



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

***Antilophia bokermanni* (Aves: Pipridae): Parâmetros
reprodutivos, sistema de acasalamento social e genético e o papel
da seleção sexual**

Milene Garbim Gaiotti

Orientadora: Regina H. F. Macedo

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília, como requisito para a obtenção do grau de Doutora em Ecologia.

Brasília, DF

2016

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente aos meus pais que sempre me apoiaram e me incentivaram a lutar pelos meus objetivos, e que me deram força em todos os momentos difíceis durante esses anos. Longe ou perto, me ajudando a procurar ninhos ou apenas através do telefone, vocês sempre estiveram comigo quando mais precisei e por isso sou muito grata.

À Regina, que foi muito mais que uma orientadora acadêmica, você é uma inspiração de mulher, pesquisadora e mãe. Obrigada por acreditar em mim, por me proporcionar tantas oportunidades que farão diferença eternamente na minha vida pessoal e profissional.

Agradeço imensamente aos meus alunos e companheiros de campo: Wilmara, João, Verônica, Eveny e Tatyane. Sem vocês esse trabalho provavelmente teria sido muito difícil de realizar. Eu aprendi muito com vocês, a experiência de ensinar essa profissão que tanto amo, principalmente em campo foi incrível. Obrigada por enfrentarem tanto morros, chuvas e dificuldades que só nós sabemos que encontramos nesses quatro anos no campo.

Também gostaria de agradecer toda minha família que mesmo de forma indireta também passou por todas as fases junto comigo, todos os Natais ausentes (ou corridos), obrigada por compreenderem meu trabalho, ou pelo menos aceitarem. Ao meu irmão e cunhada que foram passar Natal comigo quando os ninhos não me deixaram viajar. Agradeço também ao Robson Ávila que de certa forma foi o responsável por eu morar no Crato, e ter a oportunidade de estudar o soladinho do Araripe, obrigada por todo o apoio.

Aos meus amigos antigos e recentes, em especial ao Drausio Honório que é quase um irmão e sempre me deu tanta força em todos os momentos. Aos meus amigos do norte, que tornaram a minha estadia fora do Brasil tão fácil que nem queria voltar mais, em especial ao Brian Wiese, que tem sido um grande parceiro, sempre me incentivando e me colocando pra cima e até me ajudando em campo, sem você essa reta final seria muito mais difícil. Também quero agradecer aos meus colegas da UNB pelas risadas e suporte: Pedro Moraes, Guilherme,

Desireé, Ingrid e especialmente ao Pedro Diniz e à Lilian (ainda conto como UNB), que me socorreram todas as dúvidas e que me ajudaram tanto, sem vocês acho que eu não conseguiria!!

Agradeço todo o pessoal do Laboratório de Ornitologia de Cornell, em especial ao Prof. Mike Webster, Prof. Irby Lovette e à Dra. Bronwyn Butcher, pela oportunidade, paciência, tempo e imensurável aprendizado que me proporcionaram. Também quero agradecer ao Matt Medler pela tão atenciosa recepção durante minha estadia em Ithaca.

Ao CEMAVE/ICMBio pelo fornecimento das anilhas metálicas. Ao IBAMA pela concessão das licenças. À Aquasis pelo apoio inicial no campo.

Agradeço ao Programa de Pós-graduação em Ecologia da Universidade de Brasília, à Capes (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) e CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) pelas bolsas concedidas no Brasil e no exterior. Agradeço às fontes de financiamento deste projeto: Universidade de Brasília, FAP-DF (Fundação de Apoio à Pesquisa), CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico), ABS (Animal Behavior Society), AFO (Association of Field Ornithologists), OC (Ornithological Council), The Rufford Foundation e Idea Wild.

Agradeço aos membros da banca, professores doutores Marina Anciães, Miguel Marini, Eduardo Bessa, Carlos Bianchi e Ricardo Machado, pela atenção e contribuições ao meu trabalho.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	14
ESPÉCIE DE ESTUDO	17
ÁREA DE ESTUDO	19
REFERÊNCIAS.....	23
CAPÍTULO 1 - Biologia reprodutiva de <i>Antilophia bokermanni</i> (Aves: Pipridae)	29
INTRODUÇÃO.....	30
MÉTODOS	33
Captura e marcação dos indivíduos	33
Sexagem	34
Determinação da estação reprodutiva e volume de chuvas	34
Cuidado parental	35
Parâmetros de nidificação.....	36
Territórios reprodutivos.....	38
Análises estatísticas	39
RESULTADOS	43
Captura, marcação e definição do período reprodutivo	43
Construção e descrição dos ninhos.....	46
Descrição dos ovos e incubação	48
Período de ninhego, análises de sobrevivência e modelos	50
Cuidado parental	60
Territórios reprodutivos.....	63
DISCUSSÃO.....	65
REFERÊNCIAS.....	74
ANEXO 1. Resultados da seleção de modelos, utilizando o Critério de Informação de Akaike para pequenos tamanhos amostrais (AICc) no período de incubação (fase de ovos, N= 47 ninhos) de ninhos de <i>Antilophia bokermanni</i> , na Chapada do Araripe, CE, entre as estações reprodutivas de 2013/2014, 2014/2015 e 2015/2016. Modelos analisados com tempo constante (Tc), linear (Tl) e quadratic (Tq). Modelos incluindo co-variáveis: altura do ninho (height), diâmetro externo (externdiam), estação reprodutiva (ano1) e área amostrada (area1).....	86
ANEXO 2. Resultados da seleção de modelos, utilizando o Critério de Informação de Akaike para pequenos tamanhos amostrais (AICc) no período de incubação (fase de ovos, N= 74 ninhos) de ninhos de <i>Antilophia bokermanni</i> , na Chapada do Araripe, CE, entre as estações reprodutivas de 2013/2014, 2014/2015 e 2015/2016. Modelos analisados com tempo constante (Tc), linear (Tl) e quadratic (Tq). Modelos incluindo co-variáveis:	

diâmetro externo (externdiam), estação reprodutiva (ano1) e área amostrada (area1). Sem co-variável altura do ninho em relação ao solo.87

ANEXO 3. Resultados da seleção de modelos, utilizando o Critério de Informação de Akaike para pequenos tamanhos amostrais (AICc) no período de incubação (fase de ovos, N= 55 ninhos) de ninhos de *Antilophia bokermanni*, na Chapada do Araripe, CE, entre as estações reprodutivas de 2013/2014, 2014/2015 e 2015/2016. Modelos analisados com tempo constante (Tc), linear (Tl) e quadratic (Tq). Modelos incluindo co-variáveis: altura do ninho (height), estação reprodutiva (ano1) e área amostrada (area1). Sem co-variável diâmetro externo.88

ANEXO 4. Resultados da seleção de modelos, utilizando o Critério de Informação de Akaike para pequenos tamanhos amostrais (AICc) para período de ninhego (N= 28 ninhos), de ninhos de *Antilophia bokermanni*, na Chapada do Araripe, CE, entre as estações reprodutivas de 2013/2014, 2014/2015 e 2015/2016. Modelos analisados com tempo constante (Tc), linear (Tl) e quadrático (Tq). Modelos incluindo co-variáveis: altura do ninho (height), diâmetro externo (externdiam), estação reprodutiva (ano1) e área amostrada (area1).89

CAPÍTULO 2 - Intersexual differences in the diet of the critically endangered and endemic Araripe manakin (Aves: Pipridae)91

ABSTRACT92

RESUMO93

INTRODUCTION.....94

METHODS97

RESULTS99

DISCUSSION105

ACKNOWLEDGMENTS108

LITERATURE CITED109

CAPÍTULO 3 - Variação nos caracteres secundários de machos de *Antilophia bokermanni*, e sua relação com sucesso reprodutivo116

INTRODUÇÃO.....117

MÉTODOS121

Índice de Condição corporal121

Coleta e análise da plumagem.....122

Gravação e análise do canto.....124

Coleta de sangue e imunologia.....125

Extração de DNA e análises moleculares de paternidade125

Sucesso reprodutivo129

Análises estatísticas130

RESULTADOS133

Condição corporal e imunologia.....	133
Plumagem	133
Canto	134
Paternidade.....	137
Hipótese 1: O índice de condição corporal está associado à condição imunológica?	137
Hipótese 2: A qualidade do macho (ICC e condição imunológica) está refletida nos caracteres sexuais secundários?.....	139
Hipótese 3: Machos de maior qualidade (na condição corporal, caracteres sexuais secundários ou territorialidade) tem maior sucesso reprodutivo?	141
DISCUSSÃO.....	146
CONCLUSÕES.....	152
REFERÊNCIAS.....	153
ANEXO 1- Frequência (em %) de células do sistema imune nos esfregaços sanguíneos de machos de <i>Antilophia bokermanni</i>	166
ANEXO 2- Valores médios (a partir das 3 medidas de conjuntos de penas), para cada macho de <i>Antilophia bokermanni</i> por parte do corpo de onde a pena foi coletada e as variáveis: brilho (B2), croma (S1.UV para penas brancas e S1.Red para as vermelhas), contraste (S6) e matiz (H2).	167
CAPÍTULO 4 - Sistema de acasalamento social e genético de <i>Antilophia bokermanni</i> (Aves: Pipridae)	171
INTRODUÇÃO.....	172
MÉTODOS	178
Índice de Condição corporal (ICC) das fêmeas e ninhegos.....	178
Sucesso de Pareamento.....	178
Determinação da paternidade genética.....	179
Similaridade genética (parentesco) e heterozigosidade	181
Análises estatísticas.....	181
RESULTADOS	182
DISCUSSÃO.....	187
REFERÊNCIAS.....	194

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – A- Macho adulto de *A. bokermanni* B- Fêmea adulta de *A. bokermanni*... 19

Figura 2 – A imagem superior indica os limites da APA da Chapada do Araripe entre os estados do Piauí, Ceará e Pernambuco. O retângulo vermelho destaca a FLONA do Araripe. A imagem inferior é uma ampliação da região que correspondente ao estado do Ceará, e em verde está indicada a área de ocorrência de *A. bokermanni* (imagem: Aquasis, 2006). 21

Figura 3 – Localização das seis áreas amostradas no presente estudo na Chapada do Araripe entre os anos de 2013 a 2016. 21

Figura 4 – Distribuição das cinco áreas amostradas no município de Crato-CE, na Chapada do Araripe. 22

CAPÍTULO 1

Figura 1- Câmera Multilaser DC115 camuflada e posicionada a 2m do ninho para a coleta de dados de cuidado parental de *Antilophia bokermanni*, na Chapada do Araripe-CE..36

Figura 2- Número de ninhos de *Antilophia bokermanni* encontrados e número de ninhos com ninhegos em relação ao volume de chuvas durante as três estações reprodutivas amostradas na Chapada do Araripe-CE. 46

Figura 3- Ninho de *Antilophia bokermanni* em fase inicial de construção, na Chapada do Araripe-CE. 47

Figura 4- Ninho de *Antilophia bokermanni* finalizado, na Chapada do Araripe-CE. . 47

Figura 5- Ovos de *Antilophia bokermanni* no ninho, na Chapada do Araripe- CE. 49

Figura 6- Atividades de cuidado parental realizadas pelas fêmeas de *Antilophia bokermanni* na Chapada do Araripe- CE. A: vigiando o ninho; B: Alimentando ninhego; C: sentada no ninho. 61

Figura 7- Distribuição de 16 territórios reprodutivos estabelecidos por machos de *Antilophia bokermanni* em uma das áreas amostradas, na Chapada do Araripe-CE.... 64

Figura 8- Tamanhos de territórios reprodutivos (m²) de machos de *A. bokermanni* e a presença (1) ou ausência (0) de água no seu interior, na Chapada do Araripe- CE..... 65

CAPÍTULO 2

- Figure 1.** Percentage of each gathering method performed by male and female Araripe manakins during focal observations ($n = 15$ females and 11 males). 103
- Figure 2.** Percentage of each gathering method performed by male and female Araripe manakins during the morning (0900 to 10:30 hr; $n = 10$ females and 7 males) and afternoon (1500 to 1600 hr; $n = 11$ females and 9 males) observation sessions. 104
- Figure 3.** Percentage of time spent by male and female Araripe manakins in each strata during the morning (0900 to 10:30 hr; $n = 10$ females and 7 males) and afternoon (1500 to 1600 hr; $n = 11$ females and 9 males) observation sessions. 104

CAPÍTULO 3

- Figura 1-** Penas coletadas de um macho de *Antilophia bokermanni* preparadas para medição no espectrofotômetro. 123
- Figura 2-** Curvas de reflectância das cores de plumagem de cada parte do corpo (ventre, dorso, topete, manto) dos machos de *Antilophia bokermanni* amostrados durante duas estações reprodutivas (2013/2014 e 2014/2015) na Chapada do Araripe-CE. 134
- Figura 3-** Espectrograma do canto completo de um indivíduo macho adulto de *Antilophia bokermanni*. 135
- Figura 4-** Espectrograma do assobio de um indivíduo macho adulto de *Antilophia bokermanni*. 135
- Figura 5-** Espectrograma do canto parcial de um indivíduo macho adulto de *Antilophia bokermanni*. 136
- Figura 6-** Espectrograma do chamado de um indivíduo macho adulto de *Antilophia bokermanni*. 136
- Figura 7-** Espectrograma do assobio dobrado de um indivíduo macho adulto de *Antilophia bokermanni*. 136
- Figura 8-** Espectrograma do canto dobrado de um indivíduo macho adulto de *Antilophia bokermanni*. 137
- Figura 9-** Correlação entre o índice de condição corporal e a frequência de linfócitos em machos de *Antilophia bokermanni*. 138

Figura 10- Correlação entre o índice de condição corporal e a frequência de heterófilos em machos de <i>Antilophia bokermanni</i>	139
Figura 11- Correlação entre o índice de condição corporal e a reflectância de ultravioleta (UV) na plumagem branca do dorso dos machos de <i>Antilophia bokermanni</i>	140
Figura 12- Correlação entre o sucesso reprodutivo (probabilidade de um macho em produzir prole biológica) e o índice de condição corporal dos machos de <i>Antilophia bokermanni</i> que defenderam território. A curva em vermelho representa o modelo previsto por regressão logística simples.	142
Figura 13- Correlação entre o sucesso reprodutivo (probabilidade de um macho em produzir prole biológica) e o tamanho do território defendido por machos de <i>Antilophia bokermanni</i> . A reta em vermelho representa o modelo previsto por regressão linear simples.	142
Figura 14- Correlação entre o sucesso reprodutivo (probabilidade de um macho em produzir prole biológica) e a condição corporal dos machos (com e sem território) de <i>Antilophia bokermanni</i> . A curva em vermelho representa o modelo previsto por regressão logística simples.....	143
Figura 15- Correlação entre o sucesso reprodutivo (probabilidade de um macho em produzir prole biológica) e a complexidade do canto (tamanho do repertório) dos machos de <i>Antilophia bokermanni</i> . A curva em vermelho representa o modelo previsto por regressão logística simples.....	144
Figura 16- Correlação entre o sucesso reprodutivo (probabilidade de um macho em produzir prole biológica) e as propriedades acústicas do canto dos machos de <i>Antilophia bokermanni</i> . A curva em vermelho representa o modelo previsto por regressão logística simples.	145

CAPÍTULO 4

Figura 1- Número de alelos incompatíveis (<i>Trio mismatches</i>) entre pais sociais e seus filhotes e a possibilidade dos machos sociais serem os pais biológicos dos filhotes, levando em consideração as características genéticas das mães (<i>Trio LOD score</i>).	180
Figura 2- Número de alelos incompatíveis (<i>Trio mismatches</i>) entre pais confirmados (<i>genetic father</i>) e seus filhotes e a possibilidade destes machos serem os pais biológicos	

dos filhotes, levando em consideração as características genéticas das mães (Trio *LOD score*)..... 180

Figura 3- Distribuição dos territórios de cinco machos que perderam a paternidade em seus ninhos, mas foram pais extra-par em outros ninhos (indicados pelas setas), na área Grangeiro. 184

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

- Tabela 1.** Espécies de plantas utilizadas como suporte de ninho de *Antilophia bokermanni* e o número de ninhos registrados em cada uma delas, na Chapada do Araripe, CE, nas estações reprodutivas de 2013/2014, 2014/2015 e 2015/2016. 48
- Tabela 2.** Sobrevivência diária (DSR) geral (ovos e ninhos juntos) por área amostrada e por período reprodutivo amostrado (Ano), com tempo constante, de ninhos de *Antilophia bokermanni*, na Chapada do Araripe, CE, nas estações reprodutivas de 2013/2014, 2014/2015 e 2015/2016..... 51
- Tabela 3.** Resultados da seleção de modelos, utilizando o Critério de Informação de Akaike para pequenos tamanhos amostrais (AICc) para sobrevivência diária geral (fase de ovos e ninhos, N= 47 ninhos) de ninhos de *Antilophia bokermanni*, na Chapada do Araripe, CE, entre as estações reprodutivas de 2013/2014, 2014/2015 e 2015/2016. Modelos analisados com tempo constante (Tc), linear (Tl) e quadrático (Tq). Modelos incluindo co-variáveis: altura do ninho (height), diâmetro externo (externdiam), estação reprodutiva (ano1) e área amostrada (area1). 51
- Tabela 4.** Sobrevivência diária (DSR) para período de incubação (fase de ovos), por área amostrada e período reprodutivo amostrado (Ano), com tempo constante, de ninhos de *Antilophia bokermanni*, na Chapada do Araripe, CE, entre as estações reprodutivas de 2013/2014, 2014/2015 e 2015/2016. 52
- Tabela 5.** Resultados da seleção de modelos, utilizando o Critério de Informação de Akaike para pequenos tamanhos amostrais (AICc) no período de incubação (fase de ovos, N= 47 ninhos) de ninhos de *Antilophia bokermanni*, na Chapada do Araripe, CE, entre as estações reprodutivas de 2013/2014, 2014/2015 e 2015/2016. Modelos analisados com tempo constante (Tc), linear (Tl) e quadratic (Tq). Modelos incluindo co-variáveis: altura do ninho (height), diâmetro externo (externdiam), estação reprodutiva (ano1). Sem co-variável área amostrada..... 53
- Tabela 6.** Sobrevivência diária (DSR) para período de ninhego, por área amostrada e por período reprodutivo (Ano) amostrado com tempo constante para de ninhos de *Antilophia bokermanni*, na Chapada do Araripe, CE, entre as estações reprodutivas de 2013/2014, 2014/2015 e 2015/2016..... 54
- Tabela 7.** Resultados da seleção de modelos, utilizando o Critério de Informação de Akaike para pequenos tamanhos amostrais (AICc) para período de ninhego (N= 28 ninhos), de ninhos de *Antilophia bokermanni*, na Chapada do Araripe, CE, entre as estações reprodutivas de 2013/2014, 2014/2015 e 2015/2016. Modelos analisados com tempo constante (Tc), linear (Tl) e quadrático (Tq). Modelos incluindo co-variáveis: altura do ninho (height), diâmetro externo (externdiam), estação reprodutiva (ano1). Sem co-variável área amostrada..... 56
- Tabela 8.** Resultados da seleção de modelos, utilizando o Critério de Informação de Akaike para pequenos tamanhos amostrais (AICc) para período de ninhego (N= 50

ninhos), de ninhos de *Antilophia bokermanni*, na Chapada do Araripe, CE, entre as estações reprodutivas de 2013/2014, 2014/2015 e 2015/2016. Modelos analisados com tempo constante (Tc), linear (Tl) e quadrático (Tq). Modelos incluindo co-variáveis: diâmetro externo (externdiam), estação reprodutiva (ano1) e área amostrada (area1). Sem co-variável altura do ninho em relação ao solo (height)..... 57

Tabela 9. Importância relativa, beta estimate (B) e erro padrão (\pm EP) das variáveis dos modelos da taxa de sobrevivência diárias de ninhos de *Antilophia bokermanni* nos períodos de incubação, ninhego e geral (incubação e ninhego), na Chapada do Araripe, Ceará, durante as três estações reprodutivas amostradas (2013/2014, 2014/2015 e 2015/2016). As colunas numéricas (1, 2, 3 e 4) são referentes a cada resultado da seleção de modelos com tempo constante (Tc), tempo Linear (Tl) e tempo quadrático (Tq): 1- todas as variáveis inclusas; 2- sem a co-variável área; 3- sem a co-variável altura do ninho em relação ao solo (Altura) e 4- sem a co-variável diâmetro externo (Diamextern.). Tempo constante (Tc), Tempo Linear (Tl), Tempo quadrático (Tq). 58

Tabela 10. Tempo despendido pela fêmea de *Antilophia bokermanni* (em horas) para cada comportamento de cuidado relativo aos ninhegos (N=20 ninhos), na Chapada do Araripe-CE. 62

CAPÍTULO 2

Table 1. Occurrence frequency (OF) and numerical frequency (NF) for all food items consumed by Araripe manakins (N=94). 100

Table 2. Dietary Importance Index (DIi) of each food item consumed by female (N=57) and male (N=37) Araripe manakins (N=94). 100

Table 3. Occurrence frequency (OF) and numerical frequency (NF) for food items consumed by female (N=57) and male (N=37) Araripe manakins. 101

CAPÍTULO 3

Tabela 1. Descrição dos 15 pares de *primers* utilizados nas análises de microsatélite, suas respectivas temperaturas de anelamento (TA) e referências bibliográficas..... 128

Tabela 2. Características dos 15 microssatélites amplificados em *Antilophia bokermanni* para os 359 indivíduos amostrados, utilizados nas análises de paternidade e maternidade no programa Cervus 3.0.3 (Kalinowski et al. 2007). Hobs: Heterozigosidade observada; Hexp: Heterozigosidade esperada; NE-1P: probabilidade de exclusão para um pai ou mãe candidatos; NE-2P: probabilidade de exclusão para um candidato dado o genótipo da mãe (para filhotes com a maternidade confirmada); P(HW): probabilidade do equilíbrio de Hardy-Weinberg e FN: frequência de alelos nulos..... 129

Tabela 3. Tamanhos amostrais para as variáveis analisadas para machos de *Antilophia bokermanni*, com referência às hipóteses testadas..... 131

Tabela 4. Valores dos dois primeiros componentes (Comp.1 e Comp.2) resultantes das análises de componentes principais (PCA), para as variáveis de complexidade do canto de machos de *Antilophia bokermanni*..... 132

- Tabela 5.** Valores dos dois primeiros componentes (Comp.1 e Comp.2) resultantes das análises de componentes principais (PCA), para as variáveis dos componentes acústicos do canto de machos de *Antilophia bokermanni*. 132
- Tabela 6.** Valores dos dois primeiros componentes (Comp.1 e Comp.2) resultantes das análises de componentes principais (PCA), para as variáveis de coloração da plumagem de machos de *Antilophia bokermanni*..... 132
- Tabela 7.** Resultados dos dois primeiros componentes (Comp.1 e Comp.2), das análises de componentes principais (PCA), para as variáveis da plumagem do ventre de machos de *Antilophia bokermanni* que defenderam território..... 146

INTRODUÇÃO GERAL

A seleção sexual segundo Darwin (1859, 1871) é a seleção que surge a partir da variância no sucesso de acasalamento dos indivíduos, através da competição entre membros de um sexo por membros do sexo oposto (intra-sexual) e escolha diferencial de membros de um sexo pelo sexo oposto (inter-sexual). Até o advento de técnicas moleculares nos estudos de sistema de acasalamento de aves, era considerado que a seleção sexual desempenhava um papel menor nas espécies monogâmicas (Danchin et al. 2005). A fraca variação aparente do sucesso reprodutivo dos machos parecia indicar esse baixo potencial da seleção sexual. Assim, não parecia necessário utilizar esse tipo de abordagem para explicar a evolução da monogamia nessas espécies (Danchin et al. 2005).

As aves foram, por muitos anos, erroneamente consideradas um grupo quase inteiramente monogâmico (93% das espécies), uma vez que o estudo do sistema de acasalamento se restringia a observação comportamental (Lack 1968). No entanto, no fim da década de 80, a abordagem molecular nas análises de paternidade de alguns estudos, mostraram que em muitas espécies consideradas até então monogâmicas, ocorriam fertilizações extra-par (FEP) (Griffith et al. 2002). Houve uma transformação na forma de interpretar os comportamentos reprodutivos desse grupo. Foi revelado que apenas 14% das espécies seriam geneticamente monogâmicas e que 86% das espécies antes consideradas monogâmicas são na verdade poligâmicas, sendo que em média 11,1% dos ninhegos e 18,7% das ninhadas são provenientes de fertilização extra-par (Griffith et al. 2002).

As análises genéticas de paternidade indicaram a existência de variação no sucesso reprodutivo entre machos, o que permitiu explicar a existência de características e comportamentos exagerados nessas espécies. Tornou-se necessário separar os tipos de sistemas de acasalamento em social e genético (ou sexual) (Bennett & Owens 2002, Griffith et al. 2002, Danchin et al. 2005). O sistema de acasalamento social é aquele onde os machos

podem auxiliar nos cuidados com a prole, porém não necessariamente serem os pais biológicos desta (Bennett & Owens 2002). Enquanto que o sistema genético permite a identificação dos pais biológicos da prole, que podem ser parceiros extra-pares, e não obrigatoriamente auxiliar no cuidado parental nem conviver socialmente com a fêmea (Winckler & Seibt 1983, Gotway 1996).

Essa nova abordagem levou pesquisadores a acreditar que a seleção sexual em aves monogâmicas poderia ser forte o suficiente para explicar a evolução de caracteres sexuais secundários (Prum 1998, Danchin et al. 2005). Tradicionalmente, o dimorfismo sexual seria uma consequência da variação entre espécies no sistema de acasalamento e no padrão de cuidado parental (Darwin 1871, Wallace 1889). A poligamia levaria o sexo competitivo a ser maior ou mais ornamentado que o sexo que escolhe o parceiro, enquanto que a ampla diferença entre os sexos no cuidado parental levaria o sexo que efetua o cuidado da prole a possuir uma plumagem mais críptica (Owens & Hartley 1998). Como o potencial sucesso reprodutivo esperado para os machos deve ser maior em espécies poligínicas que monogâmicas, é comumente assumido que o dicromatismo sexual deva ser maior em espécies com sistemas de acasalamento poligínicos (Bennett & Owens 2002).

A proporção de fertilizações resultantes de cópulas fora do par social é chamada de taxa de fertilização extra-par (FEP) (Westneat et al. 1990), sendo essa bastante variável entre espécies e mesmo dentro de populações (Griffith et al. 2002). Pode ainda, ser bastante alta em algumas espécies socialmente monogâmicas, ultrapassando 25%, e em alguns casos excede 55% (Griffith et al. 2002). Alguns fatores têm sido considerados fundamentais para essa variação, sendo que explicações baseadas sobre a mortalidade dos adultos (Mauck et al. 1999, Wink & Dyrce 1999), o cuidado parental (Mulder et al. 1994), a diversidade genética (Petrie & Lipsitch 1994) e a densidade de ninhos (Stutchbury & Morton 1995, Stutchbury et al. 1998) são as que possuem maior suporte empírico para explicar as variações de FEP em aves.

No entanto, Griffith et al. (2002) chamam a atenção para a possibilidade de diversos fatores estarem envolvidos ao mesmo tempo.

Além disso, em muitas espécies de aves, existe o controle por parte das fêmeas sobre as cópulas e transferência de esperma usado na fertilização, o que pode também influenciar na variação das taxas de FEP, através da proporção de fêmeas numa população que buscam por cópulas extra-par (Birkhead & Møller 1993, Petrie & Kempenaers 1998). Portanto, para compreender essa variação de FEP entre espécies ou populações, deve-se avaliar os fatores que levam fêmeas a buscar parceiros extra-par (Petrie & Kempenaers 1998). Muitas abordagens foram feitas nesse sentido, procurando entender quais os benefícios desse comportamento para as fêmeas (Fisher 1915, Zahavi 1975, Double & Cockburn 2000, Eshel et al. 2000, Griffith et al. 2003, Kokko & Jennions 2008).

Esses benefícios podem ser indiretos, onde fêmeas podem escolher machos com melhores genes e assim produzir uma prole mais saudável e/ou atraente (Zahavi 1975, Møller & Alatalo 1999, Eshel et al. 2000, Pryke & Andersson 2005) ou devido à compatibilidade genética dos indivíduos envolvidos (Zeh & Zeh 1988). Ainda, os benefícios podem ser diretos, em termos de fecundidade acrescida (Andersson 1994), acesso a recursos na forma de presentes nupciais e/ou melhor qualidade do território (Thornhill & Alcock 1983, Alatalo et al. 1986). A fêmea pode também se beneficiar diretamente quanto à qualidade do cuidado parental (Hoelzer 1989, Norris 1990, Keyser e Hill 2000) ou ainda proteção contra predadores e outros machos (Danchin et al. 2005). No entanto, existem custos para fêmeas que buscam FEP, como a perda do parceiro social e seu investimento na prole (Petrie & Kempenaers 1998), assim como a maior exposição a doenças sexualmente transmissíveis e parasitas (Sheldon 1993, Höglund & Sheldon 1998).

A preferência da fêmea por determinados machos ao invés de outros, parece indicar a boa qualidade (genética ou morfológica) destes escolhidos (Dvorak 1984, Griffith & Immler

2009). No entanto, dado o custo associado a essa preferência, tal escolha também pode variar em função da qualidade das fêmeas (Riebel et al. 2010). Alguns estudos demonstram que fêmeas de baixa qualidade copulam com machos de baixa qualidade, enquanto fêmeas de alta qualidade copulam com machos de alta qualidade (Poulin & Vickery 1996, Rolff 1998, Burley & Foster 2006, Holveck & Riebel 2010). Isso implica na existência de um mecanismo que permita às fêmeas avaliar sua própria condição (Burley & Foster 2006).

A seleção sexual pode ser considerada, em alguns casos, um processo co-evolutivo entre machos e fêmeas (Lande 1981, Kirkpatrick 1982, Kirkpatrick & Hall 2004, Andersson & Simmons 2006). A variação na preferência da fêmea pode, então, tanto aumentar ou diminuir consideravelmente a força e/ou direção da seleção sexual, e por isso tem um grande impacto na evolução dos traços secundários nos machos (Poulin & Vickery 1996, Rolff 1998, Cotton et al. 2006). Assim, entender como, e se, machos expressam informações sobre sua qualidade genética no seu fenótipo ou através de determinados comportamentos, como um sinal honesto ou não (Petrie et al. 1998, Forstmeier et al. 2002, Cotton et al. 2006, Taylor & McGraw 2013), e como a preferência e a avaliação das fêmeas variam (Beehler & Foster 1988, Pfennig & Tinsley 2002, Cotton et al. 2006, Caro et al. 2010), é fundamental para compreendermos o papel da seleção sexual no sistema de acasalamento das espécies.

ESPÉCIE DE ESTUDO

O soldadinho do Araripe (*Antilophia bokermanni*) é uma espécie Passeriforme da família Pipridae e uma das recentes descobertas da ornitologia brasileira, descrita há apenas 18 anos. Encontra-se criticamente ameaçada, com população estimada em 800 indivíduos e área de ocorrência de apenas 31 Km² (Rêgo et al. 2010, IUCN 2015). A espécie é endêmica das matas de encosta da Chapada do Araripe localizada na divisa dos estados do Ceará, Pernambuco e Piauí, porém sua ocorrência é restrita à porção do Ceará. Possui dimorfismo

sexual evidente, sendo os machos brancos, com rêmiges e retrizes negras, além de possuírem um manto vermelho (grená) que se estende desde a cabeça até o meio do dorso, enquanto que as fêmeas são verdes, mais escuro no dorso e mais claro no ventre (Coelho & Silva 1998) (Figura 1). Os indivíduos jovens apresentam a mesma coloração da fêmea. Machos sub-adultos fazem a muda para a plumagem de machos adultos iniciando pela coloração do topete e manto e depois pelo branco do corpo e negro da cauda e asa (dados não publicados). Na sua descrição original consta que os machos são maiores e possuem as asas e cauda mais longas que as fêmeas (Coelho & Silva 1998).

