



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal

Efeito de manipulações experimentais na biologia reprodutiva e comportamento do tiziu (*Volatinia jacarina*): da seleção de parceiros à disponibilidade de alimento

Raphael Igor da S. C. Dias

Orientadora: Regina H. F. Macedo

Dissertação apresentada ao Programa de
Pós-graduação em Biologia Animal da
Universidade de Brasília, como requisito
parcial à obtenção do grau de Mestre em
Biologia Animal

Brasília, 2007

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

Dissertação aprovada junto ao Programa de Pós-graduação em Biologia Animal da Universidade de Brasília, no dia 23 de março de 2007, pela banca examinadora constituída por:

Prof.^a Dra. Regina H. F. Macedo
Orientadora – UnB

Prof. Dr. Miguel Â. Marini
UnB

Prof.^a Dra. Maria Alice dos Santos Alves
UERJ

Prof. Dr. Carlos Eduardo G. Pinheiro
UnB
Suplente

Agradecimentos

Agradeço à minha família, especialmente a minha mãe que está sempre presente, me apoiando em todas as etapas da minha vida.

À minha namorada, por estar ao meu lado e por ser compreensiva nos momentos de ausência.

Aos meus grandes velhos amigos, que apesar da cobrança, entendiam porque muitas vezes eu não podia sair.

Aos novos amigos que eu encontrei no Laboratório de Comportamento Animal.

A todos que me ajudaram no campo, em especial à Luciane Lourenço e Marcelo Kuhmann.

À Universidade de Brasília pela apoio logístico.

A todos os funcionários do Departamento de Zoologia pelo carinho.

À Animal Behavior Society pelo apoio financeiro.

Aos professores Miguel Marini e Maria Alice pelos comentários e sugestões no projeto de qualificação.

Agradeço a CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pela bolsa concedida.

E em especial, agradeço a minha orientadora, Regina, pela oportunidade, incentivo e confiança recebidos.

SUMÁRIO

Resumo.....	1
Introdução geral.....	2
Referências.....	5
Capítulo 1: Suplementação alimentar em tiziu (<i>Volatinia jacarina</i>): impacto sobre parâmetros reprodutivos, agressividade de machos e intrusão territorial de fêmeas	
Resumo.....	7
Introdução.....	8
Métodos.....	11
Resultados.....	14
Discussão.....	17
Referências.....	21
Figuras.....	26
Capítulo 2: Machos indiferentes e fêmeas descontentes: mecanismos de acasalamento extra-par em <i>Volatinia jacarina</i>	
Resumo.....	29
Introdução.....	30
Métodos.....	34
Resultados.....	37
Discussão.....	39
Referências.....	42
Tabela e Figuras.....	49

RESUMO

Volatinia jacarina é uma espécie de passeriforme neotropical, granívora, e migratória, que se desloca para as regiões centrais do Brasil para se reproduzir durante a estação chuvosa, que coincide com os picos de produção de sementes na região. Na curta estação reprodutiva do tiziu, os machos estabelecem seus pequenos territórios e passam a executar vigorosamente seu display característico. Apesar de socialmente monogâmica, a espécie apresenta altas taxas de fertilização extra-par. Diversos estudos, a maioria com aves, já demonstraram que a escolha de parceiros sociais ou extra-par é baseada em características fenotípicas ou comportamentais do parceiro em potencial. Baseado nessas informações foi avaliado em ambiente natural e de laboratório, respectivamente: (1) a influência da disponibilidade de recurso alimentar no comportamento e nos parâmetros reprodutivos do tiziu; e (2) a seletividade de fêmeas de tiziu frente à oportunidade de obtenção de cópulas extra-par e a percepção de seu parceiro social em relação ao fato. Em ambiente natural foi realizada uma suplementação alimentar, alocando machos com territórios estabelecidos em dois grupos: um grupo recebeu adição de recurso no território e o outro grupo, que não recebeu, serviu de controle. Em laboratório foi realizada uma manipulação experimental onde fêmeas acasaladas tiveram a oportunidade de escolher parceiros extra-par, enquanto seus parceiros sociais observavam o comportamento da mesma. Observou-se, através do experimento em ambiente natural, que a suplementação alimentar influenciou o nível de agressividade dos machos territoriais assim como a atratividade destes em relação às fêmeas. Em termos de biologia reprodutiva, a suplementação influenciou positivamente a taxa de crescimento dos filhotes, o tamanho da ninhada e negativamente a taxa de mortalidade dos ninhegos. Em laboratório, os resultados da manipulação experimental sugerem que fêmeas de tiziu são pouco discriminantes na escolha de parceiros extra-par e que desempenham um papel importante na manutenção do vínculo do par.

INTRODUÇÃO GERAL

Indivíduos das diversas espécies animais estão constantemente sujeitos à momentos em que devem realizar algum tipo de decisão, que influenciará diretamente sua sobrevivência e sucesso reprodutivo. Dentre estas decisões estão aquelas envolvendo problemas como evitar predadores, aonde encontrar alimento, qual parceiro selecionar, entre outros (Barash, 1977). De forma geral, essas decisões comportamentais podem ser avaliadas através da observação direta do comportamento em condições naturais ou por meio de manipulações experimentais, que permitem, de forma controlada, examinar o efeito de determinado fator no comportamento, comparando-se um grupo que foi manipulado com um grupo controle.

Alimento e predadores são considerados dois dos fatores limitantes mais importantes no sucesso reprodutivo de aves e mamíferos (Boutin, 1990). Para as aves demonstrou-se que a disponibilidade de recurso alimentar afeta de forma direta o sucesso reprodutivo em termos de alterações na data de postura (Smith et al., 1980), tamanho de ninhada (Davies e Lundberg, 1985), intervalo entre posturas (Arcese e Smith, 1988), entre outros. Análises teóricas prognosticam, também, que o tamanho territorial deveria diminuir com o aumento da disponibilidade de alimento (Brown e Orians, 1970; Hixon, 1980; Schoener, 1983). Mais recentemente, confirmou-se que a disponibilidade de alimento também pode afetar as taxas de paternidade extra-par, indivíduos suplementados apresentaram proporções menores de filhotes extra-par por ninhada (Václac et al., 2003).

Outro fator importante que afeta diretamente o sucesso reprodutivo é a escolha de parceiros (Anderson, 1994). Com a rápida expansão da aplicação de técnicas moleculares e a confirmação da presença do acasalamento extra-par nas diversas famílias de aves (revisão, Griffiths et al., 2002), foi redefinido o conceito de monogamia, sendo considerado como uma complexa interação de conflitos de interesses entre machos e fêmeas (Westneat e Stewart, 2003).

Na maioria das espécies de aves, as fêmeas parecem controlar o sucesso das tentativas de cópula, pois, sendo as fêmeas mais seletivas, estas buscam cópulas extra-par (CEP) que levam a fertilizações extra-par (FEP) por determinadas razões, como melhorar a qualidade genética da prole, reduzir os custos da perda do parceiro ou ganhar benefícios

diretos (Petrie e Kempenaers, 1998). Em condições naturais fêmeas podem ter restrições quanto à escolha de um parceiro, porque a qualidade dos machos disponíveis diminui continuamente durante a estação reprodutiva devido às escolhas realizadas por outras fêmeas (Møller, 1992). Com isso, fêmeas de muitas espécies buscam CEP com machos de qualidade superior ao seu parceiro social (Houtman, 1992; Kempenaers et al., 1997; Friedl e Klump, 2005). Adicionalmente, na andorinha *Riparia riparia* a taxa de fertilizações extra-par aumentou ao longo da estação reprodutiva, sugerindo que machos que chegaram e presumivelmente começaram a reproduzir mais cedo, devem ter tido mais oportunidade de ganhar fertilizações extra-par comparado com machos que chegaram mais tarde (Alves, 1993). Nesse contexto, a ocorrência de FEP depende das relações de custo e benefício do comportamento extra-par da fêmea e da eficiência das contra-estratégias do macho social para evitar a perda de paternidade.

No presente estudo a espécie que serviu de modelo foi o tiziu (*Volatinia jacarina*), um passeriforme Neotropical migratório, tipicamente granívoro, com distribuição geográfica que se estende do México até grande parte da América do Sul (Sick, 1997). A espécie é socialmente monogâmica, com machos realizando alto investimento parental, tanto na construção do ninho quanto no provimento de alimento para os filhotes e defesa de territórios (Alderton, 1963; Almeida e Macedo, 2001). Entretanto, um estudo recente evidenciou a complexidade do sistema reprodutivo do tiziu, mostrando que o sistema social de acasalamento está associado a uma das mais elevadas taxas de fertilização extra-par já registradas para Passeriformes, sendo 63% dos ninhos e 50% dos filhotes resultado de CEP's (Carvalho et al., 2006).

As diferenças em características de história de vida das aves das regiões tropicais *versus* temperadas têm sido amplamente questionadas na literatura (e.g., Martin, 1996), mas estudos empíricos sobre disponibilidade de alimento e seus efeitos sobre parâmetros reprodutivos, assim como estudos acerca do entendimento de estratégias extra-par para aves tropicais, são escassos (Stutchbury e Morton, 2001). Com isso, o objetivo geral dessa dissertação foi avaliar os efeitos de manipulações experimentais nos parâmetros reprodutivos e comportamentais do tiziu.

Organização da dissertação

O primeiro capítulo consiste em uma manipulação de adição de alimento em ambiente natural, analisando os efeitos da disponibilidade do recurso nos parâmetros reprodutivos e comportamentais do tiziu. Foi experimentalmente testada a influência da disponibilidade de alimento no tamanho de ninhada, data de postura, sucesso reprodutivo e crescimento de ninhegos. Foram avaliados também possíveis efeitos sobre características territoriais dos machos, como mudanças na taxa de defesa do território, tamanho do território, atração de fêmeas e taxa de visitação ao ninho. Pôde-se observar o efeito da manipulação para o grupo que recebeu adição de alimento no território (experimental) através do aumento das disputas territoriais e visitação de fêmeas. O mesmo grupo apresentou maiores taxas de crescimento dos filhotes e uma tendência a ter tamanho de ninhada maior. Por outro lado, o sucesso reprodutivo do grupo experimental foi duas vezes menor do que o do grupo controle, sugerindo um possível efeito parental, como um possível aumento na atração de predadores. O segundo capítulo apresenta uma manipulação de escolha de parceiros para cópula extra-par realizada em cativeiro, avaliando os possíveis efeitos da qualidade do parceiro social na escolha da fêmea e a percepção de seu parceiro social em relação ao fato. Nas manipulações experimentais foi dada a oportunidade a fêmeas acasaladas observarem: machos extra-par (experimental), uma gaiola vazia (controle 1) e outra fêmea (controle 2). Observou-se que fêmeas experimentais permaneceram mais tempo na área da gaiola mais próxima ao macho-extra, o que não foi observado para os controles. Não foi observada nenhuma relação entre escolha da fêmea e as características fenotípicas avaliadas. Quando comparados os grupos controle 1 e experimental, não foi observada nenhuma diferença em relação à agressividade dos machos dirigida às fêmeas, ocorrendo em baixa proporção para ambos os grupos. Por outro lado, os resultados sugerem que as fêmeas desempenham um papel fundamental na manutenção do vínculo do par. Fêmeas que tiveram acesso visual a um macho extra tenderam a permanecer menos tempo próximas ao seu parceiro original após a manipulação, e tiveram uma taxa de agressividade direcionada ao macho do par significativamente superior às que não tiveram acesso a um outro macho.

REFERÊNCIAS

- Alderton, C. C. 1963. The breeding behavior of the blue-black grassquit. *Condor* 65: 154-162.
- Almeida, J. B., Macedo, R. H. F. 2001. Lek-like mating system of the monogamous blue-black grassquit. *Auk* 118: 404-411
- Alves, M. A. S. 1993. Breeding ecology and behaviour of a colonial hirundine: a study of the Sand martin (*Riparia riparia*) using DNA fingerprinting. Tese de doutorado, University of Stirling. Pp. 157.
- Anderson, M. 1994. Sexual selection. Princeton University Press, New Jersey.
- Arcese, P., Smith, J. N. 1988. Effects of population density and supplemental food on reproduction in Song Sparrows. *Journal of Animal Ecology* 57:119-136.
- Barash, D. 1977. Sociobiology and behaviour. Elsevier, New York.
- Boutin, S. 1990. Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems, and the future. *Canadian Journal of Zoology* 68: 203-220.
- Brown, J. L., Orians G. H. 1970. Spacing patterns in mobile animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1:239-262.
- Carvalho, C.B., Macedo, R. H., Graves, J. 2006. Breeding strategies of a socially monogamous neotropical passerine: extra-pair fertilizations, behavior and morphology. *Condor* 108: 579-590.
- Davies, N. B., Lundberg, A. 1985. The influence of food on time budgets and timing of breeding of the dunnoek *Prunella modularis*. *Ibis* 127: 100-110.
- Fiedl, T. W., Klump, G. M. 2005. Extrapair fertilizations in red bishops (*Euplectes orix*): do females follow conditional extrapair strategies? *Auk* 122: 57-70.
- Griffith, S. C., Owens, I. P. F., Thuman, K. A. 2002. Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology* 11: 2195–2212.
- Hixon, M. A. 1980. Food production and competitor density as the determinants of feeding territory size. *American Naturalist* 115: 510-530

- Houtman, A. M. 1992. Female zebra finches choose extra-pair copulations with genetically attractive males. *Proceedings of the Royal Society London, Series B* 249: 3-6.
- Kempenaers, B., Verheyen, G. R., Dhondt, A. A. 1997. Extrapair paternity in the blue tit (*Parus caeruleus*): female choice, male characteristics, and offspring quality. *Behavioral Ecology* 8: 481-492.
- Martin, T. E. 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: What do we really know? *Journal of Avian Biology* 27: 263-272.
- Møller, A. P. 1992. Frequency of female copulations with multiple males and sexual selection. *American Naturalist* 139: 1089-1101.
- Petrie, M., Kempenaers, B. 1998. Extra-pair paternity in birds: explaining variation between species and populations. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 52-58.
- Schoener, T. W. 1983. Simple models of optimal feeding-territory size: a reconciliation. *The American Naturalist* 121: 608-629.
- Sick, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro.
- Skutch, A. F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91: 430-55.
- Smith, J. N., Montgomerie, R. D., Taitt, M. J., Yom-Tov, Y. 1980. A winter feeding experiment on an island song sparrow population. *Oecologia* 47: 164-170.
- Stutchbury, B. J. & Morton, E. S. 2001. *Behavioral ecology of tropical birds*. San Diego: Academic Press.
- Václav, R., Hoi, H., Blomqvist, D. 2003. Food supplementation affects extrapair paternity in house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology* 14: 730-735.
- Westneat, D. F., I. R. K. Stewart. 2003. Extra-pair paternity in birds: causes, correlates, and conflict. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34:365–396.

