



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

**Diferenças na seleção de hospedeiros de
Fluvicolinae (Tyrannidae) por *Molothrus ater* e
Molothrus bonariensis (Icteridae)**

Nelma Martelli Toledo de Souza

Brasília – DF

2013

Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

**Diferenças na seleção de hospedeiros de
Fluvicolinae (Tyrannidae) por *Molothrus ater* e
Molothrus bonariensis (Icteridae)**

Nelma Martelli Toledo de Souza

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientador: Miguel Ângelo Marini

Brasília – DF

2013



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Dissertação de Mestrado

NELMA MARTELLI TOLEDO DE SOUZA

Título:

“Diferenças na seleção de hospedeiros de Fluvicolinae (Tyrannidae) por
Molothrus ater e *Molothrus bonariensis* (Icteridae)”.

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Miguel Ângelo Marini
Presidente / Orientador
ZOO/UnB

Profa. Dra. Regina Helena Ferraz Macedo
Membro Titular
ZOO/UnB

Prof. Dr. Ricardo Bomfim Machado
Membro Titular
ZOO/UnB

Brasília, 21 de março de 2013.

“All models are wrong. Some are useful.”

George Box

A LENDA

“Há uma lenda guarani que explica porque são de cor negra os chopins.

Vem o fato lá do fundo infinito dos tempos, quando a família dos falconídeos disputava a hegemonia no mundo das aves.

Gaviões e falcões de alta estirpe, capitaneados pelo uiraçú, lutavam contra chimangos, carangos e até urubus, na conquista de suas prerrogativas realengas.

A arraia-miúda, a passarinhada proletária, entre a qual estavam os chopins, cerrava fileira entre este último grupo.

Ferida a batalha decisiva, vencem o uiraçú e seus nobres parentes. Seguiram-se, então, as cenas vandálicas de sempre e, entre outras depredações, lançaram fogo à casa do chopim, que pode escapar da morte, lamentavelmente, enegrecido.

...

Julgo que a lenda também quisesse explicar os motivos pelos quais os chopins não constroem ninho. Uma vez queimada a casa, abstiveram-se de construir outra, receosos de futuros incêndios”

Eurico Santos

Pássaros do Brasil – Vida e Costumes (1940)

AGRADECIMENTOS

Agradeço à secretaria e à coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia pelo apoio durante a realização do curso.

Agradeço ao Decanato de Pesquisa e Pós-Graduação (DPP/UnB) pelo suporte financeiro quando foi necessário.

À CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento do Pessoal de Nível Superior) pela concessão da bolsa de estudos durante o curso.

Ao MZUSP e à Biblioteca de Biociências da USP pela disponibilidade e facilidade de acesso ao seu conteúdo.

Aos membros da banca, Regina H. F. Macedo e Ricardo B. Machado, por concordarem em examinar esta dissertação.

Ao Miguel Ângelo Marini, meu orientador, pelo apoio, direcionamento e confiança nas diversas etapas desta jornada.

Aos colegas de laboratório e da pós-graduação, pelo conhecimento compartilhado e pelas conversas e risadas nos momentos de descontração, momentos estes tão importantes quanto o trabalho em si.

À minha família em Bandeirantes pela compreensão na redução de minhas visitas.

Aos meus amores felinos, Naomi, Sagan, Alvim, Polinha e Lilú, pelos carinhos, afetos e companhia, tornando esta fase de minha vida muito mais leve e agradável. Vocês são vitais para mim.

Ao Flávio, meu marido, por apoiar e incentivar minha decisão de recomeçar do zero compreendendo que é imprescindível fazer aquilo que se gosta. Por sua força nas horas difíceis, ouvindo meus desabafos e me dando suporte emocional.

Por ser minha agência de fomento, meu estatístico, meu corretor ortográfico e meu motorista, inclusive nos horários mais estranhos. O seu companheirismo e seu amor me tornaram uma pessoa melhor e é a você que dedico esta dissertação.

ÍNDICE

RESUMO	1
ABSTRACT	2
INTRODUÇÃO	3
METODOLOGIA	11
Objeto de estudo	11
Coleta de dados	11
Características dos ninhos	13
Características dos ovos	13
Análises estatísticas	16
RESULTADOS	18
<i>Molothrus bonariensis</i>	18
<i>Molothrus ater</i>	19
DISCUSSÃO	27
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	33
ANEXO 1 – Base bibliográfica utilizada nas análises	41
ANEXO 2 – Lista das espécies de Fluvicolinae encontradas na literatura com tipo de ninho e quantidade de ninhos parasitados e não parasitados.....	51
ANEXO 3 – Tipos de ovos e possíveis espécies de parasita por espécie de hospedeiro.....	54
ANEXO 4 – Expressão dos modelos encontrados utilizando o GLM para <i>Molothrus bonariensis</i> e <i>M. ater</i>.	58

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Desenho esquemático representando a relação adaptação-contra-adaptação entre parasitas e hospedeiros. Adaptado de Davies (2000).....	5
Figura 2. <i>Molothrus ater</i> e mapa de ocorrência	9
Figura 3. <i>Molothrus bonariensis</i> e mapa de ocorrência	9
Figura 4. Desenho esquemático dos tipos de distribuição de manchas em ovos de hospedeiros. (a) em toda a superfície, (b) em toda a superfície com concentração no polo maior, (c) em toda a superfície com concentração no polo maior em formato de coroa, (d) em toda a superfície com concentração no polo menor, (e) manchas em toda a superfície com concentração no polo menor em formato de coroa, (f) no polo maior e polo menor (g) em toda a superfície com concentração na região equatorial, (h) somente no polo maior em formato de coroa, (i) somente no polo maior, (j) somente no polo menor em formato de coroa, (k) somente no polo menor, (l) no polo maior e na região equatorial, (m) somente na região equatorial, (n) distribuídas de forma dispersa por todo o ovo, (o) distribuídas de forma dispersa e concentradas no polo maior, (p) distribuídas de forma dispersa e concentradas no polo menor, (q) distribuídas de forma dispersa e concentradas na região equatorial e (r) ovo imaculado.....	15
Figura 5. Quantidade de ninhos parasitados e não parasitados por <i>Molothrus ater</i> e <i>M. bonariensis</i> nas tribos Fluvicolini e Contopini.....	20
Figura 6. Quantidade de ninhos parasitados e não parasitados por <i>Molothrus ater</i> e <i>M. bonariensis</i> por tipo de ninho (aberto, cavidade e fechado).....	21

Figura 7. Quantidade de ninhos parasitados e não parasitados por *Molothrus ater* e *M. bonariensis* por tipo de mancha (1 tipo e 2 ou mais tipos).....22

Figura 8. Probabilidade de parasitismo de *Molothrus bonariensis* por tribo, quantidade de tipos de manchas, altura, tipo de ninho, manchas no polo maior e em toda superfície. Contopini – (a), (b), (c), Fluvicolini (d), (e), (f). F – fechado, C – cavidade, A – aberto, PM – polo maior, TS – toda superfície.....25

Figura 9. Probabilidade de parasitismo de *Molothrus ater* conforme a adição de variáveis ao modelo.....26

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1. Altura (m) dos ninhos parasitados e não parasitados por <i>Molothrus ater</i> e <i>M. bonariensis</i>	21
Tabela 2. Tipos de padrão de manchas encontradas nos ovos de ninhos parasitados e não parasitados por <i>Molothrus ater</i> e <i>M. bonariensis</i> com a quantidade de espécies de hospedeiros.....	23
Tabela 3. Coeficiente, estimativa, erro padrão e <i>p</i> -valor do GLM proposto para explicar a probabilidade de parasitismo de <i>Molothrus bonariensis</i> , utilizando as variáveis: tribo, tipo de ninho, altura, quantidade de tipos de manchas, polo maior e toda superfície.....	24
Tabela 4. Coeficiente, estimativa, erro padrão e <i>p</i> -valor do GLM proposto para explicar a probabilidade de parasitismo de <i>Molothrus ater</i> , utilizando as variáveis: coroa, dispersos e toda superfície.....	26

RESUMO

O parasitismo interespecífico de ninhada é uma estratégia reprodutiva em que a ave parasita coloca seus ovos no ninho de outras espécies e estas realizam todo o cuidado parental. As interações dos parasitas e seus hospedeiros caracterizam uma relação de coevolução, em que cada parte envolvida responde à pressão seletiva imposta pela outra. *Molothrus ater* (Chupim-de-cabeça-castanha) e *Molothrus bonariensis* (Vira-bosta) são parasitas obrigatórios de ninhos de aves e estão distribuídos, sendo a ocorrência de *M. ater* na América do Norte e *M. bonariensis* na América do Sul, América Central insular e região sul da Flórida nos Estados Unidos. Ambas são generalistas e parasitam mais de 250 espécies cada. Baseando-se em dados existentes na literatura, o objetivo deste trabalho foi testar a hipótese de que a seleção de hospedeiros da subfamília Fluvicolinae (Tyrannidae) por ambos os parasitas se dá de acordo com as características dos ninhos e dos ovos dos hospedeiros. Nossos resultados mostraram que existe diferença na seleção de hospedeiros pelos parasitas, com *M. bonariensis* considerando as tribos de Fluvicolinae, as características dos ninhos e dos ovos e com *M. ater* considerando apenas as características dos ovos. Explicações para estas diferenças podem estar relacionadas à frequência de determinados tipos de ninho no ambiente, aos processos coevolutivos resultantes das interações entre as espécies parasitas e hospedeiras e a quanto um ovo torna um ninho mais conspicuo.

Palavras-chave: parasitismo de ninhada, seleção de hospedeiros, coevolução, características de ninhos, coloração de ovos.

ABSTRACT

Interspecific brood parasitism is a breeding strategy in which the avian parasite lays its eggs in the nests of other species which thereafter provide all parental care. The interactions between parasites and hosts characterize coevolutionary associations, with each involved part responding to selective pressures imposed by the other. *Molothrus ater* (Brown-headed Cowbird) and *Molothrus bonariensis* (Shiny Cowbird) are obligate brood parasites. *M. ater* are distributed in North America and *M. bonariensis* in South America, Islands of Central America, South Florida in United States. Both species are generalists parasiting more than 250 species each. Based on literature data, the goal of this work is to test the hypothesis that each parasite selects its Fluvicolinae (Tyrannidae) host based on nest and egg traits. Our results show that there is a difference in host selection between brood parasites, since *M. bonariensis* selects its hosts considering Fluvicolinae tribe, nest and egg traits, and *M. ater* only egg traits. Explanations for these differences could be related to frequency of some kinds of nest in the environment, coevolutionary processes that result from interactions between brood parasites and hosts and how much an egg highlights a nest.

Key-words: brood parasitism, host selection, coevolution, nest traits, egg color.

INTRODUÇÃO

O parasitismo de ninhadas é uma estratégia reprodutiva em que a ave parasita coloca seus ovos no ninho de outras aves e estas realizam todo o cuidado parental (Lack, 1968). Pode ocorrer de forma intraespecífica com a fêmea depositando seus ovos no ninho de um coespecífico, ou de forma interespecífica, em que o ninho pertence a uma espécie diferente (Payne, 1977; Yom-Tov, 1980; Ortega, 1998; Davies, 2000; Yom-Tov & Geffen, 2006; Lowther, 2011).

A ocorrência de parasitismo de ninhadas de aves (a partir deste ponto será chamado apenas de parasitismo) tem ampla distribuição geográfica e evoluiu independentemente em cinco famílias: Cuculidae, Indicatoridae, Viduidae, Anatidae e Icteridae. Na família Cuculidae o parasitismo ocorre em 57 espécies, com os cucos do “Velho Mundo” na subfamília Cuculinae e os cucos do “Novo Mundo” na subfamília Neomorphinae. Em Indicatoridae o parasitismo ocorre em 17 espécies, em Viduidae em 20 espécies e em Anatidae em uma espécie, *Heteronetta atricapilla*, exclusiva da América do Sul. E, finalmente, o parasitismo ocorre na família Icteridae, que possui cinco espécies parasitas, todas do gênero *Molothrus* (*M. ater*, *M. bonariensis*, *M. oryzivorus*, *M. aeneus* e *M. rufoaxillaris*) ocorrendo apenas nas Américas (Lack, 1968; Rothstein, 1990; Ortega, 1998; Davies, 2000; Smith & Rothstein, 2000; Peterson, 2011).

A consequência deste tipo de parasitismo é a redução do sucesso reprodutivo do hospedeiro (Payne, 1998; Takasu, 2004). Populações de Passeriformes têm sofrido declínio em áreas em que as espécies *Molothrus ater* (Chupim-de-cabeça-castanha) ou *Molothrus bonariensis* (Vira-bosta) ocorrem, além de sofrerem com o aumento de áreas fragmentadas e da perda de habitat (Smith & Rothstein, 2000; Fitzpatrick, 2004).

A redução do sucesso reprodutivo do hospedeiro pode ocorrer na fase de ninhego, em que o parasita tão logo ecloda pode ejetar os ovos do hospedeiro ou matar os demais ocupantes do ninho, como ocorre em Cuculidae (Lack, 1968; Ortega, 1998). Outra situação seria quando o ninhego do parasita não tem participação ativa na diminuição do número da prole. A eclosão do parasita ocorre mais cedo que a do hospedeiro, e sendo maior e tendo um chamado mais alto, este acaba sendo favorecido na competição por alimento entre os ninhegos, podendo inclusive torna-se o único ocupante do ninho (Friedmann, 1963; Rothstein, 1975a; Dearborn, 1998; Payne & Payne, 1998; Payne, 1998; Ortega, 1998; Davies, 2000). Uma terceira forma de redução de sucesso ocorre quando o parasita ejeta ou perfura os ovos do hospedeiro ao realizar a postura de seus ovos (Payne, 1998; Payne & Payne, 1998; Ortega, 1998; Davies 2000).

Estas interações de parasitas e seus hospedeiros contribuem para os estudos de coevolução (Rothstein, 1990; Rivers *et al.*, 2010; Campobello & Sealy, 2011). Cada parte envolvida responde à pressão seletiva imposta pela outra parte e, com estas interações, são desenvolvidas adaptações e contra adaptações (Fig. 1), levando a uma “corrida armamentista” (Rothstein, 1990; Davies, 2000; Klippenstine & Sealy, 2008). Enquanto o parasita desenvolve estratégias para encontrar possíveis hospedeiros e seus ovos não serem notados, o hospedeiro desenvolve ações que permitem o reconhecimento do parasita, de seu ovo ou de alterações no ninho, e, a partir deste reconhecimento, ter o comportamento para evitá-lo (Rothstein, 1975a; Ortega, 1998; Lowther, 2011).

Alguns hospedeiros conseguem distinguir seus ovos dos ovos do parasita (Rothstein, 1975b; Požgayová *et al.*, 2009; Strausberger & Rothstein 2009). Assim, as características visuais dos ovos do parasita, como tamanho, cor e

padrão de manchas, podem ser utilizadas como variáveis preditivas no comportamento de rejeição pelo hospedeiro (Peer *et al.*, 2006; Spottiswoode & Stevens, 2010). Em *Pseudoleistes virescens* já foi verificado que quando o ovo de *M. bonariensis* é manchado, o hospedeiro dificilmente o rejeita, mas geralmente o faz quando o ovo é imaculado (Mermoz & Reboreda, 1994). Comportamento similar também foi percebido em *Turdus amaurochalinus* (Astie & Reboreda, 2005), *Turdus rufiventris* (Sackmann & Reboreda, 2003) e *Mimus saturninus* (Fraga, 1985; Sackmann & Reboreda, 2003; De la Colina *et al.*, 2012).