Nesses 18 anos desde sua descoberta os esforços para a conservação e aumento populacional da espécie têm sido direcionados quase que exclusivamente para a educação ambiental e preservação das áreas de ocorrência (Silva & Rêgo 2004). No entanto, quase nada se sabe a respeito de sua biologia, ecologia ou comportamentos. Existem apenas quatro estudos empíricos sobre a espécie, sendo estes sobre: a descrição da espécie (Coelho & Silva 1998), determinação do período reprodutivo através da vocalização dos machos (Girão & Souto 2005), plantas utilizadas como suporte para nidificação (Linhares et al. 2010), e variabilidade genética da população (Rêgo et al. 2010). Porém, os indivíduos nunca foram anilhados em nenhum desses estudos, dificultando, por exemplo, a determinação com maior precisão do tamanho e dinâmica da população, fatores fundamentais para adequação do status de ameaça da espécie.

Nenhum estudo empírico sobre o sistema de acasalamento social ou genético, nem sobre a existência de cópulas extra-par e comportamentos reprodutivos do soldadinho do Araripe foi realizado até o momento. Assume-se que a espécie seja socialmente monogâmica devido ao estudo realizado por Marini e Cavalcanti (1992) sobre o sistema de acasalamento da espécie irmã, *Antilophia galeata*, no Brasil Central. Tais informações, assim como outros

dados de sua história natural e comportamento são cruciais, principalmente devido a seu status de ameaça, para proposição de planos de manejo mais efetivos.



Figura 1 – A- Macho adulto de *A. bokermanni* B- Fêmea adulta de *A. bokermanni*

ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado na Chapada do Araripe localizada no domínio da Caatinga, porém a área destoa da região semiárida que a circunda, pelo volume de chuvas (média anual: 934 mm) e altitude (acima de 800m em relação ao nível do mar). A Chapada estende-se pelos estados do Ceará, Pernambuco e Piauí e possui uma área de aproximadamente 4.500Km². Apresenta uma vegetação bastante diversificada dominada por quatro tipos de fitofisionomias principais: Mata seca, Carrasco, Cerrado e Mata úmida (mata de encosta) (Figueira 1989). A permeabilidade da formação rochosa da camada superior da Chapada do Araripe em conjunto com a chuva permite a origem de diversas nascentes na porção norte-oriental, correspondente ao estado do Ceará (Inesp 2009), onde são encontradas as matas úmidas que são o habitat do soldadinho do Araripe.

A porção da Chapada onde é encontrada a espécie está sob regime de proteção da Área de Proteção Ambiental (APA) do Araripe, uma área de uso sustentável. Mais recentemente a espécie foi registrada em áreas de grotas que correspondem a Floresta Nacional (FLONA) do Araripe no topo da Chapada, que por ser uma unidade de proteção integral é fundamental para a permanência da espécie, além de servir como zona de amortecimento da encosta, onde se concentra mais de 95% da população do soldadinho do Araripe (Figura 2) (Aquasis 2006).

A distribuição da espécie não é uniforme nessa faixa de mata úmida, e sim concentrada junto às nascentes e córregos, fazendo com que a área de ocorrência seja de apenas 31 km² no terreno sinuoso da encosta da Chapada do Araripe. Na região se encontram 130 nascentes, sendo que em 91 dessas foi registrada a presença do soldadinho do Araripe e em 74 nascentes foram registrados machos vocalizando, comportamento utilizado como indicativo de sítios de nidificação (Aquasis 2006). Este estudo foi realizado em dois municípios no estado do Ceará: Barbalha e Crato (Figura 3), em seis áreas distintas (1 em Barbalha e 5 em Crato), sendo a de Barbalha denominada Riacho do Meio, e as de Crato: Grangeiro, Nascente, Caianas, Advogados e Serrano (Figura 3 e 4).

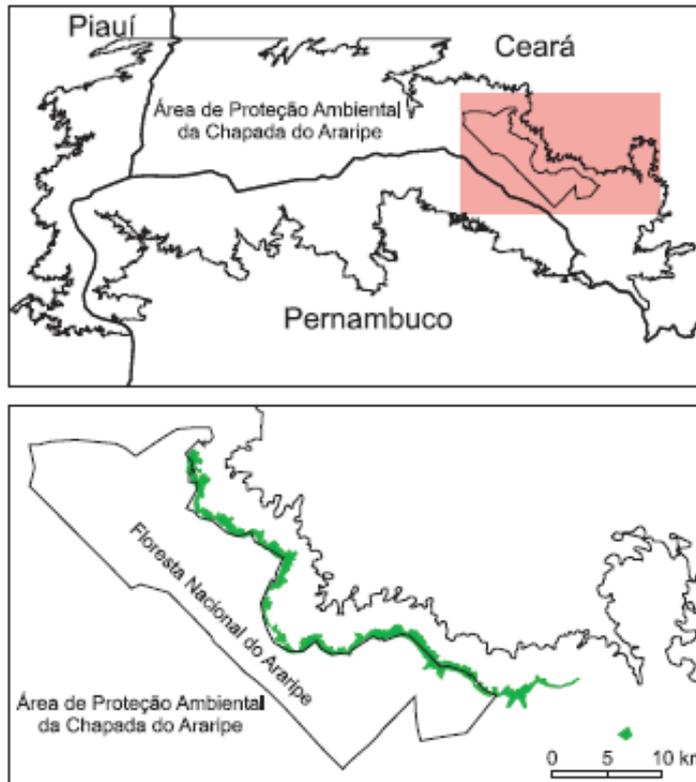


Figura 2- A imagem superior indica os limites da APA da Chapada do Araripe entre os estados do Piauí, Ceará e Pernambuco. O retângulo vermelho destaca a FLONA do Araripe. A imagem inferior é uma ampliação da região que correspondente ao estado do Ceará, e em verde está indicada a área de ocorrência de *A. bokermanni* (imagem: Aquasis, 2006).



Figura 3- Localização das seis áreas amostradas no presente estudo na Chapada do Araripe entre os anos de 2013 a 2016.



Figura 4- Distribuição das cinco áreas amostradas no município de Crato-CE, na Chapada do Araripe.

REFERÊNCIAS

- Alatalo RV, Lundberg A, Glynn C, 1986. Female pied flycatchers choose territory quality and not male characteristics. *Nature* 323: 152 -153.
- Andersson MB, Simmons LW. 2006. Sexual selection and mate choice. *Trends Ecol Evol*: 21: 296–302.
- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press. 599 p.
- Aquasis. 2006. Plano de conservação do soldadinho-do-araripe (*Antilophia bokermanni*). 1–36.
- Beehler BM, Foster MS. 1988. Hotshots, Hotspots and female preference in the organization of lek Mating Systems. *Am Nat*. 131: 203–219.
- Bennett PM, Owens IPF (2002) *Evolutionary Ecology of Birds: Life History, Mating Systems and Extinction*. Oxford University Press, Oxford.
- Birkhead T, Møller A. 1993. Female control of paternity. *Trends Ecol Evol*. 8: 100–4.
- Burley NT, Foster VS. 2006. Variation in female choice of mates: Condition influences selectivity. *Anim Behav*. 72: 713–719.
- Burley NT, Foster VS. 2006. Variation in female choice of mates: Condition influences selectivity. *Anim Behav*. 72: 713–719.
- Caro SP, Sewall KB, Salvante KG, Sockman KW. 2010. Female Lincoln's sparrows modulate their behavior in response to variation in male song quality. *Behav Ecol*. 21: 562–569.
- Coelho G, Silva WAG. 1998. A new species of *Antilophia* (Passeriformes: Pipridae) from Chapada do Araripe, Ceará, Brazil. *Revista Brasileira de Ornitologia - Brazilian Journal of Ornithology* 6: 81-84.
- Cotton S, Small J, Pomiankowski A. 2006. Sexual selection and condition-dependent mate preferences. *Curr. Biol*. 16: 755–65.

- Danchin É, Giraldeau LA, Cézilly F. 2005. *Ecologia Comportamental*. Instituto Piaget, Lisboa, Portugal.
- Darwin C. 1859. *The Origin of Species, by Means of Natural Selection*. Murray, London.
- Darwin C. 1871. *Principle of Sexual Selection*. In: *Descent of man and Selection in Relation to sex*. 58 p.
- Double M, Cockburn A. 2000. Pre-dawn infidelity: females control extra-pair mating in superb fairy-wrens. *Proc Biol Sci*. 267: 465–70.
- Dvorak AM. 1984. Genetic Consequences of Mate Choice: A Quantitative Genetic. *Science*. 227: 1061–1063.
- Eshel I, Volovik I, Sansone E. 2000. On Fisher – Zahavi’s handicapped sexy son. *Evol. Ecol. Res.* 2: 509–523.
- Figueira MA. 1989. Atlas do Ceará, vegetação. p 24-25. Em: IPLANCE, Fund. Inst. de Planejamento do Ceará, Fortaleza: IPLANCE.
- Fisher RA. 1915. The evolution of sexual preference. *Eugen Rev.* 7: 184–92.
- Forstmeier W, Kempenaers B, Meyer A, Leisler B. 2002. A novel song parameter correlates with extra-pair paternity and reflects male longevity. *Proc Biol Sci*. 269: 1479–85.
- Girão W, Souto A. 2005. Breeding period of Araripe Manakin *Antilophia bokermanni* inferred from vocalisation activity. *Cotinga*. 24: 35–37.
- Gowaty PA (1996) Field studies of parental care in birds: new data focus questions on variation among females. In: *Advances in the Study of Behaviour* (eds Snowdon CT, Rosenblatt JS), pp. 476–531. Academic Press, New York.
- Griffith SC, Immler S. 2009. Female infidelity and genetic compatibility in birds: The role of the genetically loaded raffle in understanding the function of extrapair paternity. *J Avian Biol.* 40: 97–101.

- Griffith SC, Montgomerie R, Küpper C, Cuthill IC, Kis J, Lanctot RB, Sandercock BK, Székely T, Wallander J, Kempenaers B, Chieffi A. 2003. Why do birds engage in extra-pair copulation? *Nature*. 422: 833–834.
- Griffith SC, Owens IPF, Thuman KA. 2002. Extra pair paternity in birds: A review of interspecific variation and adaptive function. *Mol Ecol*. 11: 2195–2212.
- Hoelzer GA. 1989. The good parent process of sexual selection. *Anim. Behav.* 38:1067–1078.
- Höglund J, Sheldon BC. 1998. The Cost of Reproduction and Sexual Selection and sexual selection The cost of reproduction. *Oikos*. 83:478–483.
- Holveck M-J, Riebel K. 2010. Low-quality females prefer low-quality males when choosing a mate. *Proc Biol Sci*. 277: 153–60.
- Inesp. 2009. Caderno regional da Sub- Bacia do Salgado. Instituto de Estudos e pesquisa para o desenvolvimento do Ceará.
- IUCN 2015. The Red List of Threatened Species. Version 2015-4. <http://www.iucnredlist.org/>.
- Keyser AJ, Hill GE. 2000. Structurally based plumage coloration is an honest signal of quality in male blue grosbeaks. *Behav. Ecol*. 11: 202–209.
- Kirkpatrick M, Hall DW. 2004. Sexual selection and sex linkage. *Evolution*. 58: 683–691.
- Kirkpatrick M. 1982. Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution (NY)*. 36: 1–12.
- Kokko H, Jennions MD. 2008. Parental investment, sexual selection and sex ratios. *J Evol Biol*. 21: 919–948.
- Lack D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London.
- Lande R. 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proc Natl Acad Sci USA*. 78: 3721–3725.

- Linhares KVA, Soares FA, Cristina I, Machado S. 2010. Nest support plants of the Araripe Manakin *Antilophia bokermanni*, a critically endangered endemic bird from Ceará, Brazil. *Cotinga*. 32: 121–125.
- Marini MÂ, Cavalcanti RB. 1992. Mating system of the Helmeted Manakin (*Antilophia galeata*) in Central Brazil. *The Auk* 109: 911–913.
- Mauck ARA, Marschall EA, Parker PG, Mauck RA. 1999. Adult Survival and Imperfect Assessment of Parentage : Effects on Male Parenting Decisions. *Am Nat*. 154: 99–109.
- Moller AP, Alatalo R V. 1999. Good-genes effects in sexual selection. *Proc R Soc B Biol Sci*. 266: 85–91.
- Mulder R a., Dunn PO, Cockburn A, Lazenby-Cohen KA, Howell MJ. 1994. Helpers liberate female fairy-wrens from constraints on extra-pair mate choice. *Proc R Soc London*. 255: 223–229.
- Norris KJ. 1990. Female choice and the evolution of the conspicuous plumage coloration of monogamous male great tits. *Behav Ecol Sociobiol*. 26: 129-138.
- Owens IPF, Hartley IR. 1998. Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? *Proc R Soc B Biol Sci*. 265: 397–407.
- Petrie M, Doums C, Moller AP. 1998. The degree of extra-pair paternity increases with genetic variability. *Proc Natl Acad Sci USA*. 95: 9390–9395.
- Petrie M, Kempenaers B. 1998. Extra-pair paternity in birds: Explaining variation between species and populations. *Trends Ecol Evol*. 13: 52–58.
- Petrie M, Lipsitch M. 1994. Avian polygyny is most likely in populations with high variability in heritable male fitness. *Proc R Soc London*. 256: 275–280.
- Pfennig KS, Tinsley RC. 2002. Different mate preferences by parasitized and unparasitized females potentially reduces sexual selection. *J Evol Biol*. 15: 399–406.

- Poulin R, Vickery WL. 1996. Parasite-mediated sexual selection: Just how choosy are parasitized females? *Behav Ecol Sociobiol.* 38: 43–49.
- Prum RO. 1998. Sexual selection and the evolution of mechanical sound production in manakins (Aves: Pipridae). *Animal Behaviour* 55: 977–994.
- Pryke SR, Andersson S. 2005. Experimental evidence for female choice and energetic costs of male tail elongation in red-collared widowbirds. *Biol J Linn Soc.* 86: 35–43.
- Rêgo PS, Araripe J, Silva WAG, Albano C, Thieres P, Campos A, Vallinoto M, Sampaio I, Schneider H. 2010. Population Genetic Studies of Mitochondrial Pseudo-Control Region in the Endangered Araripe Manakin (*Antilophia bokermanni*). *Auk.* 127: 335–342.
- Riebel K, Holveck M, Verhulst S, Fawcett TW. 2010. Are high-quality mates always attractive? State-dependent mate preferences in birds and humans. *Commun Integr Biol.* 3: 271–273.
- Rolff J. 1998. Parasite-mediated sexual selection: parasitized non-choosy females do not slow down the process. *Behav Ecol Sociobiol.* 44: 73–74.
- Sheldon BC. 1993. Sexually transmitted disease in birds: occurrence and evolutionary significance. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 339: 491–7.
- Silva WAG, Rêgo PS. 2004. Conservação do soldadinho-do-araripe *Antilophia bokermanni* (Aves: Pipridae): subsídios para a elaboração do plano de manejo. Curitiba, Obs Aves Pernambuco. 30 p.
- Stutchbury BJM, Morton ES, Piper WH. 1998. Extra-Pair Mating System of a Synchronously Breeding Tropical Songbird. *J Avian Biol.* 29: 72–78.
- Stutchbury BJM, Morton ES. 1995. The Effect of Breeding Synchrony on Extra-Pair Mating Systems in Songbirds. *Behaviour.* 132: 675–690.
- Taylor LA, McGraw KJ. 2013. Male ornamental coloration improves courtship success in a jumping spider, but only in the sun. *Behav Ecol.* 24: 955–967.

- Thornhill R, Alcock J. 1983. *The Evolution of Insect Mating Systems*. Cambridge: Harvard University Press.
- Wallace, A. R. 1889. *Darwinism*. Macmillan, London.
- Westneat DF, Sherman PW, Morton ML. 1990. The Ecology of extra pair copulations in birds. *Curr Ornithol.* 7: 331–369.
- Wickler W, Seibt U. 1983. Monogamy: an ambiguous concept. In: Bateson P (ed) *Mate Choice*. Cambridge University Press (England).
- Wink M, Dyrz A. 1999. Mating system in birds: a review of molecular studies. *Acta Ornithol.* 34: 91–109.
- Zahavi A. 1975. Mate selection—a selection for a Handicap. *J Theor Biol.* 53: 205–214.
- Zeh DW, Zeh JA. 1988. Condition-Dependent Sex Ornaments and Field Tests of Sexual-Selection Theory. *Am Nat.* 132: 454–459.

Capítulo 1

Biología reproductiva de *Antilophia bokermanni* (Aves: Pipridae)

INTRODUÇÃO

O conhecimento dos parâmetros reprodutivos de uma espécie é a base para a formulação de questões sobre sua ecologia, evolução e comportamento (Bartholomew 1986, Rotenberry & Wiens 1989). Apesar da importância do conhecimento de tais parâmetros para muitas aves, principalmente neotropicais, dados básicos são escassos e muitas vezes inexistentes para grande número de espécies (Martin 1996, Stutchbury & Morton 2001, Ricklefs 2012, Marini et al. 2012).

Sabe-se que as diferentes estratégias reprodutivas são moldadas por pressões seletivas (Pianka 1976) e envolvem inúmeras “escolhas” evolutivas, que determinam quando indivíduos devem começar a reproduzir, quantos ninhegos produzir por estação reprodutiva, o tempo de incubação e quanto cuidado dedicar aos ninhegos, entre outros aspectos da reprodução (Ricklefs 2003). Embora essas informações sejam essenciais para o desenvolvimento de estratégias de conservação e planos de manejo, estudos que disponibilizam informações coletadas por longos períodos são praticamente inexistentes em algumas regiões do Brasil, especialmente para espécies de aves endêmicas (Duca & Marini 2011). O número de estudos sobre parâmetros reprodutivos de aves brasileiras cresceu consideravelmente nos últimos anos, mas a maioria deles são para espécies do Cerrado (Macedo 1992, Bianchi 1998, Amaral & Macedo 2003, Carvalho et al. 2007, Dias et al. 2009, Marini et al. 2012).

Apesar das informações ainda escassas, alguns padrões têm sido observados nos estudos existentes, principalmente quanto às divergências nos tamanhos de ninhadas, taxas de predação, sucesso reprodutivo e cuidado parental entre espécies, populações e regiões biogeográficas (temperada vs. neotropical) (Snow 1976). Existem diversos fatores ecológicos, evolutivos e fisiológicos envolvidos nessas diferenças (Stutchbury & Morton 2001). Alguns estudos foram realizados com objetivo de encontrar padrões que expliquem

tais variações (Robinson et al. 1963, Rotenberry & Wiens 1989, Ogden & Stutchbury 1996, Robinson et al. 2000, Formica & Tuttle 2009, Keyel et al. 2013). De forma geral, é assumido que aves neotropicais possuem períodos reprodutivos mais longos, menores ninhadas, maiores taxas de predação de ninho e conseqüentemente menor sucesso reprodutivo que aves de regiões temperadas (Cody 1966, Ricklefs 1966, Murray 1985, Purcell et al. 1997). No entanto, existe uma grande variação quanto à duração do período reprodutivo entre regiões, mesmo quando consideramos apenas o Brasil, onde algumas espécies amazônicas reproduzem ao longo do ano (Johnson et al. 2012), enquanto que para a maioria das espécies do Cerrado, por exemplo, o período reprodutivo é restrito aos meses de setembro e outubro (Marini et al. 2012).

Em zonas temperadas hipóteses com bases empíricas possibilitam entender melhor os fatores que determinam o período reprodutivo das aves (Stutchbury & Morton 2001). A hipótese da disponibilidade de alimento, que sugere que as aves se reproduzem quando o recurso alimentar é mais abundante, é a mais aceita (Lack 1954). Para os Trópicos, existem muitos resultados controversos e poucas evidências que apoiam essa hipótese (Stutchbury & Morton 2001). Muitos estudos encontraram que o período reprodutivo das aves neotropicais está relacionado com o início das chuvas, que de maneira geral, é o período de maior abundância de alimento (Marini 1992, Lopes & Marini 2005, Medeiros & Marini 2007, Rubio & Pinho 2008, Nóbrega & Pinho 2010). No entanto, a maioria desses estudos se concentra nas regiões centro-oeste e sudeste do país.

Outros fatores devem ser considerados para explicar a estação reprodutiva de outras regiões, como a predação de ninhos, o período de muda e seleção sexual (Wunderle Jr 1982, Stutchbury & Morton 2001). Para *Antilophia bokermanni*, por exemplo, a determinação do período reprodutivo foi feita através do registro da frequência de vocalizações dos machos, tendo seu pico nos meses de setembro e outubro, que na região nordeste geralmente

corresponde o pico da seca (especialmente o mês de setembro), sendo a frequência de vocalização negativamente correlacionada com a estação chuvosa (Girão & Souto 2005).

Variações no tamanho da prole podem também influenciar a dinâmica populacional e diferença no sucesso reprodutivo dos indivíduos (Rotenberry & Wiens 1989). A alta taxa de predação tem sido relacionada ao menor tamanho de ninhada nos trópicos e é normalmente atribuída à grande diversidade de predadores, sendo as serpentes os predadores primários de ninhos (Skutch 1985). Porém, nem todos os estudos corroboram essa hipótese (Roper & Goldstein 1997). De fato, vários estudos demonstraram que proles de aves tropicais sofrem altas taxas de predação, podendo ultrapassar 70% (Aguilar et al. 2008, Noske et al. 2008, Marini et al. 2009, Nóbrega & Pinho 2010, Marini et al. 2012), sendo esta a causa principal de perda da ninhada e baixo sucesso reprodutivo (Ricklefs 1969). Para aves que possuem ninhos em forma de cesto abertos, a predação é tão alta que apenas 29% dos ninhos chegam à fase de emplumar-se (Robinson et al. 2012).

Ainda, a predação é um dos fatores capazes de moldar as táticas de cuidado parental das espécies (Martin et al. 2000). Skutch (1985) sugeriu que predadores usam a atividade dos pais para localizar os ninhos, gerando um custo da predação que limitaria a frequência na qual os pais podem alimentar os ninhos, afetando assim, o tamanho da ninhada (quanto menor a prole menor a atividade dos pais no ninho). Este custo favoreceria a evolução da redução das visitas dos pais em regiões onde a taxa de predação é alta (Martin et al. 2000).

Os benefícios do cuidado parental variam entre espécies, e muitos fatores aumentam o valor desse cuidado, sendo o aumento da sobrevivência dos ninhos o benefício primário desse comportamento (Slater & Halliday 1994). Em piprídeos o cuidado parental é geralmente realizado apenas pela fêmea, assim como a construção dos ninhos (Prum 1997, Doucet 2006). Esse fator, provavelmente, é resultado de uma forte pressão de predação sobre a prole, uma vez que machos possuem uma coloração extravagante, enquanto a plumagem

das fêmeas é críptica, geralmente em tons de verde (Martin & Badyaev 1996). Outro fenômeno indicador dessa pressão seria o atraso na mudança de plumagem dos machos, que pode levar até três anos, diminuindo seu risco de predação (Selander 1965, Procter-Gray & Holmes 1981, McDonald 1993). Assim, o conhecimento de parâmetros reprodutivos das diferentes espécies auxilia no esclarecimento de diversas questões evolutivas e fornece uma base para a compreensão do seu comportamento de acasalamento. Além disso, é fundamental para elaboração de ações de conservação, principalmente para espécies criticamente ameaçadas.

Este capítulo tem o objetivo principal de entender quais são os padrões da biologia reprodutiva do soldadinho do Araripe (*Antilophia bokermanni*), uma vez que tais informações são inexistentes e ao mesmo tempo cruciais na geração de hipóteses sobre comportamentos de corte e acasalamento da espécie. Informações detalhadas da espécie encontram-se na seção “Espécie de Estudo”, no início da tese.

Neste capítulo procuramos descrever os parâmetros básicos da biologia reprodutiva de *Antilophia bokermanni*, fornecendo informações acerca do período reprodutivo e territorialidade da espécie, descrição do ninho e detalhes sobre sua construção, sobre a postura de ovos e taxas de sobrevivência de ovos e ninhegos. Também fornecemos informações sobre o comportamento de cuidado com os filhotes.

MÉTODOS

O estudo foi realizado na Chapada do Araripe, área descrita anteriormente (ver Área de Estudo), tendo duração de três estações reprodutivas: 2013/2014 (primeira estação), 2014/2015 (segunda estação) e 2015/2016 (terceira estação).

CAPTURA E MARCAÇÃO DOS INDIVÍDUOS

Os indivíduos de *A. bokermanni* foram capturados com redes de neblina (12m x 2,5m), dispostas próximas aos corpos d'água e trilhas onde a espécie foi observada com

maior frequência. As capturas foram realizadas ao longo dos três anos do estudo, totalizando 18.600 horas/rede. Ainda, sempre que encontrado um ninho que os pais não estavam anilhados, foi montada uma ou duas redes de neblina próximo ao ninho na tentativa de marcar todos os indivíduos da família. Todos os indivíduos capturados foram anilhados com anilhas metálicas fornecidas pelo CEMAVE (IBAMA N°40116-1/CEMAVE N°3731/2) e receberam uma combinação única de três anilhas plásticas coloridas.

Os indivíduos capturados foram pesados com balança de mola (100g) e suas medidas morfológicas da asa direita, tarso esquerdo, narina e cauda foram tomadas com paquímetro de precisão. No caso de machos adultos ainda foram medidos a altura do topete e o comprimento do manto. Ainda, foi realizada a coleta de sangue (0,2ml) de todos os indivíduos capturados, através de punção da veia ulnar. O sangue foi armazenado em álcool 99% para subseqüentes análises genéticas de paternidade (ver Cap. 3 e 4) e para sexagem. Os ninhegos foram anilhados e tiveram seu sangue coletado ainda nos ninhos, sempre que possível.

SEXAGEM

Como dito anteriormente, *A. bokermanni* possui forte dimorfismo sexual, no entanto, machos jovens possuem a plumagem verde como a das fêmeas (eg. Coelho & Silva 1998). Assim, a determinação do sexo dos indivíduos com plumagens verdes (inclusive os ninhegos) só pode ser realizada com confiança através de sexagem genética. Utilizamos as amostras de sangue de todos os indivíduos verdes e dos ninhegos para sexagem. A sexagem foi feita pelo método proposto por Griffith et al. (1998) utilizando dois genes CHD (*chromo-helicase-dna*) que possuem cromossomos sexuais W (CHD-W) e Z (CHD-Z), onde fêmeas possuem ZW e machos possuem ZZ. Para amplificação do DNA foi utilizado o método de PCR (*Polymerase Chain Reaction*) por meio dos iniciadores 2550/2718 descritos por Fridolfsson & Ellegren (1999).

DETERMINAÇÃO DA ESTAÇÃO REPRODUTIVA E VOLUME DE CHUVAS

O início da estação reprodutiva foi considerado a partir do momento em que a primeira atividade de nidificação foi registrada (construção do ninho, ninho pronto ou ninho ativo). A partir desse ponto inicial foram determinados os períodos de nidificação, incubação, ninhego e revoada (quando os filhotes deixam o ninho). A reprodução foi considerada encerrada quando não foi registrada mais nenhuma dessas atividades.

O volume de chuva foi determinado utilizando os dados da FUNCEME (2016) (Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos), que possui dois postos de coleta de dados na área de estudo. Foram utilizados os dados de volume de chuva mensal (mm) referentes ao mês e ano de cada uma das estações reprodutivas (2013/2014, 2014/2015 e 2015/2016).

CUIDADO PARENTAL

O comportamento parental foi monitorado através de filmagens dos ninhos durante 1:30h a cada três dias, no período de ninhego com 1 a 2 dias de idade, utilizando duas mini-câmeras digitais (Kodak Zx1 e Multilaser DC115, zoom 10x) posicionadas a 2m do ninho. Através das filmagens foram identificadas cinco categorias de comportamento parental, e para cada filmagem foi registrado o número de horas de cada categoria de comportamento. Foi determinada se a distribuição de alimento para os ninhegos, em ninhos com dois ninhegos, foi feita de forma equivalente, e ainda, se a entrega de alimento era realizada de forma direcional (direita e esquerda).

As câmeras foram camufladas para evitar alteração no comportamento dos indivíduos no ninho e para evitar atrair a atenção de predadores (Figura 1). As filmagens permitiram determinar qual dos pais efetua o cuidado parental e quais os tipos de comportamento efetuados por este. Além disso, foi observado (quando possível) se o tipo de alimento entregue aos ninhegos é semelhante ao consumido pelos adultos, informação obtida através das fezes destes durante a captura (ver capítulo 2 para dieta). Adicionalmente, foi registrado

qualquer comportamento de abandono do ninho, e em qual fase do desenvolvimento dos ninhegos o evento ocorreu, e se possível, qual a causa do comportamento, bem como outros comportamentos relevantes (e.g. encontros agonísticos).



Figura 1- Câmera Multilaser DC115 camuflada e posicionada a 2m do ninho para a coleta de dados de cuidado parental de *Antilophia bokermanni*, na Chapada do Araripe-CE.

PARÂMETROS DE NIDIFICAÇÃO

A busca por ninhos foi realizada seguindo metodologia proposta por Martin e Geupel (1992), que consiste em vasculhar toda a vegetação onde há potencial para a espécie construir os ninhos, nesse caso próximo aos corpos d'água e locais úmidos na encosta da Chapada do Araripe. A metodologia inclui também o acompanhamento dos pais (ou apenas de um deles), principalmente quando estes (ou este) estiverem carregando algum material vegetal (para confecção do ninho) ou alimento (para alimentar os ninhegos). Além disso, através do estudo realizado por Linhares et al. (2010) foi possível direcionar as buscas nas plantas já conhecidas por servirem de suporte para os ninhos de *A. bokermanni*.

Uma vez encontrados, os ninhos foram monitorados a cada dois dias, tendo seu status registrado: ativo (com ovos ou ninhego), pronto (quando o ninho estava pronto mas ainda não se tornara ativo) e em construção (quando o ninho foi encontrado na fase de construção). Quando perto do dia de eclosão (para os ninhos que foram acompanhados desde a construção), as visitas foram realizadas diariamente, no intuito de saber o dia exato da eclosão. Também foram tomadas as medidas do ninho, após este ter seu ciclo de reprodução concluído ou ser abandonado, evitando assim qualquer interferência. Com auxílio de uma trena foi medida a altura do ninho em relação ao solo (m) e com paquímetro foram medidas a profundidade do ninho (mm), o diâmetro externo e interno (mm) e a altura do ninho (mm), além de também ter sido registrado o tipo de material utilizado para a confecção do ninho e quando possível a espécie de planta suporte utilizada.

Os ovos tiveram sua largura e comprimento medidos com paquímetro (mm), foram pesados com balança de mola (Pesola® 100g) e descritos quanto à sua coloração e formato. Foram determinados os principais parâmetros reprodutivos, descritos abaixo, que incluíram: tamanho da ninhada, taxa de predação, taxa de sobrevivência da prole, o tempo de incubação e eclosão, a duração da fase de ninhego e o sucesso ou insucesso do ninho.

Um ninho foi considerado bem sucedido quando a reprodução foi concluída, com a saída de pelo menos um ninhego do ninho (revoada). O ninho foi considerado abandonado quando não teve sua construção concluída, não se tornou ativo ou houve abandono na fase de ovos ou ninhego e foi considerado predado quando houve indícios de tal evento, como ovos ou ninhegos danificados ou removidos. Quando houve predação, foi registrado em qual fase do desenvolvimento ocorreu (ovo ou ninhego).

A definição das fases de incubação e ninhego seguiu o proposto por Mayfield (1975), sendo a fase de incubação referente ao tempo decorrido entre a postura do primeiro ovo até

sua eclosão, e a fase de ninhego referente ao período entre a eclosão do primeiro ovo até a partida do último ninhego.

TERRITÓRIOS REPRODUTIVOS

Utilizamos o termo território reprodutivo para nomear as áreas defendidas pelos machos através de constante vocalização durante o período de reprodução da espécie, mas que não são áreas necessariamente utilizadas com exclusividade por estes machos para outros comportamentos tais como se alimentar ou dormir, podendo estes machos utilizar outras áreas (sem ser as que estes defendem) para estes fins. Os territórios foram determinados por meio dos pontos utilizados para emissão de vocalizações dos machos adultos. Sempre que avistado um macho vocalizando em um determinado ponto durante o período reprodutivo ou próximo a um ninho, o local foi marcado com o uso de GPS (GPS Garmin eTrex 10). Esse processo foi repetido quantas vezes foram necessárias, para um mesmo macho, em diferentes pontos de uma determinada área defendida, até que se obteve pontos suficientes para delimitação de seu território (no mínimo seis pontos). Cada macho foi observado por pelo menos três dias, para que fosse confirmada a sua área territorial.