Suplementação alimentar em *Volatinia jacarina*: impacto sobre parâmetros reprodutivos, agressividade de machos e intrusão territorial de fêmeas

Resumo

A influência da abundância de alimento no comportamento reprodutivo do tiziu (*Volatinia jacarina*) foi avaliada através de uma manipulação em ambiente natural usando dois grupos definidos aleatoriamente. O grupo experimental recebeu uma suplementação alimentar por mais de dois meses, enquanto que o grupo controle não recebeu nenhuma adição de alimento. Para ambos os grupos as observações foram conduzidas antes e após a realização da manipulação experimental, para determinar tamanho do território e características comportamentais dos machos residentes. As características comportamentais incluíram taxa de display, número de disputas territoriais, visitação de fêmeas, intrusões territoriais realizadas por outros machos e a taxa de visitação do macho residente ao ninho. Foram registrados também os parâmetros reprodutivos, incluindo tamanho de ninhada, taxa de crescimento dos filhotes e sucesso reprodutivo. Para o grupo controle não foi observada nenhuma diferença comportamental antes e após a manipulação. Por outro lado, o grupo experimental apresentou um número mais elevado de disputas territoriais e visitação de fêmeas após a manipulação. O grupo experimental também apresentou maiores taxas de crescimento dos filhotes e uma tendência a ter tamanho de ninhada maior. Entretanto, a taxa de mortalidade do grupo experimental foi quase duas vezes maior do que a do grupo controle. Sabendo que a predação foi o fator principal que contribuiu para as diferenças na mortalidade entre os grupos, um possível efeito parental aumentando a atração de predadores é sugerido.

Palavras-chave: recurso; território; reprodução; predação

INTRODUÇÃO

Sabe-se que a qualidade e a quantidade de alimento são determinantes na história de vida das aves (Martin, 1987), e que são consideradas os fatores limitantes mais importantes na reprodução (Lack, 1954). De forma geral, a disponibilidade de alimento em um habitat pode interferir nos aspectos reprodutivos como data de postura (Källander, 1974; Smith et al., 1980), tamanho de ninhada (Siikamäki, 1995; Soler e Soler, 1996), taxa de crescimento dos filhotes (Blancher e Robertson, 1987), intervalo entre tentativas reprodutivas (Arcese e Smith, 1988), taxa de predação (Yom-Tov, 1974; Dewey e Kennedy, 2001) e na prevenção da ocorrência de filhotes extra-par no ninho (Westneat, 1994; Václav et al., 2003). Os recursos alimentares também tem demonstrado influenciar comportamentos agressivos (Pierottu, 1981), taxa de display (Tamm, 1985), tamanho do território (Adams, 2001) e migração (Fransson, 1998).

Um estudo com *Parus caeruleus* demonstrou que a qualidade do território, em termos de abundância de alimento, teve um efeito mais forte do que a qualidade parental na determinação dos parâmetros reprodutivos, afetando a data de eclosão e a condição da prole ao deixar o ninho (Przybylo et al., 2001). Em outro estudo, com *Tyrannus verticalis*, sítios com maior abundância de alimento exibiram maiores ninhadas, que se iniciaram mais cedo, e uma taxa de crescimento mais rápida dos ninhegos (Blancher e Robertson, 1987). Entretanto, outros estudos com outras espécies não encontraram nenhuma alteração na taxa de crescimento dos filhotes (Lepczyk e Karasov, 2000; Massemin et al., 2002) ou tamanho de ninhada (Yom-Tov, 1974; Davies e Lundberg, 1985) com alterações na disponibilidade de alimento.

Adicionalmente às observações em contextos naturais, experimentos de suplementação alimentar com diversas espécies em diferentes regiões têm gerado resultados consistentes (Boutin, 1990). Em uma manipulação com o passeriforme *Melospiza melodia*, a suplementação alimentar resultou na antecipação da data da postura, aumento no tamanho da ninhada, número de tentativas reprodutivas e peso dos filhotes, gerando quatro vezes mais prole para os indivíduos suplementados, quando comparados com indivíduos não suplementados (Arcese e Smith, 1988). Em outro experimento com a mesma espécie, a quantidade de alimento oferecida pareceu ser

essencial para o crescimento da prole, já que os ninhegos que sofreram restrições nutricionais apresentaram massa corporal inferior, menores comprimentos de tarso e da terceira pena primária (Searcy et al., 2004).

Não apenas a quantidade, mas também a qualidade do alimento interfere na taxa de crescimento dos filhotes, sendo que o conteúdo de proteína é o principal responsável por esse efeito. A qualidade da dieta dada a ninhegos do faisão *Phasianus colchicus* (Phasianidae) afetou o comprimento do tarso quando os indivíduos chegaram à idade adulta (Ohlsson e Smith, 2001). No mandarim *Taeniopygia guttata* (Estrildidae), ninhegos que foram alimentados com uma dieta de baixa qualidade ganharam massa mais lentamente, pesaram menos e tiveram tarsos menores quando adultos quando comparados às aves controles que foram alimentadas com uma dieta de alta qualidade, rica em proteína (Boag, 1987).

A disponibilidade de alimento está geralmente envolvida na determinação do tamanho do território, apesar dessa associação poder ser de certa forma ambígua. Ainda que a maioria dos estudos demonstre uma relação negativa entre disponibilidade de alimento e tamanho do território (Adams, 2001), alguns estudos têm demonstrado que o provisionamento de alimento extra permite que machos de algumas espécies mantenham territórios maiores (e.g., *Anthus petrosus* (Motacillidae): Arvidsson et al., 1997). Em outras espécies o alimento parece não ser um fator determinante na regulação do tamanho territorial (e.g. *Pipilo erythrophthalmus* (Emberizidae): Franzblau e Collins, 1980). Como também pode ser sugerido para *Catharus guttatus* (Turdidae), pois mesmo que indivíduos pudessem ter acesso a outras fontes de dieta, os indivíduos que foram submetidos a um experimento de redução da quantidade de frutas no território não ajustaram o tamanho do mesmo e nem sua localização (Brown e Long, 2006).

Em geral, estudos com suplementação produzem uma redução da área de vida ou território, e também há evidências de que indivíduos modificam as taxas de display e tipos de display, de acordo com o nível de recurso no território (Boutin, 1990). O tempo economizado quando o alimento é fácil de encontrar pode ser alocado em outras atividades, como defesa do território, acasalamentos extra-par, e investimento em cuidado parental dentre outras. Por exemplo, machos de *Agelaius phoeniceus* (Icteridae) que receberam alimento extra passaram mais tempo em seus territórios, cantaram mais

frequentemente e executaram mais displays de vôo do que indivíduos do grupo controle (Searcy, 1979). Adicionalmente, dependendo da forma que os recursos estão distribuídos no habitat, o efeito da redução do tamanho do território pode também estar relacionado com um aumento na taxa de intrusão (Ewald e Carpenter, 1978; Myers et al., 1979; Ewald e Rohwer, 1982).

O objetivo principal desse estudo foi avaliar o efeito de recursos alimentares nos parâmetros reprodutivos e comportamentais de um passeriforme neotropical, o tiziu (*Volatinia jacarina*). As diferenças em características de história de vida das aves das regiões tropicais versus temperadas têm sido amplamente questionadas na literatura (e.g., Martin, 1996), mas estudos empíricos sobre limitação de alimento e seus efeitos sobre parâmetros reprodutivos das aves tropicais são escassos (Stutchbury e Morton, 2001). Além do mais, experimentos de suplementação alimentar, os quais poderiam permitir comparações com as aves de regiões temperadas, são muito raros para os trópicos (Boutin, 1990; Stutchbury e Morton, 2001). Dessa forma, foi experimentalmente testada a influência da disponibilidade de alimento no tamanho de ninhada, data de postura, sucesso reprodutivo e crescimento de ninhegos de tiziu. Foram avaliados também possíveis efeitos sobre características territoriais dos machos, como mudanças na taxa de defesa de território, tamanho do território, atração de fêmeas e cuidado parental.

O tiziu é uma pequena ave neotropical granívora, da família Emberezidae, com distribuição geográfica que se estende do México até grande parte da América do Sul (Sick, 1997). O tamanho de ninhada para a espécie varia de 1 a 3 ovos (Alderton, 1963). No Brasil, populações migram entre áreas na Amazônia e na região central do país, onde indivíduos se reproduzem na estação chuvosa. Machos demarcam reduzidos territórios agregados executando displays vigorosamente. Embora eles sejam socialmente monogâmicos (Almeida e Macedo, 2001), a espécie apresenta altas taxas de fertilizações extra-par, sendo 63% dos ninhos e 50% dos filhotes resultado de cópulas extra-par (Carvalho et al., 2006).

MÉTODOS

Área de estudo e procedimentos gerais

O estudo foi conduzido no Campus da Universidade de Brasília (15°46' S, 47°52' W) na região central do Brasil durante a estação reprodutiva do tiziu, de novembro a março 2005/2006. A área (aproximadamente 63 ha) consiste basicamente de uma fitofisionomia de Cerrado alterada, composta por gramíneas e arbustos, com algumas árvores esparsas.

Indivíduos foram capturados com auxílio de redes de neblina e marcados com uma combinação única de anilhas plásticas coloridas. Durante o procedimento, os indivíduos foram pesados com uma balança de mola (precisão de 0,5g) e as medidas morfométricas foram coletadas com um paquímetro (precisão de 0,02mm), e incluíram comprimento do tarso e asa direita, cauda e narina ponta. A porcentagem total de plumagem nupcial foi estimada visualmente. O tamanho da mancha branca subaxilar e sua proporção em relação à asa foram medidos. Para isso, uma transparência de acetato foi pressionada levemente contra a face inferior da asa, e os contornos da mancha e da asa foram desenhados. Posteriormente, as áreas da asa e mancha foram calculadas com o programa ImageJ (U.S. National Institutes of Health).

Suplementação alimentar

Depois que os territórios foram estabelecidos pelos machos, os indivíduos foram alocados aleatoriamente em dois grupos: no grupo experimental a disponibilidade de alimento foi aumentada, e para o grupo controle não houve suplementação. Para ambos os grupos um alimentador foi colocado aproximadamente no centro do território, delimitado nas semanas anteriores. O alimentador consistia de um suporte circular com 20cm de diâmetro localizado no chão, no qual o alimento foi adicionado. Os alimentadores tinham uma cobertura para prevenir que aves que passassem voando pela área visualizassem a fonte de alimento, assim minimizando o risco de atrair intrusos. O alimento (100 g) foi adicionado nos alimentadores do grupo experimental três vezes por

semana, mantendo dessa forma uma suplementação alimentar contínua para o dono do território durante os meses de janeiro e fevereiro da estação reprodutiva (ver abaixo). O mesmo procedimento foi simulado no grupo controle, embora sem o provisionamento de alimento. A suplementação alimentar iniciou, em média, pelo menos uma semana antes da postura da primeira ninhada em cada território, e durou até o final da estação reprodutiva quando os indivíduos estavam se preparando para migrar. O alimento consistia de uma mistura de sementes, composta por variações de painço *Panicum miliaceum* (verde, amarelo e vermelho), alpiste *Phalaris canariensis*, senha (*Echinochloa* sp.) e níger *Guizotia abyssinica*. Para estimar a disponibilidade natural de alimento dentro dos territórios, foi avaliada a porcentagem de gramíneas com sementes no território. Essa estimativa foi realizada no final da estação reprodutiva para evitar efeitos no comportamento e no tamanho territorial dos machos. Para tal foram utilizadas cinco parcelas de 1m² posicionadas em forma de cruz com uma distância de 1m umas das outras, sendo que a parcela central da cruz foi colocada aproximadamente no centro do território. Em cada parcela foi estimado percentualmente a quantidade de gramínea, discriminando-se aquelas que estavam com sementes (ou resquícios de produção) e as que não produziram sementes.

Comportamento dos machos e territorialidade

Observações comportamentais foram conduzidas das 06:00 às 11:00 h (BRT). Uma rodada de observação focal inicial (20 min contínuos) foi realizada para todos os machos, após a qual foi iniciada a manipulação experimental adicionando o recurso alimentar. O efeito da suplementação no comportamento foi avaliado duas vezes (duas observações focais de 20 min contínuos) para cada indivíduo duas semanas depois do início da adição de recurso ao território com um intervalo de uma semana entre cada rodada de observação. Durante as observações foram registradas as seguintes variáveis: taxa de display (número de saltos/min), interações agonísticas (perseguições e contatos físicos), número de intrusões de machos e fêmeas no território, e taxa de visitação do macho territorial ao ninho. Foram consideradas intrusões territoriais por machos aquelas ocasiões onde machos invadiram o território do macho focal com ou sem a ocorrência de

interações agonísticas, talvez por passarem despercebidas pelo dono do território. Poleiros onde os machos executavam displays e locais onde foram observadas disputas territoriais através de interações agonísticas foram marcados com fitas que permitiram a determinação dos limites dos territórios. O tamanho do território foi calculado pelo método do Mínimo Polígono Convexo (MPC), que consiste em juntar os pontos mais extremos do território formando um polígono, do qual a área é calculada (Odum e Kuenzler, 1955). Os territórios foram medidos para ambos os grupos, antes e duas semanas depois do recurso ter sido colocado.

Reprodução e crescimento

Os ninhos foram procurados por busca ativa na vegetação, e também encontrados através da observação da visita dos pais aos ninhos. Os ninhos foram marcados com uma fita a poucos metros de distância e foram checados a cada 2-3 dias. Todos os ninhegos tiveram a massa corporal e o tarso direito medidos com uma balança de mola (precisão de 0,5g) e com um paquímetro (precisão de 0,02mm), respectivamente, em dias alternados. A taxa de crescimento dos filhotes foi estimada pelo método gráfico do modelo logístico de Ricklefs (1967) (veja abaixo). Os ninhos foram considerados como bem sucedidos somente se pelo menos um filhote deixou o ninho, e predados se falharam completamente, com ovos ou ninhegos desaparecendo do ninho com evidências de predação (ninho destruído ou desaparecido). Perdas parciais foram ignoradas porque o conteúdo inteiro é geralmente removido durante a predação (Ricklefs, 1969, Martin, 1993). Em nenhum dos ninhos os ninhegos morreram de inanição ou outra causa além da predação. Predadores de ninho em potencial vistos na área de estudo durante as observações diurnas eram visualmente orientados, incluindo anu-preto (*Crotophaga ani*), anu-branco (*Guira guira*) e gralhas (*Cyanocorax cristatellus*).