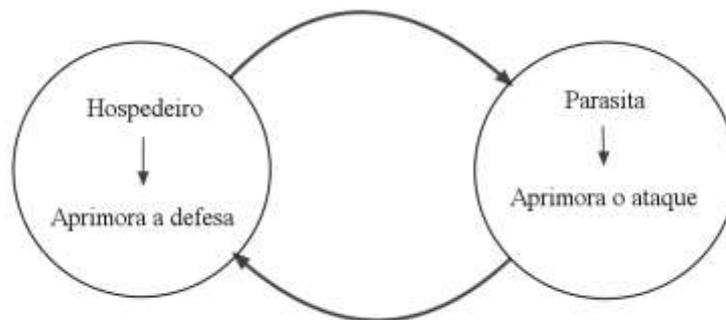


Figura 1. Desenho esquemático representando a relação adaptação-contradaptação entre parasitas e hospedeiros. Adaptado de Davies (2000).

Além da dicotomia “manchado *versus* não manchado”, a forma como estas manchas estão distribuídas pelo ovo é uma característica que pode ser até mais importante que a coloração dos ovos em si na identificação dos ovos pelo hospedeiro (Stoddard & Stevens, 2011). Diversos estudos já mostraram que a disposição de manchas concentradas no polo maior (ou polo mais largo) do ovo é um importante fator discriminante pelo hospedeiro (Polaciková *et al.*, 2007; Požgayová *et al.*, 2009; Polaciková *et al.*, 2009; Polaciková & Grim, 2010; Spottiswoode & Stevens, 2010; Polaciková *et al.*, 2011). Além da concentração das manchas no polo maior, o tamanho das manchas e a dominância da mancha

principal em relação às demais, também são variáveis preditoras na decisão de rejeitar os ovos do parasita (Spottiswoode & Stevens, 2010). No entanto, em ninhos fechados como de *Furnarius rufus*, a coloração é mais difícil de ser detectada. Neste caso a identificação do ovo do parasita se dá pela diferença de tamanho entre os ovos do hospedeiro e do parasita (Mason & Rothstein, 1986; Peer *et al.*, 2006).

Ao distinguirem o ovo do parasita os hospedeiros podem ter dois comportamentos. Pode ocorrer o abandono do ninho ao identificar o ovo ou que sua ninhada teve seu tamanho alterado (Goguen & Mathews, 1996; Ortega, 1998; Payne, 1998; Payne & Payne, 1998; Hosoi & Rothstein, 2000; Peer & Bollinger, 2000). Ou, ao invés de abandonarem o ninho, os hospedeiros enterram todos os ovos e constroem uma nova camada de ninho sobre o anterior (Sealy, 1995).

Além de identificar o ovo do parasita, o hospedeiro pode detectar a presença do parasita adulto em seu território e ter comportamentos agressivos contra este, além de impedir seu acesso ao ninho sentando sobre ele (Rands, 2012). Isto mostra que o nível de vulnerabilidade do hospedeiro depende não apenas de como o parasita seleciona o hospedeiro, mas de como estes conseguem se defender (Hahn & Hatfield, 2000).

A fêmea do parasita é a responsável pela seleção do hospedeiro, seleção esta que já foi verificada não ser aleatória. A ocorrência de parasitismo varia conforme as características do hospedeiro, variando entre indivíduos, guildas, habitats e diferenças no local onde o ninho foi construído (Rothstein, 1990; Payne & Payne, 1998; Kruger, 2006; Curson *et al.*, 2010). *Cuculus canorus*, por exemplo, quando parasita *Acrocephalus arundinaceus* seleciona o ninho que pertence à fêmea hospedeira com melhor condição corporal (Polaciková *et al.*, 2009). Em um

estudo efetuado com as espécies hospedeiras de *M. ater* foi constatado que havia uma tendência na seleção de ninhos em vegetação lenhosa, ou próximo a esse tipo de vegetação, em ninhos que estiverem com a altura entre 10 cm e 100 cm do chão. Ninhos abaixo do valor mínimo e acima do valor máximo tiveram uma incidência bem menor de parasitismo, confirmando que *M. ater* exibe uma evidente seletividade de hospedeiro (Smith & Rothstein, 2000; Patten *et al.*, 2011). Em *M. bonariensis* ainda não foi constatado um padrão preferencial evidente (Mason, 1986; Kattan, 1997). Entretanto, fatores genéticos podem influenciar na decisão de seleção do hospedeiro como no caso de *Troglodytes aedon*, em que a população de fêmeas que parasita esta espécie é geneticamente diferenciada da população que parasita outros hospedeiros (Mahler *et al.*, 2007).

Outra característica importante na seleção do hospedeiro é o tipo de ninho que ele constrói. Ninhos fechados, como de *F. rufus*, costumam ser parasitados por *M. bonariensis* (Lowther, 2011) que é um parasita que tem a capacidade de entrar em estruturas complexas, como ninhos fechados ou em cavidades (Friedmann, 1929; Wiley, 1988; Ortega, 1998). Todavia, em *M. ater* é encontrado um padrão oposto em que ninhos fechados são geralmente evitados pela espécie (Ortega, 1998; Curson *et al.*, 2010).

É importante salientar que mesmo que o parasita tenha as ferramentas essenciais para a seleção do hospedeiro, ele é limitado pela ecologia reprodutiva destes (Payne, 1977). Para que o parasitismo ocorra deve haver sobreposição de períodos reprodutivos com o hospedeiro, similar ou menor período de incubação dos ovos do parasita, maior taxa de crescimento dos ninhos do parasita e a

dieta do ninhego do hospedeiro deve ser apropriada, ou seja, insetívora (Payne, 1977; Ortega, 1998; Peer *et al.*, 2005; Peer *et al.*, 2006).

O gênero *Molothrus* ocorre exclusivamente nas Américas e é considerado relativamente novo na escala de tempo se comparado aos cuculídeos. Os cucos teriam surgido há 65-144 milhões de anos enquanto *Molothrus* há 2,8-3,8 milhões de anos (Winfrey, 1999; Davies, 2000). Neste gênero, a espécie *M. rufoaxillaris* é considerada a mais especializada, pois parasita somente uma espécie, *Agelaioides badius*, enquanto que *M. ater* (Fig. 2) e *M. bonariensis* (Fig. 3) são generalistas parasitando cerca de 250 espécies cada (Payne, 1977; Mermoz & Reboreda, 1996; Ortega, 1998; Lowther, 2011). *Molothrus ater* e *M. bonariensis* são espécies que possuem ovos polimórficos, ou seja, com variação dentro da espécie, sendo que *M. bonariensis* apresenta o maior grau de polimorfismo do gênero com ovos desde imaculados a densamente manchados (Ortega, 1998; Mermoz & Reboreda, 1999).

Molothrus ater originalmente habitava pradarias e pântanos, acompanhando grupos de *Bison bison* (Búfalo Americano) na região central da América do Norte enquanto que *M. bonariensis* habitava os pampas na América do Sul. Ao ocorrer a expansão agropecuária, reduzindo as áreas naturais, houve uma adaptação às mudanças de uso da terra e estas espécies passaram a ocupar áreas residenciais e comerciais, plantações, pastos e bordas de florestas (Collar *et al.*, 1997; Coker & Capen, 2000; Davies, 2000; Borgmann & Morrison, 2010). Atualmente *M. ater* ocorre em quase toda a América do Norte e *M. bonariensis* ocorre em toda a América do Sul, América Central insular e região sul da Flórida nos Estados Unidos (Figs. 2 e 3).



Figura 2. *Molothrus ater* e mapa de ocorrência. Fonte: Cornell Lab. of Ornithology. (Foto: Curt Hart 2012 <www.flickr.com/photos/allhart/>)



Figura 3. *Molothrus bonariensis* e mapa de ocorrência. Fonte: Cornell Lab. of Ornithology. (Foto: Carlos Timm 2010 <www.flickr.com/photos/carlostimm/>)

O objetivo deste estudo é testar a hipótese de que a seleção de hospedeiros da subfamília Fluvicolinae por *M. ater* e *M. bonariensis* se dá de acordo com as características dos ninhos e dos ovos dos hospedeiros. Desta forma, para cada parasita prevemos que:

1. A frequência de parasitismo varia de acordo com o tipo de ninho;
2. Existe um padrão de altura de ninho que é preferencial pelo parasita;
3. O parasita seleciona o ninho de acordo com o padrão de manchas que os ovos do hospedeiro apresentam.

METODOLOGIA

Objeto de estudo

A família Tyrannidae possui 429 espécies, sendo a subfamília Fluvicolinae, a segunda maior entre os tiranídeos, com 132 espécies distribuídas por todas as Américas, ocupando distintos habitats e possuindo grande variabilidade em suas características ecológicas, morfológicas e reprodutivas (Fitzpatrick, 2004; Remsen *et al.*, 2012). Nesta subfamília, 126 espécies têm apresentado declínio populacional (IUCN 2012) sendo que as espécies *Empidonax virescens* e *Empidonax traillii* na América do Norte e *Xolmis dominicanus* na América do Sul, são exemplos de espécies que têm sofrido efeito negativo com o parasitismo por *Molothrus* sp. (Fitzpatrick, 2004). Nenhuma das espécies da subfamília Fluvicolinae é considerada ejetora de ovos de *M. bonariensis* ou de *M. ater* (Ortega, 1998), o que torna estas espécies excelentes modelos para testar hipóteses de seleção de hospedeiros por parasitas.

Coleta de dados

Para a coleta de dados, primeiramente foi utilizado o banco de dados elaborado por Heming (2012), que forneceu a base bibliográfica para a procura e inserção de dados adicionais. O autor pesquisou a literatura original referente à biologia reprodutiva da subfamília Fluvicolinae, consultando as seguintes fontes: Bibliografia Recente da Ornitologia Brasileira da Revista Brasileira de Ornitologia (ararajuba.org.br), *Bibliography of Brazilian Birds: 1500 – 2002* (Oniki & Willis 2002), *Recopilacion de la Literatura Ornitologica Chilena Desde 1810 hasta 2012* (bio.puc.cl/auco/artic01/ornito01.htm), *Bibliography of the birds of Peru* (Plenge, 2011a, 2011b), *Birds of North America Online* (bna.birds.cornell.edu), *Handbook of Birds of the World* Vol. 9 (Fitzpatrick, 2004), *Revista Chilena de História Natural*

(rchn.biologiachile.cl), *El Hornero* e ZipcodeZoo (zipcodezoo.com). Também foram pesquisadas no portal SORA (elibrary.unm.edu/sora) as palavras-chave “notes on birds”, e nos portais Google, Scopus e Wiley Online Library informações sobre reprodução, tanto em artigos quanto em livros, utilizando a combinação (AND; OR) das seguintes palavras-chave: genus, species, clutch, nest, egg, nesting, nidification, nido, huevo, polluelo, pichón, nidifica, ninho, ovo, filhote, eiern, nestlinge, kupplung. Também foram utilizadas informações *online* disponíveis em *Museum of Vertebrate Zoology at Berkeley* (mvz.berkeley.edu), em *The Field Museum at Chicago* (fieldmuseum.org) e em *California Academy of Sciences* (calacademy.org), além de visita ao Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP). A busca por dados ocorreu em todos os artigos e/ou livros citados pelas fontes acima. Nomes científicos e sinônimas das espécies em publicações antigas foram checadas de acordo com Hellmayr (1927).

Ao banco de dados original foram acrescentadas informações sobre o padrão de distribuição de manchas dos ovos e parasitismo, por meio da revisão de todos os artigos consultados para a elaboração do banco de dados além da inclusão de novos artigos e livros que foram obtidos utilizando o mesmo procedimento de pesquisa citado acima, mas com a combinação de palavras-chave relacionadas ao parasitismo de prole, como: brood, parasitism, cowbird e *Molothrus*. A base de dados foi completada com obtenção de publicações adicionais obtidas nas bibliotecas de Biociências da Universidade de São Paulo e do MZUSP. Os artigos consultados que não possuíam informações sobre o padrão de distribuição de manchas dos ovos não foram utilizados nas análises.

Características dos ninhos

Para cada ninho parasitado foram identificadas a espécie do hospedeiro, a ocorrência de parasitismo por *Molothrus* sp. e a altura em metros em relação ao solo. Quando a altura do ninho não era fornecida, foi utilizada a média aritmética simples das alturas encontradas para a espécie no banco de dados.

Os tipos de ninhos foram categorizados como: a) aberto, quando em formato de taça; b) fechado, quando em formato de pendões, esferas e domos; c) cavidade, quando foi utilizada uma cavidade natural, como buracos em troncos e rachaduras em rochas (Collias, 1997; Fitzpatrick, 2004).

Características dos ovos

Como cada ninho pertence a apenas uma espécie de hospedeiro, consideramos que ocorre apenas um tipo de ovo de hospedeiro em cada ninho. Nos casos em que os ovos possuíam padrões de coloração diferentes, foi considerada a coloração mais frequente.

Para testar a preferência por um padrão específico de padronagem dos ovos dos hospedeiros, foi verificado em cada ninho se os ovos eram manchados ou não e, em caso de o serem, se as manchas eram de formatos diferenciados, como pontinhos, pontos, nódoas ou estrias. Em cada ovo foi quantificado a quantidade destes tipos de manchas, sendo possível até quatro tipos distintos em um mesmo ovo. Devido ao baixo número amostral de ninhos com ovos que possuíam três ou quatro tipos de manchas estes foram classificados como “dois tipos de manchas”, ficando a classificação final de três tipos: zero, um e dois ou mais tipos de manchas.

Os tipos de manchas foram descritos das seguintes formas nos artigos, de acordo com o idioma da publicação:

- inglês: *dot, spot, blotch, mottled, freckles, streaks, stripes, patch, marking, flecking, speck, stain*;
- espanhol: *pintita, puntito, manchita, rayitas, punto, mota, mancha, pinta*;
- português: pingo, salpico, ponto, pinta, mancha, manchinha, nódoa.

Demais idiomas (alemão, francês e holandês) foram traduzidos para o inglês.

Quanto à distribuição das manchas foi observado se havia uma maior concentração em alguma região dos ovos (polo maior, região equatorial, polo menor), se ocupavam toda a superfície ou se eram dispersos (pocas manchas por todo o ovo) e se a concentração de manchas formava uma coroa ou anel. É importante salientar que existe sobreposição nas características das manchas: um ovo pode ter toda a sua superfície coberta e também ter uma maior concentração de manchas em um dos polos ou na região central, e esta concentração pode ou não formar um padrão como uma coroa ou anel (Fig. 4).

Devido à falta de padronização na descrição das cores de fundo dos ovos, esta variável não foi utilizada nas análises. E, embora o formato do ovo fosse uma variável interessante a ser analisada, não obtivemos dados suficientes na literatura, pois na maioria dos artigos esta informação não foi fornecida.

