

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA – PPG ECO**

**ELIENE FONTES ARRUDA**

**DINÂMICA TEMPORAL E ESPACIAL EM UM MEGADORMITÓRIO  
DA ANDORINHA-AZUL (*PROGNE SUBIS*), UMA AVE MIGRATÓRIA  
INVERNANDO NA AMAZÔNIA**

MANAUS, AM

2022

ELIENE FONTES ARRUDA

**DINÂMICA TEMPORAL E ESPACIAL EM UM MEGADORMITÓRIO  
DA ANDORINHA-AZUL (*PROGNE SUBIS*), UMA AVE MIGRATÓRIA  
INVERNANDO NA AMAZÔNIA**

Dissertação de mestrado  
apresentada ao curso de pós-  
graduação em Ecologia do Instituto  
de Pesquisas Nacionais da  
Amazônia.

Orientador: Dr. Mario Cohn-Haft

Coorientador: Dr. Kevin Fraser

MANAUS, AM

2022



**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

ATA DA DEFESA PÚBLICA DA DISSERTAÇÃO  
DE MESTRADO DO PROGRAMA DE PÓS-  
GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DO INSTITUTO  
NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA.

Aos 29 dias do mês de Setembro do ano de 2022, às 14h00min, por videoconferência, reuniu-se a Comissão Examinadora de Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: o Dr. **Thiago Orsi Laranjeiras**, do Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade – ICMBio, a Dra. **Marina Anciães**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA e o Dr. **Jansen Alfredo Sampaio Zuanon**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, tendo como suplentes a Dra. Erika Hingst-Zaher, do Instituto Butantan e o Dr. Sergio Henrique Borges, da Universidade Federal do Amazonas – UFAM, sob a presidência do orientador, a fim de proceder a arguição pública do trabalho de **DISSERTAÇÃO DE MESTRADO** de **ELIENE FONTES ARRUDA**, intitulado: **“DINÂMICA TEMPORAL E ESPACIAL EM UM MEGADORMITÓRIO DA ANDORINHA-AZUL (PROGNE SUBIS), UMA AVE MIGRATÓRIA INVERNANDO NA AMAZÔNIA”**, orientada pelo Dr. Mario Eric Cohn-Haft, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA e co-orientada pelo Dr. Kevin Charles Fraser, da University of Manitoba.

Após a exposição, o discente foi arguido oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final:

APROVADO (A)       REPROVADO (A)  
 POR UNANIMIDADE       POR MAIORIA

Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

DR. THIAGO ORSI LARANJEIRAS

DRA. MARINA ANCIÃES

DR. JANSEN ALFREDO SAMPAIO ZUANON

DRA. ERIKA HINGST-ZAHER

DR. SERGIO HENRIQUE BORGES

(Coordenação PPG-ECO/INPA)

A779d Arruda, Eliene Fontes

Dinâmica temporal e espacial em um megadormitório Andorinha-Azul (*Progne Subis*), uma ave migratória invernando na Amazônia / Eliene Fontes Arruda; orientador Mario Cohn-Haft; coorientador Kevin Fraser. - Manaus:[s. 1.], 2023.

1.9 MB

59 p. : il. color.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós Graduação em Ecologia.) - Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2023.

1. Migração. 2. Invernagem. 3. aves. I. Cohn-Haft, Mario. II. Fraser, Kevin. III. Título.

CDD 598

---

**SINOPSE:**

Nesta dissertação investigamos um dormitório de *Progne subis* durante sua invernagem na Amazônia e caracterizamos o fenômeno através da contagem de indivíduos e descrição do comportamento no local. Também identificamos quais fatores morfológicos afetam a duração de sua estadia no dormitório.

**Palavras-chave:** migração, invernagem, Amazônia, aves, *Progne*

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e ao Programa de Pós-graduação em Ecologia (PPG-Ecologia) por todo o apoio, principalmente durante o período difícil da pandemia. Agradeço também ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico (CNPq) pela bolsa de mestrado.

Ao meu orientador Mario Cohn-Haft e coorientador Kevin Fraser pelos ensinamentos e por me mostrarem o belo mundo da ornitologia. Sem vocês este trabalho não seria possível. Também agradeço à Jessica Andrade, por ser uma das melhores colegas de campo que alguém poderia pedir, além de ser uma grande amiga em que posso confiar sempre.

A Purple Martin Conservation Association e ao Joe Siegrist, por financiar muitos de nossos campos e materiais para coleta de dados. Também por sempre divulgar e apoiar jovens cientistas e a integração da ciência com os cidadãos. Agradeço também ao Jason Fischer, Erika Hingst-Zaher e Loren Buck, por serem incríveis pesquisadores da andorinha-azul, sempre dispostos a ajudar.

Ao Zé, por pilotar o barco, pegar andorinhas, alugar o flutuante para nossa equipe e por estar sempre com um sorriso no rosto enquanto faz tudo isso. Também agradeço a todos do flutuante Jacaré-ubal, por ajudarem sempre que possível durante nossa estadia.

A minha incrível banca durante a defesa: Dr. Jansen Zuanon, Dra. Marina Anciães e Dr. Thiago Laranjeiras. Suas contribuições foram inestimáveis.

A minha mãe Elaine, que já me deu várias caronas para o campo e sempre acreditou em mim e em meus sonhos, bem como meu pai Evandro, meu companheiro Piterson, minha tia Graça e meu primo Erick. Vocês são meu porto seguro, minha motivação e meus maiores tesouros.

Às minhas amigas Ellen, Grace, Maykelly e Vanessa por sempre estarem ao meu lado desde a graduação, compartilhando conquistas, risadas, experiências e desabafos.

A todos vocês que fizeram parte dessa jornada, OBRIGADA!

## RESUMO

A invernagem é a parte menos conhecida do ciclo anual de muitas aves migratórias e pode ser uma fase importante para aquelas espécies sofrendo declínios populacionais. A andorinha-azul (*Progne subis*) reproduz na América do Norte, onde já foi constatada redução populacional alarmante, e depois migra para a América do Sul para o período não reprodutivo. Aqui, indivíduos se agregam em grande número todas as noites nos chamados dormitórios, que oferecem uma oportunidade ímpar para estudá-los durante sua invernagem. Estudamos um dormitório de *P. subis* próximo à cidade de Manaus (Amazonas - Brasil) durante três invernos (2019, 2020, 2022), a fim de conhecer o número de indivíduos, a composição de idade e sexo da população, e como e por quanto tempo usam o dormitório. Durante duas estações, fizemos contagens matinais das aves saindo do dormitório, resultando em estimativas de 244-320 mil andorinhas. Também capturamos e anilhamos 198 indivíduos para avaliação de condição física, e ainda em alguns desses colocamos radiotransmissores Motus para quantificar seu tempo de permanência no dormitório. Analisamos a relação entre tempo de permanência e variáveis corporais, como peso, gordura, muda, músculo, sexo e idade (jovem e adulto). Das 59 andorinhas rastreadas, a maior permanência foi de um mês, mas 96% ficaram por apenas duas semanas ou menos. Entre as variáveis analisadas, acúmulos de gordura, tamanho do músculo peitoral, muda e idade mais se relacionaram com o tempo de permanência. Na medida que completem a muda de suas penas de voo (rêmiges e retrizes) e acumulem gordura e músculo suficientes, deixam o dormitório. Acreditamos que o dormitório de Manaus sirva como área de preparo (*staging*) pré-migratório onde as aves chegam quase prontas para migração e quando prontas partem logo para as áreas reprodutivas. A permanência curta de indivíduos no dormitório, relativa ao período ativo do dormitório (2-3 meses), sugere que haja um fluxo quase constante, com substituição de indivíduos ao longo do período e, conseqüentemente, que as contagens diárias subestimam drasticamente o total de andorinhas que usam o dormitório em uma temporada.

## ABSTRACT

Wintering is the least known part of the annual cycle of many migratory birds and can be an important phase for those species experiencing population declines. The Purple Martin (*Progne subis*) breeds in North America, where an alarming population reduction has already been observed, and then migrates to South America for the non-breeding period. Here, individuals gather in large numbers every night at roosts, which offer a unique opportunity to study them during their wintering. We studied a *P. subis* roost near the city of Manaus (Amazonas - Brazil) during three winters (2019, 2020, 2022) to determine number of individuals, age and sex composition of the population, and why and for how long they use the roost. During two seasons, we did morning counts of birds leaving the roost, resulting in estimates of 244-320 thousand martins. We also captured and banded 198 individuals to assess their physical condition, and in some of them we placed Motus radio transmitters to quantify the length of their stay at the roost. We analyzed the relationship between length of stay and body variables, such as weight, fat, molt, muscle, sex and age (young and adult). Of the 59 swallows tracked, the longest stay was one month, but 96% stayed for just two weeks or less. Among the variables analyzed, fat accumulation, pectoral muscle size, molting and age were most related to length of stay. When they complete molt of their flight feathers (remiges and rectrices) and accumulate adequate fat and muscle, they leave the roost. We believe that the Manaus roost serves as a pre-migratory staging area where the birds arrive almost ready for migration, and when ready they leave for their breeding areas. The short permanence of individuals in the dormitory, relative to the active period of the dormitory (2-3 months), suggests that there is an almost constant flux, with replacement of individuals throughout the period, and consequently that the daily counts drastically underestimate the total number of individual martins that use the roost in a season.

# Sumário

LISTA DE FIGURAS.....	8
INTRODUÇÃO GERAL.....	10
Capítulo 1 – Caracterização de um dormitório e contagem de indivíduos .....	14
1.1. INTRODUÇÃO .....	14
1.2. MATERIAIS E MÉTODOS .....	16
1.3. RESULTADOS .....	21
1.4. DISCUSSÃO .....	25
Capítulo 2 – A influência de fatores morfológicos no tempo de estadia de <i>P. subis</i> no sítio de invernagem .....	29
2.1. INTRODUÇÃO .....	29
2.2. MATERIAIS E MÉTODOS .....	30
2.3. RESULTADOS.....	35
2.4. DISCUSSÃO .....	46
CONCLUSÃO GERAL .....	50
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	51

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. A)** Um mapa que ainda não considera a Amazônia como um sítio de invernagem de *P.subis*, colocando-a apenas como área de passagem durante a migração; **B)** Mapa retirado do trabalho de Fraser et al. (2017), que mostra que indivíduos de várias regiões dos EUA e Canadá estão passando seu período de invernagem na Amazônia.....12
- Figura 2.** Localização do dormitório no mapa, a aproximadamente 25km da cidade de Manaus (Amazonas, Brasil).....16
- Figura 3.** Exemplo de como a contagem em voo foi realizada. Imaginando que a área do menor quadrado tenha cerca de 25 pássaros, extrapolado esse número teríamos 100 no quadrado do meio e 400 no maior quadrado.....17
- Figura 4.** Método de contagem por tempo. O observador conta quantos indivíduos passam por segundo pelo ponto imaginário e ao mesmo tempo cronometra a duração total do fluxo. Cada fluxo, como observado na imagem, foi cronometrado com um cronômetro simples de celular, e suas durações (que chamamos de intervalo) vão sendo registradas.....19
- Figura 5.** Esquema de como a contagem foi realizada, com dois barcos em cada lado da ilha com observadores contando as aves saindo de cada quarto da mesma.....20
- Figura 6.** Histograma do número de dias que os indivíduos permaneceram no dormitório em 2019 e 2020.....22
- Figura 7.** Chegada de *Progne subis* no dormitório ao final da tarde.....23
- Figura 8.** Diferença nas plumagens de *Progne subis*: A. Macho adulto; B. Macho jovem; C. Fêmea adulta; D. Fêmea Jovem. Fotos: Mark S. Szantyr.....33
- Figura 9.** À esquerda, radiotransmissor Lotek Nanotag com amarrações, pronto para ser fixado no dorso dos indivíduos. A etiqueta branca contém o número da tag que é usado para identificação posterior dos sinais que a torre recebe. À direita, radiotransmissor fixado em um macho adulto de *P.subis*.....33
- Figura 10.** À esquerda, macho adulto de *P.subis* anilhado. À esquerda, medida da asa de um indivíduo sendo coletada com ajuda de um paquímetro digital....34
- Figura 11.** Histograma do número de dias que os indivíduos permaneceram no dormitório em 2019 e 2020.....37
- Figura 12.** Boxplot do número de dias que os indivíduos usaram o dormitório dividido por idade e sexo.....38
- Figura 13.** Relação da idade com o número de dias.....40

<b>Figura 14.</b> Relação do score de gordura com o número de dias.....	40
<b>Figura 15.</b> Relação do score de músculo com o número de dias.....	41
<b>Figura 16.</b> Relação do peso (A) e do sexo (B) com o número de dias.....	41
<b>Figura 17.</b> Histograma do número de dias que os indivíduos permaneceram no dormitório em apenas em 2020.....	42
<b>Figura 18.</b> Relação do score de músculo dos indivíduos do ano de 2020 com o número de dias.....	43
<b>Figura 19.</b> Relação entre a forma da asa dos indivíduos do ano de 2020 e o número de dias.....	44
<b>Figura 20.</b> Relação entre a muda dos indivíduos do ano de 2020 e o número de dias.....	45
<b>Figura 21.</b> Estágio da muda das penas primárias de P.subis. A ave possui 9 penas primárias em cada asa e a muda costuma ser simétrica. A nona pena (P9) é a última a ser trocada no ciclo.....	46
<b>Figura 22.</b> Estágio da muda das penas caudais de P.subis.....	46

## INTRODUÇÃO GERAL

A migração pode ser definida como movimentos periódicos de populações de uma espécie entre áreas de vida espacialmente separadas como uma resposta à variação temporal e espacial no ambiente, ou sazonalidade (Southwood 1962; Fryxell and Sinclair 1988; Dingle and Drake 2007). Esta sazonalidade é evidente em regiões de clima temperado, onde certos recursos não estão disponíveis de forma constante durante todo o ano. Desta forma, permanecer em uma área durante a alta de recursos de uma primavera, mas migrar durante a escassez do inverno, quando a busca por alimento e abrigos seria difícil, se torna uma boa estratégia (Lack 1968, Alerstam et al 2003).