Análises estatísticas

O modelo logístico de Ricklefs (1967) aplicado a um método gráfico permitiu o cálculo da taxa de crescimento dos filhotes (K). Nesse método é estimada a assíntota, que

é o peso/comprimento final da curva de crescimento. No presente estudo a assíntota foi considerada como 8,8g para o peso e 16,12mm para o comprimento do tarso dos filhotes. Os dados de crescimento são recalculados como porcentagens da assíntota, e os fatores de conversão são plotados, transformando a curva de crescimento em uma reta. A taxa de crescimento (K) para a equação logística é quatro vezes o ângulo da linha resultante. O modelo de crescimento logístico proporciona um melhor ajuste aos dados de crescimento em passeriformes do que modelos alternativos (Ricklefs, 1968). A taxa diária de sobrevivência (TDS) foi calculada usando o método de Mayfield (1961, 1975), e as variâncias para as probabilidades foram calculadas como em Johnson (1979). A data de postura foi definida como sendo o dia em que o primeiro ovo foi posto. O teste Shapiro-Wilk foi usado para determinar se os dados apresentavam distribuição normal e testes estatísticos não paramétricos foram usados quando os dados não apresentaram distribuição normal. O teste t de Student e o Mann-Whitney (teste- U), foram usados para comparar as medidas morfométricas dos machos dos grupos controle e experimental, assim como a disponibilidade natural de alimento e o tamanho do território. O teste de Wilcoxon-Z foi usado para comparar as diferenças comportamentais de machos focais antes e após a manipulação e o teste Qui-quadrado foi usado para avaliar as taxas de mortalidade dos filhotes. As análises estatísticas foram realizadas com o programa SPSS 13.0 (SPSS Inc., 2004). Todos os testes de significância foram bicaudais, e todas as medidas são apresentadas como média $\pm$ EP.

RESULTADOS

Um total de 226 indivíduos foram capturados e marcados na área de estudo, sendo desses 128 machos e 98 fêmeas. Entretanto, as análises foram focadas em 25 machos que defenderam territórios e permaneceram na área por toda a estação reprodutiva, 13 dos quais foram considerados do grupo controle e 12 do grupo experimental. Não houve diferença significativa entre os machos de ambos os grupos em termos de medidas morfométricas (Todos Mann-Whitney U -test, $U > 53,00$, Student t -test, $t < 0,53$, e todos os $P > 0.05$). Todos os alimentadores do grupo experimental foram encontrados pelos donos dos territórios, e durante as observações, nenhum outro indivíduo foi visto

acessando os recursos. Não foi observada diferença significativa na quantidade natural de gramíneas com sementes (consequentemente, disponibilidade de alimento) nos territórios dos grupos controle e experimental (Mann-Whitney *U*-test, $U = 1714,00$, $P = 0,242$).

Comportamento do macho

Diferenças comportamentais significativas antes e depois da manipulação só foram encontradas para o grupo experimental, com um aumento na quantidade de disputas territoriais (Wilcoxon *Z*-test, $Z = 1,972$, $P = 0,049$; Fig. 1) e na taxa de intrusão de fêmeas ($Z = 2,356$, $P = 0,018$; Fig. 2). Não houve diferença significativa na taxa de display dos machos focais ($Z = 0,889$, $P = 0,374$) nem no número de intrusões de outros machos ($Z = 0,517$, $P = 0,605$) para o grupo experimental antes e depois da manipulação. Nenhuma diferença foi encontrada nos comportamentos analisados dos machos controle antes e depois da manipulação: frequência de disputas territoriais ($Z = 1,753$, $P = 0,080$; Fig. 1), taxa de display ($Z = 0,942$, $P = 0,346$), taxa de intrusão de fêmeas ($Z = 0,119$, $P = 0,905$; Fig. 2) e taxa de intrusão de outros machos ($Z = 0,000$, $P = 1,000$).

Tamanho territorial

O tamanho territorial aumentou significativamente após a suplementação alimentar somente para o grupo controle ($Z = 2,970$, $P = 0,003$; Fig. 3), mas permaneceu igual para o grupo experimental ($Z = 0,549$, $P = 0,583$). Antes da manipulação indivíduos do grupo experimental apresentaram uma média de tamanho territorial maior, porém não significativamente, do que o grupo controle ($126,00 \pm 37,7 \text{ m}^2$ versus $80,69 \pm 21,11 \text{ m}^2$, respectivamente; $U = 67,00$, $P = 0,550$). Quando foram comparados os territórios dos grupos controle e experimental após a suplementação alimentar, foi observado que os indivíduos não suplementados passaram a apresentar um território maior, embora não significativamente, do que os indivíduos suplementados ($156,15 \pm 24,26 \text{ m}^2$ versus $140,58 \pm 31,35 \text{ m}^2$, respectivamente; Student *t*-test, $t = 0,396$, $P = 0,696$). Embora tenha havido modificações nos limites dos territórios, nenhum dos machos territoriais deixou o território após a manipulação.

Parâmetros reprodutivos

Vinte e cinco ninhos foram encontrados nos territórios observados nesse estudo. Entretanto, apenas 23 foram considerados nas análises (13 controle e 10 experimental), porque dois ninhos encontrados nos territórios de dois machos diferentes nunca foram visitados pelos mesmos. Indivíduos do grupo controle iniciaram a postura em média quatro dias mais cedo do que o grupo suplementado. Foi observada uma tendência no grupo suplementado de produção de ninhadas maiores do que o grupo controle ($2,9 \pm 0,1$ versus $2,4 \pm 0,2$, respectivamente; $U = 19,00$, $P = 0,067$). Essa diferença fica mais evidente quando se observa a proporção de cada grupo que produziu ninhadas de diferentes tamanhos: no grupo controle 40% das ninhadas foi composta por três ovos, enquanto que 86% dos ninhos do grupo experimental apresentaram ninhadas com três ovos (Qui-quadrado, $\chi^2 = 17,20$, $P < 0,01$). Não houve diferença na taxa de visitação ao ninho pelo macho territorial entre os grupos experimental e controle ($U = 76,00$, $P = 0,901$).

A constante de crescimento K da massa corporal dos ninhegos dos territórios suplementados indica que ninhegos destes territórios tiveram um crescimento de massa 1,20 (experimental/controle: 0,492/0,408) vezes mais rápido do que o grupo controle. O crescimento do tarso foi 1,09 (0,515/0,469) vezes mais rápido no grupo suplementado do que no controle. Entretanto, não houve diferença entre ninhegos dos grupos controle e experimental em massa corporal ($t = 0,588$, $P = 0,564$) ou comprimento do tarso ($t = 0,452$, $P = 0,656$) quando estavam prestes a deixar o ninho (*i.e.*, 8-9 dias).

De acordo com o método de Mayfield, os filhotes do grupo controle apresentaram uma probabilidade de sobreviver durante os períodos de incubação e ninhego de 77,5%, com uma TDS de $0,979 \pm 0,014$ durante o período de incubação e, nesse grupo, não ocorreu nenhuma perda durante o período de ninhego. Os filhotes do grupo experimental tiveram uma probabilidade de sobrevivência durante os períodos de incubação e ninhego de 48,4%, com uma TDS de $0,969 \pm 0,021$ durante o período de incubação e $0,962 \pm 0,026$ durante o período de ninhego. Os grupos não apresentaram diferença na mortalidade durante o período de incubação (Qui-quadrado, $\chi^2 = 0,14$, $P > 0,05$). Entretanto, considerando apenas a fase de ninhego, foi encontrada uma tendência de

maior mortalidade para o grupo suplementado quando comparado com o controle (Qui-quadrado, $\chi^2 = 3,10$, $P = 0,07$).

DISCUSSÃO

Machos de tiziu suplementados com recursos alimentares aumentaram a defesa do território através de disputas físicas, embora a taxa de intrusão de outros machos não tenha aumentado. Os resultados do presente trabalho sugerem que a agressão dos tizius ocorreu como consequência do aumento da disponibilidade de alimento nos territórios sendo que, possivelmente, o tempo economizado que seria utilizado na busca por alimentos pôde ser alocado para a defesa do território. Trabalhos anteriores sobre disponibilidade de alimento geralmente mostraram que indivíduos tenderam a alterar certos comportamentos em função do nível de recurso no território (Boutin, 1990). Um bom exemplo foi observado em *Larus occidentalis* (Laridae), onde nas populações com alimento abundante, machos devotaram mais tempo a comportamentos agressivos e busca de cópulas extra-par (Pierottu, 1981). Em *Anthus petrosus*, comportamentos agressivos, embora raros, foram vistos somente em machos que tinham sido suplementados (Arvidsson et al., 1997). Outro exemplo pode ser encontrado em *Agelaius phoeniceus*, na qual machos que receberam alimento extra gastaram mais tempo dentro dos territórios, cantaram mais frequentemente e executaram mais displays aéreos do que os indivíduos que não receberam alimento extra (Searcy, 1979).

Outro efeito observado da suplementação alimentar foi o aumento do número de visitas de fêmeas aos territórios dos machos suplementados. Essas fêmeas podem ser fêmeas de territórios vizinhos buscando cópulas extra-par de machos exibindo altas taxas de agressão (escolha passiva) como sugerido por Almeida e Macedo (2001), ou buscando acesso direto aos recursos alimentares. Existe um consenso geral de que a CEP ocorra como resultado de uma estratégia reprodutiva de fêmeas, e de que estas buscam pares extras visitando territórios vizinhos ao seu (revisão em Westneat e Stewart 2003). No entanto, para que isso seja verdadeiro é necessário estabelecer que a fêmea não somente busque a CEP, mas que a consequência desta seja positiva para sua aptidão reprodutiva. O presente estudo com os tizius indica que as fêmeas aumentam o número de visitas aos

territórios de machos suplementados com alimento. No entanto, não foi possível estabelecer se (1) elas copulam com estes machos; (2) se tais possíveis cópulas resultam em fertilizações; e (3) se não estariam visitando os territórios em busca somente de alimento e não CEP. Estudos futuros devem buscar esclarecer as funções das visitas de fêmeas a territórios de machos que não do par social.

Não foi encontrada uma redução do tamanho territorial no grupo experimental após a suplementação alimentar. O que se constatou foi que os territórios controle quase dobraram de tamanho entre as duas medições do tamanho territorial. Esses resultados não eram esperados, dado que vários estudos de suplementação encontraram uma associação inversa entre abundância de recurso alimentar e tamanho territorial (Boutin, 1990; Adams, 2001). É muito possível que o padrão natural para os tizius seja um aumento do tamanho do território ao longo da estação reprodutiva (como verificado no grupo controle), devido a uma diminuição da quantidade de sementes. Dessa forma, a ausência do aumento no tamanho dos territórios suplementados pode ser um efeito do acréscimo na abundância dos recursos alimentares, que pode ter tornado desnecessário ampliar as fronteiras dos territórios.

Sabe-se que em alguns casos o aumento na abundância alimentar pode atrair um grande número de intrusos (Myers et al., 1979; Ewald e Rohwer, 1982), gerando um custo defensivo para os donos do território. Entretanto, a pressão das intrusões dos vizinhos não parece ter sido a força principal restringindo o aumento do tamanho do território para os tizius suplementados. Não houve diferença na taxa de intrusão de outros machos após a suplementação, apesar da taxa de defesa ter aumentado, indicando um grande esforço em proteger o território.

Em diversas espécies, aves suplementadas exibiram uma iniciação mais cedo da postura do que indivíduos não suplementados (Källander, 1974; Yom-Tov, 1974; Blancher e Robertson, 1987). A antecipação de postura geralmente é explicada como uma estratégia da fêmea, na presença de recursos abundantes no ambiente, de aumentar o número de nidificações na estação reprodutiva. No entanto, essa antecipação da postura pode exibir valores bastante diferentes, variando desde 1,8 dias (*Corvus monedula* (Corvidae): Soler e Soler, 1996) até 25 dias (*Melospiza melodia*: Smith et al., 1980). No presente trabalho observou-se que a média da data de postura para o grupo suplementado

apresentou um atraso de quatro dias na postura do primeiro ovo, quando comparado com o grupo controle, uma tendência contrária ao esperado. Possivelmente, o tempo de suplementação utilizado no presente trabalho, bem menor do que em vários outros estudos, não foi suficiente para interferir nessa padrão. Outra explicação é que, como fêmeas poderiam aumentar seu sucesso reprodutivo de formas diferentes frente à disponibilidade de recursos, o investimento reprodutivo deu-se através de um aumento no tamanho da postura, e não através de uma antecipação de data de postura. Isso talvez seja uma explicação cabível ao tiziu, cuja nidificação ocorre em um período muito curto (dezembro a março), possivelmente não tendo tempo para produzir várias ninhadas repetidas. De qualquer forma, o que foi evidenciado é que ocorreu um maior investimento em tamanho de posturas pelas fêmeas do grupo suplementado. Os dados mostraram que pares do grupo suplementado tiveram uma frequência de ninhadas com três ovos duas vezes maior do que o grupo controle. Esse aumento no tamanho de ninhada de outras aves como *Tyrannus verticalis*, *Melospiza melodia* e *Ficedula hypoleuca* (Muscicapidae) foi observado em trabalhos anteriores (Blancher e Robertson, 1987; Arcese e Smith, 1988; Siikamäki, 1995).

Uma expectativa em relação ao aumento da abundância de alimento seria que os pais poderiam alterar as taxas de alimentação dos filhotes (aumentando ou diminuindo), afetando assim a taxa de crescimento e/ou tamanho final dos filhotes. Em um estudo com *Serinus serinus* (Fringillidae) foi observado que a assistência parental dos machos foi negativamente relacionada com disponibilidade de alimento (Hoi-Leitner et al., 1999). A interpretação desse resultado pelos pesquisadores foi de que, em situações de alta disponibilidade de alimento, as aves podem guardar mais sementes no papo e assim reduzir o número de incursões alimentares. Algo similar pode ter ocorrido no presente estudo, já que os machos suplementados não aumentaram a visita ao ninho, mas apesar disso, a taxa de crescimento dos filhotes, relativo à massa e tarso, foi superior no grupo suplementado; entretanto, o tamanho final dos filhotes antes de deixar o ninho não diferiu entre os grupos. Esse resultado é similar ao que foi encontrado para *Dendroica petechia* (Parulidae), em que machos territoriais não aumentaram suas taxas de visita ao ninho, mas os filhotes dos territórios suplementados ainda assim exibiram uma taxa de crescimento mais acelerada quando comparadas com as dos filhotes do grupo controle

(Lozano e Lemon, 1995). Diversos outros estudos anteriores também encontraram uma relação positiva entre territórios suplementados e crescimento mais rápido ou maior tamanho final dos ninhegos (*Tyrannus verticalis*: Blancher e Robertson, 1987; *Corvus corone corone*: Richner, 1992). Por outro lado, alguns estudos não encontraram efeito da suplementação no crescimento dos filhotes (Yom-Tov, 1974; Lepczyk e Karasov, 2000). A diferença na taxa de crescimento dos filhotes pode também ser um efeito do aumento do cuidado maternal, que não foi avaliado nesse estudo. Observações de campo e dados da literatura sugerem que fêmeas de tiziu exercem um maior cuidado parental direto, quando comparado com machos, durante ambos os períodos de incubação e ninhego (Alderton, 1963; Marcondes-Machado, 1988). Em *Passer domesticus* (Passeridae), fêmeas que se reproduziram em ambientes com alimento abundante gastaram mais tempo no ninho (Václav et al., 2003).