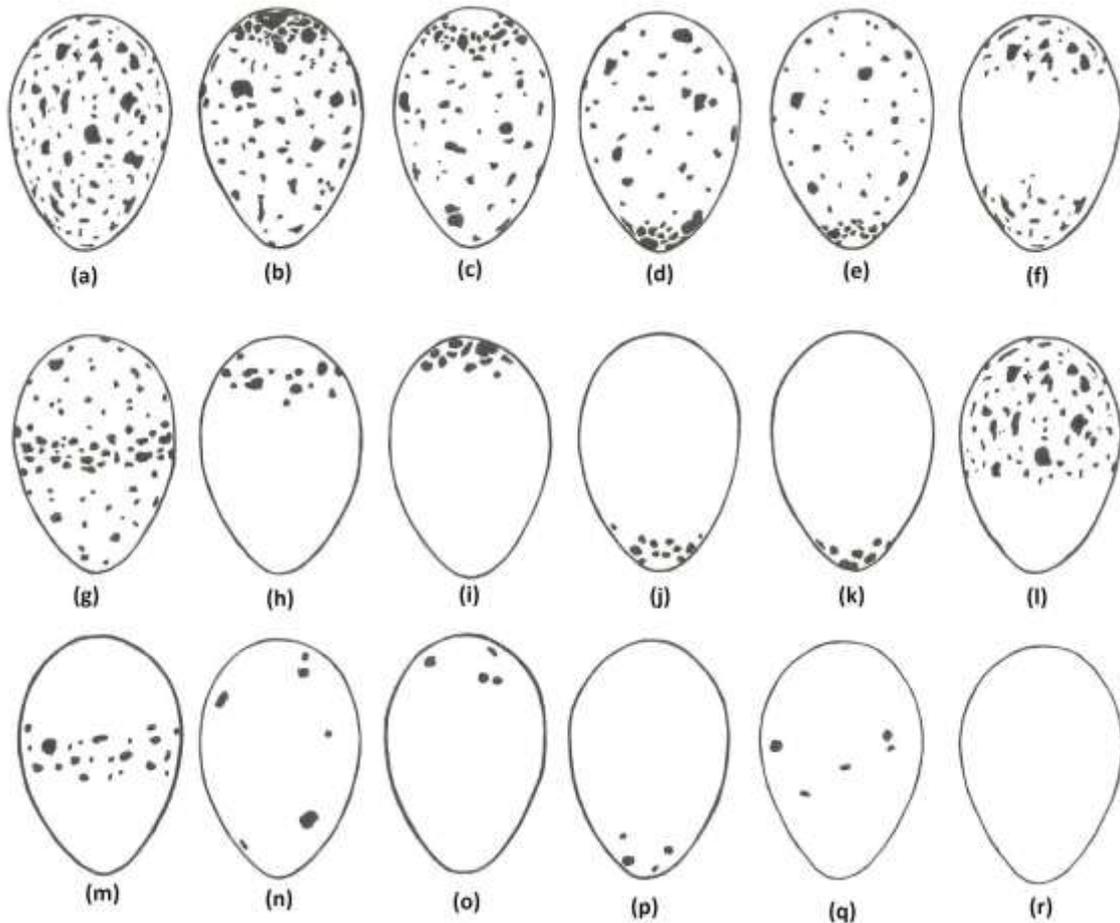


Figura 4. Desenho esquemático dos tipos de distribuição de manchas em ovos de hospedeiros. (a) em toda a superfície, (b) em toda a superfície com concentração no polo maior, (c) em toda a superfície com concentração no polo maior em formato de coroa, (d) em toda a superfície com concentração no polo menor, (e) manchas em toda a superfície com concentração no polo menor em formato de coroa, (f) no polo maior e polo menor (g) em toda a superfície com concentração na região equatorial, (h) somente no polo maior em formato de coroa, (i) somente no polo maior, (j) somente no polo menor em formato de coroa, (k) somente no polo menor, (l) no polo maior e na região equatorial, (m) somente na região equatorial, (n) distribuídas de forma dispersa por todo o ovo, (o) distribuídas de forma dispersa e concentradas no polo maior, (p) distribuídas de forma dispersa e concentradas no polo menor, (q) distribuídas de forma dispersa e concentradas na região equatorial e (r) ovo imaculado.

Análises estatísticas

A seleção do modelo que indica quais variáveis estão influenciando na seleção do parasita foi feita utilizando Modelos Lineares Generalizados (Generalized linear model - GLM). Como a variável resposta tem comportamento binário, ou seja, parasitado ou não parasitado, foi ajustado o GLM logístico.

Utilizando o GLM, procuramos um modelo que fosse parcimonioso e que descrevesse bem os dados que foram utilizados (Burnham & Anderson, 2002). No GLM a variável resposta é o componente aleatório com distribuição pertencente à Família Exponencial, as variáveis explicativas são o componente sistemático e possuem estrutura linear, e a função de ligação é que faz a junção entre o componente aleatório e o sistemático. Como em nossos dados existe uma quantidade bem maior de “zeros” que “uns” na variável resposta foi utilizada a função de ligação complemento log-log (clog-log) que é a recomendada para dados com este padrão (Zuur *et al.*, 2009), desta forma, a probabilidade de parasitismo será:

$$\pi = 1 - \exp \{ - \exp(\beta_0 + \beta_1 X_1 + \dots + \beta_p X_p) \}$$

sendo:

β_0 : intercepto.

β_i : coeficiente do GLM associado a i -ésima variável, $i = 1, 2, \dots, p$

X_i : valor da i -ésima variável, $i = 1, 2, \dots, p$

A colinearidade (entre duas variáveis) ou multicolinearidade (mais que duas variáveis) ocorre quando a variável independente é altamente correlacionada com um conjunto de outras variáveis também independentes, sendo que quando uma destas variáveis é completamente explicada por outra, ou por um conjunto,

dizemos que ocorre *singularidade* entre as variáveis, o que impede a estimação de qualquer coeficiente (Hair Jr. *et al.*, 2009). A colinearidade aumenta a probabilidade do erro tipo II, ou seja, aceita a hipótese quando ela é falsa (Zuur *et al.*, 2009). Para verificar se existe colinearidade entre as variáveis foi calculado o Fator de Inflação da Variância (*Variance Inflation Factors* - VIF) e foi considerado que valores maiores que cinco indicavam a presença de colinearidade (Zuur *et al.*, 2007).

A escolha do melhor modelo se deu utilizando o Método de Akaike (*Akaike Information Criteria* - AIC). O AIC é calculado para cada possível combinação das variáveis explicativas, por meio de seleção *backwards* ou *forwards* (Zuur *et al.*, 2007), e o modelo com o menor AIC é escolhido como o modelo que está mais bem ajustado e com um menor número de parâmetros (Burnham & Anderson, 2002; Zuur *et al.*, 2007).

Foram utilizados para o diagnóstico do modelo os gráficos Semi-normal com envelope simulado, que detecta afastamentos da normalidade, pontos discrepantes e falta de homocedasticidade, e o gráfico Sigmoidal (ou Curva S), que avalia a adequação do modelo por meio da construção de uma curva que deverá ter aspecto sigmoide quando bem ajustado (Kutner *et al.*, 2004).

Para o ajuste do GLM e demais análises foi considerado o nível de significância de 5% (Zar, 2010), sendo que os mesmos foram executados no software *R* (R Development Core Team 2011), incluindo os pacotes “*car*” (Fox & Weisberg, 2011) para o cálculo do VIF e “*MASS*” (Venables & Ripley, 2002) para o cálculo do AIC.

RESULTADOS

Das 984 publicações consultadas, 140 (Anexo 1) possuíam as informações necessárias para as análises, num total de 2983 ninhos de 68 espécies (29 gêneros). Dos ninhos descritos, 190 estavam parasitados (6,4%), abrangendo o total de 16 espécies (13 gêneros) (Anexo 2).

Das 68 espécies de potenciais hospedeiros, 46% (31) apresentaram ovos com um único tipo de padronagem, e o restante apresentou de dois até sete tipos. Por exemplo, *Pyrocephalus rubinus*, espécie com sete tipos de padronagem, apresentou quatro tipos apenas na área de ocorrência de *M. bonariensis*, dois apenas na área de ocorrência de *M. ater* e um nas duas áreas de ocorrência (Anexo 3). As espécies *P. rubinus* e *Sayornis nigricans* foram as únicas a ocorrerem tanto na área de distribuição de *M. bonariensis* quanto na de *M. ater*.

Molothrus bonariensis

Para *M. bonariensis* foram encontrados 1896 ninhos de possíveis hospedeiros sendo 1530 da tribo Fluvicolini e 366 da tribo Contopini em 52 espécies havendo uma frequência de 7% (133 ninhos de 12 espécies) de parasitismo (Fig. 5). A maioria dos ninhos parasitados pertenceu à tribo Fluvicolini com o percentual de 98% (131) de ninhos. O tipo de ninho encontrado em maior quantidade foi do tipo aberto (1219 – 64%), no entanto o maior percentual de parasitismo ocorreu em ninhos fechados (115 – 86%) (Fig. 6). A altura dos ninhos variou do nível do solo a 14,4 m, havendo maior ocorrência de parasitismo até a altura de 4,5 m, com a maioria (93 - 70%) dos ninhos parasitados na faixa de 1,5 m a menos que 3 m (Tabela 1).

Foram encontrados 12 tipos diferentes de padronagem de manchas de ovos, mas somente sete tipos foram parasitados (Tabela 2). Cerca de 83% (1577) dos ninhos apresentaram ovos com um ou com dois tipos de manchas (Fig. 7) e destes, 64% (1014) possuíam apenas um tipo de mancha. A maior parte do parasitismo ocorreu em ninhos com dois ou mais tipos de manchas (73% - 90). Os ovos manchados apresentaram sobreposição de padronagem com 71% dos ninhos com ovos com concentração na região do polo maior incluindo combinações com manchas em outras áreas (Tabela 2). E entre os ninhos parasitados, 71% apresentaram ovos com manchas exclusivamente no polo maior num total de oito hospedeiros (*Agriornis micropterus*, *Arudinicola leucocephala*, *Fluvicola albiventer*, *F. pica*, *Hymenops perspicillatus*, *P. rubinus*, *Satrapa icterophrys*, *Xolmis irupero*).

Molothrus ater

Para *M. ater* foram encontrados 1087 ninhos de possíveis hospedeiros em 18 espécies, com 5% (57 ninhos de cinco espécies) de parasitismo, sendo 43 da tribo Fluvicolini e 1044 da tribo Contopini (Fig. 5). A maioria dos ninhos parasitados pertenceu à tribo Contopini com o percentual de 96% (55) de ninhos. O tipo de ninho encontrado em maior quantidade foi do tipo aberto (778 – 72%) e destes, cerca de 8% (57), estavam parasitados, sendo o único tipo de ninho parasitado por esta espécie. Não foram encontrados ninhos em cavidades entre os hospedeiros desta espécie (Fig. 6). A altura dos ninhos variou do nível do solo a 13,7 m, havendo maior ocorrência de parasitismo na faixa de 1,5 m a menos que 3 m (48 - 84%) (Tabela 1).

Foram encontrados oito tipos diferentes de padronagem de manchas de ovos, mas somente cinco tipos foram parasitados. Cerca de 86% (938) dos ninhos apresentaram ovos com um ou mais tipos de manchas (Fig. 7), dos quais 92% (865) possuíam um tipo de mancha, com a maior parte do parasitismo ocorrendo nesta categoria (52 - 91%). Os ninhos com ovos manchados apresentaram 84% com concentração exclusivamente na região do polo maior, incluindo formação de coroa e distribuídos de forma dispersa (Tabela 2). A maior incidência de parasitismo ocorreu em ovos com manchas distribuídas de forma dispersa (24 ninhos - 42%) em um hospedeiro (*Sayornis phoebe*).

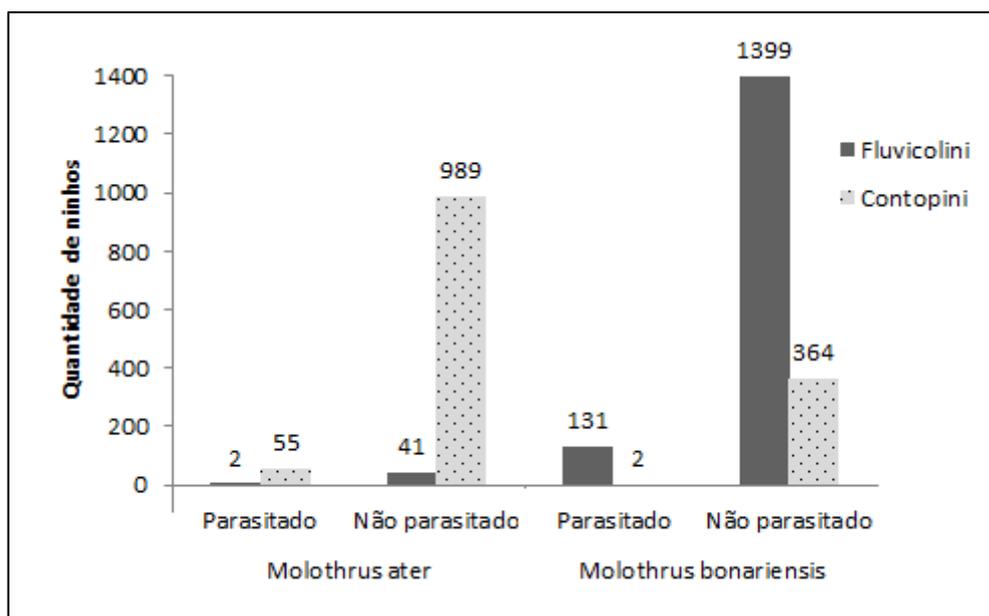


Figura 5. Quantidade de ninhos parasitados e não parasitados por *Molothrus ater* e *M. bonariensis* nas tribos Fluvicolini e Contopini.

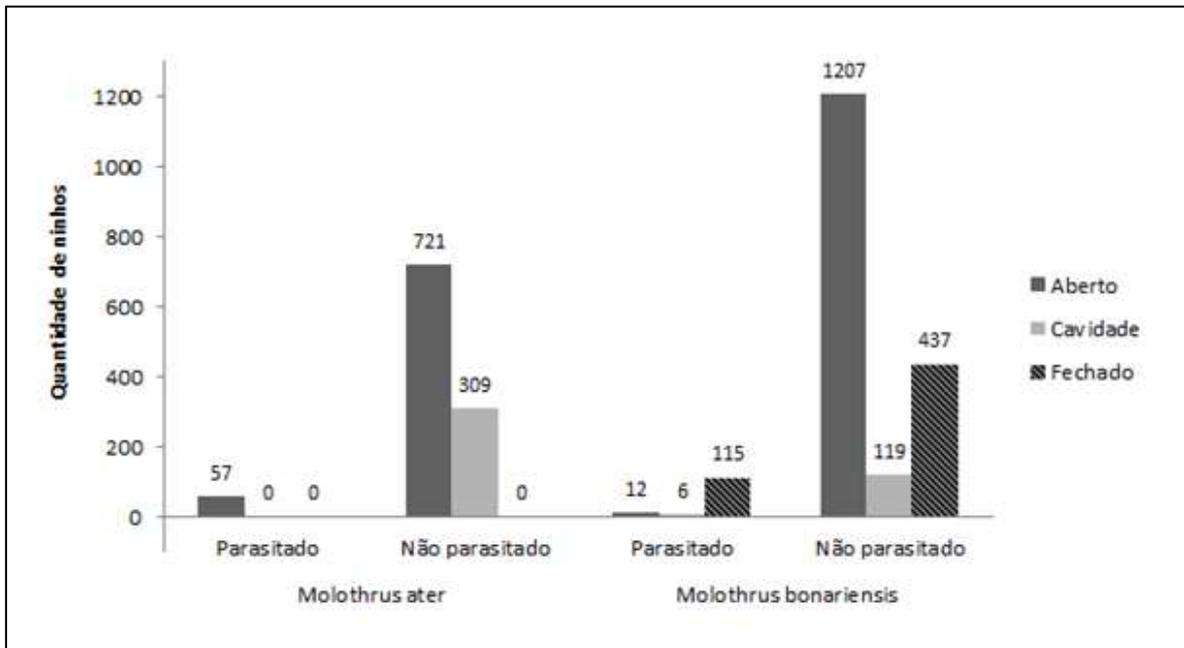


Figura 6. Quantidade de ninhos parasitados e não parasitados por *Molothrus ater* e *M. bonariensis* por tipo de ninho (aberto, cavidade e fechado).

Tabela 1. Altura (m) dos ninhos parasitados e não parasitados por *Molothrus ater* e *M. bonariensis*.