A área do território foi obtida através da união dos pontos mais externos demarcados no GPS (poleiros onde machos vocalizaram): as coordenadas de cada ponto foram inseridas no Google Maps© e utilizando a ferramenta “desenhar polígono”, tais pontos foram unidos formando o polígono do território. Uma vez criado o polígono, sua área foi medida utilizando-se o EarthPoint© (Clark 2016), um *plugin* para o Google Maps que permite medir áreas do mapa em metros quadrados.

A presença ou ausência de córregos ou nascentes dentro da área de cada território foi registrada no intuito de avaliar se esta medida influencia no tamanho do território do macho, pois a presença de água é importante para a reprodução de inúmeras espécies de aves. A presença de água pode permitir uma melhor termoregulação de ovos e ninhegos e resultar na

frutificação de plantas (Grant 1982, Westmoreland et al. 2007), e acreditamos que possa ser uma importante medida da qualidade do território para *A. bokermanni*. A proximidade aos corpos de água permanentes poderia ser um fator chave para a reprodução da espécie na região, devido à escassez e imprevisibilidade de chuvas na região nordeste (Marengo 2010).

ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Sobrevivência e predação na fase de ovos e ninhegos

O cálculo da taxa de sucesso reprodutivo foi realizado utilizando o programa MARK (White & Burnham 1999, Dinsmore & Dinsmore 2007), que além de fornecer a taxa de sobrevivência diária (TSD) dos ninhos, permite ainda gerar e selecionar modelos que incluem co-variáveis que podem influenciar essas taxas e ainda uma avaliação se a TSD varia ao longo da estação reprodutiva de forma linear ou quadrática, sendo possível também o cálculo da TSD constante, como utilizada no método de Mayfield (Mayfield 1975).

Os modelos foram selecionados pelo Critério de Informação de Akaike (AIC – Akaike’s Information Criterion, Burnham & Anderson 2002), onde os valores de AIC são corrigidos para amostras pequenas (AIC_c). Um modelo foi considerado bom o suficiente para explicar os dados quando $\Delta AIC_c < 2$ (Burnham & Anderson 2002). Os pesos normalizados de Akaike (pesos de AIC) são calculados para cada modelo, e permitem avaliar suas respectivas importâncias na modelagem dos dados, considerando todos os modelos comparados (Burnham & Anderson 2002). A importância relativa de cada variável (soma dos pesos de AIC de todos os modelos que a incluem) foi considerada no intuito de verificar a evidência da sua importância na predição da TSD.

O programa Mark exige que se cumpram cinco premissas, para melhor confiança de suas análises, as quais procuramos preencher: 1) identificação da idade do ninho no dia do encontro (ver procura e monitoramento de ninhos); 2) determinação do destino do ninho (ver procura e monitoramento de ninhos); 3) ausência de influência antropogênica sobre a

sobrevivência; 4) independência entre os destinos dos ninhos; e 5) homogeneidade nas TSDs (Dinsmore & Dinsmore 2007). Consideramos que o encontro do ninho e as checagens subsequentes não influenciaram a TSD (premissa 3), pois os ninhos não foram marcados com nenhum material e foram feitas apenas breves aproximações nos ninhos, evitando chamar a atenção de predadores. A premissa 4, não foi completamente cumprida, uma vez que alguns ninhos pertenciam a uma mesma fêmea, no entanto como os locais e períodos que estes ninhos foram encontrados eram diferentes dos iniciais, consideramos suficientemente independentes. Com relação à premissa 5 (homogeneidade nas TSDs), foi considerado que todos os ninhos possuíam as mesmas condições ecológicas, uma vez que ocorreram no mesmo tipo de vegetação (mata úmida). No entanto, como os ninhos estavam distribuídos em seis áreas diferentes e cada uma pode sofrer diferentes influências (e.g. atividades humanas) além de possuírem diferentes tamanhos, foi criada a variável “Área” para ser incluída nos modelos. O mesmo vale para os períodos reprodutivos, por serem estes três anos distintos, foi criada a variável “Ano”, para que fosse possível considerar o seu efeito na TSD, portanto devido à inclusão das variáveis área e ano, considerou-se que todos os ninhos sofreram o mesmo risco de insucesso (premissa 5).

Nos modelos foram incluídas as co-variáveis das medidas do ninho diâmetro externo (mm) e altura do ninho em relação ao solo (m). As outras medidas tomadas do ninho (diâmetro interno, profundidade e altura) foram excluídas dos modelos por estarem correlacionadas entre si, sendo selecionada apenas a variável diâmetro externo por ter aparentemente uma relevância maior sobre a sobrevivência dos ninhegos, como avaliado *a priori* nos modelos. Ainda foram incluídas as outras duas co-variáveis mencionadas anteriormente: a área amostrada (Área) e as três estações reprodutivas (Ano).

Como para muitas espécies (Lopes e Marini 2005, Duca & Marini 2005, Carvalho et al. 2007) a TSD na fase de ovos difere da TSD na fase de ninhegos devido a fatores como

tempo de exposição e atividade dos pais no ninho, as análises dos modelos foram feitas em três etapas: (1) TSD geral para a espécie, onde não se fez distinção entre fases (ovos ou ninhegos); (2) TSD apenas para o período de incubação (fase de ovos); e (3) TSD apenas para o período de ninhego. Em cada uma delas, foi avaliada a TSD por período reprodutivo, TSD por área amostrada e os modelos incluindo as co-variáveis de medidas do ninho. Devido ao tamanho amostral distinto para medidas do ninho, optou-se por fazer modelos apenas com o diâmetro externo (incluindo período reprodutivo e área), modelos apenas com a altura do ninho em relação ao solo (incluindo período reprodutivo e área) e finalmente com essas duas co-variáveis inclusas.

A “história de encontro” de cada ninho foi construída utilizando os cinco parâmetros exigidos para a modelagem no programa MARK: 1) dia em que o ninho foi encontrado; 2) último dia em que o ninho foi encontrado ativo; 3) último dia de checagem do ninho; 4) destino do ninho: sucesso ou insucesso; e 5) número de ninhos com aquela história de encontro. Além desses cinco parâmetros foram incluídas as quatro co-variáveis mencionadas anteriormente: diâmetro externo do ninho, altura do ninho em relação ao solo, área amostrada e estação reprodutiva (ou ano).

Os períodos reprodutivos foram transformados em dias corridos para a análise no programa MARK, e utilizou-se então a duração da estação mais longa para a análise da sobrevivência geral da espécie (onde a fase de ovos e ninhegos não foi distinta) e das fases de ovos e ninhegos. O primeiro dia de uma estação foi considerado o dia em que foi encontrado o primeiro ninho ativo (com ovos), sendo este o dia 1, e o último dia aquele em que foi observado um ninho ativo (com ovos ou ninhego). A estação mais longa foi a primeira (2013/2014) com 138 dias de ninhos ativos. Para as análises de sobrevivência apenas da fase de ovos o número de dias corridos utilizado foi 131, uma vez que após esse período decorrido não foram observados ninhos com ovos, e para as análises de sobrevivência da fase de

ninho foram utilizados 138 dias já que o último dia da estação corresponde ao último dia de ninho ativo.

Cuidado Parental

Os vídeos de cuidado parental foram analisados no programa JWatcher Video® (Blumstein & Daniel 2007) que permite a quantificação de um determinado comportamento, bem como registra a quantidade de tempo que um determinado comportamento foi realizado.

Nos ninhos com dois ninhegos, para avaliar se o adulto entrega alimento mais frequentemente em uma determinada direção (direita ou esquerda em relação à câmera) ou se a taxa de entrega de alimento é propositalmente direcionada para um dos ninhegos, foram realizados testes t-Student para cada ninho, uma vez que a unidade amostral nesse caso foi o número de entregas de alimentos para cada ninho, e o intuito dessa análise foi analisar a diferença em cada ninho e não um padrão geral para a espécie. No entanto, também foi realizado um teste t-Student com o número de vezes em que cada ninhego (1 e 2) foi alimentado para os ninhos com dois ninhegos. O ninhego 1 foi sempre marcado com tinta preta, sendo sempre re-marcado quando necessário e sua posição no ninho (direita ou esquerda) registrada sempre antes do início das gravações.

Foi testado ainda se houve diferença no tempo gasto em cada comportamento de cuidado parental, entre ninhos com um e dois ninhegos, e para isso foi realizado test t-Student para cada comportamento observado. Todos os testes estatísticos dessa parte do estudo foram realizados no programa PAST 3.13 (Hammer et al. 2001).

Territórios reprodutivos

Com o intuito de analisar se os tamanhos dos territórios diferem quanto a presença/ausência de córregos e nascentes, como os dados não apresentaram uma distribuição

normal, foi utilizada uma análise de Mann-Whitney (U-test) no pacote estatístico PAST 3.13 (Hammer et al. 2001).

RESULTADOS

CAPTURA, MARCAÇÃO E DEFINIÇÃO DO PERÍODO REPRODUTIVO

Foram anilhados e coletadas amostras de sangue de 350 indivíduos (231 adultos e 119 ninhegos). Destes foram sexados 181 machos e 169 fêmeas, sendo que entre os 119 ninhegos, foi possível a sexagem de 113, sendo a razão sexual destes bastante equilibrada: 55 fêmeas e 58 machos. O peso médio dos machos adultos foi de $20.65 \pm 0.10\text{g}$ e das fêmeas $20.69 \pm 0.16\text{g}$, não havendo diferença estatística ($U = 4118.5$, $P = 0.86$). Durante as três estações reprodutivas amostradas foram encontrados 190 ninhos (79 em 2013/2014, 81 em 2014/2015 e 30 em 2015/2016), e destes 124 se tornaram ativos e 75 chegaram a fase de ninhego. Dentre os ninhos ativos, 53 não obtiveram sucesso por diferentes motivos: 10 foram abandonados, 32 predados, cinco foram perdidos por outras razões (chuvas derrubaram ninho, árvore caiu sobre o ninho) e nove filhotes, pertencentes a seis ninhos, morreram no ninho em duas áreas. Ainda, 16 fêmeas ejetaram um dos ovos para fora do ninho. Para todos os ninhos que se tornaram ativos e foram abandonados, o abandono ocorreu durante a fase de incubação.

O período de nidificação foi considerado a partir do primeiro ninho a ser encontrado e terminando no dia de atividade do último ninho mais tardio encontrado, durante as três estações. Sendo assim foi determinado que o período de nidificação inicia-se no dia 30 de outubro (referente ao ninho encontrado mais cedo, pertencente a segunda estação) e termina no dia 4 de abril (referente ao ninho mais tardio, pertencente a terceira estação). O período de incubação variou entre as estações sendo estes: entre 08 de novembro de 2013 a 15 de fevereiro de 2014 (primeira estação), 03 de novembro de 2014 a 27 de fevereiro de 2015

(segunda estação) e 28 de novembro de 2015 a 01 de abril de 2016 (terceira estação). O mesmo ocorreu para o período de ninhego sendo este de 05 de dezembro de 2013 a 26 de março de 2014 (primeira estação), 24 de novembro de 2014 a 14 de março de 2015 (segunda estação) e 29 de janeiro de 2016 a 24 de março de 2016 (terceira estação). Portanto, de modo geral definimos os período de incubação entre 03 novembro a 26 de março, e o período de ninhego de 24 de novembro a 26 de março.

Pode-se observar que o período de incubação terminou após o período de ninhego para a terceira estação (último ninho com ovos foi observado no dia 01 de abril de 2016). No entanto, essa observação foi referente a apenas um ninho que foi predado, não chegando a fase de ninhego. Assim, decidimos não utilizar essa observação para a definição do período de incubação, uma vez que acreditamos ser uma exceção, não representando o período de incubação de toda a espécie.

O período de revoada (primeiro dia em que um ninhego deixa o ninho) iniciou-se em 25 de dezembro de 2013 para a primeira estação (2013/2014), 05 de dezembro de 2014 para a segunda estação (2014/2015) e 15 de fevereiro de 2016 para a terceira estação (2015/2016). O último dia em que um filhote voou para cada estação foi 27 de março de 2014 (primeira estação), 15 de março de 2015 (segunda estação) e 25 de março de 2016 (terceira estação). Dessa forma, o período de revoada pode ser definido como sendo entre 05 de dezembro a 27 de março.

Os dados pluviométricos obtidos no site da FUNCEME (Fundação Cearense de Meteorologia e recursos hídricos), para cada mês/ano de coleta de dados reprodutivos podem ser visualizados na figura 2. Na primeira estação (2013/2014) o volume de chuva foi maior (1.589mm^3 , $\bar{X}: 197,87 \pm 65,5$), no entanto as chuvas iniciaram apenas em novembro. Já na segunda estação (2014/2015), ainda que em menor volume total para a estação (976mm^3 , $\bar{X}: 122,7 \pm 54,9$), as chuvas parecem ter sido mais bem distribuídas ao longo do período

reprodutivo, sendo que as primeiras chuvas, mesmo sendo em menor volume (6mm), ocorreram no mês de setembro. A terceira estação (2015/2016) foi a que apresentou o menor volume de chuvas (767mm^3 , $\bar{X}: 95,8 \pm 53,8$) (Figura 2).

A relação entre o início da construção dos ninhos e o volume de chuvas para a região não foi analisada estatisticamente devido à necessidade de uma amostragem de um número maior de anos para que isso fosse possível. No entanto, observando o gráfico pluviométrico (Figura 2) pode-se notar que a espécie só começou a nidificar após a ocorrência de certa quantidade de chuva. Ainda na figura 2, é possível verificar que o número de ninhos encontrados por mês, bem como o número de ninhegos presentes durante cada mês/ano parece ser bastante dependente da chuva. Isso fica mais claro principalmente para o final de 2015, onde o atraso nas atividades reprodutivas foi de quase três meses, quando comparado com os outros dois anos de amostragem, provavelmente devido ao menor volume de chuvas registrado anterior à nidificação (anterior à janeiro). Ainda no período de 2014/2015 (segunda estação), mesmo a pouca chuva em setembro parece ter influenciado o início precoce da construção de ninhos (1º ninho em construção encontrado em 30 de outubro de 2014), quando comparado com os outros anos amostrados.

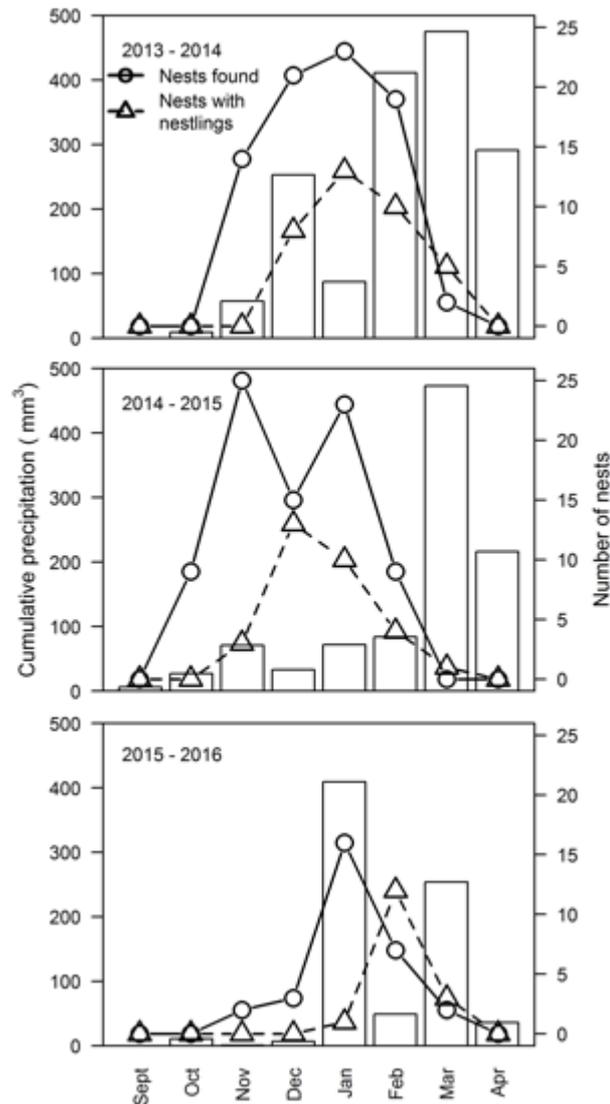


Figura 2- Número de ninhos de *Antilophia bokermanni* encontrados e número de ninhos com ninhegos em relação ao volume de chuvas durante as três estações reprodutivas amostradas na Chapada do Araripe-CE.

CONSTRUÇÃO E DESCRIÇÃO DOS NINHOS

Foram observados 54 ninhos durante a fase de construção nos três períodos de coleta (Figura 4), sendo três destes filmados durante 2h cada, no intuito de verificar se os dois pais contribuem com alimentação dos ninhegos. Em todos os ninhos observados durante essa fase e nos três que foram filmados apenas a fêmea efetuou a construção de ninhos.

Os ninhos são abertos no formato de cestas, construídos em forquilhas de plantas de inúmeras espécies. A fêmea utiliza teias de aranha e folhas secas nas fases iniciais de

construção (Figura 3) e finaliza com gravetos muito finos no interior do ninho (Figura 4). O tempo de construção dos ninhos é em média 4 dias (N=54). As medidas dos ninhos (N=63) são: altura= $55,87 \pm 1,38$ mm; diâmetro interno= $46,05 \pm 0,87$ mm; diâmetro externo= $72,62 \pm 1,10$ mm; profundidade= $27,18 \pm 0,73$ mm; e altura em relação ao solo= $1,89 \pm 0,37$ m.



Figura 3- Ninho de *Antilophia bokermanni* em fase inicial de construção, na Chapada do Araripe-CE.



Figura 4- Ninho de *Antilophia bokermanni* finalizado, na Chapada do Araripe-CE.

Para 87 ninhos, foram identificadas 14 espécies de plantas suportes, pertencentes a 10 famílias (tabela 1). Três espécies identificadas neste estudo, não haviam sido registradas por Linhares et al. (2010), sendo elas: *Cyathea microdonta*, *Inga* spp. e *Mangifera indica*. *Psychotria colorata* foi a espécie mais utilizada (N=13) dentre os ninhos observados (N=87), seguida por *Hirtella glandulosa* (N=10). Dentre as plantas identificadas as samambaias (*Cyathea* spp.) tiveram o maior número relativo de ninhos perdidos por falta de sustentação (queda do ninho): 10 dos 16 ninhos encontrados caíram.

Tabela 1. Espécies de plantas utilizadas como suporte de ninho de *Antilophia bokermanni* e o número de ninhos registrados em cada uma delas, na Chapada do Araripe, CE, nas estações reprodutivas de 2013/2014, 2014/2015 e 2015/2016.

Família	Espécie	N ninhos
Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i> L.	1
Burseraceae	<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	5
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella glandulosa</i> Spreng	10
Cyatheaceae	<i>Cyathea pungens</i> (Willd.) Domin	7
Cyatheaceae	<i>Cyathea microdonta</i> (Desv.) Domin.	9
Fabaceae	<i>Inga</i> spp.	3
Melastomataceae	<i>Henriettea succosa</i> (Aubl.) DC	8
Melastomataceae	<i>Miconia ibaguensis</i> (Bonpl.) Triana	9
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	5
Picramniaceae	<i>Picramnia sellowii</i> Planch	7
	<i>Psychotria colorata</i> (Willd. ex Roem. & Schult.) Müll.	13
Rubiaceae	Arg.	
	<i>Cordia myrciifolia</i> (Spruce ex K. Schum) C. Persson &	5
Rubiaceae	Delprete	
Piperaceae	<i>Piper arboreum</i> var. <i>arboreum</i> Aubl.	3
Piperaceae	<i>Piper arboreum</i> var. <i>hirtellum</i> Yunck.	2

DESCRIÇÃO DOS OVOS E INCUBAÇÃO

Foram acompanhados 117 ninhos durante a fase de ovos. Os ovos possuem formato piriforme com coloração bege e manchas basais mais escuras (Figura 5). As medidas dos ovos são (N=147): comprimento= $23,91 \pm 0,07$ mm; largura= $16,49 \pm 0,05$ mm; e peso= $3,19 \pm 0,03$ g. O número de ovos por ninho pode variar de 1 a 2, sendo a maioria dos ninhos amostrados com dois ovos (N= 97). A diferença no tempo de postura entre o primeiro e o

segundo ovo é de dois dias em média (N= 39 ninhos). Apenas a fêmea efetua a incubação dos ovos, sendo essa iniciada somente após a postura do segundo ovo (para ninhos com 2 ovos) e o tempo médio de incubação é de 19 dias (N=125 ninhos).

Ainda, com relação a postura de ovos, algumas fêmeas (N= 16) que possuíram seus ninhos predados na fase de ovo ou ninhego efetuaram mais de uma postura ou ao menos começaram a construção de outro ninho. Na primeira estação (2013/2014), 11 fêmeas efetuaram mais de uma tentativa de postura; na segunda estação (2014/2015), apenas uma fêmea foi registrada fazendo uma segunda tentativa; e na terceira estação (2015/2016), quatro fêmeas efetuaram mais de uma postura. O maior número de tentativas observado para uma mesma fêmea em uma única estação reprodutiva foi de seis vezes, durante a primeira estação. Dentre as 16 fêmeas que foram observadas nidificando mais de uma vez, apenas cinco obtiveram sucesso, ou seja, os ninhegos voaram, sendo o sucesso obtido na segunda tentativa para quatro fêmeas e na terceira tentativa para uma delas.



Figura 5- Ovos de *Antilophia bokermanni* no ninho, na Chapada do Araripe- CE.

PERÍODO DE NINHEGO, ANÁLISES DE SOBREVIVÊNCIA E MODELOS

Dentre os 124 ninhos que se tornaram ativos, 75 (60%) chegaram à fase de ninhego (N=119 ninhegos), sendo que destes, 56 (74,6%) ninhos tiveram sucesso, ou seja os ninhegos voaram. O período de ninhego tem uma duração média de 16 dias, a partir do dia que eclodem até o dia que deixam os ninhos. As medidas dos ninhegos (referente a última medição com 10 dias de vida) são: peso= $15,01 \pm 0,19$ g; asas= $20,81 \pm 0,29$ mm; tarso= $18,79 \pm 0,19$ mm (N= 51 ninhegos).

A probabilidade dos ovos eclodirem é de 56%, enquanto a taxa de predação dos ovos é de 30%, calculados com o método de Mayfield (Mayfield 1975). Já para os ninhegos a probabilidade de deixarem o ninho é de 72%, e a taxa de predação sobre estes é de 20%. Esses dados são referentes apenas às duas primeiras estações reprodutivas (2013/2014 e 2014/2015). Os dados das três estações juntas (2013/2014, 2014/2015 e 2015/2016) foram tratados por meio de modelagens no programa MARK, dada a maior relevância desse método.

Como dito anteriormente, os modelos foram avaliados em três etapas (ver métodos) no programa MARK, para as três estações reprodutivas. Para a primeira etapa (sem distinção de períodos de ovos e ninhego) a taxa de sobrevivência diária (TSD) variou entre áreas amostradas e entre períodos reprodutivos (tabela 2), considerando o tempo constante, ou seja, quando a sobrevivência dos ninhos não varia ao longo da estação reprodutiva. A área “Advogados” apresentou maior sobrevivência (63,3%) e a área “Serrano” a menor (1,3%); no entanto, é preciso atentar-se para o número de ninhos encontrados em cada área, sendo o tamanho amostral (N ninhos) para a área “Grangeiro” consideravelmente maior que as demais. Já em relação aos períodos reprodutivos, o segundo ano de amostragem (2014/2015) apresentou uma sobrevivência maior (47%) e o terceiro ano (2015/2016) a menor sobrevivência, apenas 37% (tabela 2).

Tabela 2. Sobrevivência diária (DSR) geral (ovos e ninhos juntos) por área amostrada e por período reprodutivo amostrado (Ano), com tempo constante, de ninhos de *Antilophia bokermanni*, na Chapada do Araripe, CE, nas estações reprodutivas de 2013/2014, 2014/2015 e 2015/2016.

Variável	DSR	DSR ³⁵	Sobrevivência %	N ninhos
Área				
Grangeiro	0,97	0,386	38,6	62
Nascente	0,97	0,404	40,5	17
Caiana	0,96	0,314	31,5	16
Riacho do meio	0,97	0,438	43,8	14
Advogados	0,98	0,632	63,3	12
Serrano	0,88	0,013	1,3	3
Ano				
2013/2014	0,96	0,33	33,2	54
2014/2015	0,97	0,47	47	39
2015/2016	0,97	0,37	37	31

Em relação aos modelos para essa primeira etapa das análises de sobrevivência, o modelo com menor valor de AIC que ajustou a TSD foi o que incluiu: o tempo constante (Tc), diâmetro externo (externdiam) e área amostrada (area1), e este modelo possui 26% de evidência de ser o melhor modelo (tabela 4). Outros modelos também tiveram baixos valores de AIC, no entanto as evidências de que estes seriam modelos relevantes, são inferiores a 14% (tabela 3).

Tabela 3. Resultados da seleção de modelos, utilizando o Critério de Informação de Akaike para pequenos tamanhos amostrais (AICc) para sobrevivência diária geral (fase de ovos e ninhos, N= 47 ninhos) de ninhos de *Antilophia bokermanni*, na Chapada do Araripe, CE, entre as estações reprodutivas de 2013/2014, 2014/2015 e 2015/2016. Modelos analisados com tempo constante (Tc), linear (Tl) e quadrático (Tq). Modelos incluindo co-variáveis: altura do ninho (height), diâmetro externo (externdiam), estação reprodutiva (ano1) e área amostrada (area1).

Modelo	AICc	Delta AICc	AICc peso	Model Likelihood	Num. Par	Desvio
{Tc + externdiam + area1}	182,557	0	0,264	1	4	174,51
{Tc + externdiam}	183,871	1,314	0,136	0,51	2	179,85
{Tc + area1}	184,115	1,558	0,121	0,45	3	178,09
{Tc + externdiam + height + area1}	184,440	1,883	0,103	0,39	5	174,38
{T constante}	184,953	2,396	0,079	0,30	1	182,94
{Tl + externdiam}	185,784	3,226	0,052	0,19	3	179,76

{Tl + area1}	185,824	3,267	0,051	0,19	4	177,78
{Tc + exterdiam + height}	185,875	3,318	0,050	0,19	3	179,85
{Tc + height+ area1}	185,983	3,426	0,047	0,18	4	177,94
{T linear}	186,928	4,371	0,029	0,11	2	182,91
{Tc + height}	186,940	4,383	0,029	0,11	2	182,92
{Tc + ano1}	188,758	6,201	0,011	0,04	3	182,73
{Tl + height}	188,924	6,366	0,010	0,04	3	182,90
{Tq}	188,940	6,382	0,010	0,04	3	182,91

deltaAICc = Diferença entre o AICc e o AICc mínimo encontrado para os modelos comparados.

Para a fase de incubação (período de ovos), também foram observadas diferentes TSDs entre as áreas amostradas e os períodos reprodutivos (tabela 4). Novamente, a área “Advogados” foi a que apresentou a maior sobrevivência (90%) e a área “Serrano” a menor (3%). A área “Grangeiro” apresentou uma sobrevivência também alta (63%), para os 57 ninhos analisados na fase de ovos. Em relação ao período reprodutivo, o segundo ano (2014/2015) apresentou a maior sobrevivência (72%) para a fase de ovos e o primeiro ano a menor (54%).

Tabela 4. Sobrevivência diária (DSR) para período de incubação (fase de ovos), por área amostrada e período reprodutivo amostrado (Ano), com tempo constante, de ninhos de *Antilophia bokermanni*, na Chapada do Araripe, CE, entre as estações reprodutivas de 2013/2014, 2014/2015 e 2015/2016.

Variável	DSR	DSR ¹⁹	Sobrevivência %	N ninhos
Área				
Grangeiro	0,97	0,63	63	57
Nascente	0,96	0,52	52	17
Caianas	0,96	0,46	46	15
Riacho do Meio	0,97	0,56	56	13
Advogados	0,99	0,9	90	12
Serrano	0,88	0,09	9	3
Ano				
2013/2014	0,96	0,54	54	50
2014/2015	0,98	0,72	72	36
2015/2016	0,97	0,57	57	31

Em relação aos modelos analisados para a fase de ovos, quando utilizadas todas as co-variáveis juntas (diâmetro externo, altura, área e estação reprodutiva), o modelo com menor $\Delta AICc$ foi o que incluiu o tempo constante (Tc) e a área amostrada (area1), tendo este 32%

de evidência de ser o melhor modelo. No entanto o modelo que incluiu Tc, área e diâmetro externo (externdiam) também apresentou um valor de $\Delta AICc$ baixo e 25% de evidência de ser o melhor modelo (ANEXO 1).

Como o tamanho amostral variou muito entre áreas (tabela 4), essa co-variável pode ter tido uma influência maior do que teria se os tamanhos amostrais fossem mais similares, uma vez que em algumas áreas a TSD é muito alta ou muito baixa, devido simplesmente ao baixo número de ninhos encontrados. Sendo assim, decidimos avaliar os modelos excluindo a co-variável área. E como pode ser observado na tabela 5, o modelo que incluiu o tempo constante (Tc) foi o que melhor ajustou a TSD para o período de incubação, com valor de ΔAIC menor e 23% de evidência de ser o melhor modelo.

O modelo incluindo Tc e diâmetro externo também apresentou valor de AIC baixo, porém, possui apenas 13% de evidência de ser o melhor modelo. No entanto, quando avaliados os modelos com um tamanho amostral maior (devido à exclusão da co-variável altura do ninho em relação ao solo), o modelo com o tempo linear (Tl) foi o que melhor ajustou a TSD (ΔAIC : 0) para a fase de ovos, indicando que a taxa de sobrevivência diária diminui ao longo da estação reprodutiva, para esta fase (ANEXO 2). Quando analisadas todas as co-variáveis, exceto o diâmetro externo, o modelo que incluiu tempo constante (Tc) e área e o modelo com tempo constante, altura do ninho (height) e área foram os que melhor ajustaram a TSD na fase de ovos, apresentando 50% e 25% de evidência de serem os melhores modelos, respectivamente (ANEXO 3).

Tabela 5. Resultados da seleção de modelos, utilizando o Critério de Informação de Akaike para pequenos tamanhos amostrais (AICc) no período de incubação (fase de ovos, N= 47 ninhos) de ninhos de *Antilophia bokermanni*, na Chapada do Araripe, CE, entre as estações reprodutivas de 2013/2014, 2014/2015 e 2015/2016. Modelos analisados com tempo constante (Tc), linear (Tl) e quadratic (Tq). Modelos incluindo co-variáveis: altura do ninho (height), diâmetro externo (externdiam), estação reprodutiva (ano1). Sem co-variável área amostrada.

Model	AICc	Delta AICc	AICc Weights	Model Likelihood	Num. Par	Deviance
-------	------	------------	--------------	------------------	----------	----------

{T constante}	135,075	0	0,230	1	1	133,06
{Tc + externdiam}	136,076	1,001	0,139	0,606	2	132,05
{T linear}	136,153	1,078	0,134	0,583	2	132,13
{Tc + height}	137,005	1,930	0,087	0,380	2	132,98
{Tl + externdiam}	137,212	2,137	0,079	0,343	3	131,17
{Tc + externdiam + height}	138,059	2,983	0,051	0,225	3	132,02
{Tl + height}	138,138	3,063	0,049	0,216	3	132,10
{T quadratico}	138,161	3,086	0,049	0,213	3	132,12
{Tc + ano1}	138,334	3,259	0,045	0,196	3	132,29
{Tq + externdiam}	139,191	4,115	0,029	0,127	4	131,13
{Tl + externdiam + height}	139,233	4,157	0,028	0,125	4	131,17
{Tc + ano1 + externdiam}	139,372	4,296	0,026	0,116	4	131,31
{Tc + ano1 + height}	139,993	4,918	0,019	0,085	4	131,93
{Tq + height}	140,157	5,081	0,018	0,078	4	132,09
{Tq + externdiam + height}	141,213	6,137	0,010	0,046	5	131,12

deltaAICc = Diferença entre o AICc e o AICc mínimo encontrado para os modelos comparados

Considerando apenas a fase de ninhego (terceira etapa das análises de sobrevivência), também observou-se variações nas TSDs entre áreas amostradas e períodos reprodutivos (tabela 6). Sendo a área “Nascente” a que apresentou maior sobrevivência (100%), onde todos os ninhos que chegaram até a fase de ninhego (N=9) tiveram sucesso. A área com menor sobrevivência foi “Advogados” (sobrevivência: 59%). Em relação aos períodos reprodutivos o primeiro ano (2013/2014), apresentou maior sobrevivência (71%), quando comparado com o segundo (62%) e terceiro (67%) períodos reprodutivos (tabela 6).