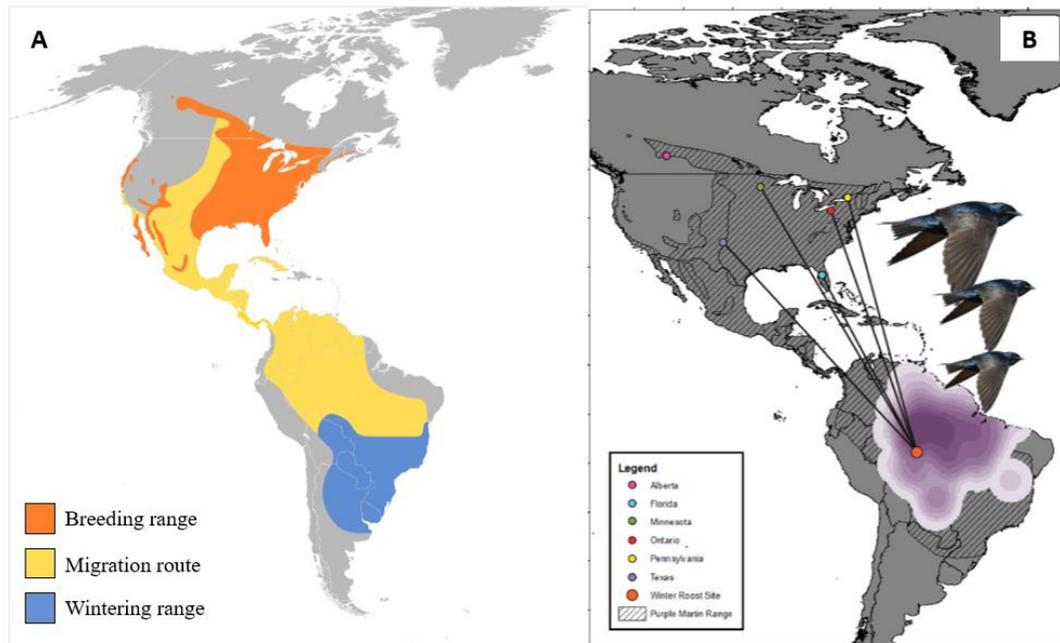
Diversas espécies de diferentes grupos animais realizam migrações, como insetos, peixes, aves e mamíferos (e.g. Froy et al. 2003; Jonsson 1991; Alerstam & Hedenström 1998; Avgar et al. 2013). Aves, entretanto, conseguem levar este fenômeno a escalas continentais graças a sua capacidade de voo, juntamente com um metabolismo excepcionalmente eficiente, conferindo-as a capacidade de viajar por longas distâncias (Newton 2008). De fato, todo ano a sazonalidade move bilhões de indivíduos de várias espécies de aves migratórias entre suas diferentes áreas de vida, que podem estar separadas por milhares de quilômetros (Newton 2008).

O ciclo anual de uma ave migratória típica pode ser dividido nas fases de reprodução, migração e invernagem (Hedenström 2006). Em todas essas fases, as aves precisam encontrar recursos suficientes para as atividades desenvolvidas em cada local. Manter este ciclo anual regulado, portanto, é um processo exigente. O período reprodutivo é marcado pela produção de ovos e a necessidade de alimentar filhotes e geralmente coincide com a alta local na disponibilidade de alimentos (Lack 1966); as áreas de passagem e invernagem precisam oferecer recursos suficientes quando a área reprodutiva não os oferece mais. Essas outras fases podem envolver demandas energéticas específicas, como a substituição (muda) das penas e a recuperação fisiológica de uma migração e preparação para a próxima (Pearson 1973, Holmgren & Hedenström 1995, Hedenström & Alerstam 1997). Desta forma, a sincronia das fases com a

sazonalidade é crucial e a invernagem pode ser tão importante para a manutenção populacional quanto as outras fases do ciclo anual.

Nas Américas existem três sistemas distintos de migração latitudinal de longa distância em aves. Espécies que se reproduzem em regiões temperadas da América do Norte e passam o período de invernagem em climas mais quentes, como as áreas tropicais ou regiões temperadas no Sul, com sazonalidade oposta, são os migrantes neárticos. Aves que se reproduzem em regiões temperadas da América do Sul e migram para o norte, geralmente para a zona tropical, incluindo o cerrado e a Amazônia, são chamadas de migrantes austrais. E por último, aves que realizam movimentos entre os trópicos de Câncer e Capricórnio são chamadas de migrantes intratropicais, sendo as menos compreendidas entre estes três (Hayes 1995). Assim, o trópico é a área-chave no ciclo de muitas aves migratórias do novo mundo.

A andorinha-azul (*Progne subis*) é um destes exemplos de migrante neártico. Ela viaja da América do Norte para a América do Sul através do istmo e golfo do México (Stutchbury et al. 2009), formando os chamados dormitórios durante a migração e invernagem, estes que são locais onde grupos da espécie se reúnem por várias noites para repousar (Brown and Tarof 2013). A Amazônia até pouco tempo era considerada apenas uma área de passagem das andorinhas, sendo o verdadeiro destino da invernagem localizado no sudeste do Brasil. Somente após estudos dedicados com geolocalizadores é que foi provada a existência de grupos vindos de várias partes da América do Norte se mantendo na Amazônia durante toda a invernagem (Figura 1), o que torna a bacia amazônica um importante local para essa espécie (Fraser et al. 2017).



**Figura 1. A)** Um mapa que ainda não considera a Amazônia como um sítio de invernagem de *P. subis*, colocando-a apenas como área de passagem durante a migração; **B)** Mapa retirado do trabalho de Fraser et al. (2017), que mostra que indivíduos de várias regiões dos EUA e Canadá estão passando seu período de invernagem na Amazônia.

Assim como muitas outras espécies migratórias neárticas, as populações de *Progne subis* estão em declínio em seus sítios de reprodução (Nebel et al. 2010, Sauer et al. 2017). Quando prováveis causas deste declínio apontaram para a destruição e alteração de habitat em suas áreas de passagem e invernagem (Rogers et al. 2010, Imlay et al. 2018, Kardynal et al. 2020), uma preocupação com o estado destes migrantes ao sul do continente americano foi gerada. Entretanto, o conhecimento sobre estas aves na América do Sul ainda apresenta lacunas, o que limita também os esforços para as conservar, principalmente na Amazônia, já que muitas vezes nem sequer sabemos os locais exatos que usam durante a invernagem (Jahn et al. 2009, Faaborg et al. 2010).

Observações de campo em 2019 (Cohn-Haft, comunicação pessoal) confirmaram a existência de um dormitório muito grande (que chamaremos de “mega dormitório”) próximo à cidade de Manaus, na Amazônia Central. O fenômeno interessa tanto pelo tamanho, muito além do que se costuma registrar em agrupamentos de aves na região, como também pela oportunidade de aprender mais sobre os hábitos de uma espécie que é bastante estudada em

sua área de reprodução, mas não tanto na área de invernagem. Assim, estudamos o dormitório com dois grandes objetivos: 1) entender a dinâmica do dormitório (quantos indivíduos usam o local, quanto tempo ficam e qual a composição de idade e sexo) e 2) saber quais fatores biológicos (sexo, idade, muda de penas, gordura e músculo) afetam este tempo que os indivíduos usam o dormitório e são importantes na preparação das andorinhas para seu retorno ao hemisfério norte. Tais objetivos podem nos auxiliar a compreender a importância deste dormitório durante o ciclo anual da espécie e o que estão fazendo durante a invernagem, quando nem a migração e nem a reprodução estão ocorrendo.

# Capítulo 1 – Caracterização de um dormitório e contagem de indivíduos

## 1.1. INTRODUÇÃO

Um comportamento relativamente comum entre as aves é a agregação em dormitórios comunais, local onde vários indivíduos se reúnem antes do pôr-do-sol e passam a noite juntos, dispersando assim que o sol nasce no dia seguinte (Alonso et al. 1985, Bijlsma & van den Brink 2005, Saldanha et al 2019). Muitas são as teorias discutidas sobre as vantagens de se aglomerar em grandes grupos, tais como reduzir os riscos individuais de predação e aumentar a eficiência de forrageio (Walsberg and King 1980, Morrell and James 2008), o que pode superar desvantagens como competição, transmissão de doenças e maior visibilidade dado o grande número de indivíduos (Yom-Tov 1979, Beauchamp 1999, Bonduriansky and Brooks 1999).

Em aves migratórias especialmente, o fenômeno de um dormitório impressiona com seus números na casa dos milhares ou até próximo a um milhão durante o período de migração e invernagem, já que este é o momento onde grande parte da população de uma espécie está se deslocando em conjunto (e.g., Caccamise et al. 1997, Stolen and Taylor 2003, Laughlin et al. 2014, Saldanha et al 2019). A andorinha-azul (*Progne subis*) não é uma exceção quando se trata da formação de dormitórios. Em suas áreas de reprodução, o comportamento começa assim que os filhotes emplumam e aves de todas as idades começam a se agregar em grandes dormitórios antes da migração de outono (Brown and Tarof 2013). Este comportamento se estende a todo o processo de migração e a invernagem, com dormitórios localizados tanto em áreas arborizadas quanto em construções feitas pelo homem, como pontes de concreto (Brown and Tarof 2013).

Uma das primeiras perguntas que surgem ao encontrar um dormitório com uma grande concentração de aves é: “Quantos indivíduos temos aqui?”. Esta é uma pergunta importante pois sua resposta ajuda a quantificar o fenômeno e definir melhor a importância do dormitório para esses indivíduos. Entretanto, contar o que à primeira vista parece “milhares ou até um milhão de pássaros”

não é uma tarefa fácil. O estudo de um dormitório frequentemente é limitado pela dificuldade de se achar um e, quando a localização é conhecida, observações visuais podem ser limitadas pela falta de luminosidade (como durante o nascer ou pôr-do-sol) e pela falta de noção da extensão do fenômeno quando se observa de um único ponto (Brown and Wolfe 1978, Caccamise et al. 1983, Fischl & Caccamise 1985, Komar 1997, Russell et al. 1998, Russell and Gauthreaux 1998).

Outro fator a se considerar é que o fenômeno do dormitório é temporário, pelo menos para *P. subis*, pois, a espécie precisa voltar para a América do Norte em algum momento. Os primeiros indivíduos da espécie podem chegar nos EUA tão cedo quanto janeiro, e continuam chegando em outros locais da América do Norte tão tarde quanto maio (Brown and Tarof 2013). Desta forma, saber o início e o fim das atividades de um dormitório e quanto tempo as aves estão ficando revela informações importantes sobre de qual parte da América do Norte provavelmente são e o que o dormitório representa para elas em relação ao ciclo anual.

Estas aves também têm o desafio de garantir sua inserção e sobrevivência em um local todos os anos, entre predadores e competidores (Newton 2008). A agregação em bandos e formação de dormitórios pode ser um importante fator na jornada de *P. subis*. Enquanto um só indivíduo pode ser mais suscetível à predação e erros de navegação, um agrupamento pode facilitar a tomada de decisões e aumentar as chances de sobrevivência durante a viagem e em seus sítios de invernagem (Simons 2004). Um dormitório, portanto, pode desempenhar um papel maior do que apenas um local de repouso, mas também uma forma de proteção e troca de informações.

Entretanto, o conhecimento que se tem sobre a andorinha-azul na América do Sul é limitado e um dos maiores desafios no momento é preencher lacunas no conhecimento sobre seu tempo de invernagem, datas de migração, uso de habitat e distribuição (Santos et al. 2021). Neste capítulo iremos apresentar este dormitório de *P. subis* descoberto em 2019 com maior profundidade através do nosso primeiro grande objetivo: entender a dinâmica do dormitório. Para isso vamos abordar o início e fim das atividades no dormitório,

quantos indivíduos usam o local, por quanto tempo ficam, qual o seu comportamento e quais outras espécies estão envolvidas quando *P. subis* se insere no ecossistema, sejam eles predadores ou competidores. Com esse capítulo esperamos adicionar mais informações sobre a história natural da espécie na literatura em relação à sua estadia na Amazônia.

## 1.2. MATERIAIS E MÉTODOS

### Área de estudo

O dormitório está localizado a aproximadamente 25 km de distância da área urbana de Manaus (3°4'16.00"S, 60°17'42.91"O), no baixo rio Negro (Figura 2). É uma ilha de  $\cong 5$  hectares, dominada por uma vegetação típica de igapó, sendo alagada periodicamente (dezembro a junho) com o pulso de inundação do rio Negro, de modo que durante a estação seca é possível caminhar a pé pela ilha, mas, durante a cheia apenas a copa das árvores é visível acima da água.



**Figura 2.** Localização do dormitório no mapa, a aproximadamente 25km da cidade de Manaus (Amazonas, Brasil). Em destaque amarelo, vista de satélite da ilha parcialmente alagada pela água do rio Negro.

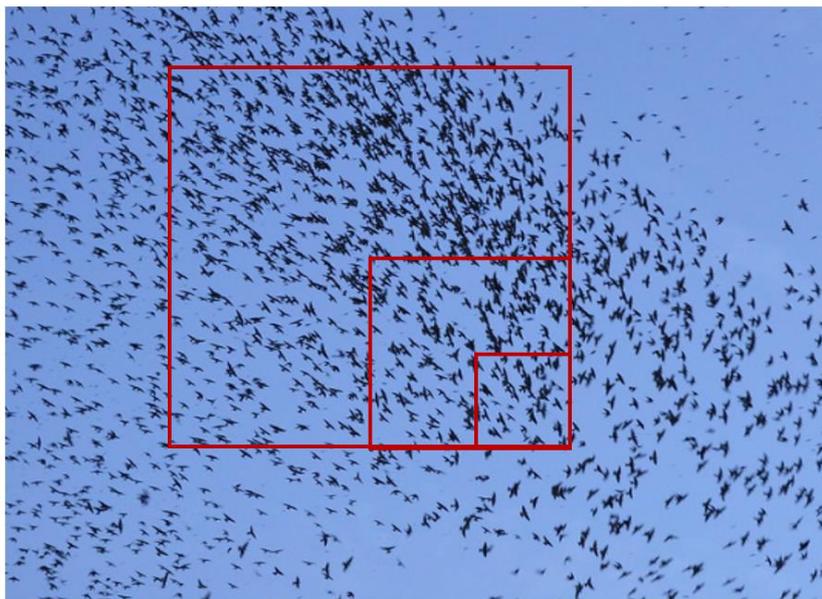
## **Tempo de permanência no dormitório**

Entre 2019 e 2020, algumas andorinhas foram capturadas e marcadas com rádios transmissores Lotek Nanotag como parte do Motus (motus.org), um sistema de monitoramento da vida selvagem. Estes pequenos transmissores não pesam mais de 3 gramas e são capazes de enviar sinais 24 horas por dia durante todo o seu período de atividade, que varia de 10 meses a 1 ano para modelos com bateria interna ou tempo indeterminado para modelos com placas solares. Os sinais são recebidos por estações de telemetria de rádio automatizadas próximas ao dormitório, e fornecem dados de presença e ausência. Esses dados permitem estimar a quantidade de dias que a andorinha ficou, desde sua marcação até o momento em que não foi mais detectada, o que podemos considerar como o dia de sua partida.

## **Métodos de contagem**

Durante o ano de 2020, entre janeiro e março, testamos três métodos de contagem no dormitório da ilha Comaru. Dois não foram viáveis e serão mencionados brevemente aqui e posteriormente, na discussão, enquanto o método que utilizamos de fato será discutido em mais detalhes.

O primeiro método testado é utilizado principalmente por observadores de pássaros e aceito em bancos de dados online como eBird e Audubon Christmas Bird Count, Chamado de “blocking” o método é basicamente uma contagem em blocos, onde observador, no local de estudo, estima ao vivo uma pequena porção de um grupo de aves em voo e extrapola este número em maiores unidades até englobar toda a nuvem de pássaros (Figura 3). O método foi descartado pois nem sempre as aves voavam em um grande e único bando que favoreceria a contagem, por vezes voando muito baixo ou muito alto, bem como em altas velocidades, tornando difícil acompanhá-las.