Altura (m)	<i>Molothrus ater</i>		<i>Molothrus bonariensis</i>	
	Parasitados	Não parasitados	Parasitados	Não parasitados
< 1,5	6	380	23	372
1,5 < 3	48	527	93	645
3 < 4,5	3	79	15	397
4,5 < 6	0	18	1	55
>= 6	0	26	1	294
Total	57	1030	133	1763

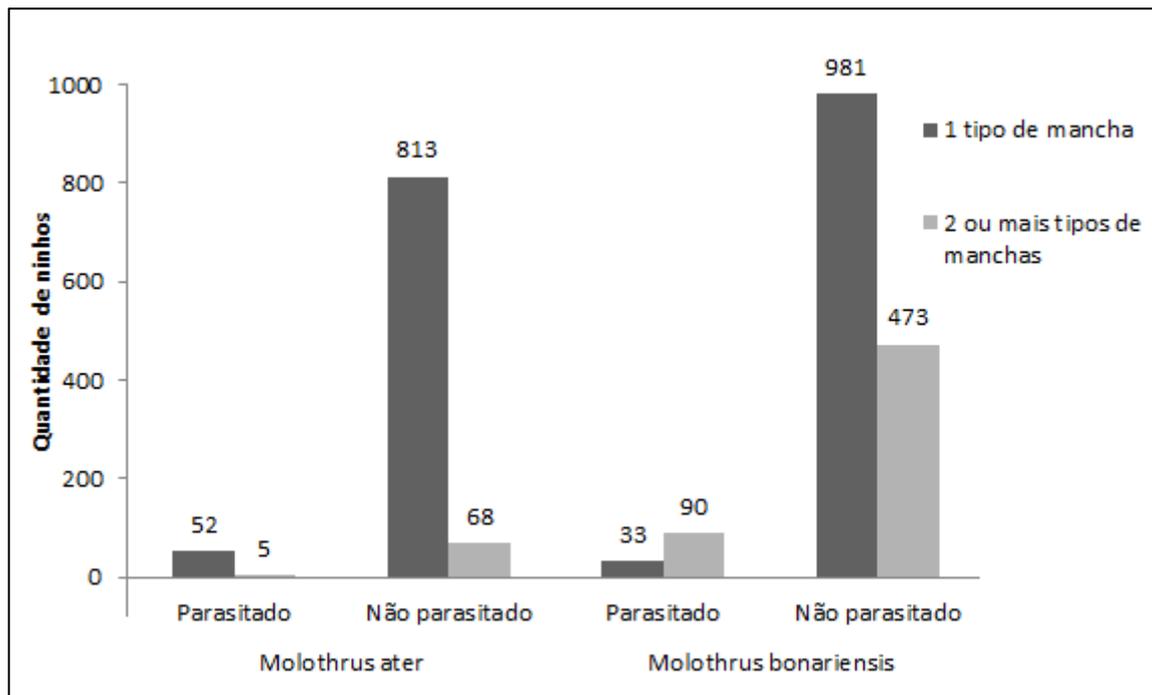


Figura 7. Quantidade de ninhos parasitados e não parasitados por *Molothrus ater* e *M. bonariensis* por tipo de mancha (1 tipo e 2 ou mais tipos).

Tabela 2. Tipos de padrão de manchas encontradas nos ovos de ninhos parasitados e não parasitados por *Molothrus ater* e *M. bonariensis* com a quantidade de espécies de hospedeiros.

Concentração de manchas	<i>Molothrus ater</i>		<i>Molothrus bonariensis</i>	
	Parasitados (nº espécies)	Não parasitados (nº espécies)	Parasitados (nº espécies)	Não parasitados (nº espécies)
Imaculado	0	149 (11)	10 (1)	309 (16)
Equatorial	0	1 (1)	0	19 (1)
Dispersos	24 (1)	339 (8)	8 (4)	90 (19)
Polo maior	15 (3)	344 (9)	94 (8)	860 (35)
Polo maior + coroa	15 (2)	178 (10)	2 (1)	317 (15)
Polo maior + equatorial	0	0	0	39 (5)
Polo maior + dispersos	1 (1)	11 (3)	0	4 (3)
Polo maior + polo menor	0	0	0	31 (1)
Polo maior + toda superfície	2 (1)	7 (2)	3 (1)	5 (1)
Polo menor	0	0	4 (1)	7 (2)
Toda superfície	0	1 (1)	12 (3)	49 (6)
Toda superfície + equatorial	0	0	0	33 (2)
Subtotal	57	1030	133	1763
Total		1087		1896

Para o ajuste do GLM a variável “gênero” foi excluída por apresentar singularidade e desta forma não seria possível a estimação de um coeficiente. As demais variáveis não apresentaram colinearidade podendo então compor a seleção de modelos. Para *M. bonariensis* o modelo com mais suporte foi o que apresentou as variáveis “tribo”, “tipo de ninho”, “altura”, “número de tipos de manchas”, “polo maior” e “toda superfície” (Tabela 3) conforme o modelo no Anexo 4.

Tabela 3. Coeficiente, estimativa, erro padrão e p -valor do GLM proposto para explicar a probabilidade de parasitismo por *Molothrus bonariensis*, utilizando as variáveis: tribo, tipo de ninho, altura, quantidade de tipos de manchas, polo maior e toda superfície.

Coeficiente	Estimativa	Erro padrão	p -valor
Intercepto	-2,7901	0,8130	< 0,001
Tribo Fluvicolini	1,6713	0,7339	0,023
Tipo de ninho – cavidade	-1,4921	0,4427	< 0,001
Tipo de ninho – aberto	-2,6244	0,3193	< 0,001
Altura	-0,2921	0,0940	0,002
Quantidade de tipos de manchas	0,9580	0,1930	< 0,001
Polo maior	-1,2844	0,3173	< 0,001
Toda superfície	-1,1270	0,4227	0,007

Desta forma, a população de referência é composta pelo intercepto e pelas variáveis “tribo Contopini”, “ninho fechado”, “altura ao nível do solo” e “ovos imaculados”, com probabilidade de parasitismo de 5,96%. A probabilidade de parasitismo será maior quanto maior a quantidade de manchas nos ovos e se os hospedeiros pertencerem à tribo Fluvicolini. Ninhos abertos ou em cavidade, e construídos em maiores alturas têm menor probabilidade de parasitismo. Ovos com manchas concentradas exclusivamente no polo maior ou distribuídas em toda a superfície também reduzem a probabilidade de parasitismo (Fig. 8).

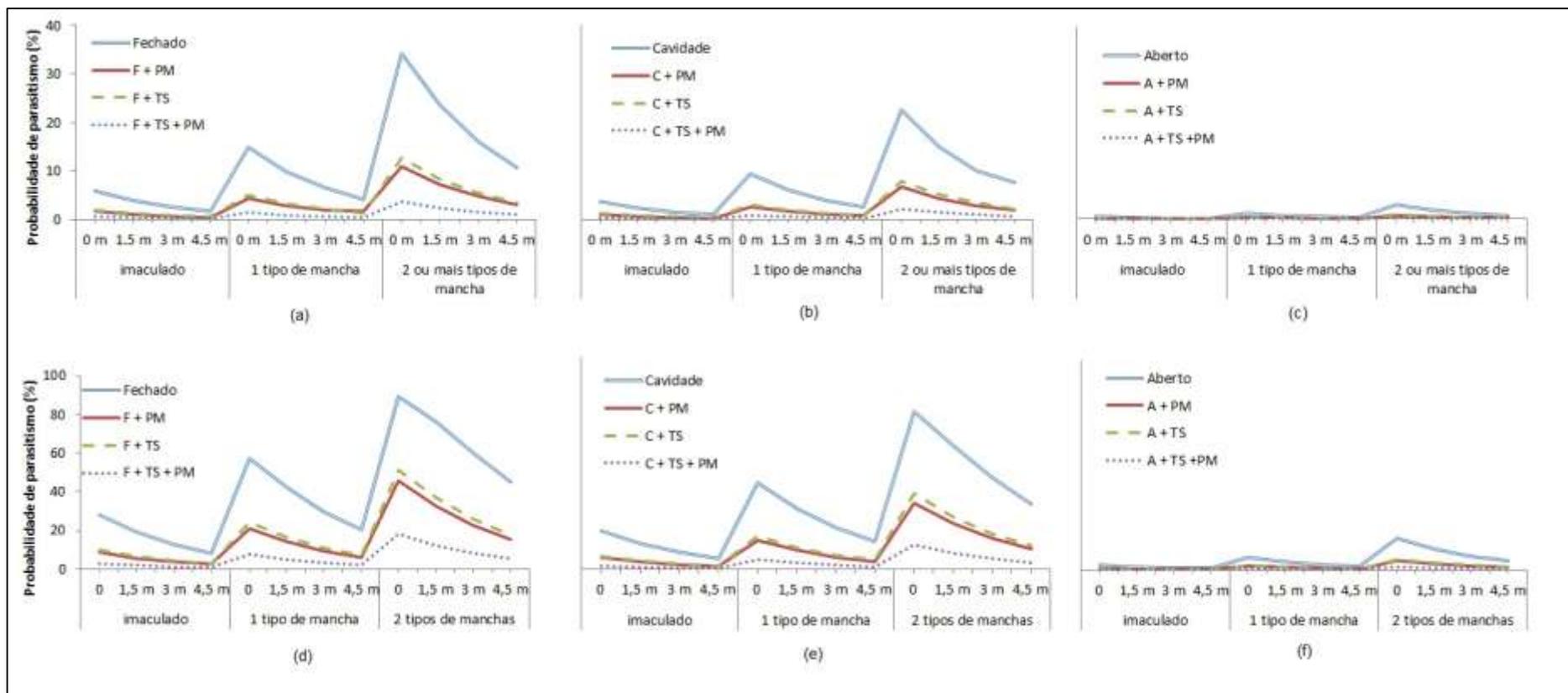


Figura 8. Probabilidade de parasitismo de *Molothrus bonariensis* por tribo, quantidade de tipos de manchas, altura, tipo de ninho, manchas no polo maior e em toda superfície. Contopini – (a), (b), (c); Fluvicolini (d), (e), (f). F – fechado, C – cavidade, A – aberto, PM – polo maior, TS – toda superfície.

Para *M. ater* o modelo com mais suporte foi o que apresentou as variáveis “coroa”, “dispersos” e “toda superfície” (Tabela 4) conforme o modelo no Anexo 4.

Tabela 4. Coeficiente, estimativa, erro padrão e *p*-valor do GLM proposto para explicar a probabilidade de parasitismo por *Molothrus ater*, utilizando as variáveis: coroa, dispersos e toda superfície.

Coeficiente	Estimativa	Erro padrão	p-valor
Intercepto	-3,5095	0,2582	< 0,001
Coroa	0,9950	0,3652	0,006
Dispersos	0,8357	0,3266	0,011
Toda superfície	2,0095	0,7542	0,008

Desta forma, a população de referência é o intercepto, com probabilidade de parasitismo de 2,95%, aumentando a incidência de parasitismo se os ovos tiverem a concentração de manchas em formato de coroa e se a distribuição de manchas for dispersa ou estiver em toda a superfície (Fig. 9).

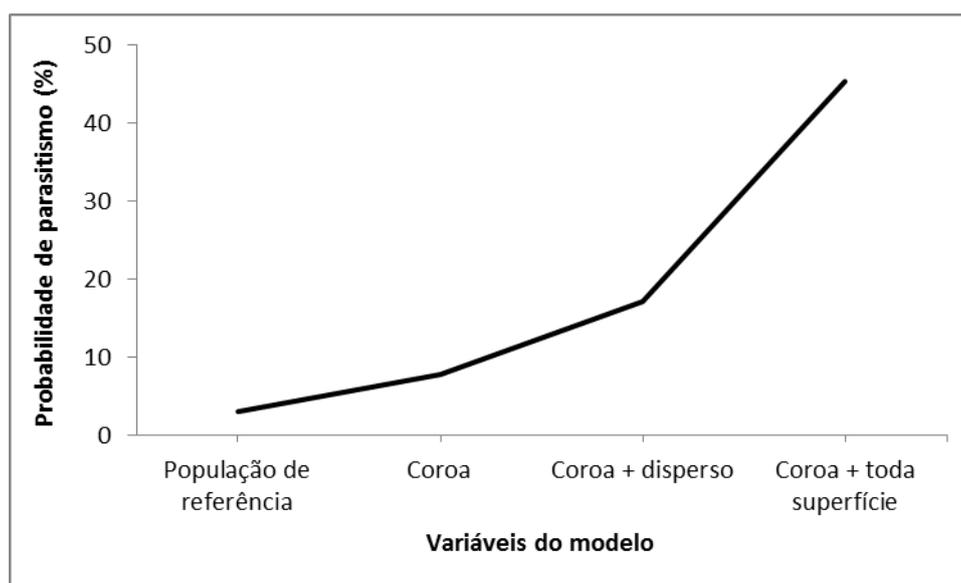


Figura 9. Probabilidade de parasitismo de *Molothrus ater* conforme a adição de variáveis ao modelo.

DISCUSSÃO

Encontramos que *Molothrus bonariensis* e *M. ater* apresentam comportamento diferenciado na seleção de seus hospedeiros. Enquanto *M. bonariensis* seleciona os hospedeiros de acordo com a tribo, as características do ninho e dos ovos do hospedeiro, *M. ater* seleciona de acordo com as características dos ovos. Este é, aparentemente, o primeiro estudo a comparar o parasitismo de duas espécies congêneres de parasitas altamente generalistas em hospedeiros de uma mesma subfamília.

Os dois parasitas possuem estratégias comportamentais semelhantes para encontrar ninhos de hospedeiros, como por exemplo, o uso de poleiros para observar as atividades de construção do ninho, comportamento de *flushing* (fazer barulho próximo ao ninho) e procura ativa (Norman & Robertson, 1975; Gochfeld, 1979; Wiley, 1988; Clotfelter, 1998; Larison *et al.*, 1998; Strausberger, 1998; Ortega, 1998; Hauber & Russo, 2000; Koford *et al.*, 2000; Banks & Martin, 2001; Peer *et al.*, 2005), mas o tipo de ninho selecionado varia entre ambos. *Molothrus bonariensis* teve maior probabilidade de parasitismo em ninhos fechados, corroborando o fato de que a espécie consegue entrar em estruturas complexas, como ninhos fechados ou em cavidades (Friedmann, 1929; Wiley, 1988; Ortega, 1998). Além disso, ninhos fechados ocorrem frequentemente em aves altriciais nos trópicos, proporcionando proteção contra predadores e condições climáticas adversas (Collias & Collias, 1964; Collias, 1997), tornando este tipo de ninho atrativo também para os parasitas. Somando-se a isto, ninhos fechados geralmente levam mais tempo para serem construídos que ninhos abertos (Collias, 1997), possibilitando que todo o processo de construção seja acompanhado pelo parasita, permitindo parasitá-lo no momento que o mesmo

estiver pronto, aumentando suas chances de sucesso (Wiley, 1988). A possibilidade de que o parasita não esteja escolhendo o hospedeiro diretamente, mas que seja consequência de um *imprinting* no tipo de ninho na qual o ninhego foi criado, poderia ser considerada (Mahler *et al.*, 2007). Mas os tipos de ninhos existentes (aberto, fechado e em cavidades) aparecem desde as famílias mais primitivas e ancestrais de Passeriformes (Collias, 1997). E, se a probabilidade de parasitismo é maior em ninhos fechados, então *M. bonariensis* teria se tornado especialista em parasitar espécies que constroem este tipo de ninho, mas não é o que vemos atualmente, dado que o parasita utiliza cerca de 250 espécies de hospedeiros (Lowther, 2011).