Tabela 6. Sobrevivência diária (DSR) para período de ninhego, por área amostrada e por período reprodutivo (Ano) amostrado com tempo constante para de ninhos de *Antilophia bokermanni*, na Chapada do Araripe, CE, entre as estações reprodutivas de 2013/2014, 2014/2015 e 2015/2016.

Variável	DSR	DSR ¹⁶	Sobrevivência %	N ninhos
<u>Área</u>				
Grangeiro	0,97	0,65	65	39
Nascente	1,00	1,00	100	9
Caiana	0,96	0,55	55	11

Variável	DSR	DSR¹⁶	Sobrevivência %	N ninhos
Riacho do Meio	0,97	0,61	61	5
Advogados	0,96	0,59	59	11
Ano				
2013/2014	0,98	0,71	71	31
2014/2015	0,97	0,62	62	28
2015/2016	0,97	0,67	67	16

Em relação às análises de seleção de modelos para a fase de ninhego, quando utilizadas todas as co-variáveis (diâmetro externo, altura, área e estação reprodutiva), o modelo que melhor ajustou a TSD foi o que inclui tempo linear (TI), período reprodutivo (ano1), área amostrada (área 1), diâmetro externo (externdiam) e altura do ninho em relação ao solo (height), apresentando 17% de evidência de ser o melhor modelo (ANEXO 4). No entanto, assim como realizado para a fase de ovos, devido a grande diferença nos tamanhos amostrais entre áreas amostradas, optou-se novamente por verificar a seleção de modelos sem essa co-variável. E foi observado que o modelo com o tempo constante e período reprodutivo (ano1) foi o que melhor ajustou a TSD para a fase de ninhego, com 26% de evidência de ser o melhor modelo, seguido pelo modelo que incluiu tempo linear, período reprodutivo (ano1), diâmetro externo (externdiam) e altura do ninho em relação ao solo (height) com evidência de que este é um bom modelo de 18% (tabela 7). O modelo que inclui tempo linear e ano, apresentou taxa de sobrevivência constante ao longo do primeiro ano (2013/2014), no entanto para o segundo e terceiro anos de amostragem, a sobrevivência foi menor no início da estação reprodutiva, aumentando ao longo desta.

No caso dos dados para fase de ninhego, todos os ninhos que possuíam dados de altura do ninho possuíam dados de diâmetro externo, mas o oposto não é verdade, sendo então analisados os dados sem a altura do ninho apenas, na intenção de se utilizar um maior tamanho amostral. Para a análise incluindo todas as co-variáveis exceto altura do ninho em relação ao solo, o modelo que melhor ajustou a TSD para a fase de ninhego foi o que inclui o tempo quadrático e área amostrada (area1) com 20% de evidência de que é o melhor modelo

(tabela 8). Isso indica que a sobrevivência dos ninhegos oscila ao longo da estação, sendo menor no início e no final e tendo seu pico no meio da estação reprodutiva (Tabela 9).

Tabela 7. Resultados da seleção de modelos, utilizando o Critério de Informação de Akaike para pequenos tamanhos amostrais (AICc) para período de ninhego (N= 28 ninhos), de ninhos de *Antilophia bokermanni*, na Chapada do Araripe, CE, entre as estações reprodutivas de 2013/2014, 2014/2015 e 2015/2016. Modelos analisados com tempo constante (Tc), linear (Tl) e quadrático (Tq). Modelos incluindo co-variáveis: altura do ninho (height), diâmetro externo (externdiam), estação reprodutiva (ano1). Sem co-variável área amostrada.

Modelo	AICc	Delta AICc	AICc peso	Model Likelihood	Num. Par	Desvio
{Tc + ano1}	39,461	0	0,263	1	2	35,42
{Tl + ano1+ externdiam + height}	40,154	0,693	0,186	0,706	5	29,95
{Tl + ano1+ externdiam }	40,656	1,195	0,145	0,55	4	32,52
{Tl + ano1}	40,867	1,406	0,130	0,495	3	34,78
{Tl + ano1+ height}	40,977	1,516	0,123	0,468	4	32,84
{Tc + externdiam}	43,887	4,426	0,028	0,109	2	39,84
{T linear}	43,987	4,526	0,027	0,104	2	39,94
{T constante}	44,342	4,881	0,022	0,087	1	42,32
{Tl + externdiam}	44,712	5,251	0,019	0,072	3	38,63
{Tc + externdiam + height}	45,919	6,458	0,010	0,039	3	39,83
{Tl + height}	46,006	6,545	0,01	0,037	3	39,92
{Tc + height}	46,355	6,894	0,008	0,031	2	42,31
{Tq + externdiam}	46,563	7,102	0,007	0,028	4	38,43
{Tl + height + externdiam}	46,76	7,299	0,006	0,026	4	38,62
{Tq + height}	47,028	7,567	0,006	0,022	4	38,89
{Tq + height + externdiam}	48,570	9,109	0,002	0,010	5	38,37

deltaAICc = Diferença entre o AICc e o AICc mínimo encontrado para os modelos comparados

Tabela 8. Resultados da seleção de modelos, utilizando o Critério de Informação de Akaike para pequenos tamanhos amostrais (AICc) para período de ninhego (N= 50 ninhos), de ninhos de *Antilophia bokermanni*, na Chapada do Araripe, CE, entre as estações reprodutivas de 2013/2014, 2014/2015 e 2015/2016. Modelos analisados com tempo constante (Tc), linear (Tl) e quadrático (Tq). Modelos incluindo co-variáveis: diâmetro externo (externdiam), estação reprodutiva (ano1) e área amostrada (area1). Sem co-variável altura do ninho em relação ao solo (height).

Modelo	AICc	Delta AICc	AICc peso	Model Likelihood	Num. Par	Desvio
{Tq + area1}	86,990	0	0,204	1	5	76,88
{Tc + area1}	88,339	1,348	0,104	0,509	3	82,29
{T quadrático}	88,422	1,432	0,100	0,488	3	82,38
{Tq + area1 + externdiam}	88,904	1,913	0,078	0,384	6	76,75
{Tq + area1 + ano1}	89,024	2,034	0,074	0,361	7	74,82
{Tc + area1 +externdiam}	89,114	2,124	0,070	0,345	4	81,04
{Tl + area1}	89,151	2,160	0,069	0,339	4	81,08
{T constante}	89,724	2,733	0,052	0,254	1	87,71
{Tc + area1 + ano1}	89,981	2,991	0,045	0,224	5	79,87
{Tc + externdiam}	90,377	3,387	0,037	0,183	2	86,35
{Tq + externdiam}	90,391	3,401	0,037	0,182	4	82,32
{Tq + ano1}	90,767	3,777	0,030	0,151	5	80,66
{T linear}	90,802	3,812	0,030	0,148	2	86,78
{Tl + externdiam}	91,855	4,864	0,017	0,087	3	85,81
{Tc + externdiam + ano1}	92,394	5,404	0,013	0,067	4	84,32
{Tq + ano1 + externdiam-}	92,582	5,592	0,012	0,061	6	80,43
{Tc + ano1}	92,590	5,600	0,012	0,060	3	86,54
{Tl + ano1}	93,900	6,909	0,006	0,031	4	85,82

deltaAICc = Diferença entre o AICc e o AICc mínimo encontrado para os modelos comparados

Período/ variável	Importância Relativa				B ± EP							
	1	2	3	4	1		2		3		4	
Tc	0,84	---	---	---	5,940	2,329	---	---	---	---	---	---
Tl	0,14	---	---	---	-0,0003	0,0117	---	---	---	---	---	---
Tq	0,01	---	---	---	4,05E-08	0,0001	---	---	---	---	---	---
Área	0,58	---	---	---	-0,85663	0,0001	---	---	---	---	---	---
Ano	0,01	---	---	---	-0,0009	0,0086	---	---	---	---	---	---
Diamextern	0,60	---	---	---	-0,0308	0,1018	---	---	---	---	---	---
Altura	0,24	---	---	---	0,0335	0,1722	---	---	---	---	---	---

CUIDADO PARENTAL

Foram analisadas 195h de filmagens em 20 ninhos (12 com dois ninhegos e oito com um ninhego), durante os dois primeiros períodos reprodutivos (2013/2014 e 2014/2015). Em todos os ninhos analisados apenas a fêmea efetuou as atividades de cuidado dos ninhegos.

Os comportamentos observados foram classificados nas seguintes categorias: sentada no ninho (sobre os ninhegos) (Figura 6C), alimentando o ninhego 1, alimentando o ninhego 2 (no caso de dois ninhegos) (Figura 6B), limpando o ninho, vigiando (empoleirada ao lado do ninho) (Figura 6A), limpando os ninhegos, e ausente (quando a fêmea se ausentava do ninho). Dentre estes, o comportamento que a fêmea realizou por mais tempo é o de “sentar no ninho” (33,87 horas), ainda que na maior parte do tempo observado a fêmea estava ausente do ninho (92,21 horas) (tabela 10). Foi observado apenas um encontro agonístico entre uma fêmea de *A. bokermanni* e um indivíduo de *Myiobius atricaudus*. Acreditamos que este encontro seja resultado de disputa por recursos, uma vez que as espécies nidificam muito próximas espacialmente e temporalmente (no mesmo período) uma da outra e durante o mesmo período (observação pessoal).



Figura 6- Atividades de cuidado parental realizadas pelas fêmeas de *Antilophia bokermanni* na Chapada do Araripe- CE. A: vigiando o ninho; B: Alimentando ninhego; C: sentada no ninho.

Dos itens alimentares que foram entregues pela fêmea aos ninhegos, nenhum diferiu dos que foram encontrados nas fezes dos indivíduos adultos. Ainda, foram analisadas as fezes de 12 ninhegos e também nenhuma diferença quanto ao tipo de item alimentar foi encontrada quando comparadas as dietas destes com a dieta dos adultos (para descrição da dieta dos adultos, ver capítulo 2).

Foi ainda averiguado se fêmeas com 1 ou 2 ninhegos apresentam diferentes comportamentos ou gastam mais tempo em determinadas atividades. Não foi encontrada diferença entre ninhos com diferentes números de ninhegos para nenhum dos comportamentos (limpando o ninho: $t=-0,69$, $p=0,49$; limpando ninhegos: $t=-0,21$, $p=0,82$; vigiando: $t=-0,63$, $p=0,53$; sentada no ninho: $t=0,17$, $p=0,86$; tempo ausente: $t=-1,5$, $p=0,13$). Para o comportamento alimentando os filhotes não foi testada a diferença entre ninhos com 1 ou 2 ninhegos, uma vez que os dados para ninhos com dois ninhegos foram coletados separadamente, com o intuito de testar a diferença nesse comportamento dentro de um mesmo ninho.

Para ninhos com dois ninhegos foi analisado se fêmeas dariam preferência para um dos ninhegos (1 ou 2) na entrega de alimento, mas também não foi encontrada diferença significativa ($t= 0,43$; $p=0,66$), sendo o número de vezes e o tempo gasto na distribuição de alimento entre filhotes igual ou muito similar. Em relação à posição de entrega (direita ou esquerda), a fêmea deu maior preferência para o ninhego da direita em apenas um dos ninhos ($t= 5,14$; $p<0,001$), sendo que este ninho foi filmado por mais horas do que os demais (16h de filmagem).

Tabela 10. Tempo despendido pela fêmea de *Antilophia bokermanni* (em horas) para cada comportamento de cuidado relativo aos ninhegos (N=20 ninhos), na Chapada do Araripe-CE.

Comportamento	N Horas efetuada
Limpando o ninho	0,45
Limpando ninhegos	0,53
Alimentando ninhego 2	0,56
Alimentando ninhego 1	1,32
Vigiando	17,46
Sentada no ninho	33,87
Ausente do ninho	92,21

TERRITÓRIOS REPRODUTIVOS

Foram mensurados 29 territórios reprodutivos na primeira (2013/2014), segunda (2014/2015) e terceira (2015/2016) estações reprodutivas. Os territórios foram demarcados por meio de registro da atividade de defesa dos machos em cada área, com canto frequente e perseguições aéreas de machos vizinhos e/ou invasores. Os territórios possuíram em média $1.209 \text{ m}^2 \pm 122$. Onze territórios foram estabelecidos em áreas sem a presença de córregos ou nascentes.

Durante a segunda estação reprodutiva (2014/2015), 10 machos permaneceram nos mesmos territórios estabelecidos previamente durante a campanha de 2013/2014 (dos que já estavam anilhados na primeira estação reprodutiva). Na terceira estação (2015/2016) apenas um macho permaneceu no mesmo território estabelecido na segunda estação (2014/2015). No entanto, dois machos permaneceram na mesma área, com novos territórios entre a estação de 2014/2015 e 2015/2016, sendo que dois machos que haviam estabelecido território em uma das áreas na primeira e segunda estação, migraram para uma outra área durante a terceira estação. Ainda, três machos permaneceram no mesmo território durante as três estações reprodutivas. Observou-se também que mesmo quando um novo macho ocupou um território que pertenceu a outro indivíduo em uma estação prévia, estes ocupavam os mesmo poleiros, sendo a área defendida do território, a mesma.

Muitos territórios encontram-se bastante próximos uns dos outros (Figura 7). Em algumas ocasiões foram observados encontros entre machos vizinhos, onde machos executaram perseguições aéreas, emitindo um som mecânico com as asas e cauda. Ainda, em quatro ocasiões foram observados encontros agonísticos com disputa física, onde machos lutaram no solo.



Figura 7- Distribuição de 16 territórios reprodutivos estabelecidos por machos de *Antilophia bokermanni* em uma das áreas amostradas, na Chapada do Araripe-CE.

Em relação à presença ou ausência de água dentro dos territórios defendidos pelos machos, foi encontrado que territórios com a presença de água são menores que os territórios sem água no seu interior (Mann-Whitney MANN-WHITNEY $U= 21$, $p= 0,01$) (Figura 8).

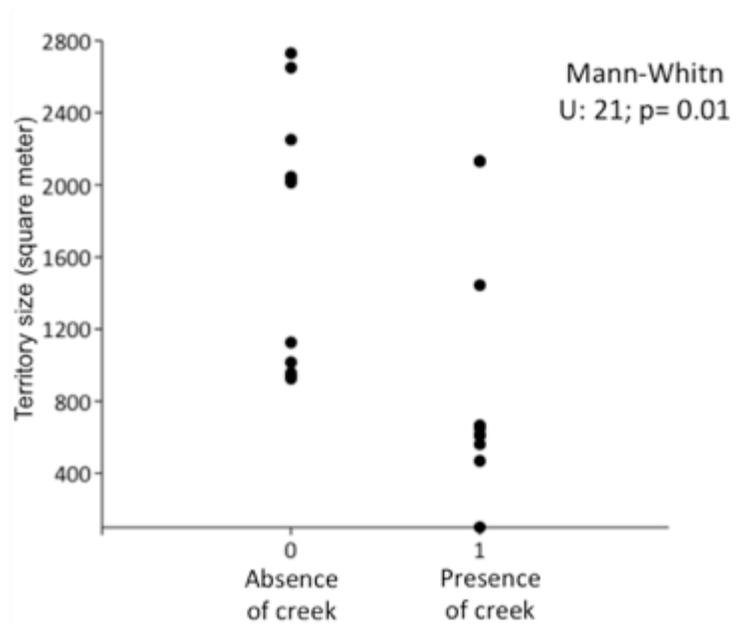


Figura 8- Tamanhos de territórios reprodutivos (m²) de machos de *A. bokermanni* e a presença (1) ou ausência (0) de água no seu interior, na Chapada do Araripe- CE.

DISCUSSÃO

Considerando que a população de *Antilophia bokermanni* é estimada em 800 indivíduos apenas (IUCN 2015), neste estudo foi amostrado 43,75% da população total, sendo que 51,72% foram machos e 48,28% fêmeas. O conhecimento do tamanho efetivo de uma população, é fundamental para a predição da taxa de endogamia e perda da variabilidade genética (Frankham 1995). Ainda, conhecer a razão sexual de populações, principalmente para espécies ameaçadas de extinção, é fundamental para análises de viabilidade populacional, uma vez que populações com razão sexual enviesada para um dos sexos, necessitam diferentes estratégias de conservação e tendem a decrescer mais rapidamente (Steifetten & Dale 2006).

O presente estudo é o primeiro a ser realizado efetuando o anilhamento de *A. bokermanni*, sendo os resultados sobre captura e número de indivíduos de cada sexo

essencial para futuros estudos populacionais e comportamentais. Ao contrário do que se espera para populações pequenas e isoladas (Steifetten & Dale 2006), a razão sexual de *A. bokermanni* parece ser equilibrada. No entanto, é necessário um acompanhamento a longo prazo de populações da espécie para que se observe a permanência do equilíbrio da razão sexual, principalmente por ser uma espécie relativamente recente, do ponto de vista evolutivo (Luna et al. in prep.), estar sob grande pressão antrópica e pela inexistência de dados anteriores a este estudo para avaliar se a razão sexual caminha para um enviesamento, pelo menos na população estudada.

O período reprodutivo de *A. bokermanni* pode ser considerado longo, quando comparado com outras espécies de píprídeos e aves neotropicais (Foster 1976, McDonald 1989, Marini 1992, Aleixo & Galetti 1997, Prum et al. 1996, Diniz et al. 2013), tendo uma duração total de pelo menos seis meses (Outubro a Março), considerando a nidificação. A duração do período de nidificação é também maior do que o esperado quando comparamos com outras espécies que possuem ninhos abertos e em formato de cesta (Ricklefs & Brawn 2013, Marques-Santos et al. 2015, Repenning & Fontana 2016). Algumas outras espécies Neotropicais também apresentam longos períodos de nidificação (Skutch 1976, Ricklefs 1993, Martin 2002), sendo essa uma estratégia difícil de explicar, uma vez que devido às maiores taxas de predação nos trópicos, espera-se que a fase de nidificação seja mais curta (Martin 2002, Tieleman et al. 2004, Ricklefs & Brawn 2013). Uma das hipóteses mais usadas para explicar essas diferenças reprodutivas entre aves tropicais e de regiões temperadas é a de que espécies com períodos mais longos, tenham menor taxa de visitação pelos pais. Isso resultaria em um decréscimo na temperatura média dos ovos para a fase de incubação e menor taxa de entrega de alimento na fase de ninhegos, atrasando a eclosão

dos ovos e revoada dos filhotes; no entanto, Ricklefs e Brawn (2013) não encontraram essa relação para as seis espécies de Passerine analisadas.

O fato de não serem encontradas muitas espécies de predadores de ninhos na Chapada do Araripe, e destas espécies não serem muito abundantes (Ribeiro et al. 2012, Gaiotti observação pessoal), pode contribuir para a longa duração do período de incubação e ninhegos de *A. bokermanni*, pois como se sabe a pressão de predação é um dos principais fatores que moldam a duração da estação reprodutiva das espécies, bem como outros aspectos comportamentais (Ricklefs 1969, Skutch 1985). Dentre os 124 ninhos que se tornaram ativos, apenas 25,8% foram perdidos devido à predação, enquanto que a porcentagem de ninhos predados para outras espécies de aves neotropicais varia de 65% a 70% (Aguilar et al. 2000, Noske et al. 2008, Nóbrega & Pinho 2010). Ainda, outro indicativo da baixa predação é a alta taxa de sobrevivência de *A. bokermanni*, sendo que em geral, para espécies com ninhos abertos, apenas 29% dos ninhegos deixam os ninhos (Robinson et al 2012), enquanto que neste estudo 74,6% dos ninhos ativos, obtiveram sucesso.

No estudo de Girão e Souto (2005), onde determinaram o período reprodutivo de *A. bokermanni* através da frequência de canto de alguns machos, foi sugerido que a estação reprodutiva seria de agosto a fevereiro, tendo seu pico em setembro e outubro e período de incubação e ninhego de setembro a dezembro. No entanto, no presente estudo encontramos que o período de nidificação vai de novembro à março, tendo seu pico em janeiro, podendo ter mais de um pico ao longo da estação como foi o caso da segunda estação (2014/2015). Os nossos resultados demonstram a importância da coleta de dados de nidificação, através do monitoramento dos ninhos, para uma maior precisão da determinação de cada etapa da

reprodução. Durante a coleta de dados nas três estações reprodutivas, em especial na terceira (2015/2016), o canto iniciou-se por algumas semanas mas cessou por longo período (aparentemente devido a falta de chuvas), não significando que tivesse iniciado o período de nidificação, uma vez que ninhos não foram iniciados.

Dentre as 14 espécies de plantas identificadas, utilizadas como suporte de ninho de *A. bokermanni*, quatro são também utilizadas para a alimentação da espécie (Linhares et al. 2010). Espécies de *Psychotria* foram também utilizadas como plantas suporte em estudos realizados com *Chiroxiphia linearis*, que utilizou apenas seis espécies de planta suporte (Foster 1976), e na dieta de *Manacus manacus* e *Pipra erythrocephala* (Morales-Betancourt 2012). As espécies *Climedia spp.*, *Miconia spp.* e *Piper spp.*, aqui registradas como espécies suporte de ninho, foram também utilizadas na dieta de *Chiroxiphia boliviana*, *M. manacus* e *P. erythrocephala* (Montaño-Centellas 2012, Morales-Betancourt 2012), o que sugere a possibilidade de que *A. bokermanni* poderia também utilizar tais espécies para sua alimentação.

Alguns fatores relativos às plantas utilizadas merecem atenção especial, como o caso da fêmea que nidificou em uma mangueira (*Magnifica indica*), espécie invasora e bastante comum em áreas urbanas. A área onde esse registro ocorreu (Nascente), é uma das áreas que mais sofre com a presença constante de humanos e extração ilegal e irregular de água, causando grande alteração na vegetação. Os ninhos construídos em samambaias (*Cyathea spp.*) também chamam a atenção pelo insucesso (68% foram perdidos), sendo que na maioria das vezes o ninho foi derrubado por intempéries climáticas. Samambaias são bastante abundantes no interior da mata, no entanto, a maioria das áreas são pequenos fragmentos de vegetação ao longo da encosta da Chapada do Araripe (Brito et al. 2013),

que possivelmente sofrem efeito de borda, o que pode explicar a perda dos ninhos (Silva Neto 2013). Se *A. bokermanni* possuía uma preferência por samambaias, devido ao difícil acesso de predadores (por ser uma planta frágil) e a sua proximidade à áreas úmidas, a perda de ninhos nessas plantas devido a uma maior exposição à intempéries climáticas, pode ocasionar um efeito negativo relevante para o sucesso da espécie.

As áreas amostradas apresentam diferentes graus de fragmentação, sendo a área “Grangeiro” a maior e aparentemente mais bem conservada dentre todas, o que explica o maior número de ninhos encontrados nesta área (N= 67 ninhos). Apesar de a área “Advogados” ter apresentado a maior taxa de sobrevivência diária geral e no período de incubação, foram encontrados apenas 12 ninhos nessa área. No segundo semestre de 2015 a área “Advogados” foi quase que completamente perdida por um incêndio criminoso, logo no início do período de nidificação, o que ocasionou o pequeno tamanho amostral de ninhos para esta área. O incêndio também afetou boa parte da área “Grangeiro”, e estimamos que foram perdidos pelo menos 10 territórios reprodutivos (e sítios de nidificação), devido a esse episódio.

Neste estudo encontramos resultados divergentes para a taxa de sobrevivência em relação a área e ano de amostragem. Variações no sucesso reprodutivo em diferentes anos e áreas é um padrão comum para aves (Moynahan et al. 2006, Manica 2008, Newmark & Stanley 2011). Os principais fatores ligados a diferentes TSDs entre estações seriam o volume de chuva, oferta de alimento, competição, mudanças de temperatura, bem como catástrofes ecológicas (Rotenberry & Wiens 1989, Donovan et al. 1997, Stutchbury & Morton 2001, Moynahan et al. 2006). Em geral, áreas mais abertas ou degradadas possuem TSD menor quando comparadas com áreas de mata contínua e mais densa (Wilcove 1985,

Martin 1993, Paton 1994).

Encontramos que o diâmetro externo do ninho e altura em relação ao solo podem ser fatores determinantes para o sucesso de *A. bokermanni* nas fases de ovos e ninhegos. Poucos trabalhos avaliaram o efeito do tamanho do ninho sobre o seu sucesso (Caccamise 1977, Alabrudzinska et al. 2003, Hudson & Bollinger 2013). No entanto, alguns estudos também encontraram que as dimensões, formato e altura de um ninho podem ser fatores importantes para o sucesso destes (Møller 1989, Martin 1993, Söderström & Rydén 1998, Hansell 2000, Aguilar et al. 2008, Newmark & Stanley 2011).

Assim como demonstrado para outros estudos (Martin et al. 2000, Lloyd & Martin 2005, Repenning & Fontana 2016), foi encontrada uma menor sobrevivência ao longo da estação reprodutiva durante a fase de ovos (quando excluída a co-variável altura do ninho), que pode estar relacionada a fatores como: maior visitação dos pais ao ninho dada a proximidade da eclosão dos ovos e maior tempo de exposição do ninho, ambos facilitando a detecção por predadores (Hochachka 1990, Grant et al. 2005, Di Giacomo et al. 2011). Além disso, o aumento das chuvas no final do período de reprodutivo, pode também causar maior perda de ninhos de *A. bokermanni*.

O fato de que a sobrevivência dos ninhegos oscila ao longo da estação (tempo quadrático), pode ser explicada pela maior oferta de alimento e volume de chuvas (Linhares et al. 2010, Funceme 2016), uma vez que a disponibilidade de alimento só passa a ser importante nesta fase. Ainda, a baixa sobrevivência dos ninhegos no início da estação, pode estar associada ao menor número de ninhos em uma determinada área neste período, resultando em uma menor diluição do risco de predação dos ninhegos (Kruuk 1964, Lack 1968, Ricklefs 1969). Outro fator que pode causar essa variação quadrática, é o grau de

experiência da fêmea. Fêmeas mais experientes tendem a por ovos em períodos onde a taxa de perda de ninho é menor, bem como quando a disponibilidade de alimento durante a fase de ninhego é maior (Skutch 1976, Curio 1983). Dependendo da espécie este período pode ser no início, meio ou fim da estação reprodutiva, enquanto fêmeas reproduzindo pela primeira vez não possuem tal discernimento (Bryant 1979, Nol & Smith 1987).

Assim como para outras espécies de piprideos (Marini 1992, Doucet 2006, DuVal & Goymann 2011), o cuidado parental é realizado apenas pela fêmea em *A. bokermanni*. Não foi encontrada diferença na taxa de entrega de alimento entre ninhegos ou entre os comportamentos efetuados em ninhos com um ou dois ninhegos. Assim, a variação no número de filhotes entre ninhos não parece estar ligada a diferenças no cuidado efetuado pela fêmea. A comprovação de que machos não auxiliam em nenhuma etapa do cuidado parental, incita um questionamento sobre a atual classificação do sistema de acasalamento de *A. bokermanni*, considerada socialmente monogâmica. Em espécies socialmente monogâmicas é comum que a fêmea receba auxílio do macho, seja no cuidado com a prole ou com alimentação trazida pelo macho para a fêmea durante a incubação, por exemplo (Trivers 1972, Chutter et al. 2016).

A única atividade realizada pelo macho, relacionada à reprodução, é a defesa de território. Os territórios dos machos de *A. bokermanni* são relativamente pequenos quando comparados com outros passeriformes (Gorrel et al. 2005, Duca & Marini 2005, Faria et al. 2007). Uma explicação ecológica seria a pequena área de ocorrência da espécie adicionada à fragmentação do habitat, além da sinuosidade do relevo (ICMBIO 2011, Pinhero et al. 2014). O fato de termos encontrado uma relação negativa entre o tamanho do território e a presença de água, pode ser explicada pelo fato de que áreas próximas a água tendem a ser

de melhor qualidade, devido à maior umidade e oferta de alimento bem como locais de nidificação (Grant 1982, Smith & Shugart 1987). Isso tornaria desnecessária a defesa de uma grande área, uma vez que a quantidade de alimento presente em uma pequena porção seria suficiente (Schoener 1968). Ainda, estas áreas seriam mais disputadas por machos, gerando maior competição e pressão entre vizinhos, resultando em menores territórios (Korpimäki 1988, Adams 2001).

Ao contrário do que se acreditava (BirdLife International 2010, ICMBIO 2011), inúmeros ninhos e territórios reprodutivos foram encontrados relativamente distantes de corpos d'água e em altas altitudes na encosta da Chapada do Araripe. Essa constatação é de fundamental importância para a conservação da espécie, uma vez que o fato de sítios de nidificação não estarem necessariamente sobre nascentes e corpos d'água pode ampliar a área de vida da espécie bem como modificar as estratégias de conservação. Vale ressaltar que uma certa umidade e a presença de determinadas plantas, em especial as utilizadas como suporte de ninhos, parecem ser necessárias para o estabelecimento destes territórios pelos machos e a nidificação da fêmea (observação pessoal).

Os resultados encontrados neste estudo sobre a história natural e em especial, a biologia reprodutiva de *A. bokermanni*, fornecem base para estudos mais elaborados sobre a espécie, além de colaborar com ações de conservação para a mesma. O fato de terem sido encontrados ninhos em áreas com grande influência antrópica, não significa que a espécie tenha sucesso em tais locais, pois é preciso atentar-se para o número de ninhos encontrados e o número de ninhos bem sucedidos nessas áreas. O menor número de ninhos encontrados, o elevado número destes abandonados, e a utilização de espécies de plantas invasoras para nidificação em áreas com maior interferência humana indicam ser essa uma das principais

ameaças para *A. bokermanni*. Por outro lado, a persistência da espécie e o relativo alto sucesso reprodutivo também demonstram a resiliência de *A. bokermanni*, gerando otimismo quanto à sua sobrevivência como espécie, desde que as devidas providências sejam implementadas.

REFERÊNCIAS

- Adams, ES. 2001. Approaches to the study of territory size and shape. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 32: 277-303.
- Aguilar TM, Dias RI, Oliveira AC, Macedo RH. 2008. Nest-site selection by blue-black grassquits in a Neotropical savanna: do choices influence nest success? *J. Field Ornithol.* 79: 24-31.
- Aguilar TM., Maldonado-Coelho M, Marini MÁ. 2000. Nesting biology of the Gray-hooded Flycatcher (*Mionectes rufiventris*). *Ornit Neotrop.* 11: 223–230.
- Alabrudzińska J, Kaliński A, Słomczyński R, Wawrzyniak J, Zieliński P, Bańbura J. 2003. Effects of Nest Characteristics on Breeding Success of Great Tits *Parus major*. *Acta Ornithol.* 38:151–154.
- Aleixo A, Galetti M. 1997. The conservation of the avifauna in a lowland Atlantic forest in South-East Brazil. *Bird Conservation International* 7: 235–261.
- Amaral MF, Macedo RHF. 2003. Breeding Patterns and habitat use in the endemic Curl-crested Jay of Central Brazil. *J. Field Ornithol.* 74: 331–340.
- Aquasis. 2006. Plano de conservação do soldadinho-do-araripe (*Antilophia bokermanni*). 1–36.
- Bartholomew GA. 1986. The Role of Natural History in Biology Contemporary Natural. *Bioscience.* 36: 324–329.
- Bianchi CAC. 1998. Biologia reprodutiva da arara canindé (*Ara ararauna*, Pscittacidae) no Parque Nacional das Emas, GO. Dissertação de mestrado. Universidade de Brasília, Brasília DF.

- BirdLife International. 2010. Os pássaros mais ameaçados das Américas. A Sentila das Águas. *Antilophia bokermanni*.
- Blumstein DT, Daniel JC. 2007. Quantifying Behavior the JWatcher Way. Sinauer Associates.
- Brito K., Nascimento KJ, Alves MME, Dias AS, Paula-Zárate EL, Lacerda SR. 2013. Ocorrência de Samambaias na Nascente Batateiras, Encosta da Chapada do Araripe, Ceará, Brasil. 64º Congresso Nacional de Botânica. Belo Horizonte.
- Bryant D M. 1979. Reproductive costs in the house martin (*Delichon urbica*). J of Anim Ecol. 48: 655-675.
- Burnham KP, Anderson DR. 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. New York: Springer-Verlag.
- Carvalho CBV, Macedo RH, Graves JA. 2007. Breeding strategies of a socially monogamous neotropical passerine: Extra-Pair fertilizations, behavior, and morphology. Condor. 108: 579–590.
- Carvalho CBV, Macedo RHF, Graves JA. 2007. Reproduction of Blue-black Grassquits in central Brazil. Braz J of Biol. 67: 275–281.
- Chutter CM, Cooper NW, Duffield D, Redmond LJ, Murphy MT, Dolan AC. 2016. Paternal behaviour in a socially monogamous but sexually promiscuous passerine bird. Behaviour. 153: 443–466.
- Clark B. 2016. EarthPoint. Tool for Google Earth. <http://www.earthpoint.us/>
- Cody M. 1966. A general theory of clutch size. Evolution (NY). 20: 174–184.
- Coelho G, Silva WAG. 1998. A new species of *Antilophia* (Passeriformes: Pipridae) from Chapada do Araripe, Ceará, Brazil. Ararajuba. 6: 81–84.

