A)} p_{(T5+A)} b_{(E+A)}$	3405,097	414,231	0,000	15	-457,517
$\Phi_{(E+A)} p_{(T5+A)} b_{(E+A)}$	3406,064	415,199	0,000	16	-458,647
$\Phi_{(E+P)} p_{(T5+A)} b_{(T5+A)}$	3437,848	446,982	0,000	18	-431,076
$\Phi_{(E)} p_{(T5+A)} b_{(E+A)}$	3441,949	451,083	0,000	14	-418,574
$\Phi_{(T5)} p_{(T5+A)} b_{(E+A)}$	3453,852	462,987	0,000	17	-412,962
$\Phi_{(.)} p_{(T5+A)} b_{(E+A)}$	3457,364	466,498	0,000	12	-398,996
$\Phi_{(P)} p_{(T5+A)} b_{(E+A)}$	3461,367	470,502	0,000	14	-399,155
$\Phi_{(T5+A)} p_{(T5+A)} b_{(E)}$	3463,048	472,182	0,000	17	-403,767
$\Phi_{(P+A)} p_{(T5+A)} b_{(E)}$	3464,257	473,391	0,000	14	-396,266
$\Phi_{(A)} p_{(T5+A)} b_{(E)}$	3465,094	474,228	0,000	13	-393,344
$\Phi_{(E+A)} p_{(T5+A)} b_{(E)}$	3465,876	475,010	0,000	14	-394,647
$\Phi_{(.)} p_{(T5+A)} b_{(E)}$	3471,074	480,208	0,000	11	-383,214
$\Phi_{(E+P)} p_{(T5+A)} b_{(J+A)}$	3472,043	481,177	0,000	15	-390,571
$\Phi_{(P)} p_{(T5+A)} b_{(E)}$	3472,905	482,039	0,000	12	-383,455
$\Phi_{(T5)} p_{(T5+A)} b_{(E)}$	3473,827	482,961	0,000	15	-388,787
$\Phi_{(E+P)} p_{(T5+A)} b_{(PJ+A)}$	3474,131	483,265	0,000	16	-390,580
$\Phi_{(E+P)} p_{(T5+A)} b_{(T5)}$	3478,897	488,031	0,000	16	-385,814
$\Phi_{(E)} p_{(T5+A)} b_{(E)}$	3479,102	488,236	0,000	12	-377,258
$\Phi_{(E+P)} p_{(T5+A)} b_{(J)}$	3498,950	508,084	0,000	13	-359,488
$\Phi_{(E+P)} p_{(T5+A)} b_{(PJ)}$	3499,825	508,959	0,000	14	-360,698
$\Phi_{(E+P+A)} p_{(T5+A)} b_{(E+A)}$	3631,052	640,186	0,000	17	-235,762
$\Phi_{(E+P+A)} p_{(T5+A)} b_{(E)}$	3714,877	724,012	0,000	15	-147,736
$\Phi_{(E+P)} p_{(T5+A)} b_{(E+A)}$	3820,857	829,992	0,000	15	-41,756
$\Phi_{(E+P)} p_{(T5+A)} b_{(E)}$	3844,233	853,367	0,000	13	-14,206