Também averiguamos que *M. ater* tem comportamento oposto a *M. bonariensis* (Ortega, 1998; Curson *et al.*, 2010), evitando ninhos fechados, uma vez que todos os ninhos parasitados ocorreram em ninhos abertos. No entanto, embora este tipo de ninho seja o mais parasitado por *M. ater*, o modelo proposto no GLM para esta espécie não considerou o tipo de ninho como uma variável significativa na seleção de hospedeiros, o que seria justificável, pois as espécies da subfamília Fluvicolinae que constroem ninhos fechados estão distribuídas apenas na região Neotropical (Fitzpatrick, 2004). Deste modo, o fato de *M. ater* parasitar ninhos abertos de Fluvicolini é um resultado mais da abundância deste tipo de ninho do que de sua seleção. Vale ressaltar que a abundância de ninhos de hospedeiros afeta as interações entre estes e seus parasitas (Møller & Soler, 2012), logo, a abundância estaria atuando no processo coevolutivo entre hospedeiros e parasitas.

Em *M. bonariensis* foi verificado que quanto maior a altura do ninho, menor a probabilidade de parasitismo, sendo a maior concentração de ninhos

parasitados na faixa de 1,5 m a menos que 3 m. Para *M. ater* a maior quantidade de ninhos parasitados também ocorreu na faixa de 1,5 m a menos que 3 m, mostrando um padrão diferente do encontrado para a espécie em Patten *et al.* (2011), que encontrou maior incidência de parasitismo em alturas entre 10 cm e 100 cm do chão. Mas ainda assim, indicando que o parasita tem uma altura limite para colocar seus ovos. Como já dito, ambas as espécies de parasitas se utilizam de poleiros para encontrar ninhos e, com a utilização destes a probabilidade de parasitismo aumenta (Øien *et al.*, 1996; Larison *et al.*, 1998; Hauber & Russo, 2000), desta forma, os poleiros permitiriam observar determinadas alturas próximas da altura do poleiro, mas restringiriam a visão de ninhos próximos ao solo ou de ninhos numa altura muito acima.

Poucos estudos determinaram que a seleção do parasita é feita baseada na coloração de ovos do hospedeiro (Avilés *et al.*, 2006; Cherry *et al.*, 2007 mas veja Antonov *et al.*, 2012), e nenhum destes para o gênero *Molothrus*. Aqui verificamos que para *M. bonariensis* e *M. ater* o padrão de coloração dos ovos dos hospedeiros também é importante na seleção do hospedeiro, inclusive diferindo entre os dois parasitas. Em *M. bonariensis* a probabilidade de parasitismo aumenta quanto maior o número de tipos de manchas nos ovos do hospedeiro e diminui quando os ovos apresentam manchas em toda a superfície, diminuindo mais ainda se a concentração destas manchas estiver localizada no polo maior. Para *M. ater* encontramos que a probabilidade de parasitismo aumenta se os ovos do hospedeiro apresentarem um padrão de coroa, se as manchas forem distribuídas de forma dispersa ou se forem distribuídas por toda a superfície.

Esta seleção de determinados tipos de ovos de hospedeiros pelos parasitas pode estar relacionada com a tentativa de evitar o reconhecimento e a ejeção de seus ovos pelos hospedeiros. Para o hospedeiro já foi verificada a importância do padrão de coloração para a identificação de ovos do parasita (Fraga, 1985; Mermoz & Reboreda, 1994; Sackmann & Reboreda, 2003; Astie & Reboreda, 2005; Požgayová *et al.*, 2009; Polaciková & Grim, 2010; Polaciková *et al.*, 2011; Stoddard & Stevens, 2011). Desta forma, a resposta do parasita a este comportamento, poderia ser justamente identificar os ovos que são comumente aceitos, e então efetuar a postura dos seus.

Outra explicação estaria relacionada ao quanto os ovos estão destacando os ninhos. Manchas distribuídas de forma dispersa (Fig. 4n) ou em combinação com a formação de coroa (Fig. 4c/4h) são um padrão de coloração que destacam o ovo manchado, tornando-o conspícuo, ou seja, o ovo não se confunde totalmente com o ninho (Hanley *et al.* 2010). Além disso, o fato de ovos com dois ou mais tipos de manchas aumentarem a probabilidade de parasitismo em *M. bonariensis* poderia indicar que estes ovos estão chamando mais a atenção do parasita, por serem diferentes do padrão normalmente encontrado, uma vez que a maioria dos ovos manchados que foram descritos nos trabalhos consultados possuía apenas um tipo de mancha. Ainda que a “Hipótese da Chantagem” (*Blackmail Hypothesis*) afirme que ovos conspícuos aumentam o tempo de permanência do adulto no ninho, isto não impediria completamente o acesso do parasita a ele (Hanley *et al.*, 2010).

O processo coevolutivo é o resultado das interações entre as diferentes espécies e entre estas e o ambiente (disponibilidade de recursos, condições climáticas), interações estas que podem ocorrer com maior ou menor intensidade

(Thompson, 1997; Thompson, 2005; Møller & Soler, 2012). No caso da subfamília Fluvicolinae, sua diversificação ocorreu por volta de 13 milhões de anos atrás (Ohlson *et al.*, 2008) com os gêneros *Empidonax*, *Contopus* e *Sayornis*, pertencentes à tribo Contopini, invadindo o Hemisfério Norte posteriormente (Cicero & Johnson, 2002; Ohlson *et al.*, 2008). É uma subfamília com uma ecologia muito variável e grande variedade de tamanhos, formas e tipos de forrageio (Cicero & Johnson, 2002; Fitzpatrick, 2004). Já *M. bonariensis* e *M. ater* divergiram de *M. aeneus* há 2,8-3,8 milhões de anos (Winfree, 1999; Johnson & Lanyon, 1999; Lanyon & Omland, 1999; Rothstein *et al.*, 2002) tendo seu processo evolutivo ocorrido em presença da subfamília Fluvicolinae. Ainda que a maior probabilidade de parasitismo de *M. bonariensis* ocorrer na tribo Fluvicolini se deva ao fato de que esta tribo tem um número maior de espécies que Contopini na área de distribuição do parasita (Fitzpatrick, 2004), o que torna possível que as espécies de parasitas tenham respostas diferentes, seria justamente a forma como cada parasita respondeu às interações com seus hospedeiros. Como as características de Fluvicolinae são muito variáveis, é de se esperar que o resultado da interação com outras espécies, como *Molothrus*, também produza resultados variáveis.

Um ponto importante a salientar é que o padrão de coloração descrito foi baseado em dados de literatura considerando apenas a visão humana, e as características de um ovo visto por humanos podem ser diferentes de um ovo visto por uma ave devido à sua capacidade de enxergar a luz ultravioleta (UV) (Cherry & Bennett, 2001). A percepção do UV pode aumentar a chance de reconhecimento dos próprios ovos pelo hospedeiro quando em ninhos escuros (Avilés *et al.*, 2006). Diferenças na percepção do brilho também podem ser

notadas, pois já foi verificado que o aumento no brilho aumenta a probabilidade de rejeição dos ovos de *M. bonariensis* quando parasita *Mimus saturninus* (De la Colina *et al.*, 2012). Assim, estudos que considerem UV e brilho poderão fornecer respostas complementares ao nosso estudo.

Nossa intenção era verificar se a seleção de hospedeiros da subfamília Fluvicolinae por *M. bonariensis* e *M. ater* ocorre de acordo com as características dos ninhos e dos ovos de hospedeiros. Verificamos que existe uma diferença na seleção, com *M. bonariensis* considerando a tribo, as características dos ninhos e dos ovos e com *M. ater* considerando apenas as características dos ovos. Explicações para estas diferenças podem estar relacionadas à frequência de determinados tipos de ninho no ambiente, aos processos coevolutivos resultantes das interações entre as espécies parasitas e hospedeiras e a quanto um ovo torna um ninho mais conspícuo. Em estudos futuros sugerimos que os pesquisadores tenham uma maior preocupação em descrever as características visuais dos ovos, pois são informações relevantes para o estudo entre as relações de hospedeiros e parasitas e que também poderiam ser úteis para verificar se uma espécie estaria alterando as características de seus ovos ao longo do tempo em resposta a algum fator biótico ou abiótico.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Antonov A, Stokke BG, Fossøy F, Ranke PS, Liang W, Yang C, Moksnes A, Shykoff J, Røskaft E. 2012.** Are cuckoos maximizing egg mimicry by selecting host individuals with better matching egg phenotypes? *PLoS ONE* **7**: e31704.
- Astie AA, Reboreda JC. 2005.** Creamy-bellied thrush defenses against Shiny cowbird brood parasitism. *Condor* **107**: 788-796.
- Avilés JM, Stokke BG, Moksnes A, Røskaft E, Asmul M, Møller AP. 2006.** Rapid increase in cuckoo egg matching in a recently parasitized Reed warbler population. *Journal of Evolutionary Biology* **19**: 1901-1910.
- Banks AJ, Martin TE. 2001.** Host activity and the risk of nest parasitism by Brown-headed cowbirds. *Behavioral Ecology* **12**: 31-40.
- Borgmann KL, Morrison ML. 2010.** Factors influencing the frequency of nest parasitism by Brown-headed cowbirds in the Northern Sierra Nevada. *Western North American Naturalist* **70**: 137-143.
- Burnham KP, Anderson DR. 2002.** *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag, New York.
- Campobello D, Sealy SG. 2011.** Nest defence against avian brood parasites is promoted by egg-removal events in a cowbird-host system. *Animal Behaviour* **82**: 885-891.
- Cherry MI, Bennett ATD. 2001.** Egg colour matching in an African cuckoo, as revealed by ultraviolet-visible reflectance spectrophotometry. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **268**: 565-571.
- Cherry MI, Bennett ATD, Moskát C. 2007.** Do cuckoos choose nests of Great reed warblers on the basis of host egg appearance? *Journal of Evolutionary Biology* **20**: 1918-1222.
- Cicero C, Johnson NK. 2002.** Phylogeny and character evolution in the *Empidonax* group of tyrant flycatchers (Aves: Tyrannidae): a test of W. E. Lanyon's hypothesis using mtDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **22**: 289-302.
- Clotfelter ED. 1998.** What cues do brown-headed cowbirds use to locate red-winged blackbird host nests? *Animal Behaviour* **55**: 1181-1189.

- Coker DR, Capen DE. 2000.** Distribution and habitat associations of Brown-headed cowbirds in the Green Mountains of Vermont. In: Smith JNM, Cook TL, Rothstein SI, Robinson SL, Sealy SG, eds. *Ecology and Management of Cowbirds and Their Hosts*. University of Texas Press, Texas.
- Collias NE. 1997.** On the origin and evolution of nest building by passerine birds. *Condor* **99**: 253-270.
- Collias NE, Collias, EC. 1964.** The evolution of nest-building in the Weaverbirds (Ploceidae). *Bulletin Ecological Society of America* **40**:113-114.
- Collar NJ, Wege DC, Long AJ. 1997.** Patterns and causes of endangerment in the New World avifauna. *Ornithological Monographs* **48**: 237-260.
- Cruz A, Prather JW, Wiley JW, Weaver PF. 2008.** Egg rejection behavior in a population exposed to parasitism: Village Weavers on Hispaniola. *Behavioral Ecology* **19**: 398-403.
- Curson DR, Goguen CB, Mathews NE. 2010.** Community-level patterns of population recruitment in a generalist avian brood parasite, the Brown-headed cowbird. *Oecologia* **163**: 601-612.
- Davies NB. 2000.** *Cuckoos, cowbirds and other cheats*. T & AD Poyser, London.
- De la Colina MA, Pompilio L, Hauber ME, Reboreda JC, Mahler B. 2012.** Different recognition cues reveal the decision rules used for egg rejection by hosts of a variably mimetic avian brood parasite. *Animal Cognition* **15**: 881-889.
- Dearborn DC. 1998.** Begging behavior and food acquisition by Brown-headed cowbird nestlings. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **43**: 259-270.
- Fiorini VD, Tuero DT, Reboreda JC. 2009.** Shiny cowbirds synchronize parasitism with host laying and puncture host eggs according to host characteristics. *Animal Behaviour* **77**: 561-568.
- Fitzpatrick JW. 2004.** Family Tyrannidae, p. 258–462. In: del Hoyo J, Elliott EA, Christie DA, eds. *Handbook of the Birds of the World Vol. 9, Cotingas to Pipits and Wagtails*. Lynx Edicions.
- Fox J, Weisberg S. 2011.** *An R Companion to Applied Regression*. Sage.
- Fraga RM. 1985.** Host-parasite interactions between Chalk-browed mockingbirds and Shiny cowbirds. *Ornithological Monographs* **36**: 829-844.
- Friedmann H. 1929.** *The cowbirds: a study in the biology of social parasitism*. Charles C. Thomas, Maryland.

- Friedmann H. 1963.** *Host relations of the parasitic cowbirds.* Smithsonian Institution, Washington D.C.
- Gochfeld M. 1979.** Brood parasite and host coevolution: interactions between Shiny cowbird and two species of Meadowlarks. *American Naturalist* **113**: 855-870.
- Goguen CB, Mathews NE. 1996.** Nest desertion by blue-gray gnatcatchers in association with Brown-headed cowbird parasitism. *Animal Behaviour* **52**: 613-619.
- Hahn DC, Hatfield J. S. 2000.** Host selection in the forest interior: cowbirds target ground-nesting species. In: Smith JNM, Cook TL, Rothstein SI, Robinson SL, Sealy SG, eds. *Ecology and Management of Cowbirds and Their Hosts.* University of Texas Press, Texas.
- Hair Jr. JF, Black WC, Babin BJ, Anderson RE, Tatham RL. 2009.** *Análise multivariada de dados.* Bookman, Porto Alegre.
- Hanley D, Doucet SM, Dearborn DC. 2010.** A blackmail hypothesis for the evolution of conspicuous egg coloration in birds. *Auk* **127**: 453-459.
- Hauber ME, Russo SA. 2000.** Perch proximity correlates with higher rates of cowbird parasitism of ground nesting Song sparrow. *Wilson Bulletin* **112**: 150-153.
- Hellmayr CE. 1927.** Catalogue of birds of the Americas and the adjacent islands in Field Museum of Natural History. Part V Tyrannidae – *Field Museum of Natural History* **242**, v. XIII
- Heming NM. 2012.** Estado de conhecimento e padrões de variação de história de vida de Fluvicolinae (Tyrannidae) no Novo Mundo. Tese de doutorado. Brasília: Universidade de Brasília.
- Hosoi AS, Rothstein SI. 2000.** Nest desertion and cowbird parasitism: evidence for evolved responses and evolutionary lag. *Animal Behaviour* **59**: 823-840.
- IUCN. 2012.** IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. Disponível em www.iucnredlist.org (acessado em 04 de Dezembro de 2012).
- Johnson KP, Lanyon SM. 1999.** Molecular systematics of the grackles and allies, and the effect of additional sequence (CytB and ND2). *Auk* **116**: 759-768.
- Kattan GH. 1997.** Shiny cowbirds follow the 'shotgun' strategy of brood parasitism. *Animal Behaviour* **53**: 647-654.