- Curio E. 1983. Why do young birds reproduce less well? *Ibis*. 125: 400–404.
- Di Giacomo AS, Di Giacomo AG, Reboreda JC. 2011. Male and female reproductive success in a threatened polygynous species: The Strange-tailed Tyrant, *Alectrurus risora*. *The Condor*. 113: 819–628.
- Dias RI, Kuhlmann M, Lourenço LR, Macedo RH. 2009. Territorial Clustering in the Blue-Black Grassquit: Reproductive Strategy in Response to Habitat and Food Requirements? *The Condor*. 111: 706-714.
- Diniz P, Ramos DM, Chemin N. 2013. Breeding biology of Coal-crested Finches. *The Wil J of Ornit*. 125: 592–599.
- Dinsmore SJ., Dinsmore JJ. 2007. Modeling avian nest survival in program MARK. *St in Av Biol*. 34: 73-83.
- Donovan TM, Jones PW, Annand EM, Thompson FR. 1997. Variation in local-scale edge effects: Mechanisms and landscape context. *Ecology*. 78: 2064–2075.
- Doucet SM. 2006. Plumage coloration and morphology in *Chiroxiphia* Manakins: Interacting Effects of Natural and Sexual Selection. Tese doutorado. Auburn University. Auburn, EUA.
- Duca C, Marini MÂ. 2005. Temporal variation in the reproductive success of *Cacicus haemorrhous* (Linnaeus) (Aves, Icterinae) in an Atlantic Forest reserve in Southeast Brazil. *Rev Bras de Zool*. 22: 484–489.
- Duca C, Marini MÂ. 2011. Variation in Breeding of the Shrike-like Tanager in Central Brazil. *Wilson J Ornithol*. 123: 259–265.
- DuVal EH, Goymann W. 2011. Hormonal correlates of social status and courtship display in the cooperatively lekking lance-tailed manakin. *Horm and Behav*. 59: 44–50.

- Faria LCP., Carrara LA., Rodrigues M. 2007. Sistema territorial e forrageamento do fura-barreira *Hylocryptus rectirostris* (Aves: Furnariidae). Rev Bras de Ornit. 15: 395–402.
- Formica VA, Tuttle EM. 2009. Examining the social landscapes of alternative reproductive strategies. J Evol Biol. 22: 2395–408.
- Foster MS. 1976. Nesting biology of the Long-Tailed Manakin. The Wilson Bull. 88: 400–420.
- Fridolfsson AK, Ellegren H. 1999. A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. J of Av Biol. 30: 116-121.
- FUNCEME. 2016. Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos hídricos. <http://www.funceme.br> acesso: 02.07.2016. Chuvas diárias município Crato-CE.
- Girão W, Souto A. 2005. Breeding period of Araripe Manakin *Antilophia bokermanni* inferred from vocalisation activity. Cotinga. 24: 35–37.
- Grant GS. 1982. Avian incubation: egg temperature, nest humidity, and behavioral thermoregulation in a hot environment. Ornithol Monog. 30: 1–75.
- Grant TA., Shaffer TL., Madden EM., Pietz PJ. 2005. Time-specific variation in passerine nest survival: New insights for old questions. The Auk 122: 661–672.
- Griffiths R, Double MC, Orr K, Dawson RJ. 1998. A DNA test to sex most birds. Mol Ecol. 7: 1071–1075.
- Hammer O., Harper DAT., Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological Statistic Software package for education and data analysis. Paleontol Electr 4: 9–9.
- Hansell M. 2000. Birds Nests and Construction Behaviour. Cap 7: The selection of a nest site, p. 152-167.

- Hochachka W. 1990. Seasonal decline in reproductive performance of Song Sparrows. *Ecology*. 71: 1279–1288.
- Hudson NC, Bollinger EK. 2013. Nest success and nest site selection of Red-headed Woodpeckers (*Melanerpes erythrocephalus*) in East-central Illinois. *The American Midland Naturalist*. 170: 86–94.
- ICMbio. 2011. Plano de Ação Nacional para a Conservação do soldadinho do Araripe. Série espécies Ameaçadas. N 15. Instituto Chico Mendes. Ministério do Meio Ambiente, Brasil.
- IUCN 2015. The Red List of Threatened Species. Version 2015-4. <http://www.iucnredlist.org/>.
- Johnson EI, Stouffer PC, Bierregaard Jr RO. 2012. The phenology of molting, breeding and their overlap in central Amazonian birds. *J Avian Biol*. 43: 141–154.
- Keyel A, Strong A, Perlut N, Reed J. 2013. Evaluating the Roles of Visual Openness and Edge Effects on Nest-Site Selection and Reproductive Success in Grassland Birds. *Auk*. 130: 161–170.
- Korpimäki E. 1988. Effects of Territory quality on occupancy, breeding performance and breeding dispersal in Tengmalm's owl. *J of Animal Ecol*. 57: 97-108.
- Kruuk H. 1964. Predators and Anti-Predator Behaviour of the Black-Headed Gull (*Larus ridibundus* L.). *Behaviour. Supplement*. 11: 1-129.
- Lack D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London.
- Lack D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford University Press. 343p.

- Linhares KVA, Soares FA, Cristina I, Machado S. 2010. Nest support plants of the Araripe Manakin *Antilophia bokermanni*, a Critically Endangered endemic bird from Ceará, Brazil. *Cotinga*. 32: 121–125.
- Lloyd JD, Martin TE. 2005. Reproductive success of Chestnut-collared Longspurs in native and exotic grassland. *Condor*. 107: 363–374.
- Lopes L, Marini M. 2005. Biologia reprodutiva de *Suiriri affinis* e *S. islerorum* (Aves: Tyrannidae) no Cerrado do Brasil Central. *Papéis Avulsos Zool (São Paulo)*. 45: 127–141.
- Luna LW, Souza O.T., Carneiro L., Silva W., Shneider H., Araripe J., Rêgo P.S. in prep. A história da recente e incompleta separação das espécies do gênero *Antilophia* (Aves: Pipridae) evidenciada através de dados moleculares e bioclimáticos.
- Macedo RH. 1992. Reproductive Patterns and Social Organization of the Communal Guira Cuckoo (*Guira guira*) in Central Brazil. *The Auk*. 109: 786-799.
- Manica LT. 2008. Reprodução cooperativa em *Neothraupis fasciata*: ajudantes de ninho realmente ajudam? Tese de mestrado, Universidade de Brasília, Brasil.
- Marengo JA. 2010. Vulnerabilidade, impactos e adaptação à mudança do clima no semi-árido do Brasil. *Parcerias estratégicas*. 13: 149–176.
- Marini MÂ, Borges F, Lopes LE, Sousa NO, Gressler DT, Santos LR, Paiva LV de, Duca C, Manica LT, Rodrigues S. 2012. Breeding biology of birds in the Cerrado of central Brazil. *Ornitol Neotrop*. 23: 385–405.
- Marini MÂ, Lobo Y, Lopes LE, França LF, Paiva LV de. 2009. Biologia Reprodutiva de *Tyrannus savanna* (Aves, Tyrannidae) em cerrado do Brasil Central. *Biota Neotrop*. 9: 55–65.

- Marini MÂ. 1992. Notes on the Breeding and reproductive biology of the Helmeted Manakin. *Wilson Bull.* 104: 168–173.
- Marques-Santos F, Braga TV, Wischhoff U, Roper JJ. 2015. Breeding Biology of Passerines in the Subtropical Brazilian Atlantic Forest. *Ornitol Neot.* 26: 363–374.
- Martin TE, Badyaev A. 1996. Sexual dichromatism in birds: importance of nest predation and nest location for females versus males. *Evolution (NY).* 50: 2454–2460.
- Martin TE. 1996. Life history evolution in Tropical and South Temperate birds: What do we really know? *J Avian Biol.* 27: 263–272.
- Martin TE. 2002. A new view of avian life-history evolution tested on an incubation paradox. *Proc R Soc Lond Ser B Biol Sci.* 269: 309–316.
- Martin TE, Geupel GR. 1992. Nest-Monitoring Plots: Methods for locating nest and monitoring success. *J F Ornithol.* 64: 507–519.
- Martin TE, Martin PR, Olson CR, Heidinger BJ, Fontaine JJ. 2000. Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science.* 287: 1482–1485.
- Martin, TE. 1993. Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas. *The Americ Natur.* 141: 897-913.
- Mayfield H. 1975. Suggestions for calculating nest success. *Willson Bull.* 87: 456–466.
- McDonald DB. 1989. Correlates of male mating success in a lekking bird with male-male cooperation. *Anim Behav.* 37: 1007–1022.
- Mcdonald DB. 1993. Delayed plumage maturation and orderly queues for status: A Manakin mannequin experiment. *Ethology.* 5: 31–45.
- Medeiros RDCS De, Marini MÂ. 2007. Biologia reprodutiva de *Elaenia chiriquensis* (Lawrence) (Aves , Tyrannidae). *Rev Bras Zool.* 24: 12–20.

- Møller AP. 1989. Nest site selection across field-woodland ecotones: The effect of nest predation. *Oikos*. 56: 240–246.
- Montaño-Centellas FA. 2012. Are males and females of Yungas Manakin (*Chiroxiphia boliviana*) ecologically redundant as seed dispersers. *Ornitol. Neotrop.* 23: 185-192.
- Morales-Betancourt JA, Castaño-Villa GJ, Fontúrbel FE. 2012. Resource abundance and frugivory in two manakin species (Aves: Pipridae) inhabiting a reforested area in Colombia. *J of Trop Ecol.* 28: 511–514.
- Moynahan BJ, Lindberg MS, Thomas JW. 2006. Factors contributing to process variance in annual survival of female Greater Sage-grouse in Montana. *Ecol Appl.* 16:1529–1538.
- Murray BG. 1985. Evolution of clutch size in Tropical species of birds. *Ornithol Monogr.* 36: 505–519.
- Newmark WD, Stanley TR. 2011. Habitat fragmentation reduces nest survival in an Afrotropical bird community in a biodiversity hotspot. *Proc of the Nat Acad of Scienc.* 108: 11488–11493.
- Nóbrega PFA de, Pinho JB. 2010. Biologia reprodutiva e uso de habitat por *Cantorchilus leucotis* (Lafresnaye, 1845) (Aves, Troglodytidae) no Pantanal, Mato Grosso, Brasil. *Pap. Avulsos Zool.* 50: 511–517.
- Nol E, Smith JNM. 1987. Effects of age and breeding experience on seasonal reproductive success in the Song Sparrow. *J of Anim Ecol.* 56: 301-313.
- Noske RA, Fisher S, Brook BW. 2008. Artificial nest predation rates vary among habitats in the Australian Monsoon Tropics. *Ecol. Res.* 23: 519-527.

- Ogden L, Stutchbury B. 1996. Constraints on double brooding in a Neotropical migrant, the Hooded Warbler. *Condor*. 98: 736–744.
- Paton, PW. 1994. The effect of edge on avian nest success: How strong is the evidence? *Cons. Biol.* 8: 17–26.
- Pianka E. 1976. Natural selection of optimal reproductive tactics. *Am Zool.* 16: 775–784.
- Procter-Gray E, Holmes R. 1981. Adaptive significance of delayed attainment of plumage in male American Redstarts: Tests of two hypotheses. *Evolution (NY)*. 35: 742–751.
- Prum RO, Kaplan JD, Pierson JE. 1996. Display behavior and natural history of the Yellow-Crowned Manakin (*Heterocercus flavivertex*: Pipridae). *The Condor*. 98: 722–735.
- Prum RO. 1997. Phylogenetic tests of alternative intersexual selection mechanisms: Trait macroevolution in a polygynous clade (Aves: Pipridae). *Am Nat.* 149: 668–692.
- Purcell K, Verner J, Oring L. 1997. A comparison of the breeding ecology of birds nesting in boxes and tree cavities. *The Auk*. 114: 646–656.
- Repenning M, Fontana CS. 2016. Breeding biology of the Tropeiro Seedeater (*Sporophila beltoni*). *The Auk*. 133: 484–496.
- Ricklefs R. 1966. The temporal component of diversity among species of birds. *Evolution (NY)*. 20: 235–242.
- Ricklefs R. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithson Contrib to Zool.* 9:1-48.
- Ricklefs RE. 2003. *A economia da Natureza*. 3ª ed. Guanabara Koogan SA. 470p.
- Ricklefs RE. 1993. Sibling competition, hatching asynchrony, incubation period, and lifespan in altricial birds. *Curr Ornithol.* 11: 199–276.

- Ricklefs RE, Brawn J. 2013. Nest attentiveness in several Neotropical suboscine passerine birds with long incubation periods. *J of Ornithol.* 154: 145–154.
- Ricklefs, RE. 2012. Species richness and morphological diversity of passerine birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, in press.
- Robinson MR, Van Doorn GS, Gustafsson L, Qvarnström A. 2012. Environment-dependent selection on mate choice in a natural population of birds. *Ecol Lett.* 15: 611–618.
- Robinson S, Thompson FR, Donovan TM, Whitehead DR, Faaborg J. 1963. Reproductive success of birds in a deciduous scrub habitat. *Ecology.* 267: 1987–1990.
- Robinson WD, Robinson TR, Robinson SK, Brawn JD. 2000. Nesting success of understory forest birds in Central Panama. *J Avian Biol.* 31: 151–164.
- Roper J, Goldstein R. 1997. A test of the Skutch hypothesis: Does activity at nests increase nest predation risk? *J Avian Biol.* 28: 111–116.
- Rotenberry JT, Wiens JA. 1989. Reproductive biology of shrubsteppe Passerine birds: Geographical and temporal variation in clutch size, brood size, and fledging success. *Condor.* 91: 1–14.
- Rubio T, Pinho J. 2008. Biologia reprodutiva de *Synallaxis albilora* (Aves: Furnariidae) no Pantanal de Poconé, Mato Grosso. *Pap Avul Zool (São Paulo).* 48: 181–197.
- Schoener TW. 1968. Sizes of feeding territories among birds. *Ecology.* 49: 123–141.
- Selander R. 1965. On mating systems and sexual selection. *Am Nat.* 99: 129–141
- Silva Neto B. 2013. Perda da vegetação natural na Chapada do Araripe (1975/2007) no estado do Ceará. [accessed 2016 Jul 28].
<http://repositorio.unesp.br/handle/11449/104464>

- Skutch AF. 1976. Parent birds and their young. University of Texas Press, Austin, TX.
- Skutch A. 1985. Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds, reviewed. *Ornithol Monogr.* 36: 575–594.
- Slater PJB, Halliday TR. 1994. *Behaviour and Evolution*. Cambridge University Press. 348p.
- Smith TM., Shugart HH. 1987. Territory size variation in the Ovenbird: The Role of habitat Structure. *Ecology.* 69: 695-704.
- Snow DW. 1976. The relationship between climate and annual cycles in the Cotingidae. *Ibis.* 118: 366-401
- Söderström B, Pärt T, Rydén J. 1998. Different nest predator faunas and nest predation risk on ground and shrub nests at forest ecotones: An experiment and a review. *Oecologia* 117: 108–118.
- Steifetten Ø, Dale S. 2006. Viability of an endangered population of ortolan buntings: The effect of a skewed operational sex ratio. *Biol Conserv.* 132: 88–97.
- Stutchbury BJM, Morton ES. 2001. *Behavioral Ecology of Tropical Birds*. Academic Press, San Diego. 165 p.
- Tieleman BI, Williams JB, Ricklefs RE. 2004. Nest attentiveness and egg temperature do not explain the variation in incubation periods in tropical birds. *Funct Ecol.* 18: 571–577.
- Trivers RL. 1972. Parental Investment and Sexual Selection. In: B. Campbell (Ed.), *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971* (p. 136–179). Chicago, IL Aldine.

- Westmoreland D, Schmitz M, Burns KE. 2007. Egg color as an adaptation for thermoregulation. *J of Field Ornith.* 78: 176–183.
- White, G. C. & Burnham, K. P. 1999. Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study.* 46: 120-139.
- Wilcove DS. 1985. Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology.* 66: 1211–1214.
- Wunderle Jr J. 1982. The timing of the breeding season in the Bananaquit (*Coereba flaveola*) on the island of Grenada, WI. *Biotropica.* 14: 124–131.

ANEXO 1. Resultados da seleção de modelos, utilizando o Critério de Informação de Akaike para pequenos tamanhos amostrais (AICc) no período de incubação (fase de ovos, N= 47 ninhos) de ninhos de *Antilophia bokermanni*, na Chapada do Araripe, CE, entre as estações reprodutivas de 2013/2014, 2014/2015 e 2015/2016. Modelos analisados com tempo constante (Tc), linear (Tl) e quadratic (Tq). Modelos incluindo co-variáveis: altura do ninho (height), diâmetro externo (externdiam), estação reprodutiva (ano1) e área amostrada (areal).

Modelo	AICc	Delta AICc	AICc peso	Model Likelihood	Num. Par	Desvio
{Tc + areal}	131,724	0	0,323	1	3	125,68
{Tc + areal + externdiam}	132,170	0,445	0,259	0,800	4	124,11
{Tc + areal + height}	133,211	1,487	0,153	0,475	4	125,15
{T constante}	135,075	3,350	0,060	0,187	1	133,06
{Tc + externdiam}	136,076	4,352	0,036	0,113	2	132,05
{T linear}	136,153	4,429	0,035	0,109	2	132,13
{Tc + height}	137,005	5,281	0,023	0,071	2	132,98
{Tl + externdiam}	137,212	5,488	0,020	0,064	3	131,17
{Tc + externdiam + height}	138,059	6,334	0,013	0,042	3	132,02
{Tl + height}	138,138	6,413	0,013	0,040	3	132,10
{T quadratico}	138,161	6,436	0,012	0,04	3	132,12
{Tc + ano1}	138,334	6,610	0,011	0,036	3	132,29
{Tq + externdiam}	139,191	7,466	0,007	0,023	4	131,13
{Tl + externdiam + height}	139,233	7,508	0,007	0,023	4	131,17
{Tc + ano1 + externdiam}	139,372	7,647	0,007	0,021	4	131,31
{Tc + ano1 + height}	139,993	8,269	0,005	0,016	4	131,93
{Tq + height}	140,157	8,432	0,004	0,014	4	132,09
{Tq + externdiam + height}	141,213	9,488	0,002	0,008	5	131,12

deltaAICc = Diferença entre o AICc e o AICc mínimo encontrado para os modelos comparados

ANEXO 2. Resultados da seleção de modelos, utilizando o Critério de Informação de Akaike para pequenos tamanhos amostrais (AICc) no período de incubação (fase de ovos, N= 74 ninhos) de ninhos de *Antilophia bokermanni*, na Chapada do Araripe, CE, entre as estações reprodutivas de 2013/2014, 2014/2015 e 2015/2016. Modelos analisados com tempo constante (Tc), linear (Tl) e quadratic (Tq). Modelos incluindo co-variáveis: diâmetro externo (externdiam), estação reprodutiva (ano1) e área amostrada (area1). Sem co-variável altura do ninho em relação ao solo.

Modelo	AICc	Delta AICc	AICc peso	Model Likelihood	Num. Par	Desvio
{T linear}	190,062	0	0,260	1	2	186,05
{T constant}	191,002	0,94	0,162	0,625	1	188,99
{T quadratico}	191,866	1,804	0,105	0,405	3	185,84
{Tl + externdiam}	191,919	1,857	0,103	0,395	3	185,89
{Tl + area1}	192,350	2,288	0,083	0,318	6	180,27
{Tc + externdiam}	192,975	2,913	0,060	0,232	2	188,96
{Tq + externdiam}	193,781	3,719	0,040	0,155	4	185,74
{Tl + ano1}	193,997	3,935	0,036	0,139	4	185,96
{Tq + area1}	194,033	3,971	0,035	0,137	7	179,93
{Tc + ano1}	194,047	3,985	0,035	0,136	3	188,02
{Tc + area1}	194,187	4,125	0,033	0,127	5	184,13
{Tq + ano1}	195,719	5,657	0,015	0,059	5	185,66
{Tc + externdiam + area}	195,963	5,901	0,013	0,052	6	183,88
{Tc + externdiam + ano1}	195,991	5,929	0,013	0,051	4	187,95

deltaAICc = Diferença entre o AICc e o AICc mínimo encontrado para os modelos comparados

ANEXO 3. Resultados da seleção de modelos, utilizando o Critério de Informação de Akaike para pequenos tamanhos amostrais (AICc) no período de incubação (fase de ovos, N= 55 ninhos) de ninhos de *Antilophia bokermanni*, na Chapada do Araripe, CE, entre as estações reprodutivas de 2013/2014, 2014/2015 e 2015/2016. Modelos analisados com tempo constante (Tc), linear (Tl) e quadratic (Tq). Modelos incluindo co-variáveis: altura do ninho (height), estação reprodutiva (ano1) e área amostrada (area1). Sem co-variável diâmetro externo.

Modelo	AICc	Delta AICc	AICc peso	Model Likelihood	Num. Par	Desvio
{Tc + area1}	171,908	0	0,504	1	3	165,87
{Tc + height + area1}	173,273	1,364	0,255	0,505	4	165,22
{T constante}	176,060	4,151	0,063	0,125	1	174,05
{Tc + height}	176,451	4,541	0,052	0,103	2	172,43
{Tl+ height}	177,264	5,355	0,034	0,068	3	171,23
{T linear}	177,373	5,464	0,032	0,065	2	173,35
{Tq + height}	178,801	6,893	0,016	0,031	4	170,74
{Tc + ano1}	178,864	6,955	0,015	0,030	3	172,83
{T quadratico}	178,927	7,018	0,015	0,029	3	172,89
{Tc + height+ ano1}	179,747	7,838	0,010	0,019	4	171,69

deltaAICc = Diferença entre o AICc e o AICc mínimo encontrado para os modelos comparados

ANEXO 4. Resultados da seleção de modelos, utilizando o Critério de Informação de Akaike para pequenos tamanhos amostrais (AICc) para período de ninhego (N= 28 ninhos), de ninhos de *Antilophia bokermanni*, na Chapada do Araripe, CE, entre as estações reprodutivas de 2013/2014, 2014/2015 e 2015/2016. Modelos analisados com tempo constante (Tc), linear (Tl) e quadrático (Tq). Modelos incluindo co-variáveis: altura do ninho (height), diâmetro externo (externdiam), estação reprodutiva (ano1) e área amostrada (area1).

Modelo	AICc	Delta AICc	AICc Pesos	Model Likelihood	Num. Par	Desvio
{Tl + ano1 + area1 + externdiam + height}	38,939	0	0,175	1	6	26,65
{Tl + ano1 + area1 + height}	39,183	0,243	0,155	0,8852	5	28,98
{Tc + ano1}	39,461	0,521	0,135	0,7706	2	35,42
{Tl + ano1+ externdiam + height}	40,154	1,214	0,095	0,5448	5	29,95
{Tl + ano1+ externdiam }	40,656	1,716	0,074	0,4239	4	32,52
{Tl + ano1}	40,867	1,927	0,066	0,3815	3	34,78
{Tl + ano1+ height}	40,977	2,037	0,063	0,361	4	32,84
{Tl + ano1 + area1 + externdiam}	41,549	2,609	0,04	0,2713	5	31,34
{Tl + ano1 + area1 }	41,982	3,042	0,038	0,2184	4	33,84
{Tl + area1 }	43,259	4,319	0,020	0,1154	3	37,17
{Tc + area1 }	43,729	4,789	0,016	0,0912	2	39,68
{Tc + externdiam}	43,887	4,947	0,014	0,0843	2	39,84
{T linear}	43,987	5,047	0,014	0,0801	2	39,94
{Tl + area + externdiam}	44,277	5,337	0,012	0,0693	4	36,14
{T constante}	44,342	5,403	0,011	0,0671	1	42,32
{Tl + externdiam}	44,712	5,773	0,009	0,0558	3	38,63
{Tl + area + height}	44,923	5,984	0,008	0,0502	4	36,79
{T quadratico}	45,120	6,180	0,007	0,0455	3	39,04
{Tc + externdiam + height}	45,919	6,979	0,005	0,0305	3	39,83
{Tl + height}	46,006	7,066	0,005	0,0292	3	39,92
{Tl + area1 + externdiam +	46,025	7,085	0,005	0,0289	5	35,82

Modelo	AICc	Delta AICc	AICc Pesos	Model Likelihood	Num. Par	Desvio
height}						
{Tc + height}	46,355	7,415	0,004	0,0246	2	42,31
{Tq + externdiam}	46,563	7,623	0,003	0,0221	4	38,43
{Tl + height + externdiam}	46,76	7,820	0,003	0,0201	4	38,62
{Tq + height}	47,028	8,088	0,003	0,0175	4	38,89
{Tq + height + externdiam}	48,570	9,630	0,001	0,0081	5	38,37

deltaAICc = Diferença entre o AICc e o AICc mínimo encontrado para os modelos comparados

Capítulo 2

Intersexual differences in the diet of the critically endangered and endemic Araripe manakin (Aves: Pipridae)

ABSTRACT

Diet studies provide information about a species' ecology, evolution and behavior. The Araripe manakin (*Antilophia bokermanni*) is a critically endangered, endemic and sexually dichromatic species from northeastern Brazil. Similarly to other manakins, females have cryptic plumage while males exhibit typically conspicuous coloration, in this case a red helmet and black wings and tail. Little is known about its natural history, and as an endangered bird, information about diet may be crucial for conservation plans. We analyzed the Araripe manakin diet and tested if male and female food items and foraging behavior differ. We caught and banded birds, and analyzed feces samples. Using focal observations we collected foraging behavioral data, including vegetation strata used, foraging bout duration and gathering method. Food items were identified to the lowest taxonomic level possible. Unidentified seeds were classified as morphotypes. Based on data gathered from 57 females and 37 males, we found that the Araripe manakin diet contains both plant and animal items including 10 different types of fruits and three Orders of invertebrates. *Climedia biserrata* was the most important plant item consumed, representing 80% of the diet. There was a substantial overlap of 68% of food items in the diets between sexes, which did not differ statistically. However male and female diets were unique in some aspects: females consumed two extra items (Morphotypes VIII and IX) and also had a more diverse diet when compared to males. Males, however, consumed more Coleoptera and these were the second most important item in their diets. Since male and female foraging behavior does not differ, this result suggests that males choose to consume more beetles perhaps to maintain plumage color, since beetles are rich in carotenoids.

Results also provide important data about which plants can be used in the management or recovery of Araripe manakin habitats.

Keywords: Araripe manakin, diet, foraging, frugivory, Pipridae

RESUMO

Estudos sobre dieta fornecem informações sobre ecologia, evolução e comportamento das espécies. *Antilophia bokermanni* é uma espécie criticamente ameaçada, sexualmente dicromática e endêmica do nordeste do Brasil. Assim como outros piprídeos, fêmeas possuem coloração críptica enquanto machos exibem uma coloração conspícua, nesse caso um manto vermelho, cauda e asas pretas. Pouco se sabe sobre a história natural da espécie e como uma ave ameaçada, informações sobre sua dieta são cruciais para sua conservação. Nós analisamos a dieta de *A. bokermanni* e testamos se os itens consumidos e o comportamento de forrageamento diferem entre machos e fêmeas. Nós capturamos os indivíduos, e analisamos suas amostras de fezes. Usando observações focais coletamos dados sobre forrageamento incluindo: extrato da vegetação e técnica utilizadas e duração do forrageamento. Os itens alimentares foram identificados ao menor nível taxonômico possível. Sementes não identificadas foram agrupadas em morfotipos. Utilizando dados de 57 fêmeas e 37 machos, nós encontramos que a dieta de *A. bokermanni* contém itens vegetais e animais, incluindo 10 tipos de frutos e três Ordens de invertebrados. *Climedia biserrata* foi o item mais importante, representando 80% da dieta. A sobreposição intersexual da dieta foi de 68%, a qual não diferiu estatisticamente. No entanto, a dieta de machos e fêmeas foram únicas em alguns aspectos: fêmeas consumiram dois itens extra (Morfotipo VIII e IX) e apresentando uma dieta mais diversa. Machos consumiram mais

Coleoptera, sendo este o segundo item mais importante na sua dieta. Uma vez que o comportamento de forrageamento entre sexos não diferiu, nossos resultados sugerem que machos escolhem consumir mais besouros, talvez com a finalidade de manutenção da coloração da plumagem, uma vez que besouros são ricos em carotenóides. Os resultados ainda fornecem importantes informações sobre quais plantas usar no manejo ou recuperação do habitat da espécie.

Palavras-chave: Antilophia bokermanni, dieta, forrageamento, frugivoria, Pipridae

INTRODUCTION

Diet is one of the strongest selection pressures influencing a bird's life, affecting both the fecundity and survival of adults (Charnov and Krebs 1974, Murphy and Haukioja 1986, Nur 1990). Regrettably, for most tropical species, even general information about foraging habits and diet are still missing (Harris et al. 2005, Alho 2008). Because habitat degradation in the Tropics is in many cases severe and ongoing, threatening the continued existence of many bird populations, data relative to diets are important for appropriate conservation, especially for endangered species (Sample and Whitmore 1993, Lopes et al. 2005).

Our study focused on the diet of the Araripe manakin, *Antilophia bokermanni*, a critically endangered and endemic bird species of the tropical bird family Pipridae. Species in this family typically exhibit a striking dichromatism, with males presenting colorful plumage and complex displays, and mating systems are based upon lek formation and promiscuous mating (Prum 1994). Nevertheless, one single genus in the family, *Antilophia*, appears to have a socially monogamous system, no lek formation, and parental investment by both sexes (Prum 1994). The genus has two species: *A. galeata* and *A. bokermanni*. The

latter species, subject of the current study, was described in 1998 (Coelho & Silva 1998), is critically endangered, and is the only passerine species endemic to Ceará state, Brazil (IUCN 2015). Its population size is currently estimated at only 800 individuals (Aquasis 2006, Rêgo et al. 2010, IUCN 2015, BirdLife International 2016). Similarly to the rest of the species in the family, the Araripe manakin is sexually dichromatic: females are olive green while adult males are white, with a red helmet and black wings and tail (Coelho and Silva 1998). Despite some limited information about its conservation status and endemism, data on the species' natural history, ecology, and behavior are totally lacking, imposing serious obstacles to the development and implementation of conservation plans.

Species with strong sexual dimorphism can differ in their feeding ecology (Selander 1966, Hedrick and Temeles 1989, Shine 1989), especially if males and females have a large difference in body size, different coloration, and need to forage in different ways to avoid predation or to ingest different types of food given their plumage coloration requirements (Fox and Vevers 1961, Brush 1978). Recent studies with some manakins have found that males and females differ in their behavior and diet and do not have the same role and significance as fruit dispersers (Loiselle et al. 2007, Montaña-Centellas 2012). Consequently, information relative to the diet requirements of each sex and their particular impact and importance for the ecosystem is crucial for conservation purposes (Selander 1966, Hedrick and Temeles 1989, Shine 1989).

Habitat fragmentation is one of the main causes of species' populational decline (Wilcove et al. 1998, Venter et al. 2006), and implementing recovery plans is in some cases the best solution for increasing population size (Kerr and Deguise 2004, Taylor et al. 2005). Conservation plans for endangered species usually identify which habitat conditions are

essential components for the preservation and growth of populations (Cassaza et al. 2016). Hence, data about which plants are critical (e.g. as food sources, for nesting and protection) for the survival of a given species is a crucial step for establishing successful conservation plans.