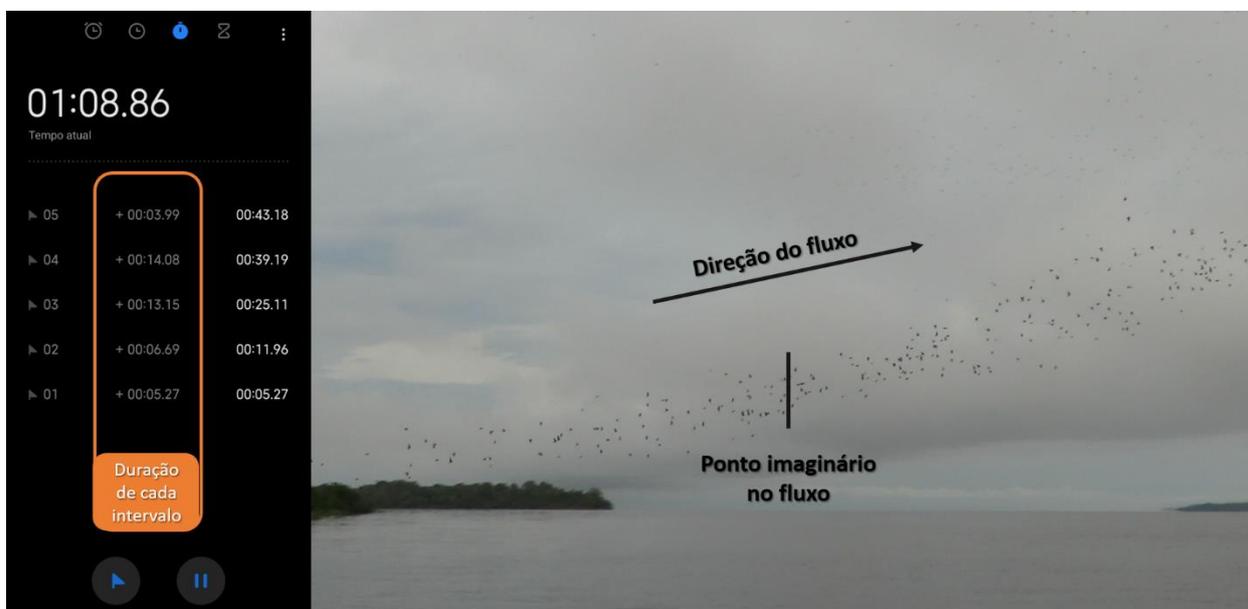
**Figura 3.** Exemplo de como a contagem em voo foi realizada. Imaginando que a área do menor quadrado tenha cerca de 25 pássaros, extrapolado esse número teríamos 100 no quadrado do meio e 400 no maior quadrado.

O segundo método proposto seria contar os indivíduos dentro de parcelas aleatórias de 1m<sup>2</sup> e extrapolar para a área total da ilha ( $\cong 50\ 000\ m^2$ ), entretanto a vegetação densa da ilha não permitiu que o barco chegasse ao centro da ilha, prejudicando a amostragem aleatória. Por este método ter de ser realizado à noite, o uso de lanternas e a presença humana no geral agitava os indivíduos repousados no dormitório, impossibilitando uma contagem além de poder prejudicar as andorinhas se aplicado constantemente, devido à perturbação causada.

Por fim o método mais viável que continuamos a usar é basicamente uma contagem por tempo. Durante as manhãs, as aves adotam um comportamento de sair em fluxos, em linha reta, pela lateral da ilha, paralelamente à água do rio, ganhando altura apenas quando se afastam por algumas dezenas de metros (ver Resultados para descrição mais detalhada). Este comportamento facilitou a observação visual e contagem já que os indivíduos saem de forma relativamente uniforme, em fileiras bem definidas. Este método, em comparação aos outros dois, se mostrou mais viável por nos prover estimativas consistentes, no sentido de obtermos algum número ao final de sua execução, sem as dificuldades dos outros métodos, que muitas vezes sequer entregaram algum número, sendo

dessa forma o método escolhido. É importante ressaltar que o método não permite diferenciar as espécies em voo, por este motivo complementamos os dados com as observações periódicas mencionadas anteriormente.

O método em si consiste em chegar de barco na ilha antes do momento que os indivíduos começam a sair (por volta de 5h50) e, com a ajuda de um cronômetro simples de celular e uma planilha de campo, iniciar a contagem de tempo assim que os primeiros indivíduos são avistados saindo do local. Para cada fluxo de aves em saída, o observador deve cronometrar a duração total do mesmo, que vamos chamar de intervalos (*laps* no cronômetro) e estimar quantos indivíduos por segundo estão passando por um ponto imaginário no meio do fluxo, este que o observador deve definir. A cada mudança no número de indivíduos no fluxo, o observador deve mudar o intervalo no cronômetro (que começara a contar do zero novamente) e estimar a nova quantidade de indivíduos passando por segundo na sua frente (Figura 4).

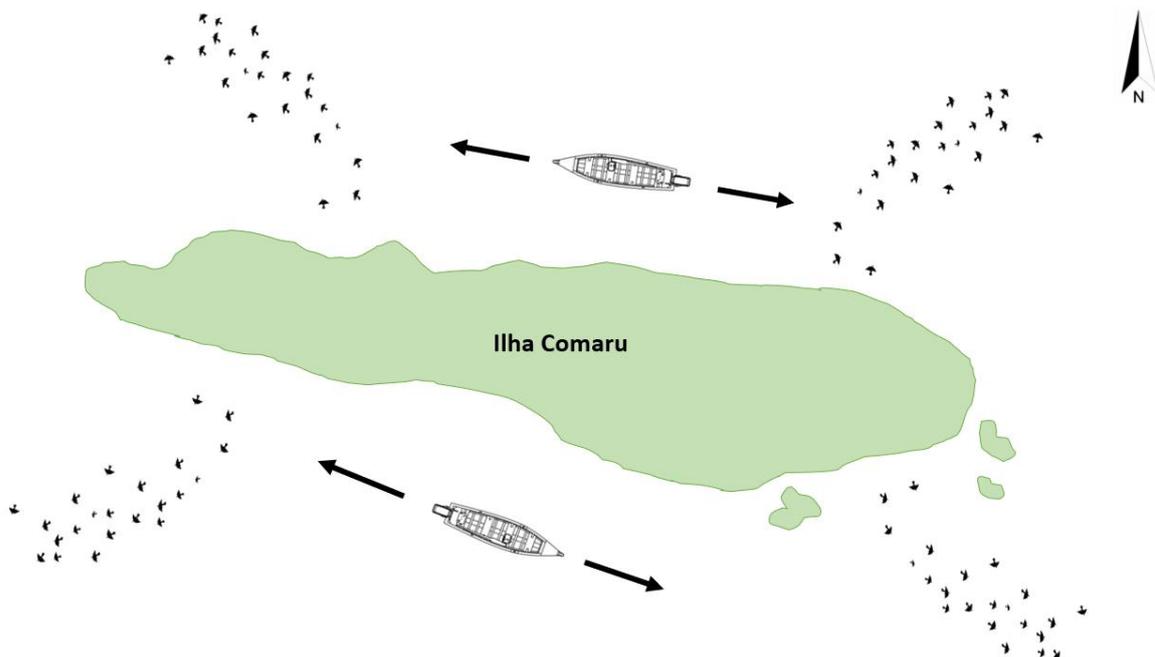


**Figura 4.** Método de contagem por tempo. O observador conta quantos indivíduos passam por segundo pelo ponto imaginário e ao mesmo tempo cronometra a duração total do fluxo. Cada fluxo, como observado na imagem, foi cronometrado com um cronômetro simples de celular, e suas durações (que chamamos de intervalos) vão sendo registradas

Com essas informações podemos multiplicar o número de aves pela duração do intervalo e ter uma estimativa para cada fluxo. Por exemplo, 20 aves por segundo saindo do dormitório durante 20 segundos daria 400 indivíduos em

um intervalo ( $20 \times 20 = 400$ ). Ao final somamos as estimativas de cada intervalo e obtemos um número total.

Entretanto, as aves saem por todos os lados da ilha, o que torna incerta a contagem de apenas um ângulo. Para lidar com este problema, utilizamos dois barcos, um posicionado na face norte da ilha e outro na face sul. Em cada barco tínhamos duas duplas, uma voltada para o quadrante a oeste da ilha e outra voltada para o quadrante a leste (Figura 5). Um membro da dupla se encarregava do cronômetro enquanto o outro anotava os números na planilha de campo. Duplas trabalham melhor que um único observador pois estimar, cronometrar e anotar acaba sendo muito para uma só pessoa, o que pode levar a distrações e estimativas feitas na pressa já que o fluxo de pássaros é intenso e muda constantemente.



**Figura 5.** Esquema de como a contagem foi realizada, com dois barcos em cada lado da ilha com observadores contando as aves saindo de cada quarto da mesma.

É importante ressaltar também que em todas as contagens, observadores diferentes foram encarregados de realizar as contagens como forma de não enviesar os resultados a apenas um grupo de pessoas. Todos foram levados

para realizar uma contagem piloto antes da contagem oficial utilizada no estudo, para que pudessem experienciar o fenômeno pelo menos uma vez.

### **Observações no Dormitório: comportamento, composição de espécies e predadores**

Realizamos observações frequentes no dormitório durante vários meses entre dezembro de 2019 e abril de 2022, mesmo quando *P. subis* não estava presente no dormitório e fora de sua época de invernagem, entretanto a maior parte das observações foi realizada juntamente com as contagens e captura de pássaros (que será abordada no capítulo 2), nos picos de atividade do dormitório, entre os meses de janeiro e abril, tanto de 2020 quanto de 2022. Em nossas observações sempre procurávamos ativamente por predadores em torno do dormitório e o comportamento geral e composição de espécies nas manhãs e noites, quando as andorinhas se encontravam no local.

### **1.3. RESULTADOS**

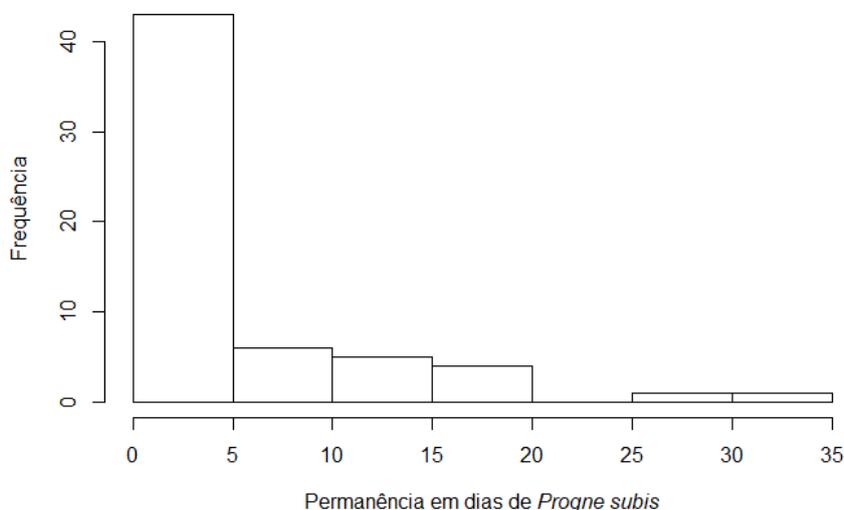
Em 2019, embora não tenhamos visto a chegada dos primeiros indivíduos da temporada, através de comunicação com habitantes próximos ao local, a data aproximada de sua chegada foi dia 20 de janeiro. Em 2020 registramos o dia exato de sua chegada no dormitório, no dia 22 de janeiro. Em 2022 não documentamos o dia de chegada, mas novamente entramos em contato com habitantes locais, estes que nos deram uma data aproximada de 19 de janeiro. Os números começam relativamente baixos, como observado em 22 de janeiro de 2020, a quantidade de indivíduos não extrapolava a faixa de 2 mil. Os números permaneceram nessa faixa até o dia 24 de janeiro quando mais indivíduos chegaram, dobrando a quantidade de aves e finalmente em 31 de janeiro os números estavam grandes o suficiente para termos de aplicar um melhor método de contagem.

As atividades no dormitório para *P. subis* se encerram no final de abril. Em 2019 uma fêmea adulta capturada no dormitório e marcada com um radiotransmissor foi detectada pela última vez em 12 de abril, o mais tarde que um indivíduo ficou no local no presente estudo. Uma observação feita em 16 de

maio de 2022 constatou que o local já não era mais utilizado por *P. subis* e no geral, não apresentou grande atividade de outras espécies também.

## Permanência

Ao todo, 59 indivíduos foram marcados com radiotransmissores durante as temporadas de 2019 e 2020 e, em média, permaneceram no dormitório 5 dias após serem marcados, com a grande maioria não ultrapassando a faixa de 2 semanas (Figura 6). Apenas três indivíduos ficaram por mais de 20 dias e apenas um ficou por mais de um mês completo, este que foi a fêmea adulta detectada em 12 de abril, mencionada anteriormente.



**Figura 6.** Histograma do número de dias que os indivíduos permaneceram no dormitório em 2019 e 2020.

## Contagens

Em fevereiro de 2020, a contagem piloto para o método por tempo estimou 321.000 indivíduos no dormitório. Em março de 2020, o resultado da contagem foi de 266.000 indivíduos. Por ser um método que demanda pessoas e recursos para leva-las ao local, as contagens foram interrompidas durante toda a duração da pandemia de COVID-19, o que nos impediu de coletar dados do fim da temporada de 2020 e de toda a temporada de 2021. Em março de 2022 uma

nova contagem pôde ser feita, utilizando o mesmo método, o número resultante foi de 244 mil indivíduos.

### **Comportamento no Dormitório**

Os primeiros indivíduos chegam ao dormitório durante o pôr-do-sol, por volta de 18h10. Durante vários minutos a partir da chegada, o comportamento das andorinhas é sobrevoar e circular a ilha enquanto formam uma nuvem de pássaros cada vez maior à medida que mais indivíduos chegam e se juntam à revoada (Figura 7). Após a nuvem de pássaros atingir um grande volume, a descida em direção à ilha começa, no que é quase que um mergulho em linha reta e em alta velocidade seguido pelo bando desaparecendo entre as árvores. O mergulho do grande bando é frequentemente seguido por fileiras de pássaros que chegam na ilha pelas laterais, paralelo à água, comportamento que aparece nos estágios finais da chegada, quando o sol já se pôs quase que totalmente. O horário em que pelo menos a grande parte das aves já está empoleirada no dormitório é por volta das 18h40.



**Figura 7.** Chegada de *Progne subis* no dormitório ao final da tarde.

A saída durante as manhãs começa próximo ao nascer do sol, por volta de 5h50, com as andorinhas saindo em fileiras, como se fossem fluxos, paralelas

à água do rio e tomando altitude apenas quando se afastam por cerca de 30 a 50 metros do dormitório e se dispersando em várias direções. Não existem formações de nuvens de pássaros durante as saídas e nenhum pássaro permanece sobrevoando o local.. As fileiras de pássaros em saída costumam ser intercaladas com momentos de zero atividade e vão se tornando mais frequentes à medida que o dia vai clareando. Por volta de 6h30 da manhã a maior parte dos pássaros já deixou o dormitório.

### **Composição de espécies**

Observações durante os meses de outubro, novembro e dezembro de 2019 e 2020 mostram que o local é utilizado por outras espécies, principalmente por *Progne tapera*, que aparenta utilizar o local como dormitório em números consideráveis e se mantém no local mesmo com a chegada de *P. subis*, compartilhando o dormitório com a mesma. Outras espécies como *Hirundo rustica*, *Patagioenas cayennensis*, *Gymnomystax mexicanus* e *Asio stygius* parecem utilizar o dormitório em algum nível, mas não nas mesmas quantidades de *P. subis* e *P. tapera*.