Sabe-se que a qualidade do alimento também tem um importante papel no crescimento da prole. Tanto machos quanto fêmeas de tiziu foram vistos levando insetos ao ninho. Dessa forma, a suplementação pode também ter permitido que os pais reduzissem o tempo gasto na busca de alimentos para eles próprios, o qual pode ter sido alocado na captura de insetos para incrementar a dieta dos ninhegos. A importância de proteínas na dieta de ninhegos já foi comprovada em outros estudo. Por exemplo, o conteúdo de proteína da dieta após eclosão afetou o comprimento do tarso de *Phasianus colchicus* (Ohlsson e Smith, 2001). Em mandarins, ninhegos alimentados com uma dieta de menor qualidade apresentaram crescimento mais lento, afetando o tamanho quando adulto (Boag, 1987).

O presente trabalho revelou que no grupo manipulado a probabilidade de sobrevivência dos ovos e filhotes de tiziu durante os períodos de incubação e de ninhego foi quase metade da observada para o grupo controle. A diferença principal entre os grupos ocorreu na fase de ninhegos, na qual os eventos de predação apenas ocorreram no grupo suplementado. A literatura mostra resultados contraditórios sobre o efeito de maior abundância de recursos alimentares sobre taxas de predação de ninhos. Alguns estudos encontraram uma redução na predação de ninhos, devido ao aumento de comportamentos anti-predatórios (*Corvus monedula*: Soler e Soler, 1996; *Melospiza melodia*: Rastogi et al., 2006). Alternativamente, outros estudos não encontraram efeito da suplementação na

predação de ninho (*Melospiza melodia*: Arcese e Smith, 1988), e também há evidências de que a suplementação alimentar pode aumentar a predação de ninhos (*Agelaius phoeniceus*: Ewald e Rohwer, 1982). Skutch (1949) sugeriu que a predação de ninhos aumentaria com a atividade parental, e deveria ser mais alta durante o período de filhotes, quando os pais fazem numerosas incursões de alimentação ao ninho, e isso tem sido empiricamente comprovado para diversas espécies (Simons e Martin, 1990; Eberhard e Ewald, 1994; Martin et al., 2000; Muchai e Plessis, 2005). Os resultados desse trabalho fortalecem a hipótese de que o aumento da atividade no ninho após a eclosão dos filhotes poderá levar a uma maior taxa de predação de ninho.

Em conclusão, o presente estudo mostrou um claro efeito da disponibilidade de recurso, em termos de suplementação alimentar, sobre o comportamento e parâmetros reprodutivos do tiziu. Os territórios suplementados resultaram em maior agressividade por parte dos seus donos, e também em uma maior taxa de intrusão de fêmeas. Machos suplementados não modificaram o tamanho territorial, e a adição de alimento não antecipou a data da postura. Entretanto, fêmeas em territórios suplementados tenderam a apresentar maiores ninhadas do que fêmeas não suplementadas, e os filhotes dessas fêmeas apresentaram uma taxa de crescimento mais acelerada. Por outro lado, os filhotes exibiram uma probabilidade de sobrevivência muito menor devido à predação de ninho, sugerindo uma possível associação entre atividade parental e a possibilidade de predadores detectarem o ninho.

REFERÊNCIAS

- Adams, E. S. 2001. Approaches to the study of territory size and shape. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 277-303.
- Alderton, C. C. 1963. The breeding behavior of the blue-black grassquit. *Condor* 65: 154-162.
- Almeida, J. B., Macedo, R. H. F. 2001. Lek-like mating system of the monogamous blue-black grassquit. *Auk* 118: 404-411
- Arcese, P., Smith, J. N. 1988. Effects of population density and supplemental food on reproduction in Song Sparrows. *Journal of Animal Ecology* 57:119-136.

- Arvidsson, B., Askenmo, C., Neergaard, R. 1997. Food supply for settling male rock pipits affects territory size. *Animal Behavior* 54: 67-72.
- Blancher, P. J., Robertson, R. J. 1987. Effect of food supply on the breeding biology of western kingbirds. *Ecology* 68: 723-732.
- Boag, P. T. 1987. Effects of nestlings diet on growth and adult size of Zebra Finches (*Poephila guttata*). *Auk* 104: 155-166.
- Boutin, S. 1990. Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems, and the future. *Canadian Journal of Zoology* 68: 203-220.
- Brown, D. R., Long, J. A. 2006. Experimental fruit removal does not affect territory structure of wintering Hermit Thrushes. *Journal of Field Ornithology* 77: 404-408.
- Carvalho, C.B., Macedo, R. H., Graves, J. 2006. Breeding strategies of a socially monogamous neotropical passerine: extra-pair fertilizations, behavior and morphology. *Condor* 108: 579-590.
- Davies, N. B., Lundberg, A. 1985. The influence of food on time budgets and timing of breeding of the dunnoek *Prunella modularis*. *Ibis* 127: 100-110.
- Dewey, S. R., Kennedy, P. L. 2001. Effects of supplemental food on parental care strategies and juvenile survival of northern goshawks. *Auk* 118: 352-365.
- Eberhard, J. R., Ewald, P. W. 1994. Food availability, intrusion pressure and territory size: an experimental study of Anna's hummingbirds (*Calypte anna*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 34: 11-18.
- Ewald, P. W., Carpenter, F. L. 1978. Territorial responses to energy manipulations in the Anna hummingbird. *Oecologia*. 31: 277-292.
- Ewald, P. W. e Rohwer, S. 1982. Effects of supplemental feeding on timing of breeding, clutch size and polygyny in red-winged blackbirds *Agelaius phoeniceus*. *Journal of Animal Ecology* 51: 429-450.
- Fransson, T. 1998. A feeding experiment on migratory fuelling in whitethroats, *Sylvia communis*. *Animal Behavior* 55: 153-162.
- Franzblau, M. A e Collins, J. P. 1980. Test of a hypothesis of territory regulation in an insectivorous bird by experimentally increasing prey abundance. *Oecologia* 46: 164-170.

- Hoi-Leitner, M., Hoi, H., Romero-Pujante, M., Valera, F. 1999. Female extra-pair behaviour and environmental quality in the serin (*Serinus serinus*): a test of the 'constrained female hypothesis'. *Proceedings of the Royal Society London, Series B* 266: 1021-1026.
- Johnson, D. H. 1979. Estimating nest success: The Mayfield method and an alternative. *Auk* 96: 651-661.
- Källander, H. 1974. Advancement of laying of great tits by provision of food. *Ibis* 116: 365-367.
- Lack, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford: Clarendon Press.
- Lepczyk, C. A., Karasov, W. H. 2000. Effect of ephemeral food restriction on growth of house sparrows. *Auk* 117: 164-174.
- Lozano, G. A., Lemon, R. E. 1995. Food abundance and parental care in yellow warblers (*Dendroica petechia*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37: 45-50.
- Marcondes-Machado, L. O. 1988. Comportamento reprodutivo de *Volatinia jacarina jacarina* (Linnaeus, 1766) em cativeiro (Passeres, Emberizidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 4: 319-330.
- Martin, T. E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 453-487.
- Martin, T. E. 1993. Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas. *American Naturalist* 141: 897-913.
- Martin, T. E. 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? *Journal of Avian Biology* 27:263-272.
- Martin, T. E., Martin, P. R., Olson, C. R., Heidinger, B. J., Fontaine, J. J. 2000. Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science* 287: 1482-1485.
- Massemin, S., Korpimäki, E., Pöyri, V., Zorn, T. 2002. Influence of hatching order on growth rate and resting metabolism of kestrel nestlings. *Journal of Avian Biology* 33: 235-244.
- Mayfield, H. 1961. Nesting success calculated from exposure. *Wilson Bulletin* 73: 255-261.
- Mayfield, H. 1975. Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bulletin* 87: 456-466.

- Muchai, M., Plessis, M. 2005. Nest predation of grassland bird species increases with parental activity at the nest. *Journal of Avian Biology* 36: 110-116.
- Myers, J. P., Connors, P. G., Pitelka, F. A. 1979. Territory size in wintering sanderlings: the effects of prey abundance and intruder density. *Auk* 96: 551-561.
- Odum, E.P., Kuenzler, E.J. 1955. Measurement of territory size and home range size in birds. *Auk* 72: 128-137.
- Ohlsson, T., Smith, H. G. 2001. Early nutrition causes persistent effects on pheasant morphology. *Physiological and Biochemical Zoology* 74: 212-218.
- Pierottu, R. 1981. Male and female parental roles in the western gull under different environmental conditions. *Auk* 98: 532-549.
- Przybylo, R. Wiggins, D. A., Merilä, J. 2001. Breeding success in blue tits: good territories or good parents? *Journal of Avian Biology* 32: 214-218.
- Rastogi, A. D.; Zanette, L., Clinchy, M. 2006. Food availability affects diurnal nest predation and adult antipredator behaviour in song sparrows, *Melospiza melodia*. *Animal Behavior* 72: 933-940.
- Richner, H. 1992. The effect of extra food on fitness in breeding carrion crows. *Ecology* 73: 330-335.
- Ricklefs, R. E. 1967. A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology* 48: 978-983.
- Ricklefs, R. E. 1968. Patterns of growth in birds. *Ibis* 110: 419-451.
- Ricklefs, R. E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contribution to Zoology* 9: 1-48.
- Searcy, W. A. 1979. Sexual selection and body size in male red-winged blackbirds. *Evolution* 33: 649-661.
- Searcy, W. A., Peters, S., Nowicki, S. 2004. Effects of early nutrition on growth rate and adult size in song sparrows *Melospiza melodia*. *Journal of Avian Biology* 35: 269-279.
- Siikamäki, P. 1995. Habitat quality and reproductive traits in the pied flycatcher – an experiment. *Ecology* 76: 308-312.
- Sick, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Rio de Janeiro: Editora Nova Fronteira.

- Simons, A. F., Martin, T. E. 1990. Food limitation of avian reproduction: an experiment with the cactus wren. *Ecology* 71: 869-876.
- Skutch, A. F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91: 430-455.
- Smith, J. N., Montgomerie, R. D. Taitt, M. J., Yom-Tov, Y. 1980. A winter feeding experiment on an island song sparrow population. *Oecologia* 47: 164-170.
- Soler, M., Soler, J. J. 1996. Effects of experimental food provisioning on reproduction in the jackdaw *Corvus monedula*, a semi-colonial species. *Ibis* 138: 377-383.
- Stutchbury, B. J. & Morton, E. S. 2001. Behavioral ecology of tropical birds. San Diego: Academic Press.
- Tamm, S. 1985. Breeding territory quality and agonistic behavior: effects of energy availability and intruder pressure in hummingbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 16: 203-207.
- Václav, R., Hoi, H., Blomqvist, D. 2003. Food supplementation affects extrapair paternity in house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology* 14: 730-735.
- Westneat, D. F. 1994. To guard or to forage: conflicting demands affect the paternity of male red-winged blackbirds. *American Naturalist* 144: 434-354.
- Westneat, D. F., Stewart, I. R. K. 2003. Extra-pair paternity in birds: causes, correlates, and conflict. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34: 365-396.
- Yom-Tov, Y. 1974. The effect of food and predation on breeding density and success, clutch size and laying date of the crow (*Corvus corone* L.). *Journal of Animal Ecology* 43: 479-498.

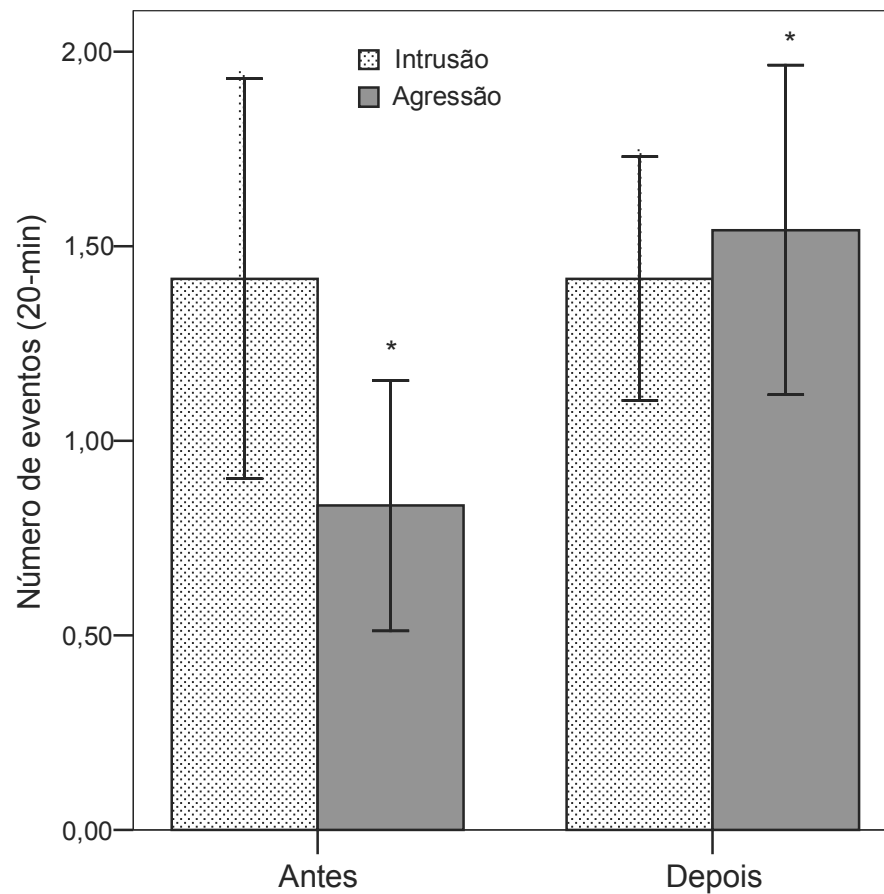


Figura 1. Média $\pm$ EP de comportamentos agressivos e intrusões de outros machos de *Volatinia jacarina* durante observações de 20-min dos machos focais territoriais de tizius, antes e depois da suplementação alimentar para o grupo experimental.* $P < 0.05$.