- Klippenstine DR, Sealy SG. 2008.** Differential ejection of cowbird eggs and non-mimetic eggs by grassland passerines. *Wilson Journal of Ornithology* **120**: 667-673.
- Koford RR, Bowen BS, Lokemoen JT, Kruse AD. 2000.** Cowbird parasitism in grassland and cropland in the northern great plains. In: Smith JNM, Cook TL, Rothstein SI, Robinson SL, Sealy SG, eds. *Ecology and Management of Cowbirds and Their Hosts*. University of Texas Press, Texas.
- Kruger O. 2007.** Cuckoos, cowbirds and hosts: adaptations, trade-offs and constraints. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **362**: 1873-1886.
- Kutner MH, Nachtsheim CJ, Neter J, Li W. 2004.** *Applied linear statistical models*. McGraw-Hill/Irwin.
- Lack D. 1968.** *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen.
- Lanyon SM, Omland K. E. 1999.** A molecular phylogeny of the blackbirds (Icteridae): five lineages revealed by cytochrome-B sequence data. *Auk* **116**: 629-639.
- Larison B, Laymon SA, Williams PL, Smith TB. 1998.** Song sparrows vs. cowbird brood parasites: impacts of forest structure and nest-site selection. *Condor* **100**: 93-101.
- Liang W, Yang C, Antonov A, Fossøy F, Stokke BG, Moksnes A, Røskaft E, Shykoff JA, Møller AP, Takasu F. 2012.** Sex roles in egg recognition and egg polymorphism in avian brood parasitism. *Behavioral Ecology* **23**: 397-402.
- Lowther PE. 2011.** Lists of victims and hosts of the parasitic cowbirds (*Molothrus*). The Field Museum. Disponível em <http://fieldmuseum.org/sites/default/files/Molothrus-02nov2012.pdf> (acessado em 26 de Novembro de 2012).
- Mahler B, Confalonieri VA, Lovette IJ, Reboreda JC. 2007.** Partial host fidelity in nest selection by the Shiny cowbird (*Molothrus bonariensis*), a highly generalist avian brood parasite. *Journal of evolutionary biology* **20**: 1918-1923.
- Martinez-de la Puente J, Merino S, Moreno J, Tomás G, Morales J, Lobato E, García-Fraile S, Martínez J. 2007.** Are eggshell spottiness and colour indicators of health and condition in blue tits *Cyanistes caeruleus*? *Journal Avian Biology* **38**: 377-384.

- Mason P. 1986.** Brood parasitism in a host generalist, the Shiny Cowbird: II. Host selection. *Auk* **103**: 61-69.
- Mason P, Rothstein SI. 1986.** Coevolution and avian brood parasitism: Cowbird eggs show evolutionary response to host discrimination. *Evolution* **40**: 1207-1214.
- Mermoz ME, Reboreda JC. 1994.** Brood parasitism of the Shiny Cowbird, *Molothrus bonariensis*, on the Brown-and-yellow Marshbird, *Pseudoleistes virescens*. *Condor* **96**: 716-721.
- Mermoz ME, Reboreda JC. 1996.** New host for a specialized brood parasite, the Screaming Cowbird. *Condor* **98**: 630-632.
- Møller AP, Soler JJ. 2012.** A coevolutionary framework based on temporal and spatial ecology of host-parasite interactions: A missing link in studies of brood parasitism. *Chinese Birds* **3**: 259–273.
- Norman RF, Robertson RJ. 1975.** Nest-searching behavior in the Brown-headed cowbird. *Auk* **92**: 610-611.
- Øien IJ, Honza M, Moksnes A, Røskaft E. 1996.** The risk of parasitism in relation to the distance from Reed warbler nest to Cuckoo perches. *Journal of Animal Ecology* **65**: 147-153.
- Oniki Y, Willis EO. 2002.** *Bibliography of Brazilian birds: 1500-2002*. Divisa Editora.
- Ohlson J, Fjeldså J, Ericson GP. 2008.** Tyrant flycatchers coming out in the open: phylogeny and ecological radiation of Tyrannidae (Aves, Passeriformes). *Zoologica Scripta* **37**: 315-335.
- Ortega CP. 1998.** *Cowbirds and other brood parasites*. University of Arizona Press.
- Patten MA, Reinking DL, Wolfe DH. 2011.** Hierarchical cues in brood parasite nest selection. *Journal of Ornithology* **152**: 521-532.
- Payne RB. 1977.** The ecology of brood parasitism in birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* **8**: 1-28.
- Payne RB. 1998.** Brood parasitism in birds: strangers in the nest. *BioScience* **48**: 377-386.
- Payne RB, Payne LL. 1998.** Brood parasitism by cowbirds: risks and effects on reproductive success and survival in indigo buntings. *Behavioral Ecology* **9**: 64-73.

- Peer BD, Bollinger EK. 2000.** Why do female Brown-headed cowbirds remove host eggs? A test of the incubation efficiency hypothesis. In: Smith JNM, Cook TL, Rothstein SI, Robinson SL, Sealy SG, eds. *Ecology and Management of Cowbirds and Their Hosts*. University of Texas Press, Texas.
- Peer BD, Rothstein SI, Kuehn MJ, Fleischer RC. 2005.** Host defenses against cowbird (*Molothrus* spp.) parasitism: implications for cowbird management. In: Ortega CP, Chace JF, Peer BD, eds. *Management of cowbirds and their hosts: balancing science, ethics, and mandates*. Ornithological Monographs **57**: 84-97.
- Peer BD, Hawkins LR, Steinke EP, Bollinger PB, Bollinger EK. 2006.** Eastern Bluebirds eject Brown-headed Cowbird eggs. *Condor* **108**: 741-745.
- Peterson AP. 2011.** Birds of the World – current valid scientific avian names. Zoological nomenclature resource. Disponível em <http://www.zoonomen.net> (acessado em 10 de setembro de 2012).
- Plenge MA. 2011a.** Bibliography of the birds of Peru. Part 1. 1590 - 2000. *Boletim UNOP*. Disponível em <https://sites.google.com/site/boletinunop/compendio>.
- Plenge MA. 2011b.** Bibliography of the birds of Peru. Part 2. 2001 - 2011. *Boletim UNOP*. Disponível em <https://sites.google.com/site/boletinunop/compendio>.
- Polaciková L, Honza M, Procházka P, Topercer J, Stokkes BG. 2007.** Colour characteristics of the blunt egg pole: cues for recognition of parasitic eggs as revealed by reflectance spectrophotometry. *Animal Behaviour* **74**: 419-427.
- Polaciková L, Procházka P, Cherry MI, Honza M. 2009.** Choosing suitable hosts: common cuckoos *Cuculus canorus* parasitize great reed warblers *Acrocephalus arundinaceus* of high quality. *Evolutionary Ecology* **23**: 879-891.
- Polaciková L, Grim T. 2010.** Blunt egg pole holds cues for alien egg discrimination: experimental evidence. *Journal Avian Biology* **41**: 111-116.
- Polaciková L, Hauber ME, Procházka P, Cassey P, Honza M, Grim T. 2011.** A sum of its individual parts? Relative contributions of different eggshell regions to intraclutch variation in birds. *Journal Avian Biology* **42**: 370-373.
- Požgayová M, Procházka P, Honza M. 2009.** Sex-specific defence behaviour against brood parasitism in a host with female-only incubation. *Behavioural Processes* **81**: 34-38.

- R Development Core Team. 2011.** *R: A language and environment for statistical computing.* R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em <http://www.R-project.org/>.
- Rands SA. 2012.** Mobbing and sitting tight at the nest as methods of avoiding brood parasitism. *Interface Focus* 2: 217-225.
- Remsen JV, Cadena CD, Jaramillo A, Nores M, Pacheco JF, Robbins MB, Schulenberg TS, Stiles FG, Stotz DF, Zimmer J. 2012.** *A classification of the bird species of South America.* American Ornithologists' Union. South American Classification Committee American Ornithologists' Union. Disponível em <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html> (acessado em 05 de janeiro de 2013).
- Rivers JW, Briskie JV, Rothstein S I. 2010.** Have brood parasitic cowbird nestlings caused the evolution of more intense begging by host nestlings? *Animal Behaviour* 80: e1-e5.
- Rothstein SI. 1975a.** An experimental and teleonomic investigation of avian brood parasitism. *Condor* 77: 250-271.
- Rothstein SI. 1975b.** Mechanisms of avian egg-recognition: do birds know their own eggs? *Animal Behaviour* 23: 268-278.
- Rothstein SI. 1990.** A model for coevolution: avian brood parasitism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 481-508.
- Rothstein SI, Patten MA, Fleischer RC. 2002.** Phylogeny, specialization, and brood parasite-host coevolution: some possible pitfalls of parsimony. *Behavioral Ecology* 13: 1-10.
- Sackmann P, Reboreda JC. 2003.** A comparative study of Shiny cowbird parasitism of two large hosts, the Chalk-browed mockingbird and the Rufous-bellied thrush. *Condor* 105: 728-736.
- Sealy SG. 1995.** Burial of cowbird eggs by parasitized yellow warblers: an empirical and experimental study. *Animal Behaviour* 49: 877-889.
- Smith JNM, Rothstein SI. 2000.** Brown-headed cowbird as a model system for studies of behavior, ecology, evolution, and conservation biology. In: Smith JNM, Cook TL, Rothstein SI, Robinson SL, Sealy SG, eds. *Ecology and Management of Cowbirds and Their Hosts.* University of Texas Press, Texas.

- Spottiswoode CN, Stevens M. 2010.** Visual modeling shows that avian host parents use multiple visual cues in rejecting parasitic eggs. *PNAS* **107**: 8672-8676.
- Stoddard MC, Stevens M. 2011.** Avian vision and the evolution of egg color mimicry in the common cuckoo. *Evolution* **65**: 2004-2013.
- Strausberger BM. 1998.** Evident nest-searching behavior of female Brown-headed cowbirds while attended by males. *Wilson Bulletin* **110**: 133-136.
- Strausberger BM, Rothstein SI. 2009.** Parasitic cowbirds may defeat host defense by causing rejecters to misimprint on cowbird eggs. *Behavioral Ecology* **20**: 691-699.
- Takasu F. 2004.** How many eggs should be laid in one's own nest and other's in intra-specific brood parasitism? *Population Ecology* **46**: 221-229.
- Thompson JN. 1997.** Evaluating the dynamics of coevolution among geographically structured populations. *Ecology* **78**: 1619-1623.
- Thompson JN. 2005.** *The geographic mosaic of coevolution*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Venables WN, Ripley BD. 2002.** *Modern Applied Statistics with S*. Springer.
- Wiley JW. 1988.** Host selection by the Shiny cowbird. *Condor* **90**: 289-303.
- Winfree R. 1999.** Cuckoos, cowbirds and the persistence of brood parasitism. *TREE* **14**: 338-343.
- Yom-Tom Y. 1980.** Intraspecific nest parasitism in birds. *Biological Reviews* **55**: 93-108.
- Yom-Tom Y, Geffen E. 2006.** On the origin of brood parasitism in altricial birds. *Behavioral Ecology* **17**: 196-205.
- Zar JH. 2010.** *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey.
- Zuur AF, Ieno EM, Smith GM. 2007.** *Analysing Ecological Data*. Springer.
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM. 2009.** *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer

ANEXO 1 – Base bibliográfica utilizada nas análises

- Aguilar TM, Leite LO, Marini MÂ. 1999.** Biologia da nidificação de *Lathrotriccus euleri* (Cabanis, 1968) (Tyrannidae) em fragmentos de mata de Minas Gerais. *Ararajuba* **7**: 125-133.
- Allen JA. 1893.** On a collection of Birds from Chapada, Matto Grosso, Brazil made by M. H. A. Smith Part III e IV. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **4**: 107-158.
- Allen JA. 1905.** Supplementary notes on birds collected in the Santa Marta District, Colombia, by Herbert H. Smith, with description of nests and eggs. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **21**: 275-295.
- Alvarez Del Toro M. 1965.** The nesting of the belted flycatcher. *Condor* **67**: 339-343.
- Alves VS, Soneghet MLL. 1999.** Ninhos, ovos e filhotes de *Ochthornis littoralis* (Passeriformes: Tyrannidae). *Ararajuba* **7**: 27-29.
- Andors AV, Vuilleumier F. 1996.** Breeding of *Agriornis murina* (Aves: Tyrannidae) in Patagonia, with comments on its habitat preferences and taxonomic position. *Ornitologia Neotropical* **7**: 109-118.
- Andors AV, Vuilleumier F. 1998.** Observations on the distribution, behavior, and comparative breeding biology of *Neoxolmis rufiventris* (Aves: Tyrannidae). *American Museum Novitates* **3220**: 1-32.
- Andrade MA. 1996.** Observações sobre ninhos e ovos de algumas aves em Minas Gerais. *Atualidades Ornitológicas* **74**: 13-14.
- Anjos L. 1984.** Aspectos etológicos do *Myiophobus fasciatus* (Aves-Tyrannidae) no estado do Paraná, Brasil. *Arquivos de Biologia y Tecnologia* **27**: 401-405.
- Aplin OV. 1894.** On the birds of Uruguay. *Ibis* **36**: 149-215.
- Areta JI, Bodrati A. 2008.** Movimientos estacionales y afinidad filogenética de la Viudita Coluda (*Muscipipra vetula*). *Ornitologia Neotropical* **19**: 201-211.
- Babarskas M, Lanús BL. 1993.** Nidos nuevos e poco conocidos para la provincia de Buenos Aires. *Nuestras Aves* **28**: 27-28.
- Baird SF, Brewer TM, Ridgway R. 1874.** *A history of North American birds*. Vol. 2, Land birds, Little, Brown and Company.

- Bancroft G. 1930.** The Breeding Birds of Central Lower California. *Condor* **32**: 20-49.
- Belcher C, Smooker GD. 1937.** Birds of the Colony of Trinidad and Tobago. Part V. *Ibis* XIV **1**: 225-550.
- Black EW. 1897.** Nesting habits of *Empidonax insulicola*. *Auk* **14**: 405-406.
- Blake ER. 1956.** A collection of Panamanian nests and eggs. *Condor* **58**: 386-388.
- Bond J. 1941.** Nidification of the birds of Dominica, B. W. I. *Auk* **58**: 364-375.
- Bond J, De Schauensee RM. 1942.** The Birds of Bolivia. Part I. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* **94**: 307-391.
- Borrero JI. 1972.** Historia natural de titiribí, *Pyrocephalus rubinus* (Aves, Tyrannidae) en Colombia, con notas sobre su distribución. *Mitteilungen Instituto Colombo-Alemán de Investigaciones Científicas*. **6**: 113-133.
- Borrero JI, Olivares, A, Hernandez J. 1962.** Notas sobre aves de Colombia. *Caldasia* **7**: 52-86.
- Bowles JH, Decker FR. 1927.** A comparative field study of Wright's and Hammond's Flycatchers. *Auk* **44**: 524-528.
- Brandt AE. 1947.** The rearing of a cowbird by Acadian flycatchers. *Wilson Bulletin* **59**: 79-83.
- Brewer TM. 1879.** Notes on the Nests and eggs of the eight North American species of Empidonances. *Proceeding of the United States National Museum* **2**: 1-10.
- Casas A, Garcia A, De la Peña MR. 1990.** Contribucion al conocimiento del nido de *Ochthoeca parvirostris*. *El Hornero* **13**: 159.
- Cawkell EM, Hamilton JE. 1961.** The birds of the Falkland Ilands. *Ibis* **103**: 1-27.
- Chapman FM. 1912.** *Birds of eastern North America*. D. Appleton and Company.
- Cherrie GK. 1895.** *Exploraciones zoológicas efectuadas en el Valle del rio Naranjo en al año de 1893: aves*. Anales del Instituto Físico-geográfico Nacional (Costa Rica), Vol. **6**. No. 1893.
- Cherrie GK. 1916.** A contribution to the ornithology of the Orinoco region. *Science Bulletin of the Museum of the Brooklyn Institute of Arts and Sciences* **2**: 133-374.
- Chubb C. 1910.** On the birds of Paraguay - Part IV. *Ibis* **52**: 571-647.