### **Predadores**

Dentre predadores ou possíveis predadores avistados, *Falco peregrinus*, um falcão migratório, caça ativamente as andorinhas em voo durante o dia, como avistado durante contagens em fevereiro e março de 2020, enquanto *Asio stygius*, uma coruja residente, foi avistada a noite no dormitório se alimentando de uma presa que aparentava ser uma andorinha em março de 2022. *Rupornis magnirostris*, um gavião generalista, também foi avistado no dormitório, porém sem observações diretas de predação.

## 1.4. DISCUSSÃO

### Duração do dormitório e permanência de *Progne subis*

As datas de provável partida de *P. subis* é semelhante a de registros de últimos avistamentos pela Amazônia, que apontam para datas como 25 de março (Hill 1993), 11 de abril (Stotz et al 1992) e 12 de abril (Stutchbury et al 2009). Ainda assim, registros de *Progne subis* na Amazônia ocorrem durante todo o ano, embora a maior parte esteja entre agosto e abril (Santos et al. 2021). Esta presença pode ser explicada pelos cronogramas migratórios das diferentes populações que chegam a Amazônia vindas de várias partes da América do Norte (Fraser et al 2017). No momento em que o dormitório em estudo fica ativo, ao final de janeiro, é considerado tarde para andorinhas que se reproduzem no estado da Flórida, já que o momento ideal de migrar seria final de dezembro e início de janeiro (Purple Martin Conservation Association 1991, Brown and Tarof 2013), o que de certa forma indica que migrantes da Flórida não usam o dormitório. Já no Canadá, os primeiros indivíduos chegam entre a metade de abril e até maio, data que coincide com a partida do indivíduo marcado e detectado pela última vez o mais tarde neste estudo, em 12 de abril (Stutchbury et al. 2016).

Os indivíduos que marcamos tenderam a deixar o dormitório ainda no mesmo mês que foram marcados, o que faz sentido considerando que a estadia média foi de apenas 5 dias. Desta forma, a data de partida de muitos indivíduos deste estudo coincide com as datas de chegada em diferentes locais dos EUA. Por exemplo, os estados de Georgia, Carolina do Sul, Virgínia, Delaware e Maryland recebem as andorinhas entre fevereiro e março (Purple Martin Conservation Association 1991), datas que condizem com o momento que andorinhas marcadas com radiotransmissores partem do local de estudo (18 de fevereiro a 13 de março). Já a Pensilvânia, Nova Hampshire, Vermont, Nova Iorque, Dakota do Sul e o Canadá recebem andorinhas entre a metade de abril até maio (Purple Martin Conservation Association 1991, Stutchbury et al. 2016), estas que podem muito bem estarem usando o dormitório por este ficar ativo até abril.

Considerando que estes indivíduos são rápidos para migrar, entre uma a duas semanas de acordo com registros (Stutchbury et al. 2009), a data que os indivíduos deixam o dormitório e o fim das atividades no mesmo condizem com as datas de chegada registradas em diversas partes de seus locais de reprodução. Além do mais, mesmo que *P. subis* esteja presente na Amazônia durante todo o ano, existem pouquíssimos registros entre maio e julho (Santos et. al 2021), o que indica que o dormitório do presente estudo talvez seja um dos últimos locais de uma longa estadia da andorinha-azul como espécie na Amazônia.

### **Número de Indivíduos no Dormitório e contagens**

Apesar das contagens terem sido prejudicadas pela pandemia, acreditamos ter dado passos importantes na compreensão do dormitório. Considerando que todas as contagens foram realizadas com observadores diferentes e devidamente treinados, o método parece estar entregando números com pequenas variações se levarmos em conta a escala de grandeza do fenômeno, o que indica que o mesmo parece estar funcionando. Não apenas isso, mas o fato de os números não mudarem em grandes quantidades talvez indique uma certa rotatividade no local, com indivíduos chegando e partindo constantemente, principalmente se combinarmos com os dados de indivíduos marcados com radiotransmissores, estes que ficaram bem pouco no local se comparado ao total de tempo que o dormitório ficou ativo. De fato, muito dos indivíduos marcados em fevereiro, por exemplo, deixaram o dormitório ainda no mesmo mês, o que nos leva a acreditar que estes não são da mesma população dos indivíduos que marcamos no mês de março.

Este comportamento de agregação em grandes números de *Progne subis* começa ainda em seus sítios de reprodução, depois dos filhotes emplumarem e antes da migração rumo ao sul para a invernagem, formando dormitórios que já podem ser um local de preparação para a viagem (Brown and Tarof 2013). Durante esse período, a quantidade de indivíduos pode chegar a números impressionantes, como um dormitório no estado americano do Missouri, estimado em 100.000 indivíduos (Anderson 1965), ou um outro registro no estado de Louisiana, estimado em 200.00 indivíduos (Rogilio 1989). O mais

impressionante de todos, entretanto, foi um registro no estado da Carolina do Sul, com cerca de 703.000 indivíduos (Russel and Gauthreaux 1996). Embora não se saiba exatamente quanto tempo cada indivíduo permanece nestes dormitórios, sabe-se que também existe uma rotatividade acontecendo, e os números vão diminuindo à medida que iniciam sua migração (Brown and Tarof 2013).

Considerando os números relativamente constantes no dormitório, entre 240 a 300 mil indivíduos e a média de cinco dias que os indivíduos rastreados ficam nele em comparação aos 4 meses em que o dormitório fica ativo atividade não apenas essa rotatividade, mas o período que fica ativo, acreditamos que o dormitório é um local de preparo para a jornada de volta ao norte, para os locais de reprodução, ou seja, um dos últimos pontos de sua invernagem na Amazônia.

### **Interação com outras espécies**

No dormitório, a ave com quem *P. subis* mais divide espaço é *Progne tapera*. Esta é uma espécie residente que utiliza o dormitório durante boa parte do ano, mas parece se concentrar no local em maiores quantidades quando *P. subis* está presente. Esta agregação com outras espécies não é desconhecida para *subis* que, apesar de se juntar com outras espécies de andorinhas bem menos que outras, ainda se associa com frequência àquelas do gênero *Progne* durante a migração e invernagem (Dickerman et al. 1980, Hill 1988). O registro mais bem documentado parece ser o compartilhamento de dormitórios com *Progne chalybea* (Dickerman et al. 1980), entretanto a agregação com *Progne tapera* não parece bem documentada por ser uma ave típica da América do Sul e Central, com uma subespécie residente na Amazônia (*Progne tapera tapera*), esta que é a mais comumente encontrada no dormitório. Ainda assim, *Progne tapera fusca*, a subespécie migratória, é encontrada no dormitório também.

No dormitório, *P. subis* parece ocupar as porções mais centrais da ilha enquanto *P. tapera* fica mais nas bordas, embora ainda se encontre *P. subis* nas bordas. Isso pode ter relação com alguma hierarquia ou dominância de *subis* devido ao seu tamanho (20 cm em média) em relação a *P. tapera* (16 a 17 cm), permitindo *subis* escolher onde quer repousar enquanto *tapera* preenche os espaços vagos. Isso se torna visível em nossas capturas de indivíduos tanto nos

anos de 2020 e 2022. Como o barco não consegue adentrar muito a ilha, apenas as bordas ficam disponíveis para capturarmos indivíduos, estes que frequentemente acabam por ser *P. tapera*. Dentre os indivíduos de *P. tapera*, *ssp. fusca* parece sofrer mais com o que acreditamos ser uma hierarquia dentro do dormitório, provavelmente pelo fato de ser um migrante austral que chega no local enquanto já está abundantemente ocupado, permanecendo nas bordas e nunca em grandes números se comparado a *ssp. fusca* e a *P. subis*.

A predação também é um fenômeno observado com frequência no dormitório. Durante os meses de fevereiro e março de 2020 avistamos um casal de *Falco peregrinus* sobrevoando a ilha tanto durante as manhãs quanto às tardes, ativamente caçando andorinhas em voo. Este falcão é conhecido por sua velocidade, podendo atingir 300 km/h, o que o torna apto a caçar aves agéis como *P. subis* no ar. Sua estratégia de caça consiste em derrubar aves em voo com suas garras, com um golpe em alta velocidade. Este é possivelmente um dos trade-offs que o comportamento de agregação trás as andorinhas. Enquanto um grande grupo é mais facilmente notado pelos predadores, as chances de um indivíduo ser predado diminui em meio a tantos outros possíveis alvos.

A presença de *F. peregrinus* também afetou o comportamento de saída das andorinhas do dormitório, atrasando a partida e mantendo os indivíduos na ilha enquanto o predador estava em voo. Aqueles que se arriscavam a sair voavam mais baixo que o normal, bem mais próximo à água, provavelmente dificultando um ataque imersivo do falcão. Acreditamos que todo o comportamento de saída seja uma adaptação para evitar ataques inesperados do falcão-peregrino, mesmo que eles não estejam presentes. Considerando que este falcão também é migratório e um dos poucos capazes de caçá-las em voo, a interação entre estas duas espécies deve ocorrer com frequência.

Durante as noites, observamos a presença de *Asio stygius* na ilha, uma coruja de médio a grande porte predadora de morcegos e pequenas aves. Observamos ela tanto nas noites de fevereiro e março de 2020 quanto em março de 2022, nesta última vez se alimentando de uma andorinha no bico. Este predador provavelmente ataca andorinhas empoleiradas durante a noite.

Um outro possível predador observado, *Rupornis magnirostris*, um gavião generalista, foi avistado durante uma manhã de março de 2022 e é provavelmente oportunista, caçando indivíduos empoleirados ou debilitados no dormitório. Este gavião não tem velocidade para caçar *P. subis* em voo e, por possuir hábitos diurnos, provavelmente não preda quando elas estão repousando durante a noite, o que nos leva a acreditar que talvez apenas observe a área em busca de um alvo debilitado o suficiente para ser predado.

## **Capítulo 2 – A influência de fatores morfológicos no tempo de estadia de *P. subis* no sítio de invernagem**

### **2.1. INTRODUÇÃO**

Para uma ave migratória, saber o momento certo de iniciar a migração e lidar com a viagem, seja dos sítios de invernagem para os de reprodução ou vice-versa, requer uma tomada de decisões que envolve muitos fatores. Reservas energéticas, morfologia, fisiologia, capacidade e velocidade de voo, ecologia e aspectos evolutivos de cada espécie são exemplos de fatores que podem definir o cronograma migratório destas aves (Drent et al 2003, Alerstam and Hedenstrom 1998). Por exemplo, estar entre os primeiros a chegar nas áreas de reprodução durante a primavera apresenta vantagens. A competição por territórios e locais ideais para a construção de ninhos é grande e, portanto, quanto antes o indivíduo chegar melhores suas chances de encontrar menos competição e ter uma estação reprodutiva bem sucedida, principalmente para machos de espécies territorialistas (Newton 2008).

Mesmo que migrar o mais cedo possível para a estação reprodutiva seja vantajoso, é necessário ter o preparo para a viagem. A teoria da migração ótima sugere que a tomada de decisão do momento de migrar está relacionada com as condições corporais dos indivíduos e a possibilidade de reabastecer reservas energéticas (Alerstam and Lindström 1990). Apenas aqueles que foram capazes de acumular os recursos necessários iniciarão a migração em boas condições, enquanto indivíduos que ainda não estão preparados talvez precisem atrasar sua viagem (Hedenström & Alerstam 1997, Fox & Walsh 2012).

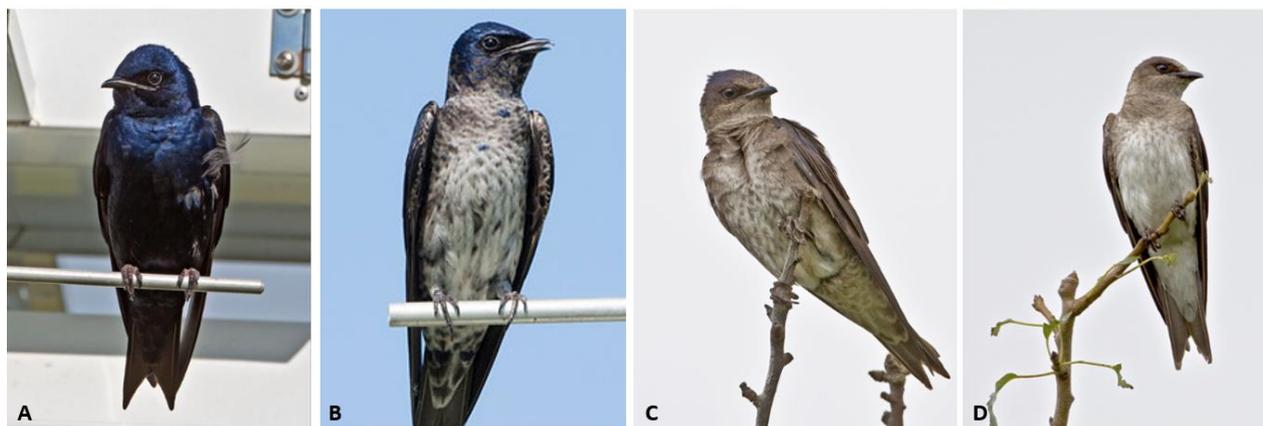
O momento de migrar é o resultado de uma combinação de fatores que a ave precisa considerar e nem sempre eles serão claros para nós. Neste estudo, usamos rastreadores para quantificar a duração da estadia de andorinhas-azuis no dormitório e relacionar este tempo com as condições físicas das andorinhas, como a idade, sexo, reservas de gordura e muda. Nosso objetivo é testar a hipótese de que tais variáveis afetam o tempo de estadia de *Progne subis* durante a invernagem.

## **2.2. MATERIAIS E MÉTODOS**

### **Espécie Focal**

Como já discutido antes, não se sabe até quando *Progne subis* permanece nos seus sítios de invernagem e informações sobre suas áreas de invernagem no geral (Brown and Tarof 2013). Com a descoberta deste dormitório e a aglomeração de diversos indivíduos da espécie, este local é uma oportunidade ímpar de complementar o conhecimento da espécie e de aves migratórias em geral, considerando a extensão de sua distribuição.

A facilidade de identificar a idade e sexo destes indivíduos pela plumagem (Figura 8) tornam a espécie interessante para a coleta de dados. Machos adultos possuem todo o corpo coberto por uma plumagem de cor azul-escura metálica enquanto as fêmeas adultas apresentam o dorso em um tom azul-escuro similar ao dos machos, mas menos vibrante, enquanto o peito e garganta possuem plumagem com uma mistura de marrom e branco (Pyle 1997). Machos jovens podem se assemelhar bastante com fêmeas adultas enquanto não possuem sua plumagem definitiva, podendo ser discernidos das mesmas pelas manchas em azul escuro que surgem no peito. Fêmeas jovens possuem o peito com coloração bem mais branca e uniforme se comparadas às adultas (Pyle 1997).



**Figura 8.** Diferença nas plumagens de *Progne subis*: **A.** Macho adulto; **B.** Macho jovem; **C.** Fêmea adulta; **D.** Fêmea Jovem. **Fotos:** Mark S. Szantyr

### **Captura e Marcação dos indivíduos**

Nós capturamos indivíduos em três anos diferentes. Em 2019, as capturas foram realizadas entre os meses de março e abril. Em 2020, as capturas foram em fevereiro e em 2022, durante o mês de março. Estas capturas sempre ocorreram com o mínimo de uma hora após o fim da revoada de *P. subis* para ter a certeza de que todos os indivíduos estivessem em seus poleiros. Com um pequeno barco sendo conduzido a remo, silenciosamente entramos na área da ilha inundada e capturamos a mão, aleatoriamente, cerca de 10 pássaros por noite. Estes foram colocados em pequenas sacolas de pano e transportados para a base flutuante próxima o mais rápido possível, para evitar estresse desnecessário. Em algumas datas, devido à agitação das andorinhas ou a um clima desfavorável, capturamos menos indivíduos que o planejado.