The plateau where our studied population occurs is a disturbed area that suffers from human occupation and inappropriate resource exploitation by the local community. Also, the multiple fresh water springs on the slopes of the plateau constitute the most important water source for nearby cities. Thus, the loss of the forest vegetation will result in a large and very negative impact on surrounding cities (Brasil 1996, Lins, 2009). Maintenance of the forest is strongly dependent upon seed dispersal of local plants and trees. The manakins are represented by many frugivorous species that are important seed dispersers (Snow 1970, Foster 1977, Marini 1992, Blake and Loiselle 2002, Silva e Melo 2011, Montaña-Centellas 2012, Morales-Betancourt et al. 2012), often having a substantial role in maintaining forests (Marini 1992, Loiselle and Blake 1999, Silva and Melo 2011). The Araripe manakin is the only representative of the Pipridae family on the Araripe plateau, and despite its critically endangered status, it remains one of the most abundant species in many areas along the plateau (Gaiotti in prep.).

For the above described reasons, information about the Araripe manakin diet should be important not only for the species' conservation but can also be relevant to human populations in the cities that obtain their water supplies from the plateau. In the present study we describe the diet of the critically endangered Araripe manakin and assess whether males and females have different dietary habits. Given the strong sexual dimorphism of the species, we expected to find divergences in male and female foraging habits and diets.

METHODS

We conducted this study in four areas along the slopes of the Araripe plateau, Ceará state, Brazil (-7.2810694°S, -39.44205°W). The diet data were collected over the course of two years, from April 2013 to April 2015. We caught the birds using five mist nets (12m x 3m) for 6hr each day, during 620 days totaling 18,600 net-hours.

Once caught we kept individuals for five minutes in a cloth bag lined with a paper towel to collect the feces deposited in the bag, which were stored in 70% ethanol and subsequently analyzed with a stereomicroscope (Bel Photonics® WF10X). Despite some level of sample degradation, fecal data analysis was the chosen method because of its less invasive nature, given the conservation status of the species, while still providing relatively good information about diet, especially fruit consumption (Remsen et al. 1993). Additionally, a previous study with the sister species (Helmeted Manakin *Antilophia galeata*) using forced regurgitation, a method that yields more complete diet data, presented a high mortality rate (Gaiotti 2011).

The body measurements were taken to determine the degree of sexual size dimorphism, as this can be relevant for foraging behavior. Individuals were measured with a hand-held dynamometer (mm) and weighted with a spring balance (Pesola® 100g). Body measurements included tarsus length, tail length (from uropygial gland to the tip of the longest feather), wing length (from the shoulder to the tip of the longest feather), and bill length (from the nostril to the tip of the bill). As young males have the same olive green plumage as females, we collected ~60 µL of blood from all individuals using brachial venipuncture for molecular determination of sex. Samples were kept in ethanol until

analyses were performed. We used PCR analyses to determine the sex of each individual using the sexing primer 2550/2718.

Food items in the fecal samples were identified to the lowest taxonomic level possible. Seeds that could not be identified were classified as morphotypes. To determine the most important food items in the diet we calculated the occurrence frequency (OC) and numerical frequency (NF) for each individual food item as:

$$OC = \frac{Nv}{Nind.} \times 100$$

Where Nv is the number of individuals who consumed a given food item and $Nind.$ is the total number of individuals sampled.

$$NF = \frac{Ni}{Nt} \times 100$$

Where Ni is the number of food item for a given category and Nt is the sum of all food items for all categories.

With these values we used a modified version of the Kawakami-Vazzoler (1980) Dietary Importance Index (DI i):

$$DI_i = (OC_i \times \overline{AF}_i) / \sum(OC_i \times \overline{AF}_i) \times 100.$$

Where OC_i is the Occurrence Frequency for a given food item and \overline{AF}_i is the average of the numerical frequency for the food item.

We calculated the diversity of food items for male and female diets using the Shannon Diversity Index (H) (Shannon 1948) and the amount of food item overlap between sexes using the Bray-Curtis Dissimilarity Index (Bray and Curtis 1957). We tested whether consumption of each food item by males and females differed with a Student t -Test when the data had a normal distribution and a Mann-Whitney U -test for non-parametric data. All

statistical analyses were performed with the statistics package PAST 3.0 (Hammer et al. 2001) with the α -level set at <0.05 . All values are presented as mean \pm standard deviation, unless noted otherwise.

In addition we also collect foraging behavior data using focal observations of color-banded individuals foraging for 90 min in the morning (0900 to 1030 hr; $n = 10$ females and 7 males) and 60 min during the afternoon (1500 to 1600 hr; $n = 11$ females and 9 males) for one week. We recorded the vegetation strata where individuals foraged, the foraging behavior employed (gathering methods), the duration of feeding bouts and whether males and females were together. The strata were classified according to height as: canopy (>7 m), understory (2-7 m) and ground (0-2 m). We followed Remsen and Robinson's (1990) classification scheme for foraging behavior for four categories: hang, hang up, hang down, hang upside-down. We added an extra category named fly-catch based on previous observations of Araripe manakin foraging behavior.

RESULTS

We caught 183 Araripe manakins from which we obtained 94 individual fecal samples. Of these, 28 male samples and 44 female samples contained identifiable food materials of both plant and animal origin. We found 10 different types of fruits and two Orders (Coleoptera and Aracnidae) and one Family (Formicidae) of invertebrates (Table 1). We identified fruits from three plant genera/species: *Byrsonima sericea* (Malpighiaceae), *Clidemia biserrata* (Melastomataceae) and *Cecropia sp* (Urticaceae) while the other seven were classified as morphotypes.

Clidemia biserrata was the most consumed item with an occurrence frequency (OC) of 22.34% (Table 1). It also was the most important food item representing 80.92% of

the Araripe manakin diet, followed by fruit Morphotype VI (DI_i= 11.82%) and Morphotype I (DI_i= 4.32%) (Table 2). The most consumed animal item was Coleoptera (OC= 12.76%), followed by Aracnidae (OC= 6.38%) (Table 1).

Table 1. Occurrence frequency (OF) and numerical frequency (NF) for all food items consumed by Araripe manakins (N=94).

Item	OF (%)	NF (%)
<i>Byrsonima sericea</i>	3.19	0.26
<i>Cecropia sp.</i>	5.32	0.89
<i>Clidemia biserrata</i>	22.34	65.96
Morphotype I	10.64	7.53
Morphotype III	12.76	2.04
Morphotype VI	11.70	18.79
Morphotype VII	6.38	0.62
Morphotype VIII	6.38	1.33
Morphotype IX	2.13	0.18
Morphotype X	4.25	0.35
Formicidae	4.25	0.44
Aracnidae	6.38	0.53
Coleoptera	12.76	1.06

Table 2. Dietary Importance Index (DI_i) of each food item consumed by female (N=57) and male (N=37) Araripe manakins (N=94).

Item	Females	Males	All
<i>Byrsonima sericea</i>	0.01	0.09	0.05
<i>Cecropia sp.</i>	0.09	0.49	0.24
<i>Clidemia biserrata</i>	64.16	94.36	80.62
Morphotype I	6.45	1.92	4.32

Item	Females	Males	All
Morphotype III	1.74	0.96	1.42
Morphotype VI	25.34	1.44	11.82
Morphotype VII	0.33	0.09	0.23
Morphotype VIII	1.49	0	0.23
Morphotype IX	0.06	0	0.02
Morphotype X	0.06	0.09	0.09
Formicidae	0.03	0.21	0.1
Aracnidae	0.06	0.38	0.16
Coleoptera	0.14	1.93	0.8

Males and females presented differences in their diets: females ingested two extra fruit species not ingested by males: Morphotypes VIII and IX (Table 3). Females also had a more diverse diet ($H= 1.89$, $e^{\wedge}=0.27$, $D=0.36$) when compared to males ($H= 0.72$, $e^{\wedge}=0.18$, $D=0.72$). However, the overall diet of males and females had a substantial overlap of 68% of food items (BrayCurtis Index= 0.68), and did not differ statistically ($U = 30.5$, $P = 0.53$). Perusing the data allowed us to verify that males ingested animal items more frequently (Table 3), and that these items were also twice as important in their diets (Table 2). Additionally, males consumed significantly more Coleoptera than did females ($t = 2.78$, $P = 0.006$).

Table 3. Occurrence frequency (OF) and numerical frequency (NF) for food items consumed by female (N=57) and male (N=37) Araripe manakins.

Food item	Females		Males	
	OF (%)	NF (%)	OF (%)	NF (%)
<i>Byrsonima sericea</i>	1.75	0.16	5.4	0.39
<i>Cecropia sp.</i>	3.51	0.47	8.11	1.38

Food item	Females		Males	
	OF (%)	NF (%)	OF (%)	NF (%)
<i>Clidemia biserrata</i>	21.05	51.35	24.32	84.81
Morphotype I	10.53	10.3	10.81	3.94
Morphotype III	12.28	2.38	13.51	1.58
Morphotype VI	14.03	30.43	8.11	3.94
Morphotype VII	7.02	0.8	5.4	0.39
Morphotype VIII	10.53	2.38	0	0
Morphotype IX	3.51	0.32	0	0
Morphotype X	3.51	0.32	5.4	0.39
Formicidae	1.75	0.32	8.11	0.59
Aracnidae	3.51	0.32	10.81	0.8
Coleoptera	5.26	0.5	24.32	1.8

During focal observations, we recorded 29 adult males and 32 females foraging and using five different gathering behaviors (see Methods). The most frequently used method was “hang”, performed 83.09% by females and 80.49% by males, followed by “hang down” (Figure 1). The behaviors “hang upside down” and “fly catch” were only performed in the morning (Figure 2). We did not find differences between male and female duration of foraging behavior ($t = -0.7, p = 0.46$), strata used ($U = 4.0, p = 1.0$) or gathering methods ($t = -3.93E-16, p = 1.0$). Both sexes spent a higher percentage of time on the ground and never visited the canopy during the afternoon (Figure 3).

We found no difference between male (mean = 20.65 ± 0.10) and female mass (mean = 20.69 ± 0.16) ($U = 4118.5, P = 0.86$). And while males have longer wings ($U =$

3994.5, $P < 0.001$), tails ($t = 5.13$; $P < 0.001$) and tarsi ($U = 3260.5$, $P < 0.001$), females have longer bills ($U = 4694.5$, $P = 0.003$).

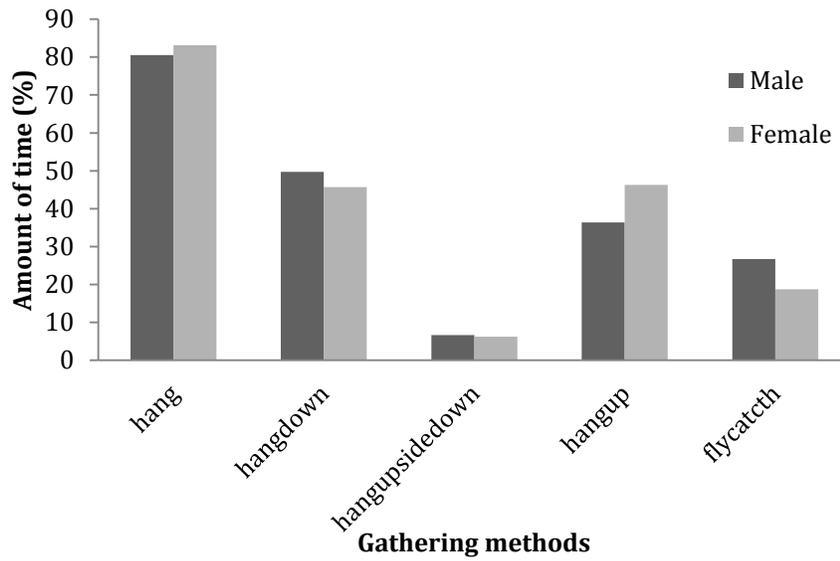


Figure 1. Percentage of each gathering method performed by male and female Araripe manakins during focal observations ($n = 15$ females and 11 males).

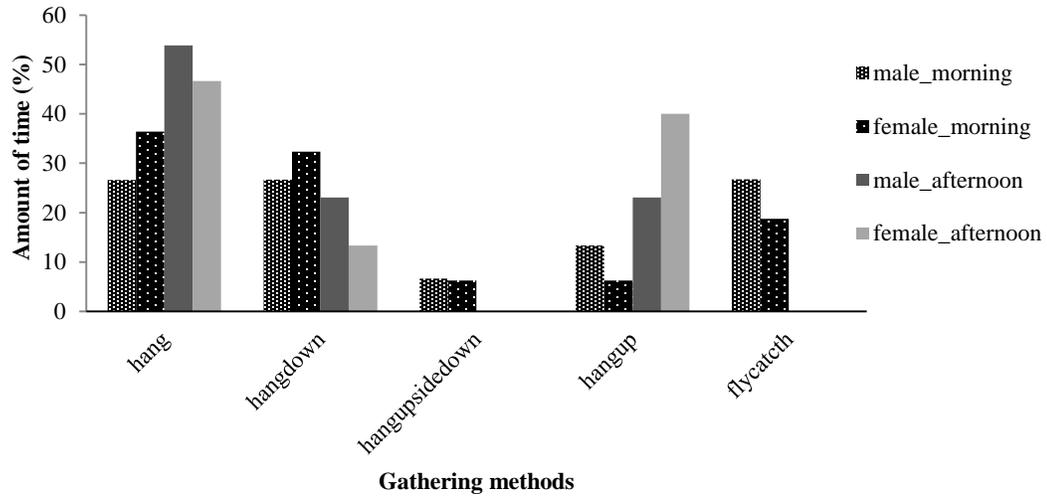


Figure 2. Percentage of each gathering method performed by male and female Araripe manakins during the morning (0900 to 10:30 hr; $n = 10$ females and 7 males) and afternoon (1500 to 1600 hr; $n = 11$ females and 9 males) observation sessions.

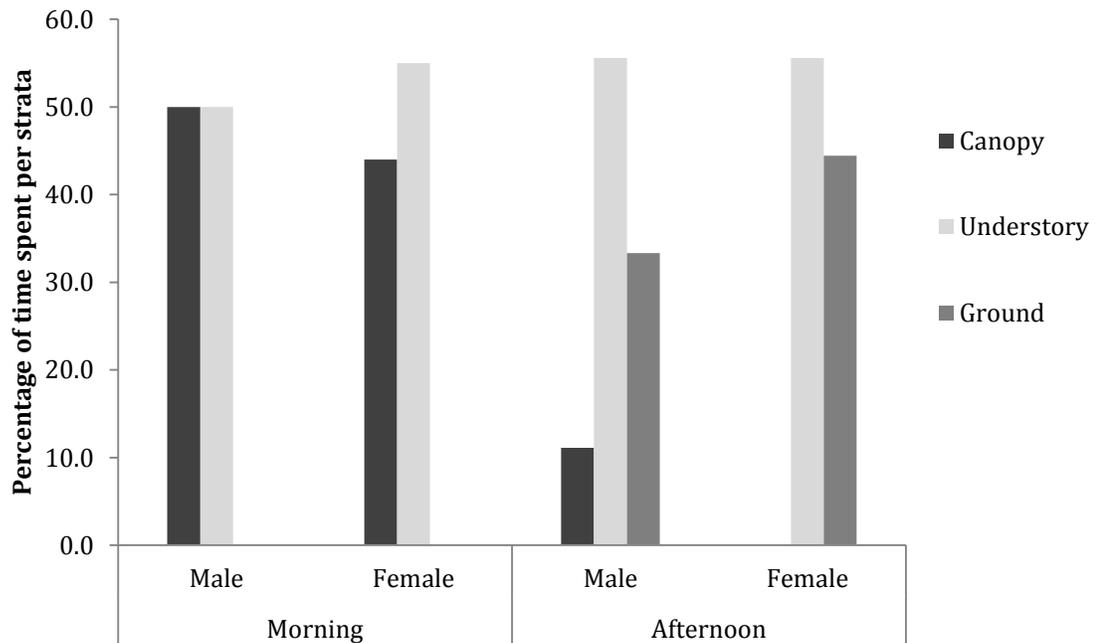


Figure 3. Percentage of time spent by male and female Araripe manakins in each strata during the morning (0900 to 10:30 hr; $n = 10$ females and 7 males) and afternoon (1500 to 1600 hr; $n = 11$ females and 9 males) observation sessions.

DISCUSSION

Despite some expected fecal sample degradation, we were able to document the Araripe manakin's diet and show the existence of some divergences between the male and female diets. Similarly to several other studied manakins (Marini 1992, Loiselle and Blake 1999, Lopes et al. 2005, Gaiotti 2011, Silva e Melo 2011, Montaña-Centellas 2012), Araripe manakins consume both fruits and arthropods, although fruits were more representative and seem to be the primary item of their diet. The amount of fruit species ingested by Araripe manakins was similar to that found for other manakin species (Foster 1976, Silva and Melo 2011, Morales-Betancourt 2012).

In this study, *Clidemia bisserata* was the most consumed item for both sexes, and also had the highest Dietary Importance Index (DI_i), demonstrating the importance of this plant for this critically endangered bird. Two other manakin species, *Manacus manacus* and *Pipra erythrocephala*, have also been shown to consume high levels of plants of the *Clidemia* genus (Morales-Betancourt et al. 2012). The phenology of *C. bisserata* may contribute to our findings, since it is one of the few plants in the Araripe plateau that provides fruit year-round (Linhares 2010), allowing Araripe manakins continuous easy access. Quite possibly, individuals learn the location of plants that are providing fruits, allowing them to return repeatedly to the same sites (Foster 1977, Wheelwright and Janson 1985).

Males and females did not differ in their foraging behavior. For all focal observations both sexes were feeding close to each other or even on the same plant. Thus, foraging behavior does not justify the differences between male and female diets. We found that females have a more diverse diet than males. One possible explanation is that

the more cryptic olive-green plumage of females provides them with a greater degree of camouflage in forested areas, thus allowing them to seek food over a broader area with less risk of predation (Pratt and Stiles 1983). Males, on the other hand, have a very bright white body coloration, with conspicuous red helmets, and may be more vulnerable to predation (Wallace 1889, Götmark 1993).

Furthermore, we found that females have a longer bill, which probably allows them to manipulate more types of fruits (e.g. larger fruits) that males may be unable to handle and ingest (Doucet 2006). Another possible explanation for the higher diversity in the female diet is their more frequent movement between territories, allowing them to forage more widely, when compared to the territorial males, which are limited to small areas. Evidence of this higher locomotion is that only females or young males (with green feathers) were recaptured in areas as far apart as 4.65 km during this study ($n = 4$) but no adult males were recaptured at any substantial distance from their first place of capture. This is also the case for other manakins, wherein adult males are committed to lek sites, and thus cover smaller feeding areas when compared to females and young males (Snow 1962, Lill 1974, Graves et al. 1983, Théry 1992).

Males consumed significantly more Coleoptera beetles when compared to females. Many studies have shown that beetles and other arthropods are rich in carotenoids (Karrer and Jucker 1948, Czezug 1971, Goodwin 1986, Isaksson 2009, Eeva et al. 2010). Animals cannot produce carotenoids and rely on their diets to obtain this pigment (Thommen 1971, Brush 1976, Gray 1996), which is responsible for the red, yellow and orange colors found in bird plumages (Fox and Vevers 1961, Brush 1978, McGraw 2004). Several studies have shown that the level of carotenoid ornamentation in birds is associated

with differences in their diets (Slagsvold and Lifjeld 1985, Partali et al. 1987, Hill and Montgomerie 1994, Hill et al. 1994, Ryan et al. 1994), and that carotenoid ingestion is positively correlated to the intensity of feather coloration (Hill et al. 2002). Because the majority of red feathers result from carotenoid ingestion (Brush 1976, Hill 2006), it is very likely that adult male Araripe manakins need to ingest food items that will result in the bright red plumage of their helmets. The consumption of beetles may be a good option when fruits rich in carotenoids are unavailable or insufficient.

The higher importance of arthropods (i.e. protein) in the male diet can also be associated to the male's overall larger size, including longer wings, tail and tarsi. Because arthropods have high levels of protein, the growth rate of birds on a more insectivorous diet is faster than that of frugivorous ones (Savory 1977, Johnston 1993). Since males have a less diverse diet than females, as mentioned above, they may need a more protein-rich diet. In addition, as the vast majority of plants do not have fruit year-round, males may depend upon invertebrates as a complementary item in their diet, more frequently than females.

Our results provide key information about the Araripe manakin diet, which may be important for improving the conservations status of this endemic and critically endangered species (BirdLife International 2016). Additionally, we show that males and females differ in several aspects of their diets, indicating sex-specific requirements relative to habitat food resources. These results also contribute with basic data about Araripe manakin feeding ecology, which can be helpful for future conservation plans applied to recover heavily degraded areas; in such cases, for example, reforestation can use plants that we now know are important for the Araripe manakin diet. Finally, the differences in the male and female diets raise new questions about the evident dimorphism of the Araripe manakin and how

male foraging behavior may be used to maintain their conspicuous coloration.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) and the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for scholarships provided to Milene Gaiotti. CNPQ also provided a fellowship for Regina H. Macedo. For financial support we thank the Association of Field Ornithology, Ornithological Council, Geopark Araripe, Rufford Foundation and the Fundação de Apoio a Pesquisa do DF (FAP-DF). Prof. Robson Ávila graciously provided lab space for the food item analyses. We are grateful for logistic support from Universidade de Brasília and Cornell University and for field assistance provided by João H. de Oliveira, Verônica Lima, Eveny L. Cavalcante Maia and Tatyane Oliveira. Brian D. Wiese reviewed a preliminary version of this manuscript. We thank NGO Aquasis for help with access to our field study sites.

Ethics statement: This research was conducted under the licenses provided by CEMAVE (no. 3731/2) and IBAMA (no. 40116-4).

LITERATURE CITED

- Alho, C. J. R., (2008). Biodiversity of the Pantanal: response to seasonal flooding regime and to environmental degradation. *Brazilian Journal of Biology* 68: 957–966.
- BirdLife International (2016) Species factsheet: *Antilophia bokermanni*. <http://www.birdlife.org>.
- Blake, J. G., and B. A. Loiselle (2002). Manakins (pipridae) in second-growth and old-growth forests: patterns of habitat use, movement, and survival. *The Auk* 119:132–148.
- Brasil, D. N. P. M. (1996). Projeto Avaliação Hidrogeológica da Bacia Sedimentar do Araripe. Recife: Departamento Nacional de Produção Mineral.
- Bray, J. R. and J. T. Curtis (1957). An ordination of upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27: 325–349.
- Brush, A. H (1978). Avian pigmentation. In *Chemical Zoology* Vol 10, 117– 139 (A. H. Brush, editor) Academic, New York.
- Brush, A. H. (1976). Carotenoids in native and captive birds and mammals. In *Carotenoid technology* (J. C. Bauernfiend, editor) Academic, New York.
- Casazza, M., C. Overton, T. V. Bui, J. Hull, J. Albertson, V. Bloom, S. Bobzien, J. McBroom, M. Latta, P. Olofson, M. T. Rohmer, S. Schwarzbach, D. R. Strong, et al. (2016). Endangered species management and ecosystem restoration: finding the common ground. *Ecology and Society* 21: 19.
- Charnov, E., and J. R. Krebs (1974). On Clutch size and fitness. *Íbis* 116: 217-219.
- Coelho, G., and W. A. G. Silva (1998). A new species of *Antilophia* (Passeriformes: Pipridae) from Chapada do Araripe, Ceará, Brazil. *Revista Brasileira de Ornitologia - Brazilian Journal of Ornithology* 6: 81-84.

- Czeczuga, B. (1971). Assimilation of carotenoids with food by the beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. *Journal of Insect Physiology* 17:2017–2025.
- Doucet, S. M. (2006). Plumage coloration and morphology in *Chiroxiphia* manakins: interacting effects of natural and sexual selection. Ph. D. dissertation, Auburn University, Graduate Faculty, Auburn, AL (USA).
- Eeva, T., S. Helle, J. P. Salminen, and H. Hakkarainen (2010). Carotenoid Composition of Invertebrates Consumed by Two Insectivorous Bird Species. *Journal of Chemical Ecology* 36: 608–613.
- Foster, M. S. (1977). Ecological and Nutritional Effects of Food Scarcity on a Tropical Frugivorous Bird and its Fruit Source. *Ecology* 58:73–85.
- Fox, H. M., and G. Vevers (1961). The nature of animal colours. *Science* 133: 695–696.
- Gaiotti, M. G. (2011). *Ecologia Alimentar de Aves de sub-bosque em três ambientes na porção Norte do Pantanal, Mato Grosso, Brasil*. Master degree dissertation. Universidade Federal de Mato Grosso, Brasil.
- Gaiotti, M. G. (In prep.). Avifauna do Geopark Araripe. In *O Geopark Araripe e sua Importância na Conservação da Avifauna e Herpetofauna* (Ávila, R. W. and M. G. Gaiotti, editors). Research Project. Coordenação de Apoio a Pesquisa, Ceará, Brasil.
- Gotmark, F. (1993). Conspicuous Coloration in Male Birds is Favoured by Predation in Some Species and Disfavoured in Others. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 253:143–146.
- Graves, G. R., M. B. Robbins, and J. V. Remsen (1983). Age and Sexual Difference in Spatial Distribution and Mobility in Manakins (Pipridae): Inferences from Mist-Netting. *Journal of Field Ornithology* 54:407–412.

- Gray, D. A. (1996). Carotenoids and sexual dichromatism in North American passerine birds. *American Naturalist*. 148: 453–480.
- Hammer, O., Harper, D. A. T., and Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistical Software package for education and data analysis. *Paleontologia electronica* 4: 9–9.
- Harris, M. B., C. Arcangelo, E. C. T. Pinto, G. Camargo, M. B. Ramos-Neto, and S. M. Silva (2005). Estimativas de perda da área natural da bacia do Alto Paraguai e Pantanal Brasileiro. Campo Grande, MS. Technical Report, Conservação Internacional.
- Hedrick, A. V., and E. J. Temeles (1989). The evolution of sexual dimorphism in animals: Hypotheses and tests. *Trends in Ecology & Evolution* 4:136–138.
- Hill, G. E. (2006). Bird Coloration. In *Function and evolution Vol 2* (G. E. Hill and K. J. McGraw, editors) Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Hill, G. E., and R. Montgomerie (1994). Plumage Colour Signals Nutritional Condition in the House Finch. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 258:47–52.
- Hill, G. E., C. Y. Inouye, and R. Montgomerie (2002). Dietary carotenoids predict plumage coloration in Wild House Finches. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269:1119–1124.
- Hill, G. E., R. Montgomerie, C. Y. Inouye, and J. Dale (1994). Influence of Dietary Carotenoids on Plasma and Plumage Colour in the House Finch: Intra- and Intersexual Variation. *Functional Ecology* 8:343–350.
- Isaksson, C. (2009). The Chemical Pathway of Carotenoids: From Plants to Birds. *Ardea* 97:125–128.

- Iucn (2015). The Red List of Threatened Species. Version 2015-4.
<http://www.iucnredlist.org/>.
- Johnston, R. D. (1993). Effects of Diet Quality on the Nestling Growth of a Wild Insectivorous Passerine, the House Martin *Delichon urbica*. *Functional Ecology* 7:255.
- Karrer, P. and E. Jucker (1948). *Carotinoide*. Basle: Birkhauser.
- Kawakami, E., and G. Vazzoler (1980). Método gráfico e estimativa de índice alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. *Boletim do Instituto Oceanográfico* 29:205–207.
- Kerr, J. T., and I. Deguise (2004). Habitat loss and the limits to endangered species recovery. *Ecology Letters* 7:1163–1169.
- Lill, A. (1974). Sexual Behavior of the Lek-forming White-bearded Manakin (*Manacus manacus trinitatis*, Hartert). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 36:1–36.
- Linhares, K. V., F. A. Soares, and I. C. S. Machado (2010). Nest support plants of the Araripe Manakin *Antilophia bokermanni*, a Critically Endangered endemic bird from Ceará, Brazil. *Cotinga* 32:90–92.
- Lins, G. L. (2009). APAs (Área de Proteção Ambiental) federais análise da APA da Chapada do Araripe. Master degree dissertation. Centro Universitário de Brasília, Brasília, Brasil.
- Loiselle, B. A., and J. G. Blake (1999). Dispersal of Melastome Seeds by Fruit-Eating Birds of Tropical Forest Understory. *Ecology* 80:330–336.
- Loiselle, B. A., P. G. Blendinger, J. G. Blake, and T. B. Ryder (2007). Ecological redundancy in seed dispersal systems: a comparison between manakins (Aves: Pipridae) in two tropical forests. In *Seed dispersal: theory and its application in a*

- changing world (A. J. Dennis, E. W. Schupp, R. J. Green and D. A. Westcott, editors).
CABI, Wallingford, UK.
- Lopes, L. E., A. M. Fernandes, and M. Â. Marini (2005). Diet of some Atlantic Forest Birds. *Ararajuba* 13: 95-103.
- Marini, M. Â. (1992). Foraging behavior and diet of the Helmeted manakin. *Condor*: 151-158.
- McGraw, K. J. (2004). Not all red, orange, and yellow animal colors are carotenoid-based: the need to couple biochemical and behavioral studies of color signals. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences* 70:593–598.
- Montaño-Centellas, F. A. (2012). Are males and females of Yungas Manakin (*Chiroxiphia boliviana*) ecologically redundant as seed dispersers. *Ornitologia Neotropical* 23:185–192.
- Morales-Betancourt, J. A., G. J. Castaño-Villa, and F. E. Fontúrbel (2012). Resource abundance and frugivory in two manakin species (Aves: Pipridae) inhabiting a reforested area in Colombia. *Journal of Tropical Ecology*. 28:511–514.
- Murphy, E. C., and E. Haukioja (1986). Clutch size in nidicolous birds. *Current Ornithology* 4: 141–180.
- Nur, N. (1990). The Cost of reproduction in birds evaluating the evidence from manipulative and non-manipulative studies. In *Population biology of Passerine birds. An integrated approach*, (J. Blondel, A. Gosler, J. D. Lebreton and R. McClerry, editors), Springer Verlage-Nato Asi.
- Partali, V., S. Liaaen-Jensen, T. Slagsvold, and J. T. Lifjeld (1987). Carotenoids in food chain studies—II. The food chain of *Parus* SPP. Monitored by carotenoid analysis.

- Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry 87:885–888.
- Pratt, T. K., and E. W. Stiles (1983). How long fruit-eating birds stay in the plants where they feed: implications for seed. *American Naturalist* 122:797–805.
- Prum, R. O. (1994). Phylogenetic Analysis of the Evolution of Alternative Social Behavior in the Manakins (Aves: Pipridae). *Evolution* 48:1657.
- Rêgo, P. S., J. Araripe, W. A. G. Silva, C. Albano, T. Pinto, A. Campos, M. Vallinoto, I. Sampaio, H. Schneider, and D. B. McDonald (2010). Population Genetic Studies of Mitochondrial Pseudo-Control Region in the Endangered Araripe Manakin (*Antilophia bokermanni*). *The Auk* 127:335–342.
- Remsen Jr, J. V., and S. K. Robinson (1990). A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats. *Studies in Avian Biology* 13:144–160.
- Ryan, P. G., C. L. Moloney, and J. Hudon (1994). Color Variation and Hybridization among *Nesospiza* Buntings on Inaccessible Island, Tristan da Cunha. *The Auk* 111:314–327.
- Savory, C. J. (1977). The Food of Red Grouse Chicks *Lagopus L. Scoticus*. *Ibis* 119:1–9.
- Selander, R. K. (1966). Sexual dimorphism and differential niche utilization in birds. *The Condor* 68:113–151.
- Shannon, C. E. (1948). A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal* 27: 379–423.
- Shine, R. (1989). Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Quarterly Review of Biology*. 64:419–461.

- Silva, A. M., and C. Melo (2011). Frugivory and seed dispersal by the Helmeted Manakin (*Antilophia galeata*) in forests of Brazilian Cerrado. *Ornitologia Neotropical* 22:69–77.
- Slagsvold, T., and J. T. Lifjeld (1985). Variation in plumage colour of the Great tit *Parus major* in relation to habitat, season and food. *Journal of Zoology* 206:321–328.
- Snow, D. W. (1962). A field study of the Black-and- white Manakin, *Manacus manacus*, in Trinidad, W. I. *Zoologica* 47:65-104.
- Snow, D. W. (1971). Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* 113:194–202.
- Taylor, M. F. J., K. F. Suckling, and J. J. Rachlinski (2005). The Effectiveness of the Endangered Species Act: A Quantitative Analysis. *BioScience* 55:360–367.
- Théry, M. (1992). The evolution of leks through female choice: differential clustering and space utilization in six sympatric manakins. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30:227–237.
- Thommen, H. (1971). Metabolism. In *Carotenoids* (O. Isler, editor). Basel, Switzerland, Birkhauser Verlag 637-668.
- Venter, O., N. N. Brodeur, L. Nemiroff, B. Belland, I. J. Dolinsek, and J. W. A. Grant (2006). Threats to Endangered Species in Canada. *BioScience* 56:903–910
- Wallace, A. R. (1889). *Darwinism*. Macmillan, London.
- Wheelwright, N. T., and C. H. Janson (1985). Colors of fruit displays of bird-dispersed plants in two tropical forests. *American Naturalist* 126: 777–799.
- Wilcove, D. S., D. Rothstein, J. Dubow, A. Phillips, and E. Losos (1998). Quantifying Threats to Imperiled Species in the United States. *BioScience* 48:607–615.