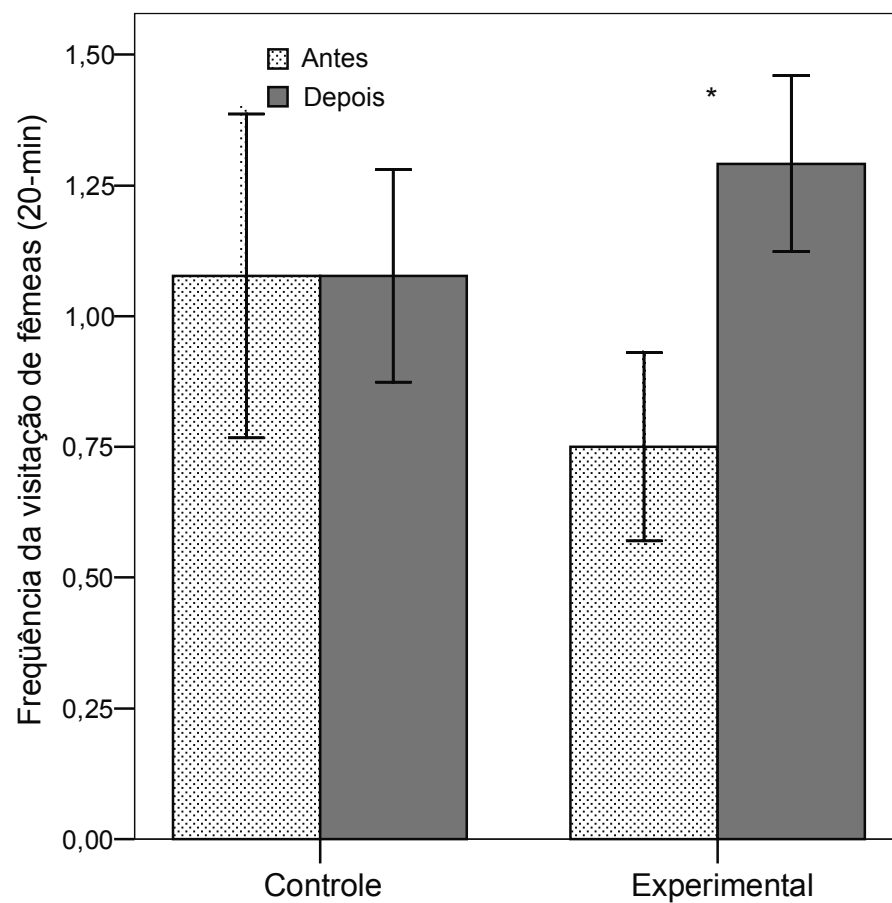


Figura 2. Taxa de visitas de fêmeas no território de machos focais de *Volatinia jacarina* durante observações de 20-min antes e depois da suplementação alimentar em ambos os grupos controle e experimental.* $P < 0.05$.

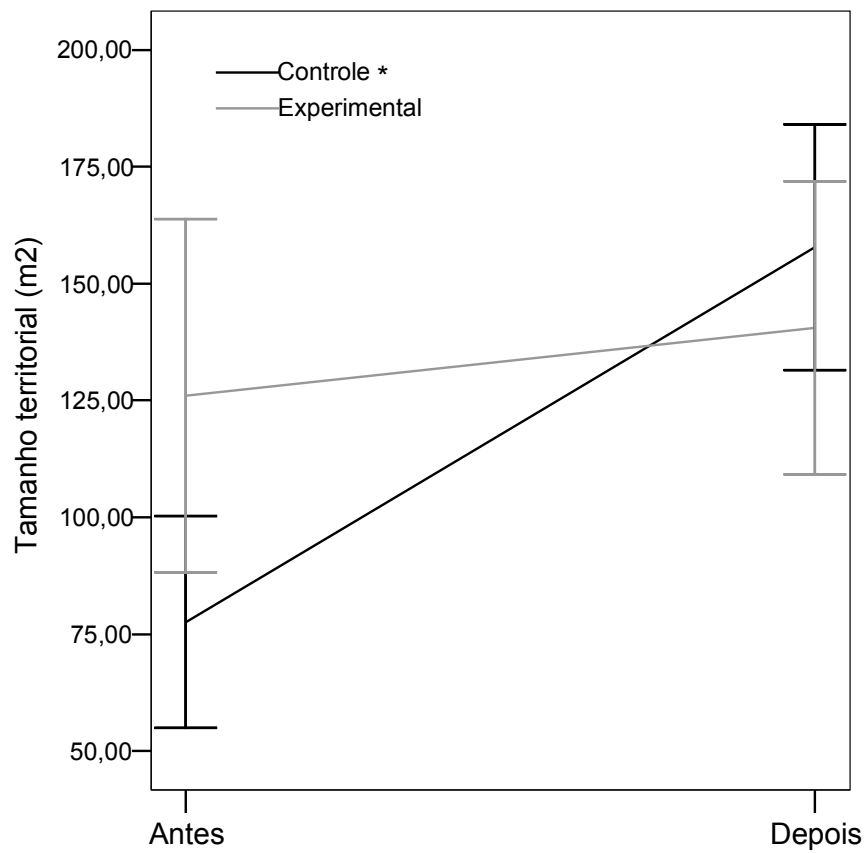


Figura 3. Tamanho territorial (m²) antes e depois da suplementação nos grupos controle e experimental de *Volatinia jacarina*. * $P < 0.05$.

Machos indiferentes e fêmeas descontentes: mecanismos de acasalamento extra-par em *Volatinia jacarina*

RESUMO

Estudos acerca da seleção de parceiros para cópula extra-par (CEP) por fêmeas e o posterior comportamento dos machos “traídos”, tem contribuído para o entendimento desse mecanismo alternativo de acasalamento. No presente trabalho foram realizados experimentos com casais de *Volatinia jacarina*, para avaliar se: (1) fêmeas acasaladas buscam cópulas extra-par (CEP) com machos fenotipicamente mais atraentes que o seu próprio parceiro, e; (2) o macho do par é capaz de detectar o comportamento de côrte extra-par de sua parceira com base apenas no comportamento da mesma e se isso é manifestado através de comportamento agressivo direcionado contra a fêmea. Foram realizadas manipulações experimentais onde foi dada a oportunidade à fêmeas acasaladas observarem: machos extra-par (experimental), uma gaiola vazia (controle 1) e outra fêmea (controle 2). Fêmeas experimentais permaneceram mais tempo na área da gaiola mais próxima ao macho-extra, o que não foi observado para os controles. Não foi observada nenhuma relação entre escolha da fêmea e o fenótipo dos machos. Comparando os grupos controle 1 e experimental, não houve diferença entre a agressividade dos machos dirigida às fêmeas, sendo que em ambos os grupos a agressão ocorreu em baixa proporção. Entretanto, os resultados sugerem que as fêmeas têm um importante papel na manutenção do vínculo do par. Fêmeas que tiveram acesso visual a um macho-extra tenderam a permanecer menos tempo próximas ao seu parceiro original após a manipulação e tiveram uma taxa de agressividade significativamente superior às que não tiveram acesso a um outro macho.

Palavras-chave: seleção de parceiro; cópula extra-par; divórcio; agressão.

INTRODUÇÃO

Cópulas extra-par (CEP) tem sido documentadas para quase todas as famílias de aves (Westneat et al., 1990), sendo comum e taxonomicamente abrangente entre aves socialmente monogâmicas (Griffith, 2000). Em condições naturais as fêmeas podem normalmente ter restrições quanto à escolha de um parceiro, porque a qualidade dos machos disponíveis diminui continuamente durante a estação reprodutiva devido às escolhas realizadas por outras fêmeas (Møller, 1992). Por exemplo, fêmeas de pardais, *Passer domesticus*, parecem compensar sua escolha pré-copulatória de parceiro acasalando-se de forma extra-par com machos mais atraentes, os quais não estavam disponíveis como parceiro no momento em que as fêmeas realizaram sua escolha inicial (Møller, 1992).

Presentemente, as vantagens da realização de CEP para as fêmeas vêm sendo bastante estudadas, já que para os machos os benefícios são mais óbvios. Várias hipóteses têm sido sugeridas para explicar uma possível vantagem adaptativa para fêmeas. A hipótese dos bons genes (*good-genes hypothesis*) ou “genes de atratividade” sugere que fêmeas acasaladas com machos de baixa qualidade aumentariam a qualidade genética da prole e, conseqüentemente, a sobrevivência ou as chances reprodutivas da prole, realizando CEP com machos de melhor qualidade do que seu parceiro social (Houtman, 1992; Graves et al., 1993; Freeman-Gallant, 1996; Hasselquist, et al., 1996; Kempenaers et al., 1997; Friedl e Klump, 2005). A hipótese da dissimilaridade genética (Mays e Hill, 2004), por sua vez, propõe que a fêmea deva buscar machos geneticamente diferentes dela mesma, assim aumentando a variabilidade genética da prole (Gavin e Bollinger, 1985; Westneat et al., 1990), embora vários trabalhos não tenham demonstrado relação entre CEP e um aumento na qualidade ou diversidade genética da prole (Gray, 1997). Outra hipótese, ainda sem muito apoio empírico, é a hipótese do seguro contra infertilidade (“fertility insurance hypothesis”) onde, através da CEP, fêmeas assegurariam a fertilização da maioria dos ovos, reduzindo o risco de terem se acasalado com um macho estéril (Buitron, 1983). Alguns estudos não sustentaram a hipótese do seguro contra infertilidade (Wetton e Parkin, 1991; Olsson e Shine, 1997; Krokene et al., 1998). Fica evidente, portanto, que ainda não existe um consenso acerca do que levaria fêmeas a

se engajarem em CEP, embora estudos tenham mostrado fortemente que para muitas espécies são as fêmeas, em geral, que iniciam a corte e cópula com machos extra-par (Gray, 1997) e fazem escolhas consistentes no que se refere a possíveis parceiros, sendo esses em geral de melhor qualidade do que os parceiros vigentes (Smith, 1988; Houtman, 1992; Kempenaers et al., 1992; Graves et al., 1993).

Dessa forma, estudos sugerem que fêmeas usam a condição e comportamento do macho como indicadores de qualidade, e engajam-se em CEP com machos de alta qualidade. Kempenaers et al. (1992) observaram que machos de *Parus caeruleus* que perderam paternidade através da CEP de suas parceiras sobreviveram menos e eram menores do que machos que adquiriram paternidade extra-par, os quais receberam mais visitas das fêmeas e sobreviveram melhor. Em outro estudo, comprovou-se que fêmeas de *Parus atricapillus* buscaram ativamente CEP com machos de melhor qualidade (Smith, 1988). Também foi observado que fêmeas de *Dendroica caerulescens*, acasaladas com machos de alta qualidade, não tinham a tendência de ter filhotes de outros machos em seus ninhos (Chuang-Dobbs et al., 2001b).

Conflitos sexuais durante a reprodução acontecem geralmente quando os interesses de machos e fêmeas não coincidem (Valera et al., 2003). Consequentemente, alguns custos estão associados ao comportamento extra-par da fêmea, dentre eles estão principalmente as retaliações e punições do macho através de agressão e cópulas forçadas (Barash, 1976; Zenone, et al., 1979; Clutton-Brock e Parker, 1995; Valera et al., 2003).

Outro custo para fêmea associado à CEP é a deserção ou redução do investimento do parceiro na prole (Trivers, 1972; Gladstone, 1979; Møller, 1991; Dixon et al., 1994; Weatherhead et al., 1994; Wright e Cotton, 1994; Gowaty, 1995), embora alguns estudos não tenham encontrado relação entre a paternidade genética e a contribuição parental (Alves, 1993; Westneat, 1995; Yezerinac et al., 1996). Outros custos são a possibilidade de infanticídio ou ovicídio (Osório-Beristain e Drummond, 2001), aquisição de doenças sexualmente transmissíveis (DST's) (Petrie e Kempenaers, 1998), além do custo de procurar e avaliar outros machos.

Para reduzir alguns desses possíveis custos, espera-se que fêmeas engajem em CEP quando estão fora da vista do macho do par, sendo assim possível enganá-lo quanto à paternidade (Birkhead e Møller, 1996). Trivers (1972) sugere que, quando o

investimento parental é grande, pode-se esperar que machos adotem táticas para assegurar seu parentesco genético com a prole. Nesse sentido, machos desenvolveram adaptações para proteger a paternidade, como a guarda do parceiro (Beecher e Beecher, 1979; Birkhead, 1979, 1998), que consiste em acompanhar de perto a fêmea durante o período fértil, e cópulas freqüentes (Parker, 1974; Birkhead et al., 1987; Møller e Birkhead, 1991).

Essas estratégias “anti-traição” (“anti-cuckoldry”) se demonstraram eficazes em algumas espécies como em *Dendroica caerulescens* e em cambaxirras *Troglodytes aedon*, onde machos conseguem reduzir a probabilidade de cópula extra-par e fertilização extra-par vigiando suas fêmeas (Chuang-Dobbs et al., 2001a; Brylawski e Whittingham, 2004). Também poderíamos supor que os machos poderiam minimizar o risco de serem “traídos” (“cuckolded”) utilizando como referência o comportamento da sua fêmea como indício do envolvimento desta com outros machos.

Juntamente com as atividades extra-par, a ruptura do vínculo entre os indivíduos do par social (“divórcio”) é outro comportamento que vem sendo objeto de investigação (Black, 1996). Descobriu-se que existe uma associação positiva entre as freqüências de CEP e divórcio ao longo das espécies de aves. Isso possivelmente seria explicado pela possibilidade de fêmeas poderem avaliar as opções reprodutivas através de CEP e eventualmente re-estabelecerem o vínculo reprodutivo com um dos machos inspecionados, caso esse demonstre ser potencialmente melhor que o parceiro vigente (Cézilly e Nager, 1995). Sendo assim, a CEP pode permitir que fêmeas avaliem e formem alianças com futuros parceiros sociais (Wagner, 1992). Em conclusão, fêmeas devem manter o mesmo parceiro somente quando o benefício de retenção deste, em termos de sucesso reprodutivo futuro, exceder os benefícios de palear com qualquer outro, enquanto divórcio é esperado quando o custo de manter o mesmo parceiro excede o custo de mudar (Cézilly et al., 2000).