De volta à base flutuante, todas as andorinhas capturadas foram anilhas e alguns destes indivíduos foram selecionados para receberem rádios transmissores Lotek Nanotag como parte do Motus (motus.org), um sistema de monitoramento da vida selvagem. Usando um barbante resistente e contornando ambas as pernas e passando por baixo das asas, o transmissor foi fixado na região dorsal dos indivíduos de forma que a locomoção não seria afetada pelo equipamento (Figura 9). Estes pequenos transmissores não pesam mais de 3 gramas e são capazes de enviar sinais 24 horas por dia durante todo o seu período de atividade, que duram longos períodos de até 1 ano. Os sinais

são recebidos por estações de telemetria de rádio automatizadas, compostas por um receptor, antenas multidirecionais, cabos e uma fonte de energia. Este estudo utiliza o sistema receptor SensorGnome e no presente momento temos uma estação automatizada ao sul da cidade de Manaus, em uma área particular próxima ao dormitório.



**Figura 9.** À esquerda, radiotransmissor Lotek Nanotag com amarrações, pronto para ser fixado no dorso dos indivíduos. A etiqueta branca contém o número da tag que é usado para identificação posterior dos sinais que a torre recebe. À direita, radiotransmissor fixado em um macho adulto de *P.subis*.

### Variáveis coletadas

O peso foi a primeira medida tomada, com os indivíduos ainda dentro do saco de pano, usamos uma pesola para obter o peso total e, após retirar o indivíduo para subseqüentes medidas, o peso da sacola vazia era medido e desconsiderado do peso total, obtendo assim o peso individual. O comprimento da asa e da ponta da asa foram medidos com um paquímetro digital, sendo que para o tamanho da ponta da asa medimos a distância entre a maior pena secundária e a maior pena primária. Idade e sexo foram identificados de acordo com as plumagens dos indivíduos, que possuem diferenças dependendo da idade e sexo, como já foi abordado anteriormente.



**Figura 10.** À esquerda, macho adulto de *P.subis* anilhado. À esquerda, medida da asa de um indivíduo sendo coletada com ajuda de um paquímetro digital.

Para as medidas de condição corporal, adotamos duas medias clássicas e amplamente usadas: score de músculo e score de gordura. O score de músculo foi mensurado de acordo com o método de Gregory & Robins (1998), onde apalpamos os músculos peitorais das aves como forma de avaliar o quão robustos estão e o quanto podemos sentir o osso do esterno. Os scores variam de 0 a 2, onde 0 representa um esterno protuberante e uma forma de caráter triangular ao peitoral da ave, e o score de 2 representa músculos bem desenvolvidos e uma forma mais arredondada. Esta medida quantifica a espessura do músculo do peito representam uma estimativa da massa proteica do músculo peitoral (Jenni et al., 2000).

Para aferir os scores de gordura, utilizamos a medida qualitativa proposta por Meissner (2009), utilizando os depósitos de gordura subcutâneos na região da fúrcula das aves. A técnica geralmente consiste em assoprar as penas da região peitoral da ave para poder verificar a existência de uma camada de gordura na fúrcula, bem como apalpar a região para ter uma melhor aferição. Os scores variam de 0 a 5, onde zero é uma ausência de reservas de gordura subcutânea e uma região furcular inegavelmente côncava enquanto um score de 5 apresenta aparente camada de gordura e um formato mais convexo. O score de gordura é um método eficaz e não invasivo para estimar a gordura corporal

total de uma ave e reservas energéticas, correlacionando-se bem com a quantidade de gordura extraída de aves inteiras (Krementz & Pendleton 1990, Jenni et al., 2000).

Em 2020 e 2022 adicionamos uma nova variável: a muda das penas de voo. Em *P. subis*, ela é típica a de outros passeriformes, se iniciando pela primária mais interna (P1) e progredindo distalmente, até a primária mais externa (P9). A muda das penas da cauda também é centrífuga, iniciando pelo par de penas mais central à cauda e ir mudando consecutivamente em pares até o par de penas mais externo (Niles 1976). Dessa forma, quantificamos a situação da muda pelo número de penas restantes para finalizar o processo, por exemplo, se a oitava primária fosse vista em muda, sabemos que a andorinha ainda possui duas penas restantes para mudar, a oitava que já se encontra em muda e a nona, que será substituída assim que a muda da oitava terminar.

Posteriormente adicionamos mais uma variável, que indica a forma das asas em relação ao seu tamanho total e tamanho da ponta da asa, calculada pela seguinte fórmula (Lockwood et al. 1998):

$$Ik = 100 \times \Delta S1/W$$

Nesta fórmula,  $\Delta S1$  é o tamanho da ponta da asa e  $W$  é o comprimento total da asa. Maiores valores indicam asas mais pontudas e estreitas enquanto menores valores indicam asa mais arredondadas.

Após todas as informações estarem devidamente anotadas, os indivíduos anilhados e/ou marcados com radiotransmissores foram levados novamente às proximidades do dormitório e soltos. Muitas das variáveis coletadas em 2020 e 2022 não foram coletadas em 2019, sendo assim as análises com 2019 e 2020 incluíram apenas as variáveis em comum entre esses anos, enquanto para considerar as variáveis adicionadas após 2019, utilizamos os dados de 2020 e 2022.

Estes dados foram analisados com o software R 3.6.3 utilizando os pacotes *vegan*, *MASS* e *ggplot2*. Para testar a hipótese de que as variáveis medidas em campo possuem efeito no número de dias que os indivíduos usam o dormitório, utilizamos um modelo linear generalizado (GLM) com distribuição

binomial negativa para lidar com a dispersão dos dados de contagem da variável resposta ( $\phi = 1.88$ ).

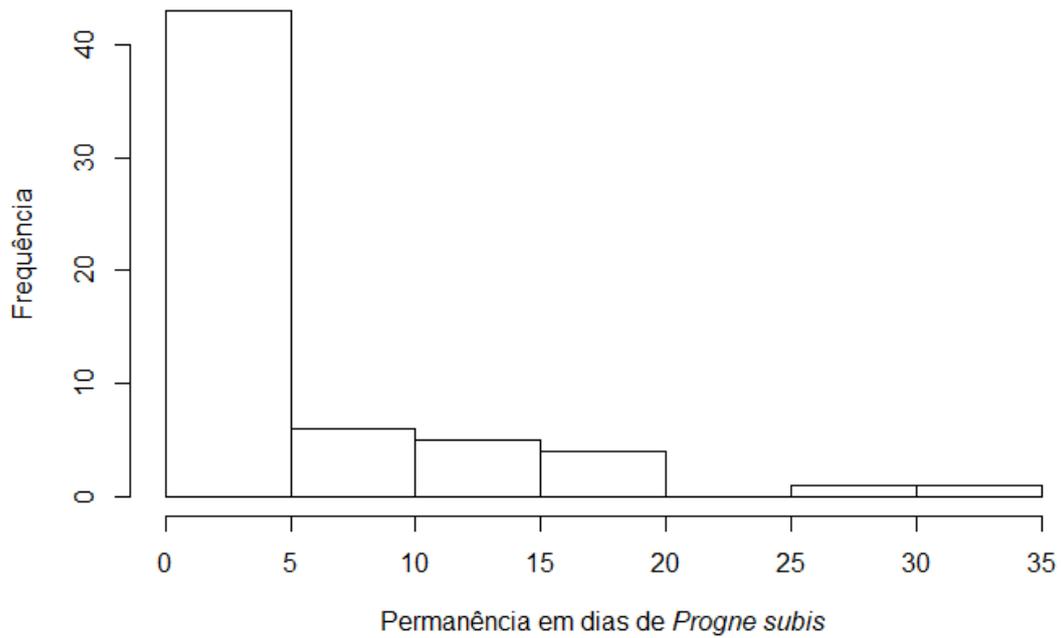
### 2.3. RESULTADOS

Em 2019, de um total de 40 indivíduos de *P. subis* capturados e marcados com radiotransmissores, 28 voltaram a ser detectados pelas antenas. Em 2020, de um total de 38 indivíduos marcados, três foram perdidos para o estudo já no momento da soltura pois os radiotransmissores caíram na água do rio ou ficaram nos sacos de pano e outros três indivíduos não voltaram a ser detectados pelas antenas, deixando a temporada de 2020 com 32 indivíduos detectados, sendo que 10 destes indivíduos ficaram por períodos menores que um dia após serem marcados. Não conseguimos incluir os dados dos radiotransmissores para 2022 no presente estudo, com isso, o número total de indivíduos inclusos nas análises deste projeto é de 60. Dividindo-os pelas variáveis qualitativas, sexo e idade, temos a tabela abaixo:

**Tabela 1.** Número de aves capturas em 2019 e 2020 classificado por sexo e idade

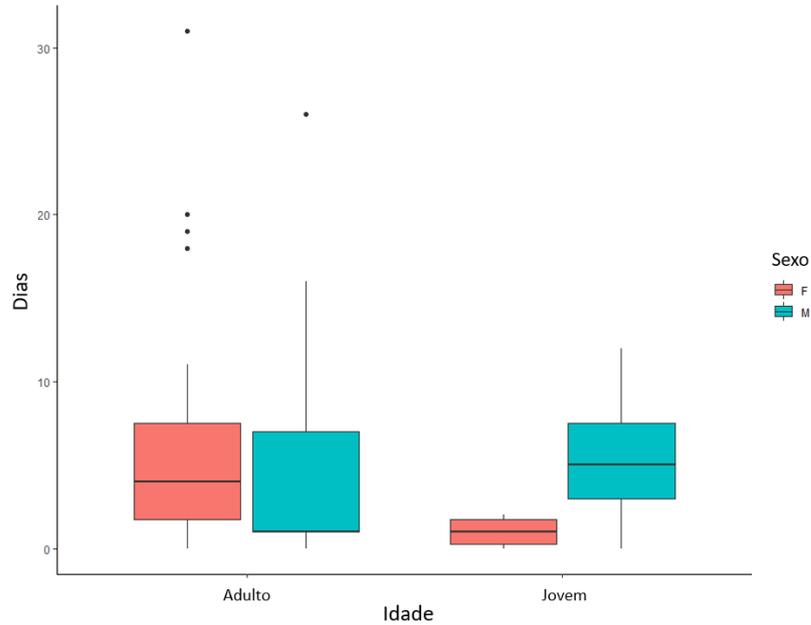
	Macho	Fêmea
Adulto	26	24
Jovem	4	6
Total	30	30

Observa-se que não existe diferença entre o número de fêmeas e machos capturados, mesmo que a captura tenha sido aleatória. O número de jovens em relação aos adultos, entretanto, foi consideravelmente menor: apenas 10 comparado a 50 adultos. A maior parte dos indivíduos ficaram até cerca de cinco dias no dormitório, enquanto poucos permanecerem por mais de duas semanas. Apenas três aves ultrapassaram a faixa dos 25 dias (Figura 12).



**Figura 11.** Histograma do número de dias que os indivíduos permaneceram no dormitório em 2019 e 2020.

Além disso, se comparamos ambos resultados em função de dias que foram detectadas no local de estudo (Figura 13), vemos que aves adultas fêmeas possuem a maior média de dias em relação aos machos, todavia elas possuem mais outliers, ou seja, valores dispersos. Para aves jovens temos o contrário, machos possuem a maior média de dias comparadas a fêmeas e machos adultos.



**Figura 12.** Boxplot do número de dias que os indivíduos usaram o dormitório dividido por idade e sexo.

As demais variáveis independentes estão representadas abaixo com suas estatísticas sumárias, bem como a variável dependente “dias”. Em média, juntando os dados de 2020 e 2019, pássaros permaneceram no dormitório 5 dias após serem marcados com radiotransmissores.

**Tabela 2.** Estatística sumária das variáveis quantitativas e variável resposta

	Média	Desvio	Min.	Max.	Erro
Peso (g)	50.3	5.74	38.5	63	0.75
Score de Gordura	3.1	0.93	2	5	0.12
Score de Músculo	1.1	0.31	0.5	1.8	0.04
Dias	5.2	6.83	0	31	0.89

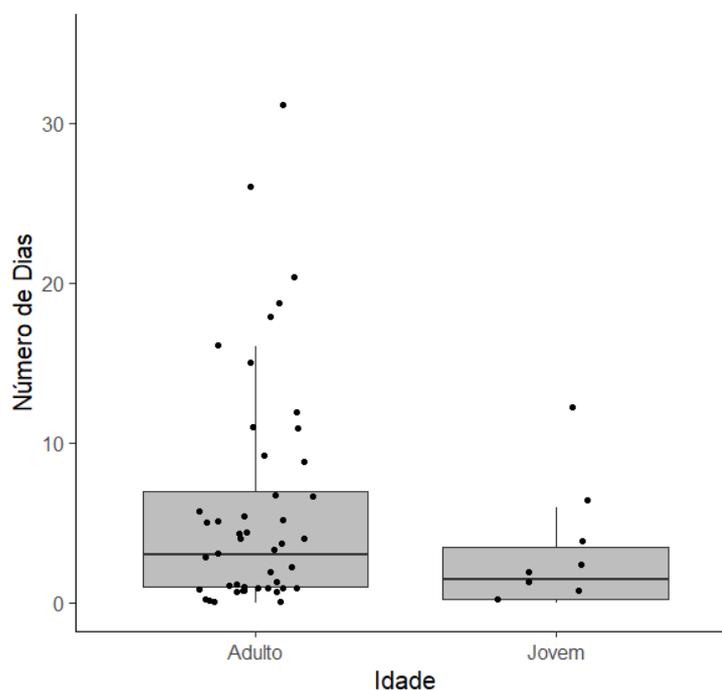
Para incluir todas as variáveis medidas em campo, fizemos dois modelos lineares, um incluindo o ano de 2019 e 2020 com as variáveis em comum e outro modelo para o ano de 2020 com as variáveis que foram acrescentadas neste ano. Os resultados para 2019 e 2020 estão logo abaixo (Tabela 3). Sexo e peso

não parecem ter influenciado o número de dias que os indivíduos usaram o dormitório, entretanto o score de músculo e gordura e o sexo apresentaram relação significativa, como mostrado na tabela abaixo.