Capítulo 3

Variação nos caracteres secundários de machos de *Antilophia bokermanni*, e sua relação com sucesso reprodutivo

INTRODUÇÃO

No século XIX a função e a evolução de características extravagantes, geralmente dos machos, foram tema de famosas discussões entre Charles Darwin e Alfred Wallace, que diferiam quanto às ideias de como tais características teriam surgido (Darwin 1871, Wallace 1895). Foi Ronald Fisher (1915, 1930) que, com a teoria de potencialização (*runaway selection hypothesis*), forneceu novas explicações para a origem de tais características e reconciliou os pontos de vista desses grandes naturalistas. A proposta de Fisher era, resumidamente, que existiam duas etapas no processo de evolução de características extravagantes: primeiro existiria uma variação genética embasando os traços dos machos, e que aqueles com um traço ligeiramente mais extravagante (e.g., uma cauda um pouco maior), teriam uma pequena vantagem em termos de sobrevivência. A segunda etapa diz respeito à preferência das fêmeas, que por sua vez, possuiriam uma variação genética na propensão de acasalarem-se com machos com traços de extravagância variados. Assim, fêmeas que preferissem machos mais extravagantes produziriam uma prole com uma sobrevivência ligeiramente maior. Então, os alelos codificando traços mais extravagantes tornariam-se mais frequentes na população, tal qual os alelos codificando a preferência das fêmeas por esses traços, potenciando o processo.

Muitos autores mostraram através de modelos teóricos que o processo *runaway* proposto por Fisher (1915) realmente pode ocorrer (Donald 1973, Lande 1981, Kirkpatrick 1982, Bailey & Moore 2012, Chandler et al. 2013). No entanto, alguns pesquisadores não estavam satisfeitos com o efeito disgênico da escolha da fêmea e buscaram explicações em um contexto onde a escolha poderia levar as fêmeas a copularem com machos de maior aptidão (Smith 1976). Desta forma surgiram hipóteses alternativas para a origem dos

caracteres sexuais secundários dos machos. O princípio do *handicap* (ou desvantagem), defendido por Zahavi (1975), é o mais discutido. Esse princípio propõe que as preferências das fêmeas evoluem para permitir que estas se acasalem com machos de maior qualidade, e a escolha de machos com traços mais extravagantes, no entanto desvantajosos (em termos de sobrevivência) para os machos, ocorreria porque funcionariam como indicadores de boa saúde e vigor, também chamado por Andersson (1994) de mecanismos indicadores. Isso alude à existência de genes associados à boa qualidade dos indivíduos, ou “bons genes”. Assim, apenas machos de melhor qualidade (e.g., mais saudáveis), seriam capazes de exibir traços energeticamente custosos, que parecem não ser adaptativos no contexto da seleção natural. Tal qual o processo *runaway*, o princípio do *handicap* tanto tem sido criticado quanto elogiado (Smith 1976; 1985, Kirkpatrick 1986, Pomiankowski 1987, Grafen 1990, Yang et al. 2013, Hodges-Simeon et al. 2014, Moore et al. 2015).

Hamilton e Zuk (1982) propuseram algumas modificações na teoria de Zahavi (1975). Eles sugeriram que adaptações em populações animais evoluem de forma cíclica em resposta aos parasitas, e que a variação na extravagância das características dos machos seria mediada por tais parasitas ou patógenos. Assim, machos livres de infecções ou infestações exibiriam características comportamentais mais vigorosas (e.g., *display*, canto, vôo) ou possuiriam plumagens mais brilhantes, por exemplo. Sugeriram ainda, que se a resistência a parasitas fosse hereditária, fêmeas que optassem por tais machos teriam uma prole com maior aptidão. Esse modelo assume que: (1) a expressão de características sexuais secundárias nos machos depende da sua saúde e vigor; (2) hospedeiros co-evoluem com seus parasitas gerando uma hereditariedade da resistência a esses parasitas; e (3) existe

um efeito negativo da presença do parasita sobre a viabilidade do hospedeiro (Møller 1990).

Inúmeros estudos têm sido realizados no intuito de explicar se, de fato, esses traços dos machos estão relacionados com sua qualidade e saúde, e muitas divergências tem sido encontradas (Borgia & Collis 1989, Endler & Lyles 1989, Møller 1990, Clayton 1991, Weatherhead et al. 1991, Poulin & Vickery 1996, von Schantz et al. 1996, Hamilton & Poulin 1997, Costa & Macedo 2005, Vas et al. 2011, Pölkki et al. 2012, Marzal et al. 2013, Molnár et al. 2013). Tal princípio não parece funcionar de maneira igual para todos os traços, nem para todas as espécies (Kirkpatrick 1986, Clayton 1991, Pröhl et al. 2013). Por isso é necessário primeiramente encontrar quais traços, caso existam, estariam relacionados com a saúde e vigor do macho, assim como quais parâmetros de saúde ou boa qualidade poderiam estar associados a esses traços (Drury 2010).

É reconhecido que doenças parasitárias afetam negativamente o desenvolvimento e a qualidade dos caracteres sexuais secundários. Sabe-se também que altos níveis de testosterona, necessários para a produção e manutenção de traços exagerados, suprimem o sistema imune (Folstad & Karter 1992), permitindo apenas aos machos livres (ou com menores taxas) de parasitas e infecções possuírem tais características extravagantes. A convergência das propostas de Folstad & Karter (1992) e de Hamilton e Zuk (1982) com a teoria do *handicap* de Zahavi (1975) sugere que a exuberância de características sexuais secundárias seja uma boa indicadora da saúde do macho que as exhibe (Drury 2010). Para as aves, a coloração das penas, a complexidade do canto, o investimento no cuidado parental e a condição corporal são caracteres reconhecidamente associados à qualidade da saúde dos

machos (Shutler & Weatherhead 1990, Garamszegi 2004, Carvalho et al. 2007, Gil et al. 2007, Marzal et al. 2013).

Aves da Família Pipridae são excelentes modelos para testar tais teorias, devido ao grande dimorfismo sexual, e à exuberância e complexidade na coloração e nos *displays* exibidos pelos machos (Prum 1998, Anciães & Prum 2008). A Família Pipridae destaca-se não só pela exuberância das características sexuais secundárias como também pelo fato de ter um sistema de acasalamento poligâmico, na forma de leks. O presente trabalho focou uma das espécies dessa família, *Antilophia bokermanni*, com o intuito de examinar sua biologia reprodutiva e comportamento. Na Introdução Geral à tese apresento informações mais detalhadas acerca da espécie de estudo.

O gênero *Antilophia* é o único entre os piprideos que não exhibe *displays* elaborados de corte, sendo que as duas espécies do gênero são classificadas como monogâmicas, diferentemente das outras espécies da família (Prum 1994, 1998, Marini & Cavalcanti 1992). Contudo, machos de *A. bokermanni* possuem uma plumagem de coloração extravagante para uma espécie tida como monogâmica e que habita a mata úmida: branca, grená e preta, diferente das fêmeas que são verde oliva (Coelho & Silva 1998). Ainda, os machos possuem uma vocalização bastante chamativa e frequente, especialmente durante o período reprodutivo, além de um repertório variado (Girão & Souto 2005, Gaiotti observação pessoal).

Tais caracteres sexuais secundários, na sua vasta maioria, não são produzidos através de seleção natural (Lande 1981, Kirkpatrick 1982, Frazee & Masly 2015, Gordon et al. 2015). Assim, esse estudo teve por objetivo avaliar se a variação nos caracteres sexuais secundários em machos de *A. bokermanni* está relacionada com uma melhor condição

física destes, ou seja, se as características são sinais honestos de qualidade e se os machos com características mais acentuadas/complexas, por sua vez, são favorecidos pelas fêmeas, tendo assim um maior sucesso reprodutivo. Esperamos, também, que machos com melhores condições corporais possuam maiores territórios reprodutivos.

No contexto do exposto acima, testamos nesse trabalho as seguintes hipóteses: (1) machos com melhor condição corporal (maior índice da relação peso e comprimento do tarso) apresentam melhor condição imunológica; (2) machos com melhor condição corporal (maior índice da relação peso e comprimento do tarso) e/ou melhor condição imunológica exibem caracteres sexuais secundários mais extravagantes (plumagem e vocalização) e possuem territórios reprodutivos maiores; e (3) a qualidade do macho, seja através de condição corporal, extravagância dos caracteres sexuais secundários ou maior território, está relacionada com seu sucesso reprodutivo.

MÉTODOS

O Capítulo 1 traz parte da descrição metodológica que foi utilizada também no estudo descrito no presente capítulo, e portanto não repetida aqui. Tais metodologias se referem à:

Captura e marcação dos indivíduos

Territórios reprodutivos

ÍNDICE DE CONDIÇÃO CORPORAL

Todos os machos adultos capturados tiveram as medidas morfométricas tomadas com paquímetro bem como seu peso mensurado com balança de mola, como descrito nos métodos no capítulo 1. A idade dos machos foi determinada através da coloração da plumagem, onde machos com plumagem adulta completa (sem a presença de penas verdes)

foram considerados adultos, machos que apresentaram partes da plumagem verde foram considerados sub-adultos e machos totalmente verdes (que tiveram o sexo determinado através de sexagem genética) foram considerados jovens. Usando a razão entre o peso e o comprimento do tarso, foi calculado o índice de condição corporal dos indivíduos ($ICC = \text{peso}/\text{tarso}$) onde altos valores indicam indivíduos mais pesados com relação ao tamanho, ou seja, com melhores condições corporais no que se refere à reservas energéticas lipídicas. Esse método é considerado uma boa medida de saúde e tamanho do macho, quando as duas medidas, peso e tarso, não estão correlacionadas, como no caso do presente estudo (coeficiente da correlação de Pearson: $r = 0,27$; $p = 0,10$), uma vez que reflete de forma independente peso e comprimento (Peig & Green 2009).

COLETA E ANÁLISE DA PLUMAGEM

Para todos os machos adultos, foram registradas (com paquímetro 0,01mm de precisão) as medidas do comprimento do manto (da extremidade do topete até a extremidade do manto), e do comprimento do topete (da base da pena frontal até a ponta do topete). Foram coletadas 4 a 7 penas do topete (vermelhas), 4 a 7 do manto (vermelhas), 3 a 6 penas do dorso (brancas) e 3 a 6 penas do ventre (brancas). As penas foram fixadas com fita crepe em papel cartão (Figura 1), embaladas em envelopes de papel alumínio com identificação do indivíduo, os quais foram mantidos longe da umidade e da luz para posterior espectrofotometria das penas. A medição da coloração das penas foi realizada com espectrofotômetro Ocean Optics® USB4000 com uma fonte de luz de xenônio pulsante PX-2 (Ocean Optics, Dunedin, Florida), que permite a iluminação no espectro ultra-violeta e no espectro visível para humanos (250-750nm).

Para cada grupo de penas (topete, manto, dorso e ventre), foi avaliado o total de luz refletido pelas penas através da medida de brilho (reflectância média, B2), a cor através da

matiz (comprimento de onda com máxima reflectância, H2), o contraste (diferença entre as reflectâncias máxima e mínima, S6), e a pureza da cor (croma) através da saturação (razão entre a soma da reflectância em um determinado espectro de cor e a reflectância total: UV-Croma para as penas brancas e S1.vermelho para penas vermelhas). Para essas análises, foi utilizado o programa SpectraSuite®. As leituras das medidas de reflectância das penas foram obtidas posicionando a fibra óptica apenas no ângulo de 90° em relação à pena, por não se tratarem de penas com coloração iridescente. Para cada conjunto de penas foram feitas três medidas em locais aleatórios nas penas, e computada a média para cada conjunto de medições. As medidas de coloração das penas do topete dos machos foram desconsideradas nas análises das hipóteses 2 e 3, devido ao pequeno tamanho amostral para machos que defenderam território (Hipótese 2) e/ou produziram prole (Hipótese 3). Essas medidas foram utilizadas apenas para fins descritivos das curvas de reflectância.



Figura 1- Penas coletadas de um macho de *Antilophia bokermanni* preparadas para medição no espectrofotômetro.

GRAVAÇÃO E ANÁLISE DO CANTO

As gravações dos cantos dos indivíduos foram realizadas entre as 1100h e 1300h, horário de maior atividade vocal de *A. bokermanni* (Girão & Souto 2005, Gaiotti observação pessoal). Sempre que avistado um indivíduo macho adulto anilhado, vocalizando, foi iniciada a gravação a partir do início do próximo canto, com um gravador digital Marantz PMD 661® e microfone unidirecional Sennheiser K6®. Todas as amostras de canto tiveram duração mínima de cinco minutos. As gravações foram analisadas no programa RavenPro 1.4® (Bioacustics Research Program 2011).

Para as análises acústicas do canto foram utilizadas cinco amostras de cantos completos (ver descrição abaixo), sendo selecionados os cantos mais limpos (com menos ruído) e de melhor qualidade (gravados mais próximos aos indivíduos). Para os cantos completos foram medidos os seguintes parâmetros acústicos (Smith et al. 2013): duração do canto (segundos), banda de frequência 90% (Hz), frequência 5% (Hz), frequência 95% (Hz), pico de frequência (Hz), delta time (s) e entropia média (Hz). A complexidade do canto também foi avaliada, uma vez que foi observado que machos podem realizar mais de um tipo de som. A complexidade foi quantificada com base no número total de cada tipo de canto emitido pelo macho durante o intervalo de 5 minutos de gravação. Os tipos de cantos existentes foram determinados após serem escutadas todas as gravações realizadas em campo, em conjunto com os registros observados enquanto em campo (quando não era possível gravar, mas foi registrado um novo tipo de canto). Para caracterizar diferentes categorias de canto, consideramos o número e tipo (aspecto) de sílabas presentes, e para classificar como um novo tipo de canto, deveria soar diferente. Por exemplo, cantos incompletos apresentam sílabas similares às de cantos completos, porém em números

diferentes e o final do canto incompleto é diferente do canto completo, faltando sílabas de finalização, por isso denominamos tal vocalização de canto incompleto. Os sonogramas, gráficos representativos que mostram a distribuição de frequências dos cantos registrados para *A. bokermanni*, encontram-se nos resultados.

COLETA DE SANGUE E IMUNOLOGIA

As amostras de sangue dos indivíduos foram coletadas por meio de uma punção com agulha na veia ulnar como descrito no capítulo 1. Parte do sangue coletado foi utilizado para produzir um esfregaço sanguíneo no intuito de gerar um perfil imunológico dos machos, com a quantificação de células do sistema imune (i.e., bastonetes, heterófilos, eosinófilos, linfócitos e monócitos). Os esfregaços foram feitos em lâminas de microscopia, fixados com metanol 10% e corados com Giemsa para posterior análise laboratorial com o método de contagem diferencial de leucócitos através de coloração pelo panócito.

As análises laboratoriais foram realizadas pelo Laboratório Veterinário Santé, em Brasília, DF, Brasil (<http://www.santelaboratorio.com.br/>). Uma análise de correlação foi efetuada entre frequências das células do sistema imune e as medidas de condição corporal dos machos para verificar se esses dois parâmetros estariam associados.

EXTRAÇÃO DE DNA E ANÁLISES MOLECULARES DE PATERNIDADE

Para a obtenção do DNA das amostras de sangue foi utilizado o protocolo de extração QIAGEN® para tecidos, uma vez que o armazenamento do sangue ocorreu em etanol 99%, coagulando-o rapidamente e tornando-o sólido como um tecido. Foram utilizados 15 pares de microsátélites polimórficos para as análises de paternidade. Todos os *primers* utilizados foram previamente desenvolvidos a partir de dados da literatura (tabela 1). Dez dos *primers* utilizados foram desenvolvidos para outras espécies de piprídeos, no entanto, se mostraram eficazes (polimórficos) para *A. bokermanni* no presente estudo

(tabela 2). Cinco destes primers foram desenvolvidos especificamente para *Antilophia* spp. (Souza et al. in prep.) (tabela 1). Os microsatélites foram rearranjados em grupos de quatro para possibilitar múltiplas PCR (*Polymerase Chain Reaction*). As PCR's foram realizadas com o kit QIAGEN® Multiplex PCR, e as condições de cada reação foram adaptadas para cada conjunto de microsatélites, de acordo com o tamanho dos marcadores e temperatura de anelamento necessárias para a eficácia da PCR. Todas as extrações de DNA e reações de PCR foram realizadas no Fuller Lab de biologia molecular do Cornell Lab of Ornithology, Cornell University, EUA.

Cada reação de PCR conteve 5 µl de QIAGEN® *Type it master mix kit*, 1 µl do mix de primers, 1,4 µl de água e 2 µl de DNA. Para cada mix de primers foram preparadas soluções de 500 µl da seguinte maneira: foram adicionados 10 µl de cada primer (5'-3' e 3'-5') (quando haviam quatro primers no mix) e 420 µl de solução tampão TE. Quando havia menos primers no *mix* (para casos de primers que tiveram temperatura de anelamento diferentes), a solução teve o volume de TE ajustado para que o produto final fosse 500 µl. O DNA foi amplificado nas reações de PCR através de ciclos termais de acordo com o protocolo para o *Type it* microsatélite *PCR Kit* da QIAGEN®, modificando-se apenas as temperaturas de anelamento (TA) de acordo com a característica (sequência) de cada primer (tabela 1). Para os pares de primers que possuíram TA de 58 °C o tempo final de extensão foi prolongado para 3 minutos (ao invés dos 30 segundos do protocolo) para maior eficácia da reação. Os produtos da PCR foram genotipados na *Cornell University Biotechnology Resource Center (BRC)* utilizando *3730xl DNA analyzer* (Applied Biosystems) e *GeneScan-500 LIZ* (Applied Biosystems) como padronizador de tamanho molecular.

Foi utilizado o programa Geneious 8.1.5 (Kearse et al. 2012) para determinar os picos de cada microsatélite, através do tamanho do fragmento de cada alelo para cada locus, onde cada pico corresponde a um alelo de determinado tamanho. Os resultados gerados no Geneious foram então utilizados para as análises de paternidade no programa Cervus 3.0.0 (Kalinowski et al. 2007). Utilizamos a verossimilhança entre os alelos (LOD score) dos indivíduos, com o nível de confiança de 95% (restrita) e 90% (relaxada) sendo utilizados apenas os valores acima da confiança restrita (exceto para um caso onde o macho com maior LOD era o macho do par social, onde foi então aceita a confiança de 80%). A maior verossimilhança é calculada através da probabilidade de um pai candidato ser o verdadeiro pai, dividido pela probabilidade de que ele não o seja. Os valores de LOD no Cervus foram gerados com base nos seguintes parâmetros: 1) 10000 simulações de genótipos de ninhegos, 2) número de machos (pais candidatos), 3) proporção de alelos assinados, 4) proporção de machos amostrados na população (85%), e 5) mínimo desejado de alelos compatíveis entre pais e filhotes (modificado para 7). Primeiramente foram feitas análises de frequência de alelos, onde se identificou a presença e proporção de alelos nulos e heterozigosidade (tabela 2).

As simulações de paternidade foram feitas para filhotes onde se sabia quem era a mãe, através de observações no campo, e para filhotes onde não se conhecia a mãe, com o intuito de verificar se nesse último caso ela teria sido amostrada, mesmo não tendo sido identificada no campo. Para as análises de parentesco foram utilizadas as opções “all parents” e “joint LOD score”. A maternidade também foi confirmada para os ninhegos onde se conhecia a mãe, utilizando-se o mesmo processo usado para confirmar a paternidade, porém para maternidade, sendo que utilizamos o parâmetro de 70% como a

proporção de fêmeas amostradas na população. Quando a maternidade foi confirmada as mães foram incluídas nas análises de paternidade.

Tabela 1. Descrição dos 15 pares de *primers* utilizados nas análises de microsatélite, suas respectivas temperaturas de anelamento (TA) e referências bibliográficas.

Locus	Sequência (5'-3')	TA(°C)	Referência
Chiro10	F:CGAGTTTTCCCAGTCACGACGGAGGGATAGT GGGCAAGAT R:CTTTCTGGAGTTCTTTCCATGC	51	Duval et al. 2007
Chiro4	F:CGAGTTTTCCCAGTCACGACACACTGGCTAC ACCAGTCAATC R:ATTGCATTCTTCACTGCTCAAG	51	Duval et al. 2007
Chiro5	F:CGAGTTTTCCCAGTCACGACTGAGAGGCAGA AAATATTCCAG R:GATTAGATCTTCATCCTGAGAGT	51	Duval et al. 2007
Chiro8	F:CGAGTTTTCCCAGTCACGACTTGTACAGACA ATCACATCTACCTC R:TGACAATGTGGGTGTATGCAG	51	Duval et al. 2007
Chiro7	F:CGAGTTTTCCCAGTCACGACTCACCTTTCA GTTCTTTCTCC R:CACTGTCACATGCGTTTCATTAG	58	Duval et al. 2007
Chiro11	F:CGAGTTTTCCCAGTCACGACACAGCAAATGA CTGTCAAGAGG R:TGCACTAGCTGATGCTTACTGA	58	Duval et al. 2007
Chiro12	F:CGAGTTTTCCCAGTCACGACTGTCCCTTATTT GCCTTAGTGC R:GCTTCACTTGCAATACATGTCTATCT	58	Duval et al. 2007
Man 1	F:CGAGTTTTCCCAGTCACGACCAGCATCTATC TGTCTATCTGTCTG R:CGACAGGATAAACTCAAAAAGC	58	Piertney et al. 2002
Man 4	F:CGAGTTTTCCCAGTCACGACAGCATCTATCT GTCTATCTGTCTG R:GAGGAAAATAAAGCCCAGAAG	58	Piertney et al. 2002
Chir3-22	F:TGAAGTCCAGAGACAACAG R:GAACTAATGCAACTTCTGAG	58	Francisco et al. 2004
M7	F:ACCCATTGCTATTGGGAAAC R:CAGGACTGCCTTTTAGATGAGG	53	Souza et al. in prep
M9	F:GAGGAAGAGGAAGGGAAAAAGA R:AACAAGTCCCGTTCTCATGC	55	Souza et al. in prep
M10	F:ATTCTGGCTCAAGCAAAAAGC R:AACGTGCTAGAGTGGGTTGC	55	Souza et al. in prep
M12	F:TGCAAGGATGGACTGACTCTT R:CACTTTTTCAAGGGTTTCAAAT	55	Souza et al. in prep
M14	F:CTCATGCTAACTCAGCTGAC	53	Souza et al. in prep

Locus	Sequência (5'-3')	TA(°C)	Referência
	R:GGGAAAAGAAGAAAATATGGAAGA		

Tabela 2. Características dos 15 microssatélites amplificados em *Antilophia bokermanni* para os 359 indivíduos amostrados, utilizados nas análises de paternidade e maternidade no programa Cervus 3.0.3 (Kalinowski et al. 2007). Hobs: Heterozigosidade observada; Hexp: Heterozigosidade esperada; NE-1P: probabilidade de exclusão para um pai ou mãe candidatos; NE-2P: probabilidade de exclusão para um candidato dado o genótipo da mãe (para filhotes com a maternidade confirmada); P(HW): probabilidade do equilíbrio de Hardy-Weinberg e FN: frequência de alelos nulos.

Locus	N alelos	Hobs	Hexp	NE-1P	NE-2P	P (HW)	FN
Chiro5	4	0.621	0.564	0.833	0.677	0.002	-0.0550
Chiro4	8	0.710	0.726	0.673	0.492	0.410	0.0153
Chiro10	5	0.474	0.447	0.895	0.754	0.340	-0.0290
Chiro8	4	0.630	0.532	0.851	0.697	0.000	-0.1039
Chiro12	5	0.643	0.635	0.780	0.623	0.5901	-0.0089
Chiro11	3	0.599	0.570	0.838	0.725	0.6339	-0.0239
Man4	6	0.691	0.702	0.709	0.532	0.7368	0.0066
Man1	6	0.727	0.710	0.699	0.521	0.3197	-0.0160
Chr3-22	3	0.284	0.295	0.956	0.864	0.8266	0.0128
Chiro7	7	0.730	0.728	0.675	0.497	0.006	-0.0023
M7	2	0.485	0.497	0.877	0.813	0.6966	0.0118
M9	5	0.752	0.731	0.685	0.512	0.5319	-0.0152
M10	2	0.382	0.404	0.919	0.839	0.3497	0.0274
M12	2	0.474	0.461	0.894	0.823	0.6702	-0.0140
M14	5	0.747	0.732	0.684	0.510	0.6940	-0.0107

SUCESSO REPRODUTIVO

O sucesso reprodutivo dos machos de *A. bokermanni* foi quantificado a partir do número de ninhegos com paternidade genética confirmada para cada macho. No entanto, para as análises estatísticas não foi possível utilizar o número de ninhegos atribuídos a cada macho diretamente como um parâmetro, devido a essa distribuição numérica ser muito variável (apenas 2 machos geraram 2 ninhegos, 1 gerou 5 ninhegos e 57 apenas 1 ninhego). Desta forma, optou-se por utilizar o sucesso reprodutivo como uma variável binária: 0

(quando o macho não foi pai biológico de nenhum ninhego) ou 1 (quando o macho foi pai biológico de pelo menos um ninhego).

ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Utilizamos análises de Pearson para avaliar a correlação entre o índice de condição corporal dos machos e a contagem de células do sistema imune (hipótese 1). Na avaliação da hipótese 2, realizamos uma análise de correlação entre os caracteres sexuais secundários dos machos (variáveis explicativas) e o índice de condição corporal (variável resposta). Para os machos que defenderam território, verificamos também se o tamanho dos territórios está relacionado com o índice de condição corporal.

Para avaliar a hipótese 3, onde testamos se os caracteres sexuais secundários de machos de *A. bokermanni* estão relacionados com seu sucesso reprodutivo, foi utilizada um modelo linear generalizado (distribuição do erro do tipo binomial) no programa R (R Development Core Team 2011). As análises foram separadas em dois grupos: machos com territórios reprodutivos e todos os machos, uma vez que machos que não foram observados defendendo territórios também tiveram a paternidade confirmada para alguns filhotes. Dentro de cada um desses grupos foi analisada a relação do sucesso reprodutivo com cada variável ou conjunto de variáveis, separadamente: (1) índice de condição corporal, e tamanho do território para o grupo dos machos com território, (2) coloração da plumagem branca do dorso, (3) coloração da plumagem vermelha do manto, (4) coloração da plumagem branca do ventre, (5) complexidade do canto, e (6) características acústicas do canto.

As análises foram realizadas separadamente (na forma de correlações) para cada conjunto de variáveis devido à grande diferença nos tamanhos amostrais de machos e características sexuais secundárias amostradas, não sendo possível a realização de um

modelo único incluindo todas as variáveis ao mesmo tempo. Por exemplo, para alguns machos foram coletadas amostras do canto mas não das penas, sendo que todas as variáveis foram amostradas em apenas seis machos (tabela 3). A idade dos machos foi incluída em todos os modelos como um valor fixo, exceto para modelos que incluíram a coloração da plumagem. O índice de condição corporal dos machos foi incluído como uma variável preditora contínua nos modelos que incluíram as variáveis de (2) a (6), listadas acima.

Tabela 3. Tamanhos amostrais para as variáveis analisadas para machos de *Antilophia bokermanni*, com referência às hipóteses testadas.

Variáveis	Tamanho amostral (N de machos)	
	Hipóteses 1 e 2	Hipótese 3
Índice de condição corporal	118	60
Coloração plumagem ventre	33	23
Coloração plumagem dorso	34	20
Coloração plumagem manto	32	25
Perfil imunológico	42	14
Tamanho território	32	32
Canto (complexidade e acústica)	21	21

Foram aplicadas análises dos componentes principais (PCA), separadamente, para as medidas de complexidade do canto (tabela 4), características acústicas do canto (tabela 5) e coloração da plumagem (tabela 6). As análises de PCA foram realizadas com o intuito de reduzir o número de variáveis preditoras e evitar colinearidade entre preditores nos modelos. Os componentes com auto-valores (eigenvalues) maiores que 1 (critério de Kaiser 1960), foram retidos para as demais análises. Em todos os casos, apenas os dois primeiros componentes foram utilizados e explicaram em média 76,88% da variação no conjunto original dos dados. Ainda, realizou-se testes de verossimilhança para a comparação entre modelos e avaliação da significância de cada variável preditora. Para comparações múltiplas, foi utilizado o comando `glht` do pacote *multcomp* no programa R (R Development CoreTeam 2011).

Tabela 4. Valores dos dois primeiros componentes (Comp.1 e Comp.2) resultantes das análises de componentes principais (PCA), para as variáveis de complexidade do canto de machos de *Antilophia bokermanni*.

Variável	Comp.1	Comp.2
Número de assobios	0.603	-0.137
Número de cantos completos	0.536	
Número de cantos incompletos	0.238	0.531
Número de duplos assobios	0.487	-0.430
Número de cantos dobrados	-0.233	-0.717

Tabela 5. Valores dos dois primeiros componentes (Comp.1 e Comp.2) resultantes das análises de componentes principais (PCA), para as variáveis dos componentes acústicos do canto de machos de *Antilophia bokermanni*.

Variáveis	Comp.1	Comp.2
Largura de Banda 90%	-0.461	0.374
Delta time (s)	-0.309	0.157
Pico de frequência	-0.479	
Entropia média		-0.759
Frequência 5%	-0.405	-0.489
Frequência 95%	-0.544	0.110

Tabela 6. Valores dos dois primeiros componentes (Comp.1 e Comp.2) resultantes das análises de componentes principais (PCA), para as variáveis de coloração da plumagem de machos de *Antilophia bokermanni*.

Variáveis	Comp.1	Comp.2
dorso.B2	0.563	-0.382
dorso.s1uv	-0.466	-0.467
dorso.S6	0.681	
dorso.H2	0.796	
manto.B2	0.680	0.128
manto.s1red	-0.429	-0.712
manto.S6	0.534	-0.506
manto.H2	-0.260	0.470
ventre.B2	0.632	0.406
ventre.s1red	-0.260	0.733
ventre.S6	0.703	
ventre.H2	-0.198	0.543

RESULTADOS

Foram capturados e anilhados 123 machos (85 adultos, 27 sub-adultos e 11 jovens), para os quais também foram coletadas amostras de sangue. Destes, 118 tiveram medidas morfométricas coletadas. Foram feitas gravações de cantos de 21 machos anilhados (identificados), dentre os 32 que também defenderam território. As penas foram analisadas para 53 machos (adultos apenas) e esfregaços de sangue de boa qualidade foram feitos para 42 machos.

CONDIÇÃO CORPORAL E IMUNOLOGIA

A média do índice de condição corporal dos machos ($ICC = \text{peso}/\text{tarso}$) foi de $0,91 \pm 0,006$, sendo que o macho com maior índice possuiu 1,08 e o menor 0,77. Foram analisadas lâminas com esfregaço de sangue de 42 machos adultos. A presença e a quantidade de cada categoria celular do sistema imune variou entre indivíduos, no entanto, em nenhum macho adulto foram encontrados bastonetes e eosinófilos, apenas heterófilos, linfócitos e monócitos (Anexo 1).

PLUMAGEM

Foram analisadas penas de 53 machos adultos. No Anexo 2, estão listados, individualmente, os valores médios (a partir das 3 medidas de conjuntos de penas) por parte do corpo de onde a pena foi coletada para as variáveis: brilho (B2), croma (S1.UV para penas brancas e S1.Red para as vermelhas), contraste (S6) e matiz (H2). As curvas de reflectância foram produzidas para as plumagens de diferentes partes do corpo para a população de machos amostrados (Figura 2).