Duas grandes explicações adaptativas têm sido propostas para explicar a ocorrência de divórcio em aves. Inicialmente, pensou-se que o divórcio seria resultado da incompatibilidade entre os parceiros, independentemente da qualidade dos indivíduos (Coulson, 1972). De acordo com essa hipótese, o divórcio seria benéfico para os dois membros. A hipótese de incompatibilidade prognostica que o divórcio não é relacionado

com qualidade individual, mas sim com os atributos compartilhados do par (Choudhury, 1995). Foi proposta então a hipótese da melhor opção (*better option hypothesis*; Ens et al., 1993), que sugere que divórcio, na maioria das vezes, corresponde a uma decisão unilateral, realizada por um membro do par buscando melhorar seu status reprodutivo, independentemente de experiências reprodutivas prévias. De acordo com essa hipótese, o divórcio seria particularmente benéfico quando os custos associados com a mudança de parceiro forem baixos. Estudos sobre divórcio vêm demonstrando que as fêmeas, de forma geral, exercem a decisão do divórcio (Otter e Ratcliffe, 1996). Divórcios são comuns em espécies de vida curta, migratórias ou nômades e em espécies com baixa fidelidade de sítios reprodutivos (Rowley, 1983).

No presente estudo a espécie que serviu de modelo foi o tiziu (*Volatinia jacarina*), uma espécie migratória de Passeriformes, socialmente monogâmica (Almeida e Macedo, 2001), com um complexo sistema de acasalamento que apresenta características de *lek* (Murray, 1982; Webber, 1985). Entretanto, estudos revelaram que machos de tiziu realizam alto investimento parental, tanto na construção do ninho quanto no provimento de alimento para os filhotes e defesa de territórios (Alderton, 1963; Almeida e Macedo, 2001). Outro estudo subsequente evidenciou a complexidade do sistema reprodutivo do tiziu, mostrando que o sistema social de acasalamento está associado a uma das mais elevadas taxas de fertilização extra-par já registradas para Passeriformes, sendo 63% dos ninhos e 50% dos filhotes resultado de CEP's (Carvalho et al., 2006). Com base nessas informações, foram testadas as seguintes hipóteses: (1) fêmeas acasaladas só procuram cópula extra-par com machos fenotipicamente mais atraentes do que seus pares sociais, e; (2) o macho do par é capaz de detectar o comportamento de corte extra-par de sua parceira com base apenas no comportamento da mesma e isso é manifestado através de comportamento agressivo direcionado contra a fêmea.

MÉTODOS

Sujeitos

Um total de 29 machos e 29 fêmeas foram capturados com auxílio de redes de neblina no campus de Universidade de Brasília, Brasil, em dezembro de 2004. Todos os indivíduos capturados foram medicados contra ecto- e endo- parasitas (talco piolhícida, Avitrin vermífugo e Afectrin coccídiostático) assim que foram abrigados em aviários externos (3.0x3.0x2.0m), e o tratamento foi repetido mensalmente. As aves foram separadas aleatoriamente em 23 casais (doravante chamados de parceiros sociais ou indivíduos acasalados) em gaiolas individuais (0.70x0.50x0.40m) localizadas no aviário, mas que foram mantidas isoladas visualmente, mas não acusticamente, umas das outras por cinco meses, até o início dos experimentos. Os machos e as fêmeas que restaram foram mantidos separados nos aviários e usados como machos estimuladores (machos-extra) ou fêmeas estimuladoras. As aves tinham acesso à comida (mistura de sementes: variedades de painço e senha) e água com suplemento vitamínico *ad libitum*. Adicionalmente, durante a estação reprodutiva foi oferecida uma “farinhada” (mistura com linhaça, ovo cozido, niger e mel) e duas vezes na semana foram oferecidas larvas de *Tenebrio molitor*.

Aparato e procedimentos experimentais

Dos 23 casais, 10 formaram o grupo controle 1, três o grupo controle 2 e 10 o grupo experimental. O aparato experimental consiste de três gaiolas móveis (Fig. 1). Cada gaiola tem uma estrutura de alumínio, enquanto cada lateral é composta por três placas removíveis, uma de tela de metal, uma placa sólida de alumínio e uma placa de vidro, permitindo o emparelhamento das gaiolas. Usando uma combinação das placas, pôde-se manipular o contato visual entre os indivíduos das gaiolas sem possibilitar contato físico entre os mesmos.

Durante todos os experimentos o laboratório foi iluminado com lâmpadas fluorescentes comuns (6X30W) e as duas gaiolas emparelhadas foram iluminadas com

uma lâmpada especial para aves que apresenta o espectro ultravioleta (30W). A terceira gaiola, posicionada 60cm à frente das outras duas, teve três dos seus lados cobertos por cartolina preta, enquanto o lado voltado para as gaiolas era composto pela placa de vidro com uma película. Com isso, a ave no interior desta gaiola, no caso sempre o macho do par, não podia ser visualizado por indivíduos do lado de fora, mas conseguia ver a atividade nas duas outras gaiolas que estavam iluminadas. Em todos os experimentos, as gaiolas emparelhadas apresentaram uma fêmea acasalada na gaiola da esquerda enquanto a gaiola da direita variou entre estar vazia (controle 1), apresentar uma fêmea como estímulo (controle 2) e apresentar um macho-extra (experimental). Uma cartolina branca foi colocada no fundo da gaiola da fêmea do par, dividindo a gaiola em três partes iguais com linhas verticais (sendo que a parte 1 é a mais distante da gaiola da direita e a parte 3 é a mais próxima). Com base nessa divisão foi possível determinar a quantidade de tempo que a fêmea passou nas diferentes partes da gaiola e com isso determinar o interesse geral da fêmea pelo ocupante da gaiola vizinha. Entretanto, para testar a primeira hipótese (interesse da fêmea acasalada pelo macho-extra), estabeleceu-se um padrão mais conservador em que a escolha pelo macho-extra foi considerada apenas quando a fêmea permaneceu mais de cinco minutos a menos de 10cm da gaiola em que o macho-extra se encontrava. Todas as aves passaram por um período de aclimação de 20min antes do início do experimento, durante o qual ficavam isolados visualmente uns dos outros em suas gaiolas. Os experimentos foram filmados com uma câmera posicionada na frente das gaiolas emparelhadas, e as imagens foram monitoradas de outra sala.

No procedimento do controle 1 e do grupo experimental, o macho acasalado teve acesso visual à sua fêmea, mas não teve acesso visual à gaiola da direita, que estava vazia no controle 1 e apresentou um macho-extra no grupo experimental. Durante os primeiros 30 minutos de experimento, o comportamento da fêmea e o seu posicionamento na gaiola foi observado. Após isso, o casal foi reunido na mesma gaiola por mais 30 minutos para avaliar o comportamento do macho em relação à fêmea e vice-versa. Nesse período registrou-se taxa de bicadas, perseguições e repouso (mais de 3 seg. parado no mesmo ponto), e também a quantidade de tempo que a fêmea permaneceu próxima do seu parceiro (< 10cm).

No final de todas as manipulações as seguintes características do macho-extra e do macho do par foram registradas: (1) medidas morfométricas (comprimento do tarso e da asa direita, narina e cauda) e peso; e (2) porcentagem da cobertura da plumagem nupcial. Para o procedimento do controle 2, somente a primeira parte do experimento foi conduzida, registrando-se apenas o comportamento da fêmea durante 30 minutos, para avaliar se existe algum tipo de preferência da fêmea pareada em se associar com indivíduos do mesmo sexo. Para avaliar a existência de um padrão de preferência das fêmeas em relação a características fenotípicas dos machos-extra, foi feito um ranqueamento (1 a 6) dos machos-extra levando em conta a média do tempo gasto por fêmea junto a cada macho. Os machos pareados também foram ranqueados com base nas suas características de condição corporal e plumagem, gerando dois rankings distintos, sendo que machos com valores mais altos de condição corporal e plumagem ficaram no topo do rankings.

Análises estatísticas

Foi utilizada uma análise de componente principal (PCA) para combinar as medidas morfométricas dos machos (comprimento de asa, tarso, cauda e narina) e o primeiro componente principal (PC1) foi usado como um índice de tamanho corporal total. Um índice de condição corporal (ICC) para cada macho também foi calculado utilizando os resíduos da regressão entre peso e índice de tamanho corporal total (PC1). Foi usada regressão logística para analisar a preferência da fêmea pelos machos-extra (1 para escolheu, 0 para não escolheu) em relação ao ICC e plumagem dos machos-extra e do macho com que estava pareada, assim como a diferença dessas características entre os machos. A identidade da fêmea foi usada no modelo para controlar o efeito das fêmeas nos resultados. O teste Shapiro-Wilk foi usado para determinar se os dados tinham distribuição dentro do padrão da normalidade e testes não-paramétricos foram usados quando os dados não apresentaram distribuição normal. A permanência das fêmeas nas diferentes áreas da gaiola e a comparação do tempo em que as fêmeas ficaram na área mais próxima ao macho-extra foram avaliados com os testes Kruskal Wallis e Mann-Whitney, respectivamente. O teste Mann-Whitney também foi utilizado para avaliar as

diferenças na taxa de repouso dos machos e agressividade das fêmeas. Para avaliar a relação entre o ranking de machos preferidos por fêmeas e seus atributos fenotípicos foram utilizados testes de correlação de Spearman e de Pearson. Foi utilizado o teste-*t* de Student para avaliar diferenças entre o grupo controle e o grupo experimental quanto ao tempo de permanência das fêmeas junto ao macho do par depois da manipulação. O pacote estatístico usado foi o SPSS 13.0 (SPSS Inc, 2004). Probabilidades inferiores a 5% foram consideradas significantes. Todos os resultados estão apresentados com média $\pm$ EP.

RESULTADOS

Qualidade dos machos e preferência das fêmeas

Os tempos médios (seg.) de permanência da fêmea nas diferentes áreas da gaiola (i.e. partes 1, 2 e 3) nos experimentos controles foram: Controle 1: $471,28 \pm 86,73$, $752,48 \pm 103,82$, e $576,23 \pm 89,70$; Controle 2: $445,78 \pm 180,84$, $752,71 \pm 206,63$ e $598,28 \pm 203,34$. Não ocorreu diferença significativa entre os tempos de permanência nas diferentes áreas da gaiola (Kruskal Wallis ANOVA, $H = 2,80$, $P = 0,246$) e ($H = 0,089$, $P = 0,957$), sugerindo que as fêmeas não permaneceram próximas à gaiola vazia e nem mostraram interesse em permanecer próximas a outras fêmeas.

Para o grupo Experimental, o tempo médio (seg.) de permanência das fêmeas nas diferentes áreas da gaiola (i.e. partes 1, 2 e 3) foi: $311,46 \pm 77,50$, $98,6 \pm 40,28$ e $1387,42 \pm 83,98$. Ou seja, as fêmeas permaneceram significativamente mais tempo na parte 3 da gaiola ($H = 18,34$, $P = 0,0001$), local mais próximo ao macho-extra da gaiola vizinha. Observou-se uma diferença significativa entre o tempo médio de permanência (seg.) das fêmeas na terceira parte da gaiola comparando-se o grupo experimental com os Controles 1 e 2 (Mann-Whitney *U*-Test: $U = 7,00$, $P = 0,001$ e ($U = 2,00$, $P = 0,028$, respectivamente) (Fig. 2). Em geral, as fêmeas que demonstraram interesse por algum macho-extra emitiram curtas vocalizações e pequenos saltos, assim como tentavam frequentemente passar para a gaiola do macho-extra.

Não foram observadas relações entre o ‘ranking’ dos machos-extra e suas características de condição corporal ($r = 0,049$; $P = 0,927$) e plumagem ($r_s = -0,029$; $P = 0,957$). As fêmeas pareadas apresentaram certa variação em relação à escolha dos machos-extra, sendo que o tempo médio (seg.) de permanência junto a estes variou de $894,8 \pm 254,19$ (mais preferido) a $439,2 \pm 233,47$ (menos preferido). De acordo com o resultado das regressões logísticas, nenhuma das características fenotípicas usadas nesse estudo ou a diferença das características entre machos pareados e extras serviram como indicadores significativos do comportamento extra-par das fêmeas (Tabela 1).

Esperava-se que fêmeas acasaladas se interessassem apenas de machos que apresentassem superioridade fenotípica com relação ao macho com que estavam pareadas. Entretanto, não foi observada nenhuma correlação entre os ‘rankings’ dos machos-extra escolhidos com o dos machos pareados (ICC: $r_s = 0,062$, $P = 0,765$; Plumagem: $r_s = 0,007$, $P = 0,972$).

Comportamento do par

Embora tenham observado o comportamento extra-par de suas fêmeas, os machos pareados apresentaram uma baixa taxa de agressividade (no. agressões/30 min.), observada somente no grupo experimental ($0,19 \pm 0,10$) e, quando ocorreu, foi geralmente em resposta à agressividade da fêmea. A taxa de repouso dos machos não diferiu entre os grupos controle 1 e experimental ($U = 49,00$, $P = 0,940$). Também não foram observadas tentativas de cópula forçada por parte dos machos.

Por outro lado, as fêmeas do grupo experimental agrediram significativamente mais os machos com que estavam pareadas do que as do grupo controle 1 ($U = 28,00$, $P = 0,05$) (Fig. 3). Observou-se comportamentos agressivos da fêmea em apenas um casal do grupo controle (10%). Para o grupo experimental, comportamentos agressivos foram observados por parte das fêmeas de seis casais (60%), sendo que em cinco das seis fêmeas um dos eventos de agressão ocorreu após as mesmas terem sido expostas a um mesmo macho-extra. Não houve diferença significativa entre a qualidade dos machos do par que foram agredidos e os que não o foram (ICC: $U = 9,00$, $P = 0,522$; Plumagem: $U = 8,00$, $P = 0,389$). Observou-se também que as fêmeas que tiveram acesso visual a um

macho extra, isso é, do grupo experimental, tenderam a permanecer menos tempo próximas ao seu parceiro, embora a diferença não tenha chegado a ser significativa (Controle: $348,13 \pm 79,04$ seg; Experimental: $616,76 \pm 130,40$ seg.; Student *t*-Test, $t = -1,762$, $P = 0,09$).