- Collins CT, Ryan TP. 1995.** The biology of the Cinnamon Flycatcher *Pyrrhomyias cinnamomea* in Venezuela. *Ornitologia Neotropical* **6**: 19-25.
- Conrad KF, Robertson RJ. 1993.** Patterns of parental provisioning by Eastern Phoebes. *Condor* **95**: 57-62.
- Cory CB. 1909.** The birds of Illinois and Wisconsin. *Fieldiana Zoological Series* **131** vol IX.
- Cruz A, Andrews RW. 1997.** The breeding biology of the Pied Water-Tyrant and its interactions with the Shiny Cowbird in Venezuela. *Journal of Field Ornithology* **68**: 91-97.
- Dalgleish JJ. 1881.** Notes on a collection of birds and eggs from central Uruguay. *Proceedings of the Royal Physical Society of Edinburgh* **6**: 232-254.
- Dalgleish JJ. 1884.** Notes on a second collection of birds and eggs from central Uruguay. *Proceedings of the Royal Physical Society of Edinburgh* **8**: 77-88.
- Darwin C. 1838.** *The Zoology of the Voyage of the Beagle, under the command of Capt. Fitzroy, during the years 1832 to 1836. Part III. - Birds, described by John Gould, with A Notice of their Habits and Ranges, by Charles Darwin, and with an Anatomical Appendix, by T. C. Eyton.* Smith, Elder e Co., London
- Davis J, Fiesler GF, Davis BS. 1963.** The breeding biology of the Western Flycatcher. *Condor* **65**: 337-382.
- Dawson WL. 1923.** *The birds of California. Vol. I. e II.* South Moulton Co.
- De La Peña MR. 1987.** *Nidos y huevos de aves argentinas.* Ed. Talleres Gráficos Lux.
- De La Peña MR. 2001.** Nidificación de algunas especies de aves en el este de la provincia de Catamarca, Argentina. *Hornero* **16**: 17-21.
- De La Peña MR. 2005.** *Reproducción de las aves Argentinas (con descripción de pichones).* L.O.L.A. (Literature of Latin America).
- Di Giacomo A. G. 2005.** Aves de la Reserva El Bagual. *Temas de Natura y Conservacion* **4**: 201-465.
- Di Giacomo AS, Di Giacomo AG. 2004.** Extinción, historia natural y conservación de las poblaciones del Yetapá de Collar (*Alectrurus risora*) en la Argentina. *Ornitologia Neotropical* **15**: 145-157.
- Dickey DR, Van Rossem AJ. 1938.** The birds of El Salvador. *Museum of Natural History, Zoological series* 23.

- Dinelli L. 1918.** Notas biológicas sobre aves del noroeste de la República Argentina. *Hornero* **1**: 140-147.
- Dobbs RC. 2005.** Breeding biology of Dusky Flycatchers in a southern Utah mixed conifer-aspen woodland. *Journal of Field Ornithology* **76**: 183-192.
- Dyrz A, Greeney HF. 2010.** Breeding ecology of the Smoke-colored Pewee (*Contopus fumigatus*) in northeastern Ecuador. *Ornitologia Neotropical* **21**: 489-495.
- Eddy NA. 1880.** Nest and eggs of the Yellow-bellied Flycatcher (*Empidonax flaviventris*). *Bulletin of the Nuttall Ornithological Club* **5**: 241.
- Euler C. 1900.** Descrição de ninhos e ovos das aves do Brasil. *Revista do Museu Paulista* **4**: 9-148.
- Ewert D. 1975.** Notes on nests of four avian species from the coastal cordillera of Venezuela. *Wilson Bulletin* **87**: 105-106.
- Fernandes VM, Tomaz VC, Alves MAS. 2007.** Reprodução da lavadeira-mastacara *Fluvicola nengeta* (Aves: Tyrannidae) em área urbana no Rio de Janeiro, RJ. *Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil, Caxambu, MG*.
- Ffrench R. 1991.** *A guide to the birds of Trinidad and Tobago*. Second Edition. Cornell University Press.
- Fontana CS. 1997.** Description of the nest and eggs of the Black-and-white Monjita *Heteroxolmis dominicana*. *Cotinga* **8**: 79-81.
- Fontana CS, Joenck CM, Mähler Jr. JKF. 2000.** Description of the nest and eggs of the Shear-tailed Gray-Tyrant (*Muscipipra vetula*) and considerations on its historical ecology implications. *Ornitologia Neotropical* **11**: 169-172.
- Fraga RM. 1983.** Notas sobre la conducta y nidificación de la mosqueta *Myiophobus fasciatus* en Buenos Aires, Argentina. *Hornero* **12**: 96-106.
- Fraga RM. 2003.** Distribution, natural history and conservation of the Black-and-White Monjita (*Heteroxolmis dominicana*) in Argentina, a species vulnerable to extinction. *Ornitologia Neotropical* **14**: 145-156.
- Friedmann H. 1927.** Notes on some Argentina birds. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard* **68**: 137-236.
- Friedmann H. 1929.** *The cowbirds: A study in the biology of social parasitism*. Charles Thomas Co.
- Friedmann H. 1963.** *Host relations of the parasitic Cowbirds*. Smithsonian Institution.

- Gibson E. 1880.** Ornithological notes from the neighborhood of Cape San Antonio, Buenos Aires. *Ibis* **22**: 1-38.
- Gibson E. 1918.** XXII - Further ornithological notes from the neighbourhood of Cape San Antonio, province of Buenos Aires. Part I. Passeres. *Ibis* **60**: 363-415.
- Goodall JD, Johnson AW, Philippi RA. 1946.** *Las aves de Chile. Su conocimiento y sus costumbres*. Vol 1. - Platt. Est. Graf., Buenos Aires.
- Greeney HF. 2007.** Observations on nesting biology and natural history of Slaty-backed Chat-tyrant (*Ochthoeca cinnamomeiventris*) with a description of nestling growth and plumage development. *Boletín SAO* **17**: 10-16.
- Greeney HF, Dobbs RC, Juiña M, Lysinger M. 2005.** Nests and eggs of Olive-chested Flycatcher (*Myiophobus cryptoxanthus*) in Eastern Ecuador, with comments on breeding of Bran-colored Flycatcher (*M. fasciatus*) in Western Ecuador. *Boletín de la Sociedad Antioqueña de Ornitología* **15**: 89-99.
- Greeney HF, Nunnery T. 2006.** Notes on the breeding of north-west Ecuadorian birds. *Bulletin of British Ornithologists' Club* **126**: 38-45.
- Greeney HF, Gelis RA. 2008.** Further breeding records from the Ecuadorian Amazonian lowlands. *Cotinga* **29**: 62-68.
- Greeney HF, Martin PR, Gelis RA, Solano-Ugalde A, Bonier F, Freeman B, Miller ET. 2011.** Notes on the breeding of high-Andean birds in northern Ecuador. *Bulletin of British Ornithologists' Club* **131**: 24-31.
- Gross AO. 1964.** Nesting of the Black-tailed Flycatcher on Barro Colorado Island. *Wilson Bulletin* **76**: 248-266.
- Guaraldo AC. 2006.** Descrição de um ninho de *Myiobius barbatus* (Aves: Tyrannidae). In: *XIV Congresso Brasileiro de Ornitologia*, Ouro Preto, Brasil.
- Hannely EC, Greeney HF. 2008.** Observations on the nestling and parental care of the Yellow-bellied Chat-Tyrant (*Ochthoeca diadema*) in eastern Ecuador. *Ornitologia Neotropical* **19**: 149-152.
- Harrison BG. 1928.** Notes on a few days spent in Brazil and Uruguay. *Oologists' Record* **3**: 19-24.
- Hartert E, Venturi, S. 1909.** Notes sur les oiseaux de la République Argentine. *Novitates Zoologicae* **16**: 159-267.
- Haverschmidt F. 1965.** *Molothrus bonariensis* Parasitizing *Fluvicola pica* and *Arundinicola leucocephala* in Surinam. *Auk* **82**: 508-509.

- Haverschmidt F. 1968.** *Birds of Surinam*. Oliver e Boyd, Edinburgo.
- Hellebrekers WJ. 1942.** Revision of the Penard oological collection from Surinam. *Zoologische Mededeeling* **24**: 267.
- Hellmayr CE. 1932.** The Birds of Chile. *Field Museum of Natural History Zoological Series* **19**: 1-472.
- Holland AH, Sclater PL. 1893.** XLIV - Field-notes on the birds of Estancia Sta. Elena, Argentine Republic.- Part I. *Ibis* **35**: 483-488.
- Holtz L. 1870.** Beschreibung sudamerikanischer Vogel-Eier. *Journal für Ornithologie* **103**: 1-24.
- Hoy G. 1980.** Nota sobre la nidobiología de la "Dormilona cenicienta" *Muscisaxicola cinerea argentina* Hellmayr (Aves, Tyrannidae). *Historia Natural* **25**: 180.
- Hoy G, Ottow J. 1964.** Biological and oological studies of the Molothrine Cowbirds (Icteridae) of Argentina. *Auk* **81**: 186-203.
- Hudson WH. 1920.** *Birds of La Plata*. Dutton, New York.
- Ihering HVon. 1914.** Novas contribuições para a ornitologia do Brasil. *Revista do Museu Paulista* **9**: 411- 448.
- Kiff LF, Marin AM, Sibley FC, Matheus, JC, Schmitt NJ. 1989.** Notes on the nests and eggs of some Ecuadorian birds. *Bulletin of British Ornithologists' Club* **109**: 25-31.
- Kirwan GM. 2009.** Notes on the breeding ecology and seasonality of some Brazilian birds. *Revista Brasileira de Ornitologia* **17**: 121–136.
- Knowlton JL. 2010.** Breeding records of birds from Tumbesian region of Ecuador. *Ornitologia Neotropical* **21**: 109-129.
- Lawrence GN. 1874.** List of the Birds of Western Mexico. With notes on their habits, etc. By Col. A. J. Grayson. *Memoirs of the Boston Society of Natural History* **2**: 265-319.
- Lima PC. 2006.** Aves do litoral norte da Bahia. *Atualidades Ornitológicas* **134**: 29.
- Luciano E, Fernandes PA, Melo C. 2006.** Cuidado parental de *Fluvicola nengeta* (Tyrannidae, Aves) em ambiente urbano. *Resumos do VII Congresso de Ecologia do Brasil*, Caxambu, MG.
- Maclean GL. 1969.** The nest and eggs of the Chocolate Tyrant *Neoxolmis rufiventris* (Vieillot). *Auk* **86**: 144-145.

- Marchant S. 1960.** The breeding of some S.W. Ecuadorian birds. *Ibis* **102**: 349-382, 584-599.
- Marini MÂ, Borges FJA, Lopes LE, Sousa NOM, Gressler DT, Santos LR, Paiva LV, Duca C, Manica LT, Rodrigues SS, França LF, Costa PM, França LC, Heming NM, Silveira MB, Pereira ZP, Lobo Y, Medeiros RCS, Roper JJ. 2012.** Breeding biology of birds in the cerrado of central Brazil. *Ornitologia Neotropical* **23**: 385-405.
- Mason P. 1985.** The nesting biology of some Passeriformes of Buenos Aires, Argentina. *Ornithological Monographs* **36**: 954-972.
- Masramón O. 1969.** Contribución al estudio de las aves de San Lu s. *Hornero* **11**: 33-45.
- Maugueri FG. 2006a.** Ampliaci n del rango de distribuci n y descripci n de aspectos reproductivos de cuatro especies de aves en el sudoeste de la provincia de Buenos Aires. *Cotinga* **25**: 43-46.
- Maugueri FG. 2006b.** Notas sobre la nidificaci n de la Dormilona Canela (*Muscisaxicola capistratus*: Tyrannidae) en el norte de la Patagonia, Argentina. *Ornitologia Neotropical* **17**: 155-158.
- Mezquida ET. 2000.** Ecolog a reproductiva de un ensamble de aves del desierto del Monte central, Argentina. Ph. D. Thesis. Madrid: Universidad Aut noma de Madrid.
- Moore RT. 1940.** Notes on middle American Empidonaces. *Auk* **57**: 349-389.
- Murphy MT. 1994.** Breeding patterns of Eastern Phoebes in Kansas: adaptive strategies or physiological constraint? *Auk* **111**: 617-633.
- Nauman ED. 1923.** Peculiar nesting habits of some birds. *Wilson Bulletin* **20**: 221-222.
- Naumburg EMB. 1930.** Birds of Mato Grosso, Brazil. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **60**: 1-432.
- Nores M, Salvador SA. 1990.** Descripci n del nido y huevos del Gaucho Chico (*Agriornis murina*). *Hornero* **13**: 161-162.
- Oates EW, Reid SG. 1903.** *Catalogue of the collection of birds' eggs in the British Museum. Vol III.* London: British Museum.
- Oniki Y, Willis EO. 1983.** A study of breeding birds of the Bel m area, Brazil: VI: Tyrannidae. *Ci ncia e Cultura* **35**: 1880-1885.

- Pacheco S, Simon JE. 1995.** Variações no padrão de nidificação de *Fluvicola nengeta* Linnaeus, 1766 (Aves, Tyrannidae). *Revista Brasileira de Biologia* **55**: 609-615.
- Penard FP, Penard AP. 1910.** *De Vogels van Guyana (Suriname, Cayenne en Demerara)*. Gravenhage, Martinus Nijhoff.
- Pereyra JA. 1932.** Notas ornitológicas del mes de diciembre de 1931. *Hornero* **5**: 65-69.
- Pereyra JA. 1937.** Contribución al estudio y observaciones ornitológicas de la zona norte de la gobernación de La Pampa. *Memorias del Jardín Zoológico de La Plata* **7**: 197-326.
- Peters JL. 1923.** Notes on some summer birds of northern Patagonia. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* **65**: 277-337.
- Philippi RA, Landbeck L. 1865.** Beiträge zur Ornithologie Chiles. *Archiv für Naturgeschichte* **31**: 56-106.
- Pichorim M, Bornschein MR, Reinert BL. 1996.** Aspectos da biologia reprodutiva de *Knipolegus nigerrimus* (Tyrannidae). *Ararajuba* **4**: 29-31.
- Pinto OMO. 1953.** Sobre a coleção Carlos Estevão de peles, ninhos e ovos das aves de Belém (Pará). *Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia* **11**: 111-224.
- Purdie HA. 1878.** The nest and eggs of the Yellow-bellied Flycatcher (*Empidonax flaviventris*). *Bulletin of the Nuttall Ornithological Club* **3**: 166-168.
- Ramo C, Busto B. 1984.** Nidificación de los Passeriformes en los llanos de Apure (Venezuela). *Biotropica* **16**: 59-68.
- Reed CA. 1965.** *North American birds eggs. Rev. ed, Illustrating in natural size the eggs of nearly every species of North American bird.* Rev. and with a new pref. by Paul A. Buckley. Doubleday, Page & company, New York.
- Rocha FD. 1911.** Zoologia: Catálogo da coleção de ninhos e ovos: Ninhos e ovos de aves do Ceará. *Boletim do Museu Rocha*, Fortaleza **1**: 5-26.
- Russell HN, Jr Woodbury AM. 1941.** Nesting of the Gray Flycatcher. *Auk* **58**: 28-37.
- Saibene CA. 1988.** Notas sobre la nidificación del Peutrén *Colorhamphus parvirostris* (Tyrannidae). *Garganchillo* **5**: 7-8.
- Salvador AS, Narosky S. 1998.** *Nidificación de las aves Argentinas.* Asociación Ornitológica del Plata.