**Tabela 3.** Resultado do modelo linear generalizado

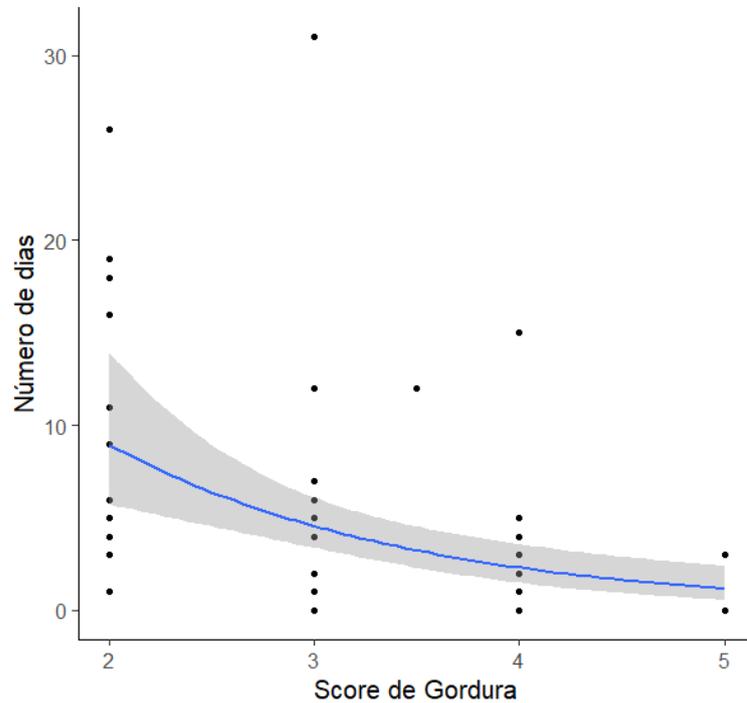
Preditores	Log-mean	CI	p
Intercept	4.39	1.39 - 7.41	<b>0.001</b>
Idade	-0.94	-1.79 - -0.05	<b>0.031</b>
Sexo	0.03	-0.55 - 0.61	0.919
Peso	0.01	-0.05 - 0.08	0.712
Score de Gordura	-0.48	-0.89 - -0.09	<b>0.02</b>
Score de Músculo	-1.74	-3.02 - -0.50	<b>0.003</b>
R <sup>2</sup> Nagelkerke	0.471		

Adultos, em média, usaram o dormitório por mais tempo que jovens porém é importante notar que temos muito poucos jovens marcados com radiotransmissores em comparação aos adultos (apenas 10 no total), isso gera uma incerteza neste resultado embora a relação seja significativa.



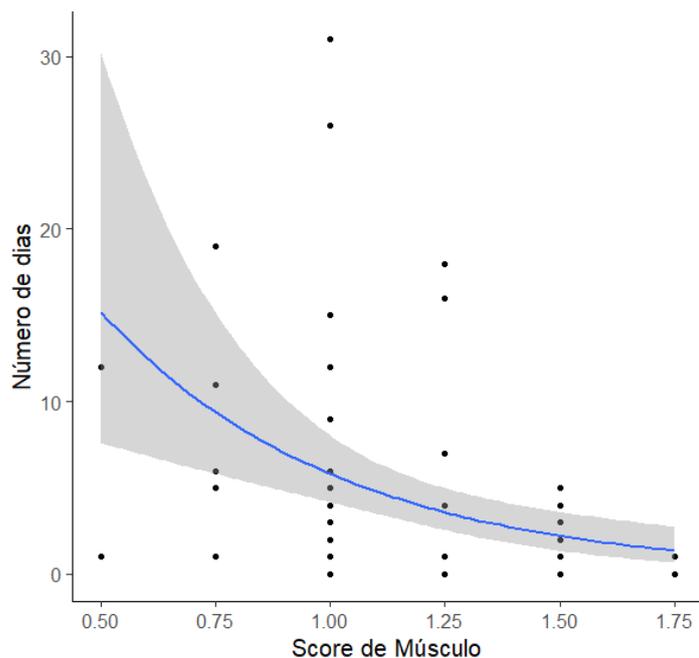
**Figura 13.** Relação da idade com o número de dias.

O score de gordura, por sua vez, é inversamente proporcional ao número de dias que estas aves usam o dormitório, ou seja, quanto maior as reservas de gordura, menos tempo ficam no local de estudo.



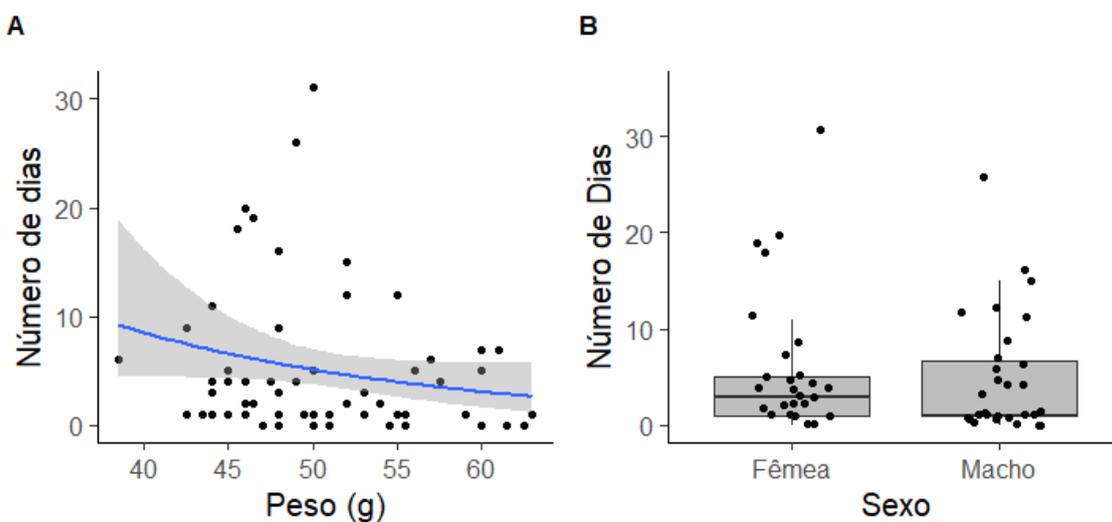
**Figura 14.** Relação do score de gordura com o número de dias.

O score de músculo também segue a mesma lógica do score de gordura, onde indivíduos com os maiores índices parecem permanecer menos no local do que aqueles com menores índices.



**Figura 15.** Relação do score de músculo com o número de dias.

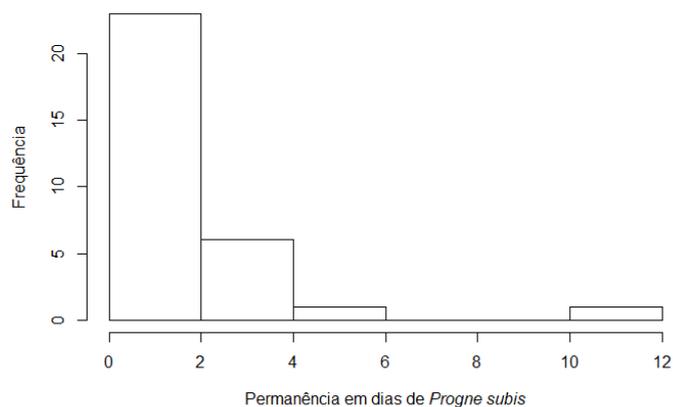
Sexo e peso apresentaram pouca relação com a variável resposta, ainda que pareça existir uma leve tendência no peso.



**Figura 16.** Relação do peso (A) e do sexo (B) com o número de dias.

Como dito anteriormente, realizamos análises separadas apenas para os dados de 2020, pois neste ano adicionamos algumas novas variáveis que pareciam importantes para a estadia de *P. subis* no dormitório e que não poderiam ser analisadas juntamente com 2019. Um total de 32 indivíduos

integraram este subconjunto de dados e a permanência destes foi menor, com a maior parte ficando cerca de dois dias no dormitório e poucos extrapolado a marca dos cinco dias vista nos dados em conjunto com 2019 (Figura 18).



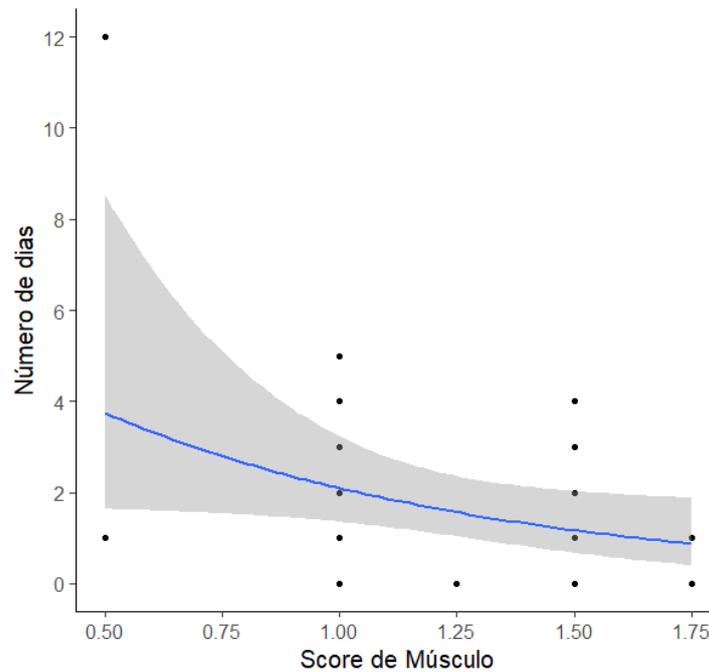
**Figura 17.** Histograma do número de dias que os indivíduos permaneceram no dormitório em apenas em 2020.

Na tabela abaixo observamos que o score de músculo mais uma vez apresentou significância ( $p < 0.05$ ), enquanto duas novas variáveis apareceram como significativas: muda e a forma da asa. Idade e score de gordura, ao contrário de anteriormente, não apresentou significância nesta análise.

**Tabela 4.** Resultado do modelo linear generalizado para o ano de 2020

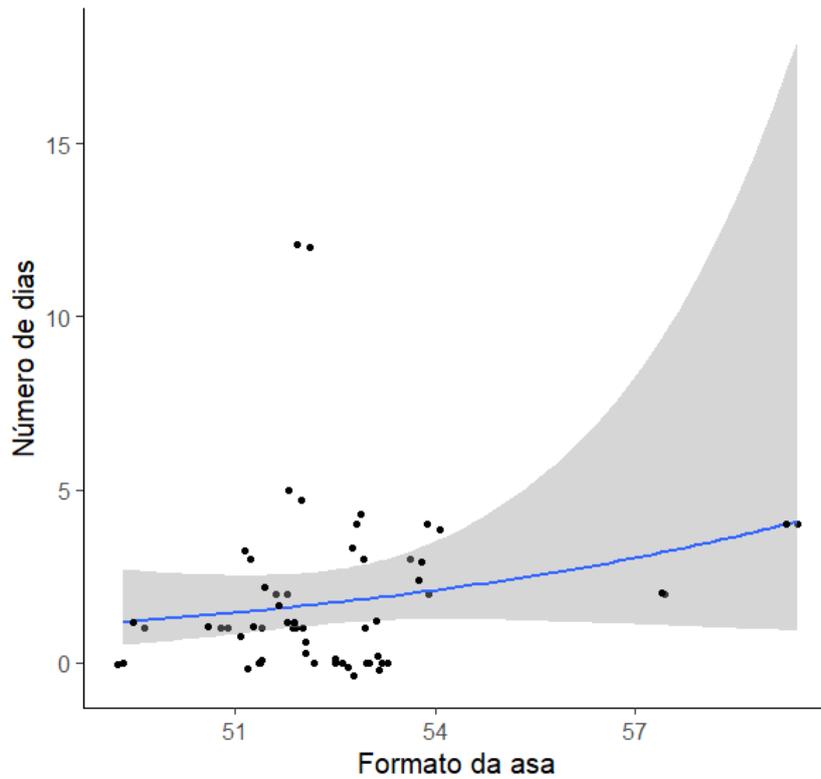
<i>Predictors</i>	<i>Incidence Rate Ratios</i>	<i>CI</i>	<i>p</i>
Intercept	0.00	0.00 – 6.09	0.118
Idade	0.46	0.19 – 1.07	0.074
Sexo	1.02	0.53 – 1.93	0.945
Peso	0.98	0.90 – 1.06	0.639
Score de Gordura	0.92	0.56 – 1.51	0.731
Score de Musculo	0.23	0.07 – 0.71	<b>0.012</b>
Forma da asa	1.22	1.05 – 1.40	<b>0.007</b>
Muda	1.31	1.13 – 1.53	<b>&lt;0.001</b>
Observations	30		
R <sup>2</sup> Nagelkerke	0.715		

Observamos que quanto maior o score de músculo, menos dias os indivíduos tendem a permanecer no dormitório (Figura 18).



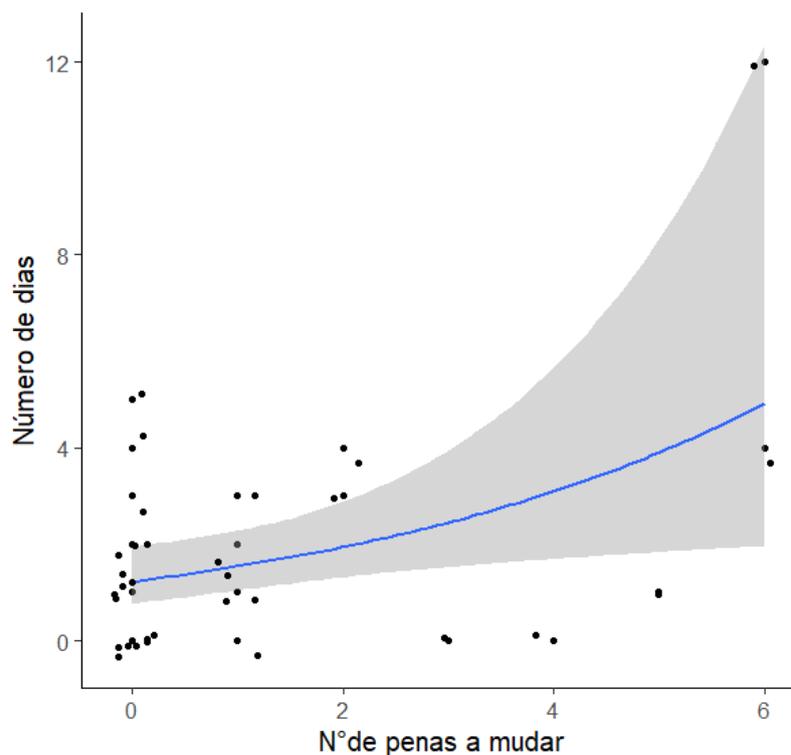
**Figura 18.** Relação do score de músculo dos indivíduos do ano de 2020 com o número de dias

A forma da asa também parece ter uma relação com o número de dias. Indivíduos com asas mais pontiagudas, representadas por índices maiores, tendem a ficar mais tempo no dormitório em comparação a aves de asas mais arredondadas, representadas pelos menores números no gráfico (Figura 19).