DISCUSSÃO

Características dos machos e preferência das fêmeas

O desenho experimental, através do pareamento aleatório das fêmeas formando pares com machos que variaram em qualidade, tentou simular a restrição que estas sofrem em condições naturais onde os indivíduos mais preferidos podem já ter sido monopolizados por outras fêmeas. Assim, observou-se pela primeira vez em laboratório para a espécie em estudo que, na ausência visual do macho do par, fêmeas de tiziu se mostraram ativamente interessadas por parceiros extra-par, possivelmente em busca de CEP, não sendo apenas uma tendência social de agrupamento com qualquer indivíduo independentemente do sexo. Ficou aparente que fêmeas não tem a tendência a se agregar fisicamente a outras fêmeas. Dados da literatura sugerem que a ausência do macho aumenta a chance das fêmeas experimentarem CEP (Møller, 1987; Björklund et al., 1992; Dickinson, 1997). Evidência empírica substanciando essa possibilidade foi obtida, por exemplo, em um estudo com *Sialia sialia*, onde a ausência do macho gerou três vezes mais filhotes extra-par (MacDougal-Shackleton et al., 1996).

Alguns estudos têm demonstrado que fêmeas de várias espécies apresentam uma maior probabilidade de escolher um macho para CEP se esse macho apresentar determinada característica, como bico mais vermelho e canto mais complexo (mandarins *Taeniopygia guttata*; Houtman, 1992) ou um nível maior de dominância (*Poecile atricapillus*; Otter et al., 1998). No presente estudo com tizius, no entanto, fêmeas não demonstraram preferência por nenhuma das características fenotípicas analisadas que se apresentaram de forma combinada com outros atributos dos machos-extra. Entretanto, deve-se levar em consideração que fêmeas de tiziu podem selecionar parceiros para a realização de CEP baseadas em outras características não acessadas nesse estudo, como

variabilidade genética (Petrie et al., 1998) e dissimilaridade genética (Tregenza e Wedell, 2000; Freeman-Gallant et al., 2006) entre os parceiros, por exemplo, ou mesmo baseadas na sua própria condição corporal. Em um recente estudo com o mandarim, *T. guttata castanotis*, Burley e Foster (2006) observaram que a seletividade da fêmea foi ajustada conforme sua própria condição, isto é, fêmeas em piores condições foram menos seletivas do que fêmeas em melhores condições.

Diferentemente de outros estudos (Smith, 1988; Kempenaers et al. 1992; Wagner, 1992; Graves et al., 1993; Gray, 1997), a hipótese de que fêmeas acasaladas só buscariam CEP com machos melhores do que seus parceiros sociais foi rejeitada. Os resultados mostram que fêmeas não se interessaram apenas por machos fenotipicamente mais atraentes do que os seus próprios parceiros sociais, mas que foram menos discriminantes em seu interesse por machos extra. Ou seja, a qualidade do macho do par, fosse melhor ou pior que o macho extra, pouco influenciou na tendência da fêmea em reprimir seu interesse pelo macho extra. Esse resultado possivelmente explicaria a alta taxa de fertilização extra-par encontrada para a espécie (Carvalho et al., 2006), já que teoricamente fêmeas menos discriminantes podem ter maior possibilidade de se engajar em cópulas extra-par. Osório-Beristain e Drummond (1998), em seu estudo com atobás de patas azuis (*Sula nebouxii*), também observaram poucas indicações de que machos mais atraentes foram menos “traídos” pela sua parceira social.

Comportamento do par

Johnstone e Keller (2000) sugeriram que táticas de retaliação agressivas, como ataques físicos, devem servir como uma forma dos machos induzirem as fêmeas a evitar CEP. Entretanto, esse padrão não foi observado para o tiziu, pois mesmo tendo observado o comportamento extra-par da sua fêmea, que incluiu pequenos saltos e curtas vocalizações, machos não iniciaram comportamentos agressivos e nem tentativas de cópulas forçadas. Em atobás de patas azuis também foi constatado que, embora os machos do par tivessem acesso visual à cópula da sua fêmea com outro macho, não foram observados comportamentos agressivos nem cópulas freqüentes ou imediatas por parte dos mesmos (Osório-Beristain e Drummond, 1998). Já machos de *Sialia sialis* e

andorinhas *Tachycineta bicolor*, tentaram cópulas com suas parceiras geralmente após estas terem sido temporariamente removidas (Kempnaers et al., 1998), indicando estratégias para aumentar a probabilidade de paternidade da prole.

Embora existam relatos de que o comportamento da fêmea pode servir como indicação da atividade de acasalamento da mesma (Zenone et al., 1979), é possível que em tiziu apenas o comportamento da fêmea seja insuficiente para desencadear uma resposta do macho do par, tendo em vista que no experimento o macho do par não teve acesso visual ao macho-extra. É também possível que, mesmo que o macho do par visualizasse o macho-extra, ainda assim poderia não apresentar nenhuma reação, pois tal comportamento aparenta ser espécie-específico.

Interessantemente, as fêmeas que tiveram acesso visual a um macho-extra foram significativamente mais agressivas com seus parceiros sociais e tenderam a permanecer menos tempo próximas a estes do que as que não visualizaram um macho extra. Alguns trabalhos já demonstraram a importância do papel da fêmea na manutenção do vínculo do par (Cézilly et al., 2000). Fêmeas de *Nymphicus hollandicus* mostraram uma tendência em aumentar a proximidade com o parceiro quando havia boa compatibilidade do par (Spoon et al., 1994) e em *Parus caeruleus* é geralmente a fêmea que toma a decisão de divorciar-se ou não (Dhondt e Adriaensen, 1994). Também existem na literatura casos de agressão entre fêmeas competindo por machos (Kempnaers, 1994; Slagvold e Lifjeld, 1994). Entretanto, este estudo com o tiziu constitui-se do primeiro relato, para aves, de agressão da fêmea direcionada a seu parceiro e associada à disponibilidade de machos extra-par.

O divórcio potencialmente é uma resposta adaptativa à situação de acasalamento na qual o indivíduo irá rejeitar o parceiro vigente para parear-se com um parceiro de melhor qualidade (Grant e Grant, 1987). Embora os resultados do presente trabalho não tenham mostrado diferença fenotípica entre os machos que foram agredidos por suas parceiras e os que não o foram, o fato de seis de 10 fêmeas terem agredido o parceiro após expostas a determinados machos-extra indica a necessidade de novos estudos, principalmente com o intuito de testar-se a hipótese da melhor opção (*better option hypothesis*) (Ens et al., 1993), devendo ser considerado que o divórcio pode ocorrer em qualquer momento, não estando relacionado com o sucesso reprodutivo anterior, mas sim com uma melhora de pareamento em potencial (Choudhury, 1995). Devido ao desenho

experimental, não foi possível saber se realmente as fêmeas que agrediram seu par posteriormente se divorciariam dos mesmos, mas pôde-se observar um enfraquecimento do vínculo do par, que pode ser um indício de uma possível ruptura na parceria. Em *Parus atricapillus* foi observado um padrão geral de divórcio favorecendo machos de ranking superior (Otter e Ratcliffe, 1996; Ramsay et al., 2000), sendo que as fêmeas se divorciaram de seus parceiros na ausência de qualquer experiência reprodutiva prévia com o mesmo (Ramsay et al., 2000). Em outro estudo observou-se que machos divorciados de *Aethia pusilla*, tinham plumas faciais menores e coloração mais escura do que machos que continuavam pareados (Jones e Montgomerie, 1991).

O presente estudo indica fortemente que o comportamento das fêmeas de tiziu tem um papel importante no conflito sexual na espécie, e que estas podem ser determinantes na ocorrência de troca de parceiros e execução de CEP na espécie. Novos estudos devem buscar aprofundar o conhecimento acerca da função da fêmea no processo reprodutivo, tanto com relação ao contexto social e ecológico que determina a escolha de parceiros extra-par, como também na avaliação do limiar entre buscar CEP e abandonar o parceiro.

REFERÊNCIAS

- Alves, M. A. S. 1993. Breeding ecology and behaviour of a colonial hirundine: a study of the Sand martin (*Riparia riparia*) using DNA fingerprinting. Tese de doutorado, University of Stirling. Pp. 157.
- Barash, D. 1976. Male response to apparent female adultery in the mountain bluebird (*Sialia currucoides*): an evolutionary interpretation. *American Naturalist* 110: 1097-1101.
- Beecher, M. D., Beecher, I. M. 1979. Sociobiology of bank swallows: reproductive strategy of the male. *Science* 205: 1282-1285.
- Black, J. M. 1996. Partnerships in birds: the study of monogamy. Oxford University Press, Oxford.
- Birkhead, T. R. 1979. Mate-guarding in the magpie *Pica pica*. *Animal Behaviour* 27: 866-874.

- Birkhead, T. R. 1998. Sperm competition in birds: mechanisms and function. In: Birkhead, T. R., Møller, A. P. (eds) Sperm competition and sexual selection. San Diego: Academic Press. pp 579-622.
- Birkhead, T. R., Atkin, L. Møller, A. P. 1987. Copulation behaviour in birds. Behaviour 101: 101-138.
- Birkhead, T. R., Møller, A. P. 1996. Monogamy and sperm competition in birds. In: Black, J. M. (ed) Partnerships in birds: the study of monogamy. Oxford University Press. Oxford . pp 323-343.
- Björklund, M., Møller, A. P., Sundberg, J., Westman, B. 1992. Female great tits, *Parus major*, avoid extra-pair copulation attempts. Animal Behaviour 43: 691-693.
- Brylawski, A. M., Whittingham, L. A. 2004. An experimental study of mate guarding and paternity in house wrens. Animal Behaviour 68: 1417-1424.
- Buitron, D. 1983. Extra-pair courtship in black-billed magpies. Animal Behaviour 31: 211-220.
- Burley, N. T., Foster, V. S. 2006. Variation in female choice of mates: condition influences selectivity. Animal Behaviour 71: 713-719.
- Carvalho, C.B., Macedo, R. H., Graves, J. 2006. Breeding strategies of a socially monogamous neotropical passerine: extra-pair fertilizations, behavior and morphology. The Condor 108: 579-590.
- Cézilly, F., Prévaut, M., Dubois, F., Faivre, B., Patris, B. 2000. Pair-bonding in birds and the active role of females: a critical review of the empirical evidence. Behavioural Processes 51: 83-92.
- Cézilly, F., Nager, R. G. 1995. Comparative evidence for a positive association between divorce and extra-pair paternity in birds. Proceedings of the Royal Society London, Series B 262: 7-12.
- Choudhury, S. 1995. Divorce in birds: a review of the hypothesis. Animal Behaviour 50: 413-429.
- Chuang-Dobbs, H., Webster, M. S., Holmes, R. T. 2001a. The effectiveness of mate guarding by male black-throated blue warblers. Behavioral Ecology 12: 541-546.

- Chuang-Dobbs, H., Webster, M. S., Holmes, R. T. 2001b. Paternity and parental care in the black-throated blue warbler, *Dendroica caerulescens*. *Animal Behaviour* 62: 83-92.
- Clutton-Brock, T. H., Parker, G. A. 1995. Sexual coercion in animal societies. *Animal Behaviour* 49: 1345-1365.
- Coulson, J. C. 1972. The significance of the pair-bond in the Kittiwake. In *Proceedings of the International Ornithology Congress*. Pp. 424-433. Leiden: Brill.
- Dhondt, A. A., Adriaensen, F. 1994. Causes and effects of divorce in the blue tit *Parus caeruleus*. *Journal of Animal Ecology* 63: 979-987.
- Dickinson, J. L. 1997. Male detection affects extra-pair copulation frequency and pair behaviour in western bluebirds. *Animal Behaviour* 53: 561-571.
- Dixon, A., Ross, D., O'Malley, S. L. C., Burke, T. 1994. Parental investment is inversely related to the degree of extra-pair paternity in the reed bunting. *Nature* 371: 698-700.
- Ens, B. J., Safriel, U. N., Harris, M. P. 1993. Divorce in the long-lived and monogamous oystercatcher, *Haematopus ostralegus*: incompatibility or choosing the better option? *Animal Behaviour* 45: 1199-1217.
- Freeman-Gallant, C. R. 1996. DNA fingerprinting reveals female preference for male parental care in savannah sparrows. *Proceedings of the Royal Society London, Series B* 263:157-160.
- Freeman-Gallant, C. R., Wheelwright, N. T., Meiklejohn, K. E., Sollecito, S. V. 2006. Genetic similarity, extrapair paternity, and offspring quality in Savannah sparrows (*Passerculus sandwichensis*). *Behavioral Ecology* 17: 952-958.
- Friedl, T. W., Klump, G. M. 2005. Extrapair fertilizations in red bishops (*Euplectes orix*): do females follow conditional extrapair strategies? *Auk* 122: 57-70.
- Gavin, T. A., Bollinger, E. K. 1985. Multiple paternity in a territorial passerine: the bobolink. *Auk* 102: 550-555.
- Gladstone, D. E. 1979. Promiscuity in monogamous colonial birds. *American Naturalist* 114: 545-557.
- Gowaty, P. A. 1995. Battles of the sexes and origins of monogamy. In: Black, J. (ed) *Partnerships in birds*. Oxford University Press. Oxford. pp 21-52.

- Grant, B. R., Grant, P. R. 1987. Mate choice in Darwin's finches. *Biological Journal of the Linnean Society* 32: 247-270.
- Graves, J., Ortega-Ruano, J., Slater, P. J. 1993. Extra-pair copulations and paternity in shags: do females choose better males? *Proceedings of the Royal Society London, Series B* 253: 3-7.
- Gray, E. M. 1997. Do female red-winged blackbirds benefit genetically from seeking extra-pair copulations? *Animal Behaviour* 53: 605-623.
- Griffith, S. C. 2000. High fidelity on islands: a comparative study of extrapair paternity in passerine birds. *Behavioral Ecology* 11: 265-273.
- Hasselquist, D., Bensch, S., Von Schantz, T. 1996. Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature* 381: 229-232.
- Houtman, Am. M. 1992. Female zebra finches choose extra-pair copulations with genetically attractive males. *Proceedings of the Royal Society London, Series B* 249: 3-6.
- Johnstone, R. A., Keller, L. 2000. How males can gain by harming their mates: sexual conflicts, seminal toxins, and the cost of mating. *The American Naturalist* 156: 368-377.
- Jones, I., L., Montgomerie, R. 1991. Mating and remating of least auklets (*Aethia pusilla*) relative to ornamental traits. *Behavioral Ecology* 2: 249-257.
- Kempnaers, B. 1994. Polygyny in the blue tit: unbalanced sex ratio and female aggression restrict mate choice. *Animal Behaviour* 47: 943-957.
- Kempnaers, B., Lanctot, R. B., Robertson, R. J. 1998. Certainty of paternity and parental investment in eastern bluebirds and tree swallows. *Animal Behaviour* 55: 845-860.
- Kempnaers, B., Verheyen, G. R., Dhondt, A. A. 1997. Extrapair paternity in the blue tit (*Parus caeruleus*): female choice, male characteristics, and offspring quality. *Behavioral Ecology* 8: 481-492.
- Kempnaers, B., Verheyen, G. R., Van den Broeck, M., Burke, T., Van Broeckhoven, C., Dhondt, A. A. 1992. Extra-pair paternity results from female preference for high-quality males in the blue tit. *Nature* 357: 494-497.