- Sclater PL. 1860.** List of Birds collected by Mr. Fraser in the vicinity of Quito, and during excursions to Pichincha and Chimborazo, with Notes and Descriptions of New Species. *Proceedings of the Zoological Society of London* **28**: 73-82.
- Sclater PL, Salvin O. 1879.** On the birds collected by T. K. Salmon in the state of Antioquia, United States of Colombia. *Proceedings of the Zoological Society of London* **1879**: 486-550.
- Sclater PL, Hudson WH. 1888.** *Argentine Ornithology. A descriptive catalogue of the birds of the Argentine Republic. Vol. 1: Passeres.* R. H. Porter, London
- Serié P, Smyth CH. 1923.** Notas sobre aves de Santa Elena (Entre Rios). *Hornero* **3**: 37-55.
- Skinner KL. 1924.** Notes on eggs from Minas Geraes, Brazil. *Oologists* **4**: 11-20.
- Skutch AF. 1960.** *Life histories of Central American birds II. Pacific Coast Avifauna* N° 34. Cooper Ornithological Society, Berkeley, California.
- Skutch AF. 1981.** *New studies of tropical American birds.* Nuttall Ornithological Society No. 19. Cambridge, Massachusetts.
- Smyth CH. 1928.** Descripción de una colección de huevos de aves argentinas. *Hornero* **4**: 125-152.
- Spaulding FB. 1887.** Nesting of the Yellow-bellied Sapsucker in New Hampshire. *Ornithologist and Oölogist* **12**: 133-134.
- Spinuzza JM, Alzogaray S, Giménez J. 2009.** Nuevos registros de nidificación del Peutrén (*Colorhamphus parvirostris*), en el Parque Nacional Lanín y consideraciones sobre su comportamiento. *Nótulas Faunísticas* **30**: 1-7.
- Stahlecker DW. 1999.** Wide disparity in age of nestlings in a Say's Phoebe nest from New Mexico. *The Southwestern Naturalist* **44**: 540-542.
- Stone W. 1918.** Dr. Dixon's life and services to the Academy Birds of the Panama Canal Zone, with special reference to a collection made by Mr. Lindsey L. Jewel. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* **70**: 239-280.
- Taczanowski Par L. 1879.** Liste des oiseaux recueillis au nord du Pérou par MM. Stolzmann et Jelski en 1878. *Proceedings of the Zoological Society of London* **1879**: 220-245.
- Tomaz VC, Fernandes VM, Alves MAS. 2009.** Reprodução de *Fluvicola nengeta* (Tyrannidae) em área urbana da cidade do Rio de Janeiro, RJ, Brasil. *Revista Brasileira de Ornitologia* **17**: 70-72.

- Walkinshaw LH. 1966a.** Studies of the Acadian Flycatcher in Michigan. *Bird-Banding* **37**: 227-257.
- Walkinshaw LH. 1966b.** Summer biology of Traill's Flycatcher. *Wilson Bulletin* **78**: 31-46.
- Wetmore A. 1972.** *The Birds of the Republic of Panamá*. Part 3. Smithsonian Institute Press.
- White EW. 1882.** Notes on Birds Collected in the Argentine Republic. *Proceedings of the Zoological Society of London* **50**: 591-636.
- Wolf BO. 1991.** The reproductive biology and natural history of the black phoebe (*Sayornis nigricans* Swainson) in central California. Master's Thesis. California State Univ., San Jose.
- Young CG. 1925.** XX - Notes on nests and eggs of some British Guiana birds. *Ibis* **67**: 465-475.
- Zotta AR. 1939.** Otras adiciones a la avifauna argentina. *Hornero* **7**: 243-255.

ANEXO 2 – Lista das espécies de Fluvicolinae encontradas na literatura com tipo de ninho e quantidade de ninhos parasitados e não parasitados.

Tribo	Espécie	Tipo de ninho	Parasitado	Não parasitado
Contopini	<i>Cnemotriccus fuscatus</i>	Aberto	0	1
Contopini	<i>Contopus cinereus</i>	Aberto	0	20
Contopini	<i>Contopus cooperi</i>	Aberto	0	12
Contopini	<i>Contopus fumigatus</i>	Aberto	0	10
Contopini	<i>Contopus latirostris</i>	Aberto	0	1
Contopini	<i>Contopus pertinax</i>	Aberto	0	4
Contopini	<i>Contopus sordidulus</i>	Aberto	1	5
Contopini	<i>Contopus virens</i>	Aberto	0	13
Contopini	<i>Empidonax difficilis</i>	Cavidade	0	80
Contopini	<i>Empidonax flavescens</i>	Aberto	0	3
Contopini	<i>Empidonax flaviventris</i>	Cavidade	0	219
Contopini	<i>Empidonax fulvifrons</i>	Aberto	0	6
Contopini	<i>Empidonax hammondii</i>	Aberto	0	13
Contopini	<i>Empidonax minimus</i>	Aberto	0	36
Contopini	<i>Empidonax oberholseri</i>	Aberto	0	37
Contopini	<i>Empidonax traillii</i>	Aberto	6	140
Contopini	<i>Empidonax virens</i>	Aberto	16	172
Contopini	<i>Empidonax wrightii</i>	Aberto	0	13
Contopini	<i>Hirundinea ferruginea</i>	Aberto	0	2
Contopini	<i>Lathrotriccus euleri</i>	Aberto	0	46
Contopini	<i>Myiobius atricaudus</i>	Fechado	0	7
Contopini	<i>Myiobius barbatus</i>	Fechado	0	32
Contopini	<i>Myiobius sulphureipygius</i>	Fechado	0	9

Contopini	<i>Myiophobus cryptoxanthus</i>	Aberto	0	11
Contopini	<i>Myiophobus fasciatus</i>	Aberto	2	193
Contopini	<i>Pyrrhomyias cinnamomeus</i>	Aberto	0	8
Contopini	<i>Sayornis nigricans</i>	Aberto	0	70
Contopini	<i>Sayornis phoebe</i>	Aberto	32	172
Contopini	<i>Sayornis saya</i>	Cavidade	0	10
Contopini	<i>Terenotriccus erythrurus</i>	Fechado	0	5
Contopini	<i>Xenotriccus callizonus</i>	Aberto	0	3
Fluvicolini	<i>Agriornis micropterus</i>	Aberto	1	4
Fluvicolini	<i>Agriornis montanus</i>	Aberto	0	2
Fluvicolini	<i>Agriornis murinus</i>	Aberto	0	2
Fluvicolini	<i>Alectrurus risora</i>	Aberto	0	254
Fluvicolini	<i>Arundinicola leucocephala</i>	Fechado	14	33
Fluvicolini	<i>Colonia colonus</i>	Cavidade	0	3
Fluvicolini	<i>Colorhamphus parvirostris</i>	Aberto	0	12
Fluvicolini	<i>Fluvicola albiventer</i>	Fechado	22	122
Fluvicolini	<i>Fluvicola nengeta</i>	Fechado	1	35
Fluvicolini	<i>Fluvicola pica</i>	Fechado	64	117
Fluvicolini	<i>Hymenops perspicillatus</i>	Aberto	1	23
Fluvicolini	<i>Knipolegus aterrimus</i>	Aberto	0	5
Fluvicolini	<i>Knipolegus cyanirostris</i>	Aberto	0	2
Fluvicolini	<i>Knipolegus nigerrimus</i>	Aberto	0	3
Fluvicolini	<i>Knipolegus signatus</i>	Aberto	1	13
Fluvicolini	<i>Lessonia rufa</i>	Aberto	0	11
Fluvicolini	<i>Machetornis rixosa</i>	Fechado	14	77
Fluvicolini	<i>Muscipipra vetula</i>	Aberto	0	2
Fluvicolini	<i>Muscisaxicola albilora</i>	Cavidade	0	5

Fluvicolini	<i>Muscisaxicola alpinus</i>	Cavidade	0	3
Fluvicolini	<i>Muscisaxicola cinereus</i>	Cavidade	0	3
Fluvicolini	<i>Muscisaxicola maclovianus</i>	Cavidade	0	2
Fluvicolini	<i>Muscisaxicola maculirostris</i>	Aberto	0	6
Fluvicolini	<i>Neoxolmis rufiventris</i>	Aberto	0	8
Fluvicolini	<i>Ochthoeca cinnamomeiventris</i>	Aberto	0	28
Fluvicolini	<i>Ochthoeca diadema</i>	Aberto	0	5
Fluvicolini	<i>Ochthoeca fumicolor</i>	Aberto	0	2
Fluvicolini	<i>Ochthoeca leucophrys</i>	Aberto	0	1
Fluvicolini	<i>Ochthornis littoralis</i>	Aberto	0	4
Fluvicolini	<i>Pyrocephalus rubinus</i>	Aberto	3	358
Fluvicolini	<i>Satrapa icterophrys</i>	Aberto	6	111
Fluvicolini	<i>Xolmis cinereus</i>	Aberto	0	43
Fluvicolini	<i>Xolmis coronatus</i>	Aberto	0	19
Fluvicolini	<i>Xolmis dominicanus</i>	Aberto	0	7
Fluvicolini	<i>Xolmis irupero</i>	Cavidade	6	103
Fluvicolini	<i>Xolmis pyrope</i>	Aberto	0	11
Fluvicolini	<i>Xolmis salinarum</i>	Aberto	0	1
Total			190	2793

ANEXO 3 – Tipos de ovos e possíveis espécies de parasita por espécie de hospedeiro.

Espécie	Possível parasita**	Tipos de ovos*											Total	
		I	Eq	D	PM	PMC	PMEq	PMD	PMM	PMTS	PME	TS		TSEq
<i>Agriornis micropterus</i>	MB				x									1
<i>Agriornis montanus</i>	MB				x									1
<i>Agriornis murinus</i>	MB					x		x						2
<i>Alectrurus risora</i>	MB	x												1
<i>Arundinicola leucocephala</i>	MB	x		x	x							x		4
<i>Cnemotriccus fuscatus</i>	MB			x										1
<i>Colonia colonus</i>	MB	x												1
<i>Colorhamphus parvirostris</i>	MB			x	x	x	x							4
<i>Contopus cinereus</i>	MB				x	x								2
<i>Contopus cooperi</i>	MA			x	x	x								3
<i>Contopus fumigatus</i>	MB				x									1
<i>Contopus latirostris</i>	MB							x						1
<i>Contopus pertinax</i>	MA				x	x			x					3
<i>Contopus sordidulus</i>	MA					x								1
<i>Contopus virens</i>	MA				x	x								2
<i>Empidonax difficilis</i>	MA	x			x	x			x					4
<i>Empidonax flavescens</i>	MB				x									1
<i>Empidonax flaviventris</i>	MA	x		x	x	x				x		x		6

<i>Empidonax fulvifrons</i>	MA	x								1
<i>Empidonax hammondii</i>	MA	x	x		x					3
<i>Empidonax minimus</i>	MA	x								1
<i>Empidonax oberholseri</i>	MA	x								1
<i>Empidonax traillii</i>	MA		x	x	x		x			4
<i>Empidonax virescens</i>	MA	x	x	x	x					4
<i>Empidonax wrightii</i>	MA	x	x							2
<i>Fluvicola albiventer</i>	MB			x	x				x	3
<i>Fluvicola nengeta</i>	MB	x	x	x		x				4
<i>Fluvicola pica</i>	MB		x	x					x	3
<i>Hirundinea ferruginea</i>	MB				x					1
<i>Hymenops perspicillatus</i>	MB	x		x						2
<i>Knipolegus aterrimus</i>	MB		x		x					2
<i>Knipolegus cyanirostris</i>	MB		x							1
<i>Knipolegus nigerrimus</i>	MB			x						1
<i>Knipolegus signatus</i>	MB		x	x						2
<i>Lathrotriccus euleri</i>	MB			x	x	x				3
<i>Lessonia rufa</i>	MB			x						1
<i>Machetornis rixosa</i>	MB		x	x			x	x	x	5
<i>Muscipipra vetula</i>	MB	x								1
<i>Muscisaxicola albilora</i>	MB		x	x						2
<i>Muscisaxicola alpinus</i>	MB			x						1
<i>Muscisaxicola cinereus</i>	MB		x	x						2

<i>Muscisaxicola maclovianus</i>	MB									x	1	
<i>Muscisaxicola maculirostris</i>	MB	x		x						x	3	
<i>Myiobius atricaudus</i>	MB								x		1	
<i>Myiobius barbatus</i>	MB	x									x	3
<i>Myiobius sulphureipygius</i>	MB					x					x	2
<i>Myiophobus cryptoxanthus</i>	MB									x	1	
<i>Myiophobus fasciatus</i>	MB	x		x	x	x	x				x	6
<i>Neoxolmis rufiventris</i>	MB			x	x					x	3	
<i>Ochthoeca cinnamomeiventris</i>	MB	x		x	x	x					4	
<i>Ochthoeca diadema</i>	MB	x									1	
<i>Ochthoeca fumicolor</i>	MB					x					1	
<i>Ochthoeca leucophrys</i>	MB					x					1	
<i>Ochthornis littoralis</i>	MB					x					1	
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	MB/MA		x	x	x	x			x	x	x	7
<i>Pyrrhomyias cinnamomeus</i>	MB					x					1	
<i>Satrapa icterophrys</i>	MB					x					1	
<i>Sayornis nigricans</i>	MB/MA	x		x	x						3	
<i>Sayornis phoebe</i>	MA	x		x	x						3	
<i>Sayornis saya</i>	MA	x									1	
<i>Terenotriccus erythrurus</i>	MB									x	1	
<i>Xenotriccus callizonus</i>	MA									x	1	
<i>Xolmis cinereus</i>	MB	x			x	x				x	4	
<i>Xolmis coronatus</i>	MB			x	x						2	

<i>Xolmis dominicanus</i>	MB	x	x		2
<i>Xolmis irupero</i>	MB	x	x	x	3
<i>Xolmis pyrope</i>	MB	x	x	x	3
<i>Xolmis salinarum</i>	MB			x	1

* I – Imaculado, Eq – equatorial, D – dispersos, PM – polo maior, PMC – polo maior + coroa, PMEq – polo maior + equatorial, PMD – polo maior + dispersos, PMM – polo maior + polo menor, PMTS – polo maior + toda superfície, PME – polo menor, TS – toda superfície e TSEq – toda superfície + equatorial

** MB – *Molothrus bonariensis*, MA – *Molothrus ater*. Fonte: Baseado na sobreposição das distribuições geográficas de hospedeiros e parasitas em BirdLife International (2013) IUCN Red list for birds. Disponível em <http://www.birdlife.org>. Acessado em 31/01/2013.

ANEXO 4 – Expressão dos modelos encontrados utilizando o GLM para *Molothrus bonariensis* e *M. ater*.

Molothrus bonariensis

$$\pi = 1 - \exp \{ - \exp(-2,79+1,67X_1-1,49X_2-2,62X_3-0,29X_4+0,96X_5-1,28X_6-1,13X_7) \}$$

sendo:

$X_1 = 1$, se a tribo for Fluvicolini.
0, caso contrário (c.c.).

$X_2 = 1$, se o ninho for em cavidade.
0, c.c.

$X_3 = 1$, se o ninho for aberto.
0, c.c.

$X_4 =$ altura do ninho.

$X_5 =$ quantidade de tipos de manchas (0, 1, 2).

$X_6 = 1$, se o ninho tiver ovos com manchas concentradas no polo maior.
0, c.c.

$X_7 = 1$, se o ninho tiver ovos com manchas em toda a superfície.
0, c.c.

Molothrus ater

$$\pi = 1 - \exp \{- \exp(-3,51+X_1+0,84X_2+2,01X_3)\}$$

sendo:

$X_1 = 1$, se o ninho tiver ovos com manchas em formato de coroa.

0, caso contrário (c.c.).

$X_2 = 1$, se o ninho tiver ovos com manchas distribuídas de forma dispersa.

0, c.c.

$X_3 = 1$, se o ninho tiver ovos com manchas distribuídas por toda a superfície.

0, c.c.