**Figura 19.** Relação entre a forma da asa dos indivíduos do ano de 2020 e o número de dias.

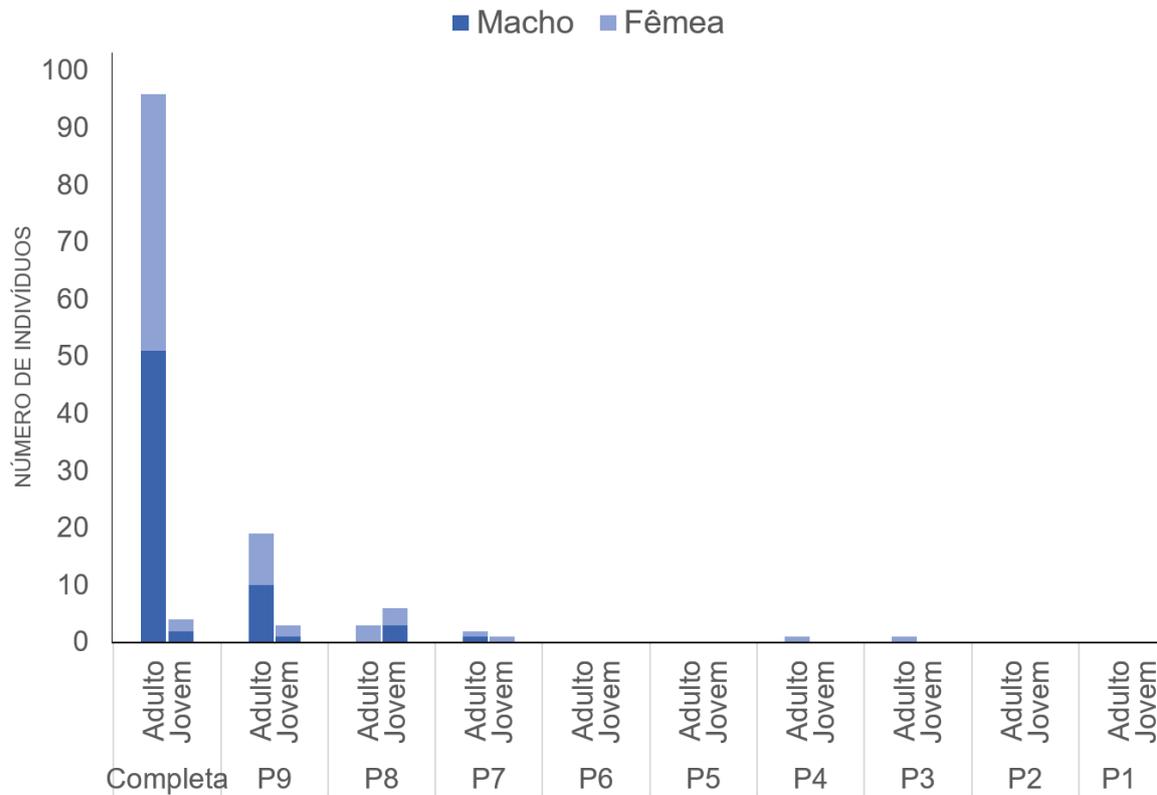
Por último, a muda foi a variável adicional em 2020 que também apresentou significância ( $p < 0.05$ ), sendo que indivíduos com o maior número de penas ainda a trocar ficaram mais tempo no dormitório, enquanto aquelas com a muda completa tenderam a ficar bem menos, com algumas deixando a área de estudo apenas horas depois da marcação.



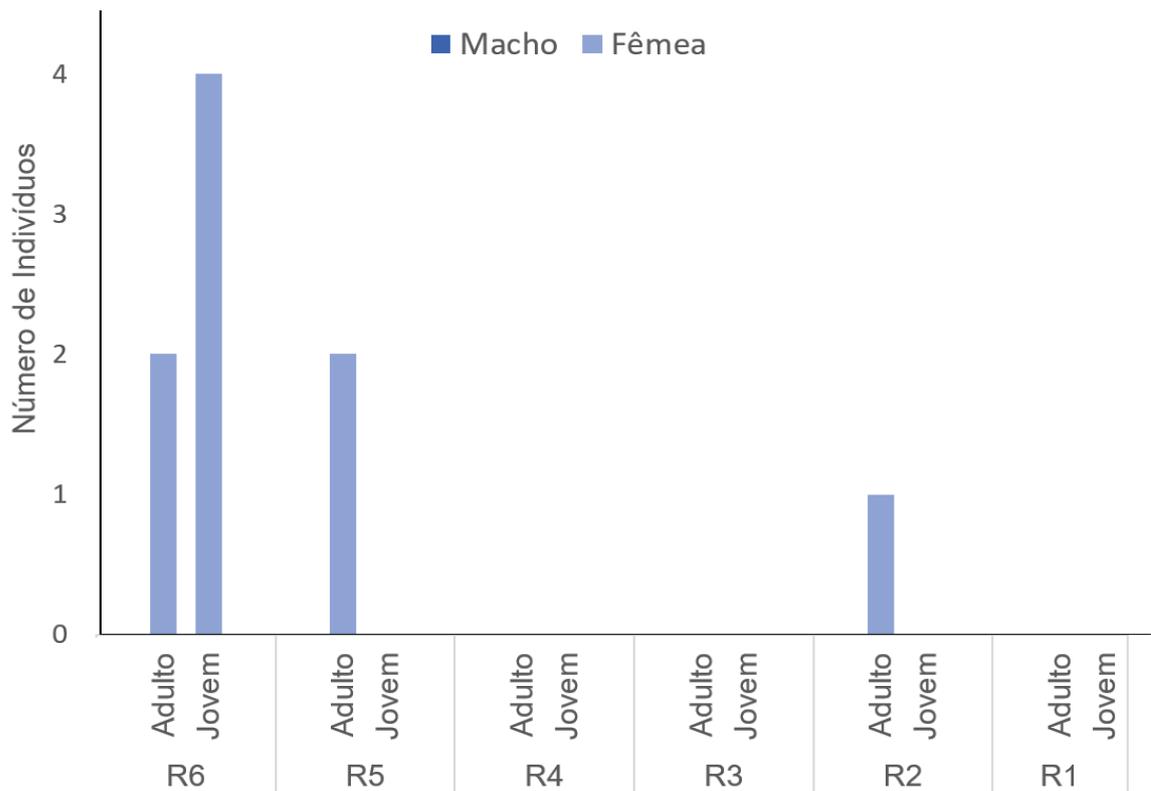
**Figura 20.** Relação entre a muda dos indivíduos do ano de 2020 e o número de dias.

Embora não tenhamos os dados de radiotransmissores para 2022 no momento da finalização deste projeto, possuímos dados sobre a muda dos indivíduos marcadas e/ou anilhados durante esta temporada. Juntando estes dados com os já obtidos em 2020, obtemos a informação sobre o estado da muda das penas primárias e terciárias (ou caudais) de 136 indivíduos entre os dois anos. No geral, a maior parte dos indivíduos já estavam com a muda completa, enquanto o segundo maior grupo estava mudando a última pena (P9) do ciclo (figura 21). A maioria dos indivíduos também já haviam mudado ou estavam no processo de muda das últimas penas da cauda (R6) (Figura 22).

Adultos no geral estavam com a muda mais completa que jovens, embora este estudo tenha capturado poucos jovens em relação a adultos. Fêmeas e machos não diferiram muito nas penas primárias, mas apenas fêmeas estavam trocando as caudais tanto em 2020 quanto 2022.



**Figura 21.** Estágio da muda das penas primárias de *P. subis*. A ave possui 9 penas primárias em cada asa e a muda costuma ser simétrica. A nona pena (P9) é a última a ser trocada no ciclo.



**Figura 22.** Estágio da muda das penas caudais de *P. subis*.

## 2.4. DISCUSSÃO

Score de músculo e de gordura se mostraram relevantes nas análises e representam a condição física do indivíduo, com uma maior reserva de gordura corporal indicando mais energia para se manter em voo por longos períodos sem paradas e um maior índice de músculo peitoral indicando um melhor condicionamento físico para sustentar o voo por mais tempo. Os indivíduos com os maiores índices de ambas as variáveis tenderam a deixar o dormitório antes que aqueles com índices menores, o que indica que estas variáveis são bons indicadores do quão uma ave está preparada para migrar. De fato, uma migração de longa distância bem-sucedida depende de boas reservas energéticas no corpo, e datas ideais de partida e chegada em seus destinos que otimizem as chances de reprodução (Alerstam e Lindstrom 1990, Madsen 2000, Prop et al 2003).

É vantajoso para um pássaro que deseja transportar a maior quantidade de energia possível com a menor quantidade de massa possível (para não prejudicar o voo), armazenar uma quantidade maior de gordura em oposição à proteína ou glicogênio, que são outras fontes de energia (Pennycuick 1998). De fato, acumular gordura parece ser estratégia preferida entre aves migratórias (Pennycuick 1998, Fiala 2009). Entretanto, gordura se apresentou relevante apenas quando juntamos os dados de 2019 com 2020, aumentando o número amostral, enquanto músculo se manteve significativo em ambos os modelos, mesmo quando o número amostral diminuiu. Uma possível explicação para isso pode estar na natureza desta medida, usada como indicativo do acúmulo de proteínas no corpo da ave (Gosler 1991) e conseqüentemente, um indicador de condição corporal melhor que gordura por refletir um acesso de longo prazo à uma boa alimentação, enquanto a reserva de gordura é fruto de uma regulação estratégica da massa corporal da ave a curto prazo (Gosler 1991, Latta and Faaborg 2002).

A idade também foi relevante no modelo juntando os dois anos, entretanto é importante ressaltar que não capturamos tantos jovens quanto adultos, o que pode causar um viés nos dados. De toda forma, jovens tenderam a ficar menos tempo que adultos, o que foi o oposto de nossa expectativa inicial de que jovens

precisariam de mais tempo para se preparar. A literatura no geral apresenta um consenso de que jovens demoram mais a chegar em seus sítios de reprodução pois estes podem sofrer pressão de adultos dominantes nos sítios de invernagem (Marra et al. 1993) e não se beneficiam em chegar cedo pela competitividade por territórios (Cooper et al. 2009). Ainda que tenhamos capturado em nossos dados uma situação oposta ao que se acredita, podemos teorizar de que a mesma pressão que adultos exercem nos jovens e gera um atraso em seu cronograma pode ser a mesma pressão que força jovens a utilizarem outro local para repousar ao invés do dormitório em estudo. Entretanto são necessários mais dados para embasar essa hipótese.

Outra variável que surpreendeu, dessa vez por não ser significativa nas análises, foi o sexo, já que é conhecido que machos adultos tendem a ser os primeiros a chegar nos sítios de reprodução (Brown and Tarof 2013). Entretanto, machos e fêmeas estão sob a mesma pressão durante a migração de primavera, quando retornam à América do Norte, já que ambos se beneficiam de chegar cedo e obter sucesso reprodutivo através da garantia de bons locais para ninhos (Smith and Moore 2005). Acredita-se também que diferenças entre sexos e idade entre migrantes neárticos podem se tornar mais evidentes durante a migração de primavera, quando os indivíduos passam do Golfo do México (Horton et al. 2019).

Um outro processo fisiológico de suma importância é a muda, que se apresentou relevante em nosso modelo no ano de 2020. As andorinhas capturadas neste estudo no geral apresentavam a muda finalizada ou uma a duas penas, seja na cauda ou asa, que ainda estava no processo de muda. Estas tenderam a ficar menos dias que os indivíduos que ainda tinham mais penas a mudar, um indicativo de que a muda interfere no momento de migrar.

O indivíduo com a muda completa mais cedo capturado neste estudo foi em 17 de fevereiro, uma certa diferença do registro de conclusão de muda mais cedo da temporada de invernagem na literatura, em 31 de janeiro (Pyle 1997). Isso pode ser explicado pelo fato de que talvez as populações de andorinhas da Florida, que são uma das primeiras a chegar em seus sítios de reprodução, não usam o dormitório em estudo, estes que seriam os indivíduos que precisam

concluir sua muda ainda e janeiro. Os indivíduos em muda das primárias mais tardiamente capturados no estudo foi em 6 de abril, mas todos estavam com a P9 quase completa e cauda com todas as penas novas. Esta data extrapola o registro conhecido até então pela literatura, em 2 de abril (Pyle 1997).

A muda das penas não se sobrepõe significativamente com outros processos importantes, como migração e reprodução, pois são processos caros que demandam bastante energia (Kjellen 1994). Muitos migrantes de longa-distância adotam a estratégia de mudar as penas quando estão em seus sítios de invernagem e Pearson (1973) sugeriu que existem duas vantagens para nisso: as penas estarão mais novas para a migração de primavera, que demanda mais da ave, e também porque existe mais tempo para realizar a muda na invernagem, já que os indivíduos não precisam se dedicar a reprodução. Essa estratégia permite bastante tempo para acumular reservas de gordura e terminar a muda, dois processos que não parecem interferir um ao outro, com as reservas de gordura não diminuindo enquanto a muda ocorre (Payne 1972). Desta forma, quando as penas estão em perfeito estado após a muda e as reservas de gordura estão grandes, é hora de retornar à América do Norte.

A última variável significativa neste estudo, a forma da asa, é comumente utilizada em muitos estudos com aves migratórias (e.g. Hedestrom & Pettersson 1986, Baldwin et al 2010, Ożarowska 2021). Asas pontiagudas são mais eficientes para voos de longa distância do que asas arredondadas portanto quanto maior a distância a ser coberta, mais pontiaguda a asa tende a ser (Pennycuick 2008). Entretanto, enquanto muitos estudos de fato mostram que espécies que viajam maiores distâncias possuem asas mais pontiagudas (Lockwood et al. 1998; Minias et al. 2015), para *Progne subis* a variação da forma da asa entre populações não parece ser significativa e nem interfere na permanência e tempo de viagem dos indivíduos da espécie (Law 2015). Assim, mantemos nossa hipótese de que andorinhas-azul de populações mais ao norte, como o Canadá precisem de asas mais bem adaptadas que indivíduos do sul dos EUA, mas ressaltamos que mais dados são necessários.

Embora todo dormitório, em tese, possa ser definido como um local de parada para repor energias, alguns destes podem ser mais críticos na jornada

de uma ave migratória e requerem uma classificação além de um simples ponto de parada, e sim um ponto de preparo (staging sites) para uma longa jornada (Warnock 2010). Locais com recursos alimentares abundantes e previsíveis onde as aves se preparam para um desafio energético que exige reservas substanciais de combustível e mudanças fisiológicas das aves são mais apropriadamente descritas como locais de preparo (Warnock 2010).

No caso de *P. subis*, não necessariamente o dormitório é próximo dos locais de forrageio, já que a ave consegue se deslocar por grandes distâncias para forragear, com uma média de 9000 km (Lalla et al. 2022). Tal fato também explica o porquê de o dormitório ser uma ilha em um rio considerado pobre em nutrientes se comparado a rios de água barrenta e, conseqüentemente, com menor riqueza e composição de espécies, incluindo insetos (Junk et al. 2015), já que *P. subis* pode facilmente acessar estes locais com mais recursos.

Ainda que a literatura não esteja em um consenso total sobre a diferenciação de um dormitório de parada e um de preparo, muitas vezes usando apenas “dormitório de parada” ou ambos como sinônimos (e.g. Moore et al. 1995, Greenberg and Marra 2005, Bauer et al. 2008, Eichhorn et al. 2009), acreditamos que o dormitório em questão seja um dos últimos pontos de parada da espécie e, conseqüentemente, importante para a finalização do preparo para retornar à América do Norte, podendo ser definido como um dormitório de preparo. Desta forma, nossos motivos para acreditar que o dormitório em estudo é um local de preparo se encontram nas mudanças fisiológicas dos indivíduos e nas datas de atividade do dormitório explicadas durante este estudo.

## CONCLUSÃO GERAL

Acreditamos que o dormitório de Manaus sirva como área de preparo (*staging*) pré-migratório onde as andorinhas chegam quase prontas para migração, com a muda finalizada ou em finalização e boas condições corporais para a migração, logo partindo para as áreas reprodutivas. A permanência curta de indivíduos no dormitório, relativa ao período ativo do dormitório (2-3 meses), sugere que haja um fluxo quase constante, com substituição de indivíduos ao longo do período, o que pode subestimar nossas contagens, mas a o mesmo tempo revela que esta é uma das últimas paradas da ave na Amazônia.