- Krokene, C., Rigstad, K., Dale, M. Lifjeld, J. T. 1998. The function of extrapair paternity in blue tits and great tits: good genes or fertility insurance? *Behavioral Ecology* 9: 649-656.
- Macdougall-Shackleton, E. A., Robertson, R. J., Boag, P. T. 1996. Temporary male removal increases extra-pair paternity in eastern bluebirds. *Animal Behaviour* 52: 1177-1183.
- Mays, H.L., Hill, G.E. 2004 Choosing mates: good genes versus genes that are a good fit. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 554-559.
- Møller, A. P. 1987. Mate guarding in the swallow *Hirundo rustica*: an experimental study. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 21: 119-123.
- Møller, A. P. 1988. Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature* 332: 640-642.
- Møller, A. P. 1991. Defence of offspring by male swallows, *Hirundo rustica*, in relation to participation in extra-copulations by their mates. *Animal Behaviour* 42: 261-267.
- Møller, A. P. 1992. Frequency of female copulations with multiple males and sexual selection. *The American Naturalist* 139: 1089-1101.
- Møller, A. P., Birkhead, T. R. 1991. Frequent copulations and mate guarding as alternative paternity guard in birds: a comparative study. *Behaviour* 118: 170-186.
- Olsson, M., Shine, R. 1997. Advantages of multiple matings to females: a test of the infertility hypothesis using lizards. *Evolution* 51: 1684-1688.
- Osório-Beristain, M., Drummond, H. 1998. Non-aggressive mate guarding by the blue-footed booby: a balance of female and male control. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 43: 307-315.
- Otter, K., Ratcliffe, L. 1996. Female initiated divorce in a monogamous songbird: abandoning mates for males of higher quality. *Proceedings Royal Society London B* 263: 351-354.
- Otter, K., Ratcliffe, L., Michaud, D., Boag, P. 1998. Do female black-capped chickadees prefer high-ranking males as extra-pair partners? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 43: 25-36.
- Parker, G. A. 1974. Courtship persistence and female guarding as male time investment strategies. *Behaviour* 48: 157-184.

- Petrie, M., Claudie D., Møller, A. P., 1998. The degree of extra-pair paternity increases with genetic variability. *Proceedings of the National Academy of Science* 95: 9390-9395.
- Petrie, M., Kempenaers, B. 1998. Extra-pair paternity in birds: explaining variation between species and populations. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 52-58.
- Ramsay, S. M., Otter, K. A., Mennill, D. J., Ratcliffe, L. M., Boag, P. T. 2000. Divorce and extrapair mating in female black-capped chickadees (*Parus atricapillus*): separate strategies with a common target. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 49: 18-23.
- Rowley, I. 1983. Re-mating in birds. In: Bateson, P. (ed) *Mate choice*. Cambridge University Press, London. pp 331-360.
- Slagvold, T., Lifjeld, J. 1994. Polygyny in birds: the role of competition between females for male parental care. *The American Naturalist* 143: 59-94.
- Spoon, T. R., Millam, J. R., Owings, D. H. 1994. Variation in the stability of cockatiel (*Nymphicus hollandicus*) pair relationships: the roles of males, females, and mate compatibility. *Behaviour* 141: 1211-1234.
- Smith, S. M. 1988. Extra-pair copulations in black-capped chickadees: the role of female. *Behaviour* 107: 15-23.
- Tregenza, T. & Wedell, N. 2000. Genetic compatibility, mate choice and patterns of parentage: Invited review. *Molecular Ecology* 9: 1013-1027.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: Campbell, B. (ed) *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*. Aldin, Chicago. pp 136-179.
- Valera, F., Hoi, H., Kristin, A. 2003. Male shrikes punish unfaithful females. *Behavioral Ecology* 14: 403-408.
- Wagner, R. H. 1992. The pursuit of extra-pair copulations by monogamous female razorbills: how do females benefit? *Behavioural Ecology and Sociobiology* 29: 455-464.
- Weatherhead, P. J., Montgomerie, R., Gibbis, H. L., Boag, P. T. 1994. The cost of extra-pair fertilizations to female red-winged blackbirds. *Proceedings of the Royal Society London, Series B* 258: 315-320.
- Westneat, D. F., Sherman, P. W., Morton, M. L. 1990. The ecology and evolution of extra-pair copulations in birds. *Current Ornithology* 7: 331-369.

- Westneat, D. F. 1995. Paternity and parental behaviour in the red-winged blackbird, *Agelaius phoeniceus*. *Animal Behaviour* 49: 21-35.
- Wetton, J. H., Parkin, D. T. 1991. An association between fertility and cuckoldry in the house sparrow, *Passer domesticus*. *Proceedings of the Royal Society of London B* 245: 227-233.
- Wright, J., Cotton, P. A. 1994. Experimentally induced sex differences in parental care: an effect of certainty of paternity? *Animal Behaviour* 47: 1311-1322.
- Yezerinac, S. M. Weatherhead, P. J. Boag, P. T. 1996. Cuckoldry and lack of parentage-dependent paternal care in yellow warbler: a cost-benefit approach. *Animal Behaviour* 32: 821-832.
- Zenone, P. G., Sims, M. E., Erickson, C. J. 1979. Male ring dove behaviour and the defense of genetic paternity. *The American Naturalist* 114: 615-626.

Tabela 1. Resultados das regressões logísticas em relação à escolha ou não-escolha da fêmea quando apresentada a um macho-extra, considerando o índice de condição corporal (ICC) e a plumagem do macho do par (MP) e do macho-extra (ME).

Característica	Coefficiente	SE	Wald	<i>P</i>
ICC (MP)	-0,628	0,874	0,517	0,472
ICC (ME)	0,298	0,776	0,148	0,701
Plumagem (MP)	-0,003	0,046	0,004	0,951
Plumagem (ME)	0,041	0,043	0,934	0,334
ICC (MP - ME)	-0,298	0,776	0,148	0,701
Plumagem (MP – ME)	0,041	0,043	0,934	0,334

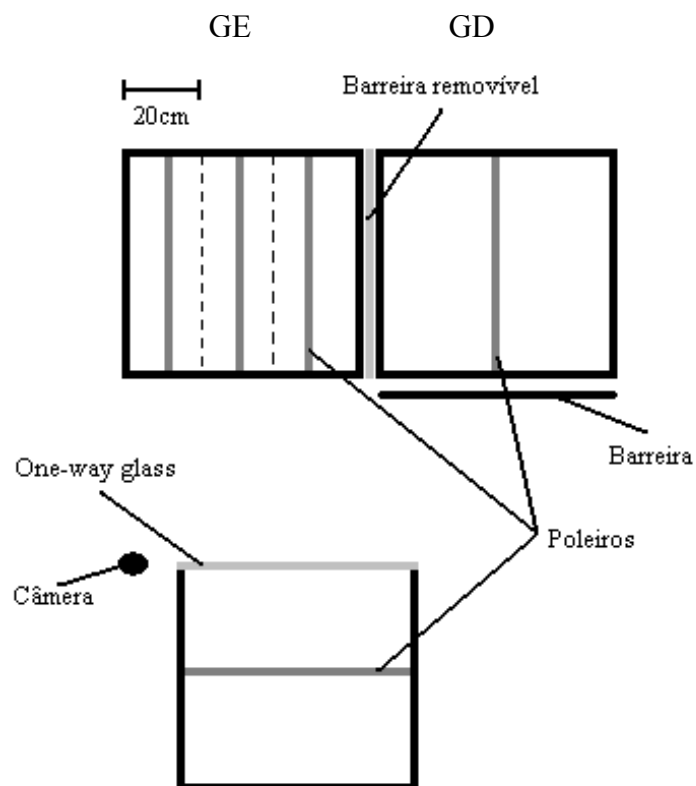


Figura 1. Vista plana do aparato utilizado para os experimentos realizados com *Volatinia jacarina*. Nas gaiolas emparelhadas foi colocada uma fêmea na gaiola da esquerda (GE) e na gaiola da direita (GD) variou entre: (1) macho-extra, (2) gaiola vazia, (3) fêmea. A terceira gaiola na frente das emparelhadas continha o macho do par.

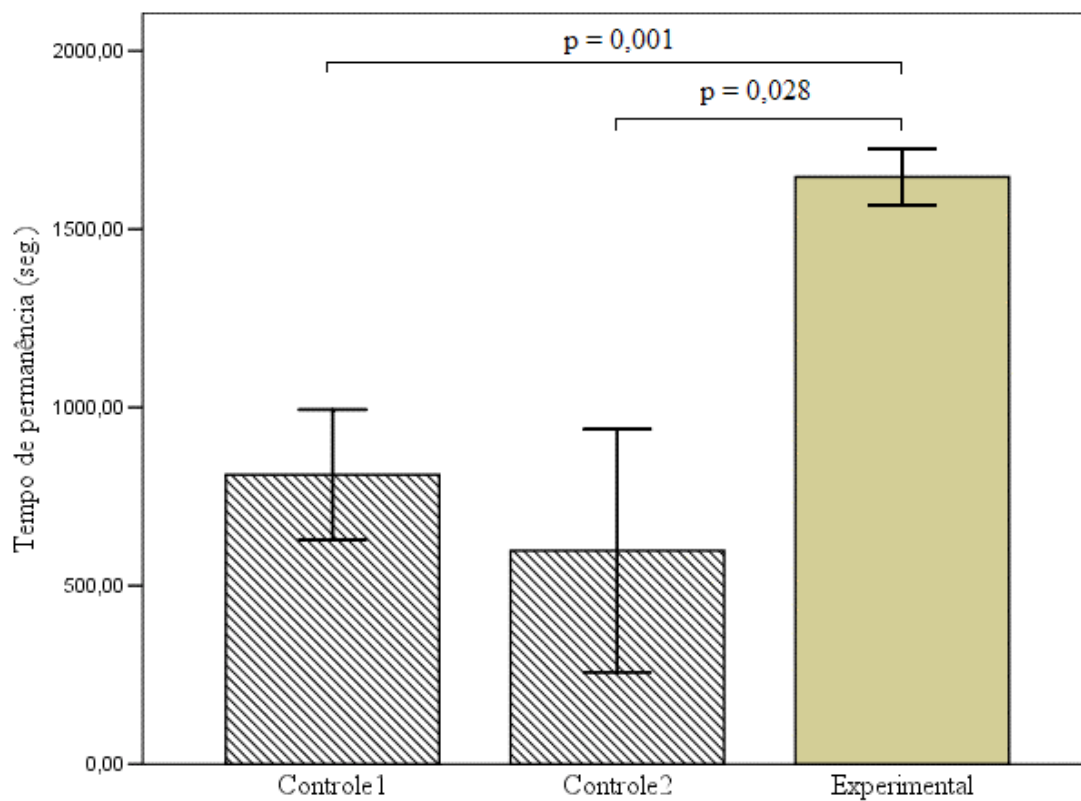


Figura 2. Comparação entre o tempo de permanência das fêmeas (seg.) de *Volatinia jacarina* na terceira parte da gaiola (i.e. parte mais próxima da gaiola emparelhada).

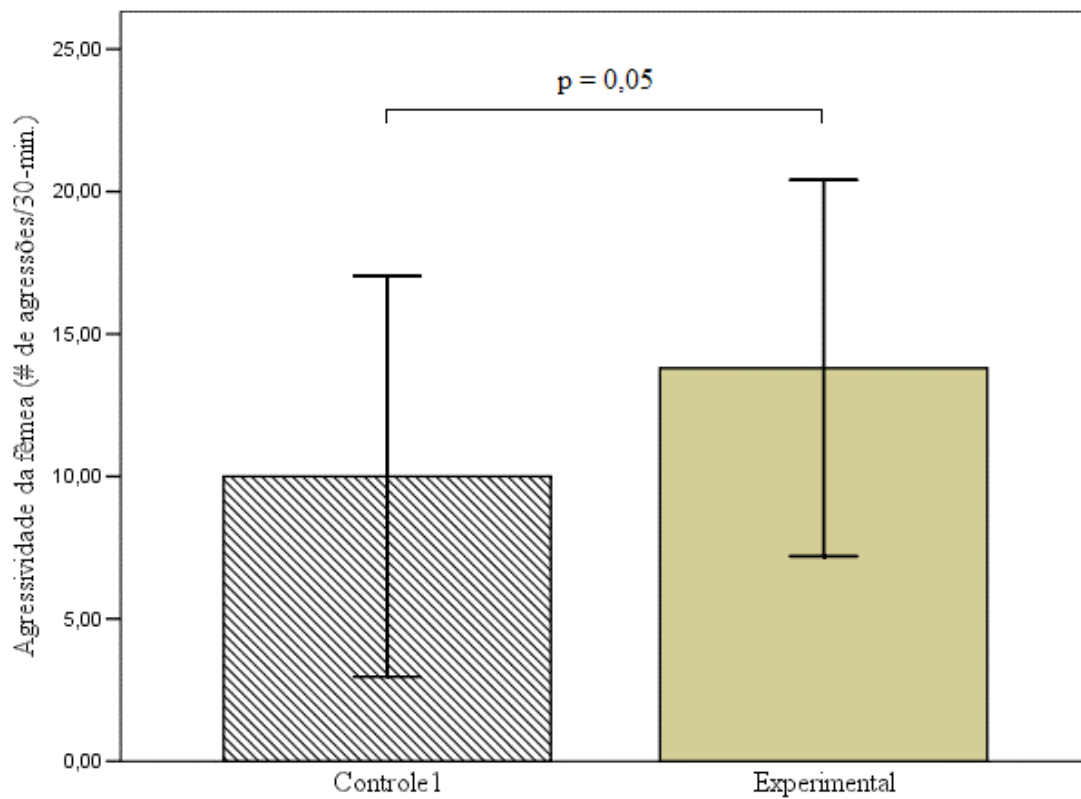


Figura 3. Comparação da taxa de agressão das fêmeas de *Volatinia jacarina* entre o grupo controle 1 e o grupo experimental.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)