Este dormitório é um ponto-chave na conservação da andorinha-azul, principalmente considerando que ainda estamos em processo de descoberta e compreensão da invernagem da espécie e muitos dos registros são pontuais e esparsos. Esperamos que futuros estudos possam expandir as informações que temos sobre este dormitório bem como descobrir novos locais utilizados pela espécie na Amazônia.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alerstam, T., & Hedenström, A. (1998). The development of bird migration theory. *Journal of Avian Biology*, 343-369.
- Alerstam, T., & Lindström, Å. (1990). Optimal bird migration: the relative importance of time, energy, and safety. In *Bird migration* (pp. 331-351). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Alerstam, T., Hedenström, A., & Åkesson, S. (2003). Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos*, 103(2), 247-260.
- Alonso, J. A., Alonso, J. C., & Veiga, J. P. (1985). The influence of moonlight on the timing of roosting flights in Common Cranes *Grus grus*. *Ornis Scandinavica*, 314-318.
- Anderson, D. (1965). A preliminary study of a Purple Martin roost. *Bluebird* 32:3-4.
- Avgar, T., Mosser, A., Brown, G. S., & Fryxell, J. M. (2013). Environmental and individual drivers of animal movement patterns across a wide geographical gradient. *Journal of Animal Ecology*, 82(1), 96-106.
- Bauer, S., Van Dinther, M., Høgda, K. A., Klaassen, M., & Madsen, J. (2008). The consequences of climate-driven stop-over sites changes on migration schedules and fitness of Arctic geese. *Journal of animal ecology*, 654-660.
- Beauchamp, G. (1999). The evolution of communal roosting in birds: origin and secondary losses. *Behavioral Ecology*, 10(6), 675-687.
- Bijlsma, R. G., & van den Brink, B. (2005). A Barn Swallow *Hirundo rustica* roost under attack: timing and risks in the presence of African Hobbies *Falco cuvieri*. *Ardea*, 93(1), 37-48.
- Bonduriansky, R., & Brooks, R. J. (1999). Why do male antler flies (*Protophila litigata*) fight? The role of male combat in the structure of mating aggregations on moose antlers. *Ethology Ecology & Evolution*, 11(3), 287-301.
- Brown, C. R. (1979). Territoriality in the purple martin. *The Wilson Bulletin*, 583-591.

- Brown, C. R. & Tarof, S. (2013). Purple martin (*Progne subis*). The birds of North America online.
- Brown, C. R., & Wolfe III, S. P. (1978). Post-breeding movements of purple martins in the Lake Texoma area. *Bull. Tex. Ornithol. Soc*, 11, 22-23.
- Caccamise, D. F., Lyon, L., & Fischl, J. (1983). Seasonal patterns in roosting associations composed of Star-lings and Common Grackles. *Condor*, 84, 474-481.
- Caccamise, D. F., Reed, L. M., Romanowski, J., & Stouffer, P. C. (1997). Roosting behavior and group territoriality in American crows. *The Auk*, 114(4), 628-637.
- Cooper, N. W., Murphy, M. T., & Redmond, L. J. (2009). Age-and sex-dependent spring arrival dates of Eastern Kingbirds. *Journal of Field Ornithology*, 80(1), 35-41.
- Dickerman D.W., Zink R.M., Frye S.L., (1980). Migration of the Purple Martin in southern Mexico. *Western Birds*, 11, 203-204.
- Dingle, H., & Drake, V. A. (2007). What is migration?. *Bioscience*, 57(2), 113-121.
- Drent, R., Both, C., Green, M., Madsen, J., & Piersma, T. (2003). Pay-offs and penalties of competing migratory schedules. *Oikos*, 103(2), 274-292.
- Eichhorn, G., Drent, R. H., Stahl, J., Leito, A., & Alerstam, T. (2009). Skipping the Baltic: the emergence of a dichotomy of alternative spring migration strategies in Russian barnacle geese. *Journal of Animal Ecology*, 78(1), 63-72.
- Faaborg, J., Holmes, R. T., Anders, A. D., Bildstein, K. L., Dugger, K. M., Gauthreaux Jr, S. A., ... & Warnock, N. (2010). Conserving migratory land birds in the New World: Do we know enough?. *Ecological applications*, 20(2), 398-418.
- Fiala, J. (2009). An Examination of the Fueling Strategies and Energy Sources Utilized by Nearctic-Neotropic Migrants. *Eukaryon*, 5(1), 38.
- Fischl, J., & Caccamise, D. F. (1985). Influence of habitat and season on foraging flock composition in the European Starling (*Sturnus vulgaris*). *Oecologia*, 67(4), 532-539.

- Fox, A. D., & Walsh, A. (2012). Warming winter effects, fat store accumulation and timing of spring departure of Greenland White-fronted Geese *Anser albifrons flavirostris* from their winter quarters. *Hydrobiologia*, 697(1), 95-102.
- Fraser, K. C., Shave, A., Savage, A., Ritchie, A., Bell, K., Siegrist, J., ... & Pearman, M. (2017). Determining fine-scale migratory connectivity and habitat selection for a migratory songbird by using new GPS technology. *Journal of Avian Biology*, 48(3), 339-345.
- Froy, O., Gotter, A. L., Casselman, A. L., & Reppert, S. M. (2003). Illuminating the circadian clock in monarch butterfly migration. *Science*, 300(5623), 1303-1305.
- Fryxell, J. M., & Sinclair, A. R. E. (1988). Causes and consequences of migration by large herbivores. *Trends in ecology & evolution*, 3(9), 237-241.
- Gosler, A. G. (1991). On the use of greater covert moult and pectoral muscle as measures of condition in passerines with data for the Great Tit *Parus major*. *Bird Study*, 38(1), 1-9.
- Gregory, N. G., & Robins, J. K. (1998). A body condition scoring system for layer hens. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 41(4), 555-559.
- Hayes, F. E. (1995). Definitions for migrant birds: what is a Neotropical migrant?. *The Auk*, 112(2), 521-523.
- Hedenström, A. (2004). A general law for animal locomotion?. *Trends in ecology & evolution*, 19(5), 217-219.
- Hedenstrom, A. (2006). Scaling of migration and the annual cycle of birds. *ARDEA-WAGENINGEN-*, 94(3), 399.
- Hedenström, A., & Ålerstam, T. (1997). Optimum fuel loads in migratory birds: distinguishing between time and energy minimization. *Journal of theoretical biology*, 189(3), 227-234.
- Helms, C. W. (1963). The annual cycle and *Zugunruhe* in birds. In *proceedings of the international ornithological congress (Vol. 13, pp. 925-939)*.
- Hill JR III (1988). A tale of two cities: the Purple Martin on its Brazilian wintering grounds. *Purple Martin Update*1:1-5

Hill JR III (1993). A giant martin roost on the Amazon River. *Purple Martin Update* 4:5-7

Holmgren, N., & Hedenström, A. (1995). The scheduling of molt in migratory birds. *Evolutionary ecology*, 9(4), 354-368.

Horton, K. G., Van Doren, B. M., La Sorte, F. A., Cohen, E. B., Clipp, H. L., Buler, J. J., ... & Farnsworth, A. (2019). Holding steady: Little change in intensity or timing of bird migration over the Gulf of Mexico. *Global Change Biology*, 25(3), 1106-1118.

Jahn, A. E., Levey, D. J., Hostetler, J. A., & Mamani, A. M. (2010). Determinants of partial bird migration in the Amazon Basin. *Journal of Animal Ecology*, 79(5), 983-992.

Jenni, L., Jenni-Eiermann, S., Spina, F., & Schwabl, H. (2000). Regulation of protein breakdown and adrenocortical response to stress in birds during migratory flight. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 278(5), R1182-R1189.

Jonsson, N. (1991). Influence of water flow, water temperature and light on fish migration in rivers. *Nordic journal of freshwater research*, 66(1991), 20-35.

Junk, W. J., Wittmann, F., Schöngart, J., & Piedade, M. T. (2015). A classification of the major habitats of Amazonian black-water river floodplains and a comparison with their white-water counterparts. *Wetlands Ecology and Management*, 23(4), 677-693.

Kjellén, N. (1994). Molt in relation to migration in birds—a review. *Ornis svecica*, 4(1), 1-24.

Komar, O. (1997). Communal roosting behavior of the Cave Swallow in El Salvador. *The Wilson Bulletin*, 109(2), 332-337.

Krementz, D. G., & Pendleton, G. W. (1990). Fat scoring: sources of variability. *The Condor*, 92(2), 500-507.

Lack, D. (1954). The natural regulation of animal numbers. *The Natural Regulation of Animal Numbers*.

Lack, D. (1968). Bird migration and natural selection. *Oikos*, 1-9.

- Lalla, K. (2022). Purple martin (*Progne subis*) movement ecology during three stages of the annual cycle.
- Latta, S. C., & Faaborg, J. (2002). Demographic and population responses of Cape May Warblers wintering in multiple habitats. *Ecology*, 83(9), 2502-2515.
- Lam, L. (2017). The ecomorphological role of wings in migration performance and wing morphometric growth rates in ectoparasite-reduced nests (Master's thesis).
- Laughlin, A. J., Sheldon, D. R., Winkler, D. W., & Taylor, C. M. (2014). Behavioral drivers of communal roosting in a songbird: a combined theoretical and empirical approach. *Behavioral ecology*, 25(4), 734-743.
- Lockwood, R., Swaddle, J. P., & Rayner, J. M. (1998). Avian wingtip shape reconsidered: wingtip shape indices and morphological adaptations to migration. *Journal of Avian Biology*, 273-292.
- Marra, R., Greenberg, P. P. (2005). *Birds of two worlds: the ecology and evolution of migration*. JHU Press.
- Marra, P. P., Sherry, T. W., & Holmes, R. T. (1993). Territorial exclusion by a long-distance migrant warbler in Jamaica: a removal experiment with American Redstarts (*Setophaga ruticilla*). *The Auk*, 110(3), 565-572.
- Meissner, W. (2009). A classification scheme for scoring subcutaneous fat depots of shorebirds. *Journal of Field Ornithology*, 80(3), 289-296.
- Moore, F. R. (1995). Habitat requirements during migration: important link in conservation. *Ecology and management of neotropical migratory birds*, 121-144.
- Morrell, L. J., & James, R. (2008). Mechanisms for aggregation in animals: rule success depends on ecological variables. *Behavioral Ecology*, 19(1), 193-201.
- Motus. Motus Wildlife Tracking System. Página inicial. Disponível em: <motus.org> Acesso em: Setembro de 2019.
- Nebel, S., Mills, A., McCracken, J., & Taylor, P. (2010). Declines of aerial insectivores in North America follow a geographic gradient. *Avian Conservation and Ecology*, 5(2).
- Newton, I. (2010). *The migration ecology of birds*. Elsevier.

Niles, D. M. (1972). Molt cycles of purple martins (*Progne subis*). *The Condor*, 74(1), 61-71.

Pearson, D. J. (1973). Moults of some Palaearctic warblers wintering in Uganda. *Bird Study*, 20(1), 24-36.

Pennycuik, C. J. (1998). Towards an optimal strategy for bird flight research. *Journal of Avian Biology*, 449-457.

Prop, J., Black, J. M., & Shimmings, P. (2003). Travel schedules to the high arctic: Barnacle geese trade-off the timing of migration with accumulation of fat deposits. *Oikos*, 103(2), 403-414.

Pyle, P. (1997). Identification guide to North American birds: a compendium of information on identifying, ageing, and sexing "near-passerines" and passerines in the hand. Slate Creek Press.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing (2021). <https://cran.r-project.org/doc/manuals/r-release/fullrefman.pdf>.

Rogillio, C. (1989). Plans for a Purple Martin sanctuary take wing. *Purple Martin Update* 2(1):6-7.

Russell, K. R. (1996). Spatial and temporal patterns of a Purple Martin (*Progne subis*) roost: a radar and direct visual study. Thesis, Clemson University, Clemson, South Carolina

Russell, K. R., & Gauthreaux Jr, S. A. (1999). Spatial and temporal dynamics of a Purple Martin pre-migratory roost. *The Wilson Bulletin*, 354-362.

Russell, K. R., Mizrahi, D. S., & Gauthreaux Jr, S. A. (1998). Large-scale mapping of Purple Martin pre-migratory roosts using WSR-88D weather surveillance radar (Mapas a larga escala de los dormideros pre-migratorios de *Progne subis* utilizando radares WSR-88D para el monitoreo del clima). *Journal of Field Ornithology*, 316-325.

Saldanha, S., Taylor, P., Imlay, T., & Leonard, M. (2019). Biological and environmental factors related to communal roosting behavior of breeding Bank Swallow (*Riparia riparia*). *Avian Conservation and Ecology*, 14(2).

- Santos, C. O., Branco, J. M., Belotti, M. C., Abilleira, P., Siegrist, J., Fischer, J., ... & Hingst-Zaher, E. (2021). Distribution and migration phenology of Purple Martins (*Progne subis*) in Brazil. *Ornithology Research*, 29(4), 213-222.
- Sauer, J. R., Pardieck, K. L., Ziolkowski Jr, D. J., Smith, A. C., Hudson, M. A. R., Rodriguez, V., ... & Link, W. A. (2017). The first 50 years of the North American breeding bird survey. *The Condor: Ornithological Applications*, 119(3), 576-593.
- Simons, A. M. (2004). Many wrongs: the advantage of group navigation. *Trends in ecology & evolution*, 19(9), 453-455
- Smith, R. J., & Moore, F. R. (2005). Arrival timing and seasonal reproductive performance in a long-distance migratory landbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57(3), 231-239.
- Southwood, T. R. E. (1962). Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. *Biological reviews*, 37(2), 171-211.
- Stolen, E. D., & Taylor, W. K. (2003). Movements of black vultures between communal roosts in Florida. *The Wilson Bulletin*, 115(3), 316-320.
- Stotz, D. F., Bierregaard, R. O., Cohn-Haft, M., Petermann, P., Smith, J., Whittaker, A., & Wilson, S. V. (1992). The status of North American migrants in central Amazonian Brazil. *The Condor*, 94(3), 608-621.
- Stutchbury, B. J., Fraser, K. C., Silverio, C., Kramer, P., Aeppli, B., Mickle, N., ... & Mejeur, J. (2016). Tracking mated pairs in a long-distance migratory songbird: migration schedules are not synchronized within pairs. *Animal Behaviour*, 114, 63-68.
- Stutchbury, B. J., Tarof, S. A., Done, T., Gow, E., Kramer, P. M., Tautin, J., ... & Afanasyev, V. (2009). Tracking long-distance songbird migration by using geolocators. *Science*, 323(5916), 896-896.
- Walsberg, G. E., & King, J. R. (1980). The thermoregulatory significance of the winter roost-sites selected by robins in eastern Washington. *The Wilson Bulletin*, 33-39.
- Warnock, N. (2010). Stopping vs. staging: the difference between a hop and a jump. *Journal of Avian Biology*, 41(6), 621-626.

YOM-TOV, Y. O. R. A. M. (1979). The disadvantage of low positions in colonial roosts: an experiment to test the effect of droppings on plumage quality. *Ibis*, 121(3), 331-333.