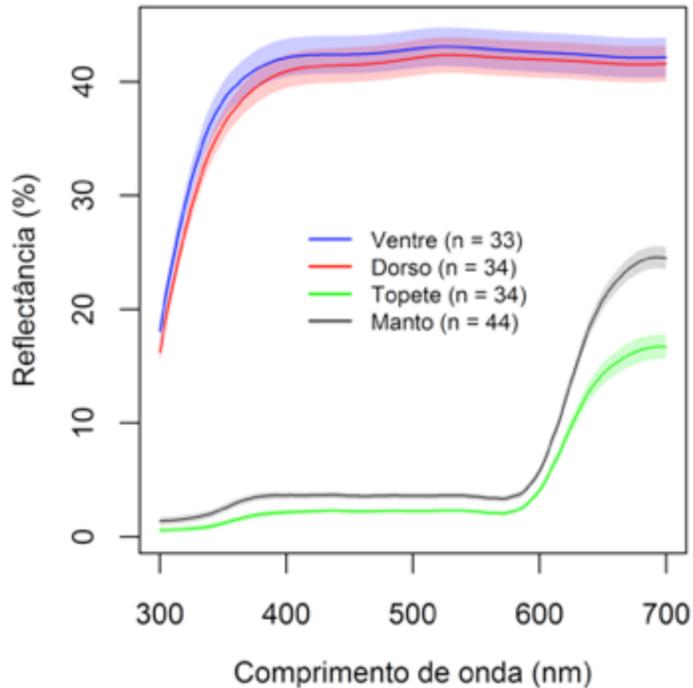


Figura 2- Curvas de reflectância das cores de plumagem de cada parte do corpo (ventre, dorso, topete, manto) dos machos de *Antilophia bokermanni* amostrados durante duas estações reprodutivas (2013/2014 e 2014/2015) na Chapada do Araripe-CE.

CANTO

Foram gravados os cantos de 21 machos que estabeleceram territórios reprodutivos em uma ou mais estações reprodutivas. Foram registrados seis tipos diferentes de sons sendo estes classificados em: cantos completos (Figura 3), assobios (Figura 4), cantos parciais (Figura 5), chamados (Figura 6), duplo assobios (Figura 7) e canto dobrado (Figura 8). Em relação às características acústicas dos cantos completos (Figura 3), as medidas médias para os 21 indivíduos analisados foram: duração do canto 90% (segundos): $0,76 \pm 0,02$, banda de frequência 90% (Hz): $1131,7 \pm 37,0$; frequência 5% (Hz): $2357,2 \pm 18,23$; frequência 95% (Hz): $3488,9 \pm 42,82$; pico de frequência (Hz): $3068,75 \pm 53,90$; delta time (s): $0,947 \pm 0,02$ e entropia média (Hz): $2805,8 \pm 115,90$.

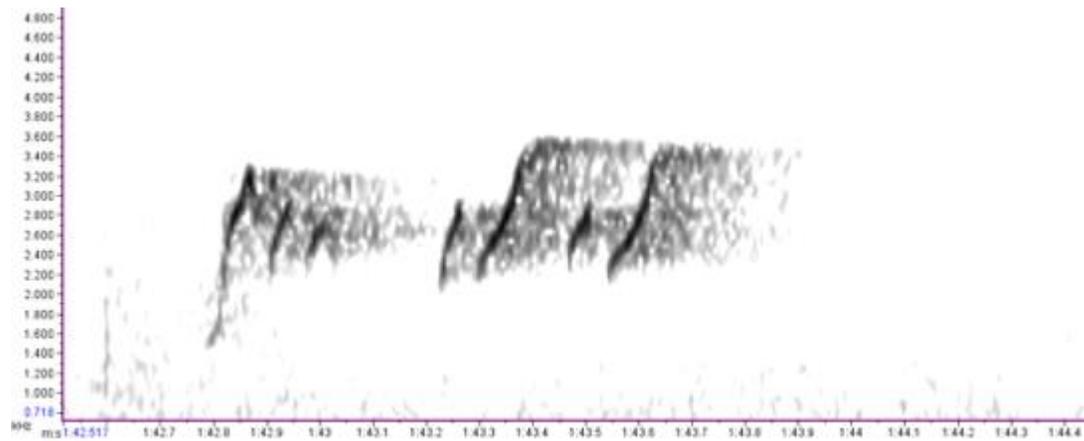


Figura 3- Espectrograma do canto completo de um indivíduo macho adulto de *Antilophia bokermanni*.

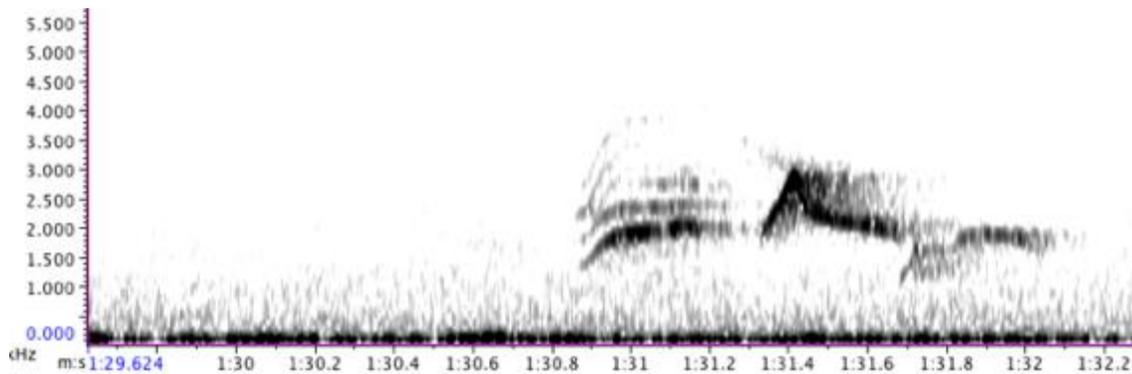


Figura 4- Espectrograma do assobio de um indivíduo macho adulto de *Antilophia bokermanni*.

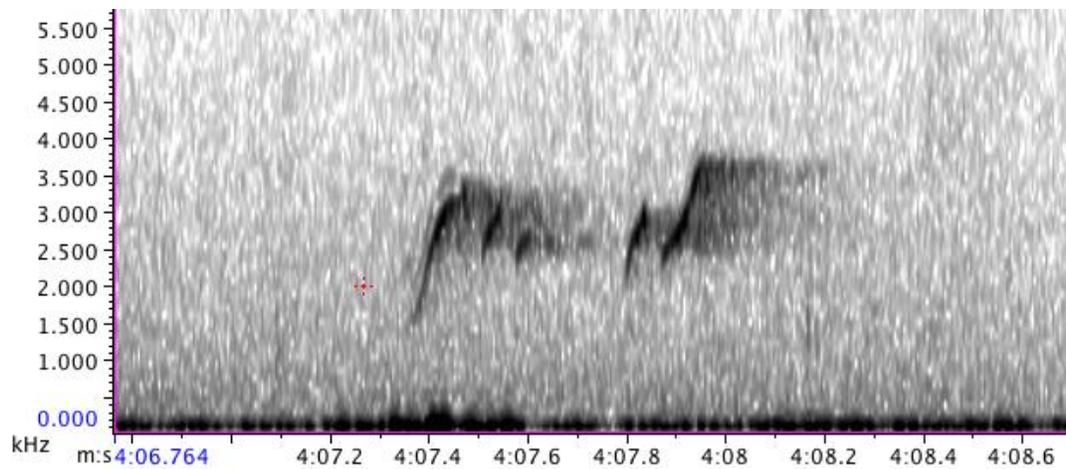


Figura 5- Espectrograma do canto parcial de um indivíduo macho adulto de *Antilophia bokermanni*.

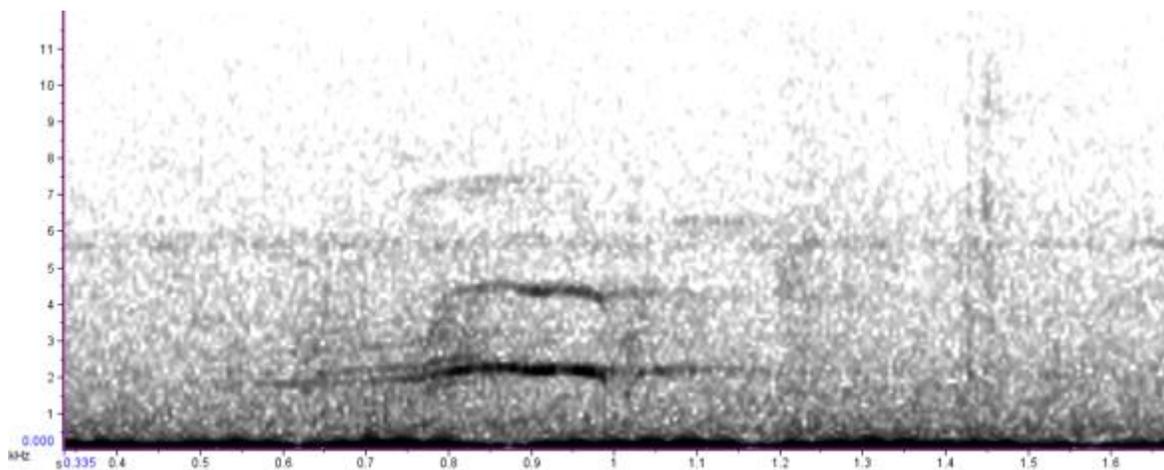


Figura 6- Espectrograma do chamado de um indivíduo macho adulto de *Antilophia bokermanni*.

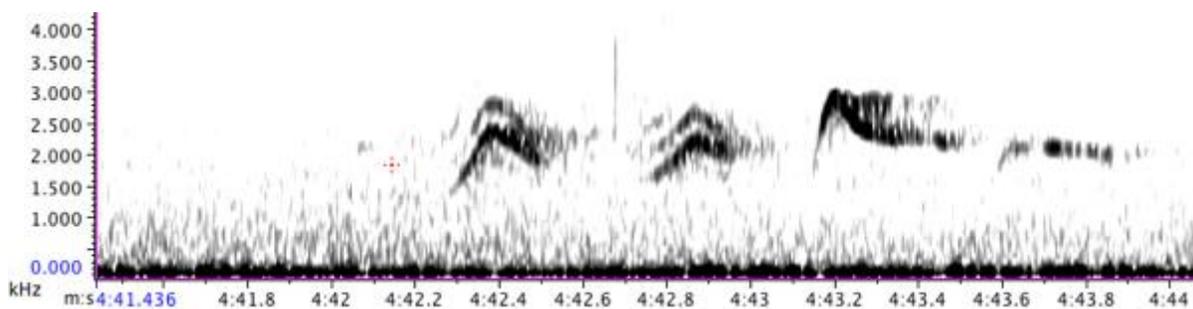


Figura 7- Espectrograma do assobio dobrado de um indivíduo macho adulto de *Antilophia bokermanni*.

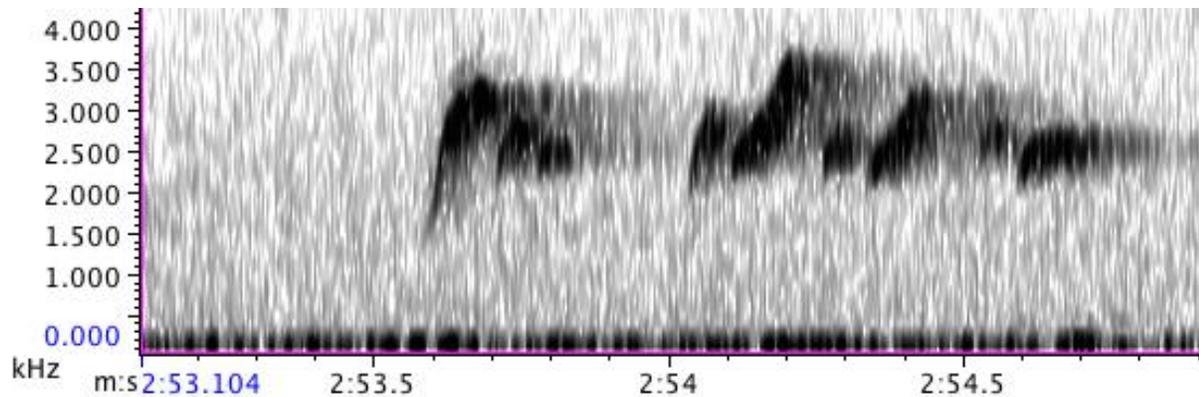


Figura 8- Espectrograma do canto dobrado de um indivíduo macho adulto de *Antilophia bokermanni*.

PATERNIDADE

Realizamos análises de paternidade para 60 machos adultos (machos que produziram filhotes, tendo ou não defendido território). Os resultados mostraram que 43 machos produziram um total de 57 ninhegos. Destes 43 machos, 28 não defenderam territórios reprodutivos e seus filhotes se encontravam em ninhos de outros machos, enquanto que 14 defenderam territórios reprodutivos e produziram filhotes, porém, não necessariamente dentro dos seus próprios territórios. Tivemos ainda 17 machos que possuíam territórios e ninhos, mas não produziram nenhum filhote. Ou seja, estes foram pais sociais mas perderam a paternidade genética nos seus próprios ninhos e não tiveram filhotes em ninhos alheios.

HIPÓTESE 1: O ÍNDICE DE CONDIÇÃO CORPORAL ESTÁ ASSOCIADO À CONDIÇÃO IMUNOLÓGICA?

Imunologia

Foi realizada uma análise de correlação entre os diferentes tipos de células do sistema imune com o índice de condição corporal (ICC) dos machos. Foi encontrada uma correlação positiva entre a quantidade de linfócitos e o ICC ($r = 0,465$; $p = 0,01$) (Figura 9)

e uma correlação negativa entre a quantidade de heterófilos e o ICC ($r = -0,47$; $p = 0,01$) (Figura 10). A quantidade de monócitos não está correlacionada com o ICC ($r = -0,03$; $p = 0,85$). Estes resultados indicam a existência de uma relação entre a condição corporal do macho, ou seja, peso proporcional ao tamanho esquelético do indivíduo, e seu perfil imunológico.

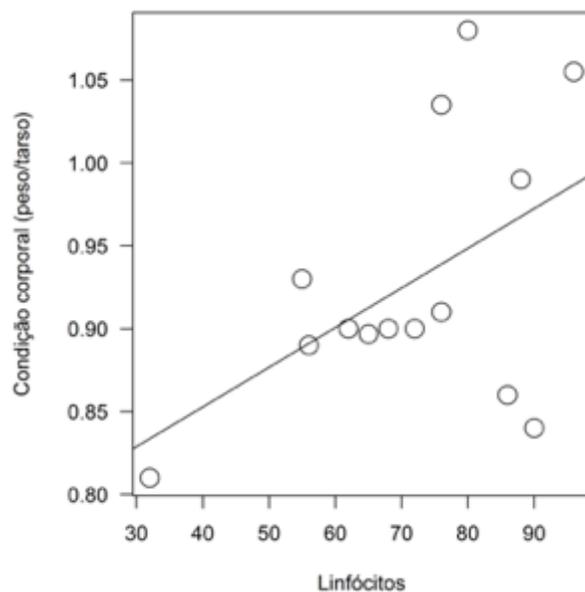


Figura 9 - Correlação entre o índice de condição corporal e a frequência de linfócitos em machos de *Antilophia bokermanni*.

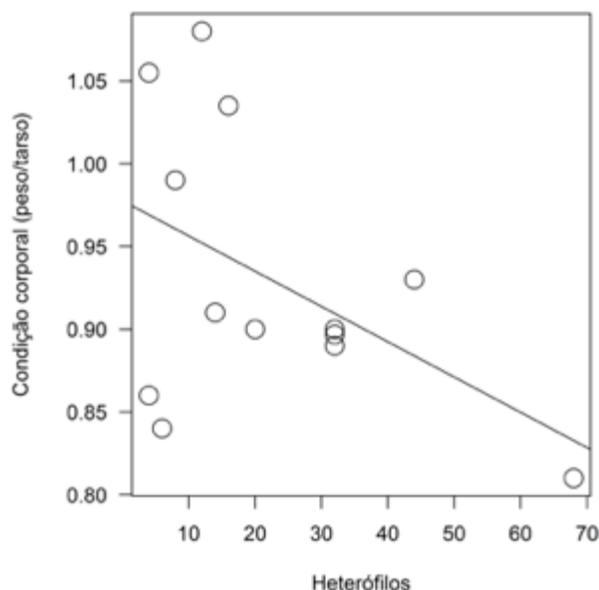


Figura 10 - Correlação entre o índice de condição corporal e a frequência de heterófilos em machos de *Antilophia bokermanni*.

HIPÓTESE 2: A QUALIDADE DO MACHO (ICC E CONDIÇÃO IMUNOLÓGICA) ESTÁ REFLETIDA NOS CARACTERES SEXUAIS SECUNDÁRIOS?

PLUMAGEM

Foi encontrada uma correlação positiva entre a reflectância de UV das penas brancas do dorso dos machos de *A. bokermanni* e o índice de condição corporal ($r = 0,71$; $p < 0,05$), indicando que machos com maiores reservas lipídicas para seus tamanhos refletem mais UV nas penas do dorso (Figura 11). Não foi encontrada correlação entre as outras medidas de coloração da plumagem e o índice de condição corporal dos machos. Nenhuma correlação foi encontrada entre as medidas de coloração das penas de machos adultos de *A. bokermanni* e o tamanho do território (para machos que estabeleceram território). Igualmente, nenhuma correlação foi encontrada entre plumagem e os diferentes tipos de células do sistema imune.

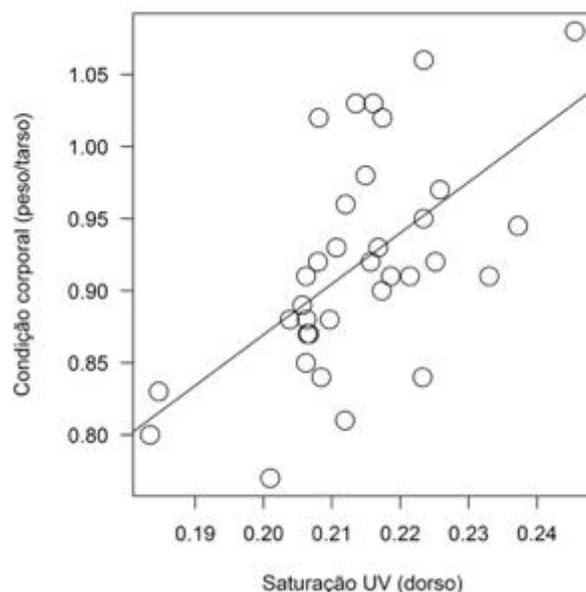


Figura 11 - Correlação entre o índice de condição corporal e a reflectância de ultravioleta (UV) na plumagem branca do dorso dos machos de *Antilophia bokermanni*.

CANTO (COMPLEXIDADE E MEDIDAS ACÚSTICAS)

Nenhuma correlação foi encontrada entre as medidas acústicas e de complexidade do canto de *A. bokermanni* com índices de condição corporal. Curiosamente, foi encontrada uma correlação negativa entre uma característica do canto, o delta time, e o tamanho do território, para machos que estabeleceram território ($r = -0,62$; $p = 0,01$). Ou seja, machos com cantos mais longos possuíam menores territórios. Também foi encontrado que o número de assobios duplos está positivamente correlacionado com a quantidade de heterófilos ($r = 0,9$; $p = 0,04$) e negativamente correlacionado com a quantidade de linfócitos ($r = -0,92$; $p = 0,03$). No entanto, devido ao baixo tamanho amostral ($N=5$) de machos que possuíam dados de canto e quantificação do sistema imune, estes resultados devem ser avaliados com cautela.

TAMANHO DO TERRITÓRIO

O tamanho do território não está correlacionado com o índice de condição corporal dos machos de *A. bokermanni* ($r = -0,1$; $p = 0,58$), nem com nenhum dos tipos de células do sistema imune.

HIPÓTESE 3: MACHOS DE MAIOR QUALIDADE (NA CONDIÇÃO CORPORAL, CARACTERES SEXUAIS SECUNDÁRIOS OU TERRITORIALIDADE) TEM MAIOR SUCESSO REPRODUTIVO?

Índice de Condição Corporal

Para os machos que foram observados defendendo território e que produziram filhotes, foi encontrada uma correlação positiva entre o sucesso reprodutivo e o índice de condição corporal, indicando que machos com melhores condições corporais apresentaram uma maior probabilidade de produzir filhotes ($\chi^2 = 5,38$, $p = 0,02$; $\beta = 1,08 \pm 0,54$) (Figura 12). Ainda para estes machos, o sucesso reprodutivo tendeu a ser positivamente correlacionado com o tamanho do território defendido ($\chi^2 = 3,12$, $p = 0,08$; $\beta = 0,72 \pm 0,44$), ou seja, machos com território maiores tendem a ter uma maior probabilidade de deixar descendentes (Figura 13).

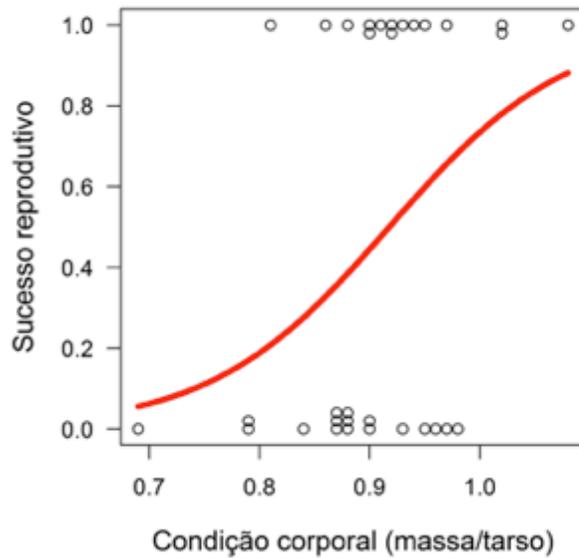


Figura 12 - Correlação entre o sucesso reprodutivo (probabilidade de um macho em produzir prole biológica) e o índice de condição corporal dos machos de *Antilophia bokermanni* que defenderam território. A curva em vermelho representa o modelo previsto por regressão logística simples.

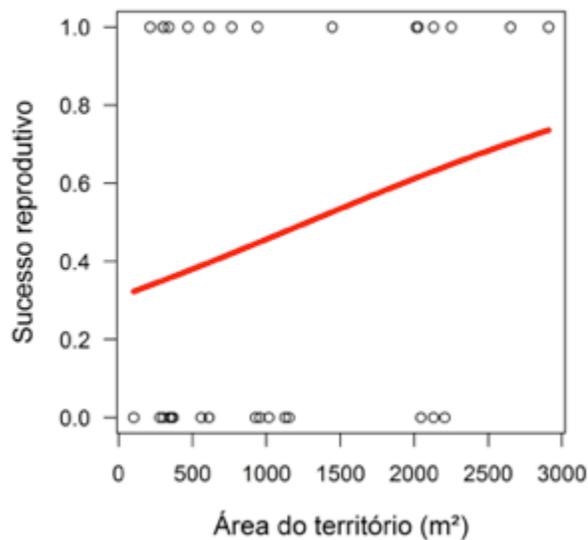


Figura 13 - Correlação entre o sucesso reprodutivo (probabilidade de um macho em produzir prole biológica) e o tamanho do território defendido por machos de *Antilophia bokermanni*. A reta em vermelho representa o modelo previsto por regressão linear simples.

Quando analisados todos os machos (com e sem territórios) também foi encontrada uma correlação positiva entre o sucesso reprodutivo e o índice de condição corporal ($\chi^2 = 7,03$, $p = 0,008$; $\beta = 0,88 \pm 0,37$) (Figura 14), mais uma vez demonstrando que o índice de condição corporal pode ser uma medida de qualidade dos machos de *A. bokermanni*.

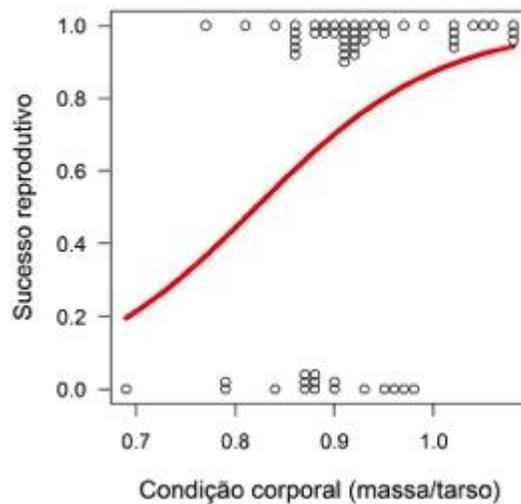


Figura 14 - Correlação entre o sucesso reprodutivo (probabilidade de um macho em produzir prole biológica) e a condição corporal dos machos (com e sem território) de *Antilophia bokermanni*. A curva em vermelho representa o modelo previsto por regressão logística simples.

Canto: Complexidade e Acústica

A probabilidade de um macho produzir filhotes também variou com a complexidade do canto (PC1, $p > 0,30$; PC2, $\chi^2 = 5,89$, $p = 0,015$; $\beta = -1,93 \pm 1,05$) (Figura 15). Note que na figura, os escores negativos se relacionam com um maior número de assobios, assobios duplos e cantos dobrados, enquanto os escores positivos se relacionam com número de cantos incompletos (ver tabela 4 nos métodos para scores da PCA). Desta forma, o número de assobios, o número de assobios duplos e o número de cantos dobrados foram

positivamente relacionados com o sucesso reprodutivo, enquanto que o número de cantos incompletos foi negativamente relacionado com o sucesso reprodutivo dos machos (tabela 4). As propriedades acústicas dos cantos completos dos machos não estão relacionadas com a probabilidade de um macho produzir filhotes (PC1, $\chi^2 = 2,24$, $p = 0,13$; PC2, $\chi^2 = 0,78$, $p = 0,38$). No entanto, após a seleção de modelos regressiva passo-a-passo, resultados mostram que a probabilidade de um macho possuir um filhote genético tende a ser positivamente relacionada com o primeiro componente (PC1, $\chi^2 = 3,60$, $p = 0,058$; $\beta = 1,23 \pm 0,83$) (Figura 16). Isso sugere que possivelmente o sucesso reprodutivo é maior em machos com cantos completos mais curtos (ou mais rápidos) e de baixa frequência (considerando a banda de frequência, frequência dominante, mínima e máxima) (tabela 5).

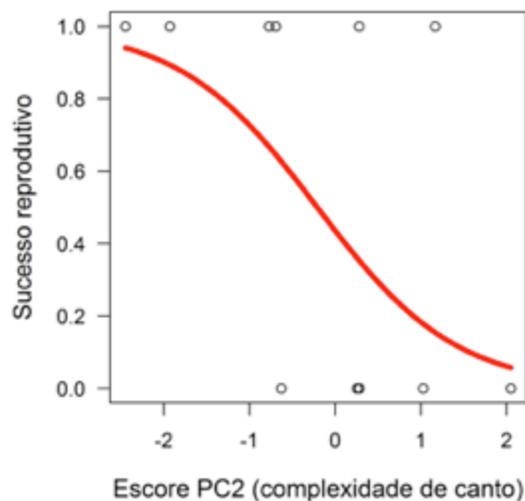


Figura 15 - Correlação entre o sucesso reprodutivo (probabilidade de um macho em produzir prole biológica) e a complexidade do canto (tamanho do repertório) dos machos de *Antilophia bokermanni*. A curva em vermelho representa o modelo previsto por regressão logística simples.

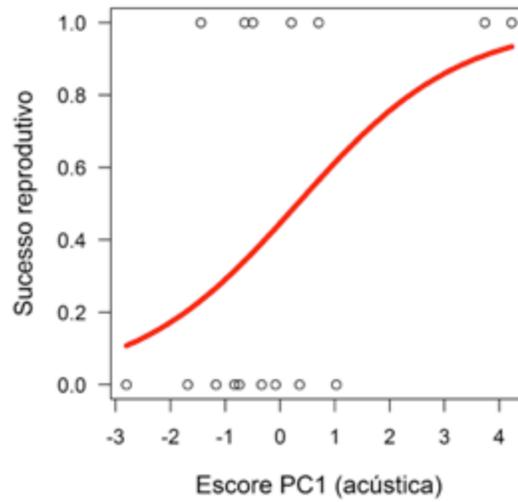


Figura 16 - Correlação entre o sucesso reprodutivo (probabilidade de um macho em produzir prole biológica) e as propriedades acústicas do canto dos machos de *Antilophia bokermanni*. A curva em vermelho representa o modelo previsto por regressão logística simples.

Coloração da Plumagem

O sucesso reprodutivo dos machos não variou com as medidas de coloração da plumagem do dorso: tanto para machos com território (PC1, $\chi^2 = 1,52$, $p = 0,22$; PC2, $\chi^2 = 1,22$, $p = 0,27$) quanto para todos os machos (PC1, $\chi^2 = 1,93$, $p = 0,16$; PC2, $\chi^2 = 2,37$, $p = 0,12$). O sucesso reprodutivo também não variou em relação à coloração do manto dos machos com território (PC1, $\chi^2 = 0,36$, $p = 0,55$; PC2, $\chi^2 = 1,05$, $p = 0,30$) ou quando analisados todos os machos (PC1, $\chi^2 = 0,04$, $p = 0,85$; PC2, $\chi^2 = 0,16$, $p = 0,69$). Quando analisados todos os machos, o sucesso reprodutivo não foi relacionado com a plumagem do ventre (PC1, $\chi^2 = 0,007$, $p = 0,93$; PC2, $\chi^2 = 0,48$, $p = 0,49$) (tabela 6). No entanto, quando analisados apenas os machos que defenderam território, pode-se observar uma tendência dos machos com plumagens do ventre menos brilhantes e menos saturadas no UV obterem

maior sucesso reprodutivo (PC1, $\chi^2 = 0,62$, $p = 0,43$; PC2, $\chi^2 = 3,83$, $p = 0,0502$. $\beta = -1,83 \pm 1,28$) (tabela 7).

Tabela 7. Resultados dos dois primeiros componentes (Comp.1 e Comp.2), das análises de componentes principais (PCA), para as variáveis da plumagem do ventre de machos de *Antilophia bokermanni* que defenderam território.

Variáveis	Comp.1	Comp.2
ventre.B2	0.556	0.466
ventre.Uvchroma	-0.435	0.528
ventre.S6	0.672	0.183
ventre.H2	-0.223	0.686

DISCUSSÃO

Segundo o princípio de *handicap*, apenas machos mais vigorosos e saudáveis seriam capazes de exibir ornamentos mais extravagantes, devido ao custo energético da produção e manutenção desses ornamentos, sendo estes então, indicadores honestos da qualidade dos machos (Zahavi 1975, Hamilton & Zuk 1982, Andersson 1994). Possivelmente, fêmeas teriam maior interesse por machos de maior qualidade, tanto pela possibilidade da herança genética de bons genes para seus filhotes quanto no que se refere ao investimento possível na defesa de recursos e cuidado parental (Lande 1981, Kirkpatrick 1982, Bailey & Moore 2012). Os resultados do presente estudo subsidiam tais possibilidades de forma bastante clara em vários aspectos.

Nossa primeira hipótese foi de que machos com melhores condições corporais, representadas aqui através de um índice que reflete o peso relativo ao tamanho esquelético, teriam um perfil imunológico melhor. Nossos resultados apontam que machos com maiores índices corporais tem uma quantidade maior de linfócitos e uma quantidade menor de heterófilos. Ou seja, existe uma relação entre condição corporal e perfil imunológico de

machos de *A. bokermanni*. Como se sabe, linfócitos são importantes células de defesa presentes em aves e possuem uma alta frequência em condições normais de saúde (20-50%) (Miesle 2011). Já a baixa frequência de linfócitos no sangue de aves está associada a infecções virais (Gross & Siegel 1983, VanCampen et al. 1989, Miesle 2011). Assim, a correlação positiva de abundância de linfócitos com o ICC dos machos de *A. bokermanni* sugere que este índice pode ser utilizado como uma medida indicativa de saúde imunológica dos machos. Além disso, a correlação negativa entre heterófilos e o ICC reforça a confiabilidade desse índice, visto que um dos primeiros sinais de doenças severas em aves é o grande aumento na frequência de heterófilos, podendo inclusive levar indivíduos à morte devido ao aumento da toxicidade no sangue que este tipo de célula ocasiona (Harmon 1998, Miesle 2011). A falta de correlação entre monócitos e ICC pode ser explicada pela baixa frequência dessa célula de defesa no sangue das aves (0-3%). No entanto, uma frequência maior que 10%, como apresentaram alguns indivíduos, pode ser um forte indicativo de doenças crônicas (Miesle 2011), podendo explicar o baixo ICC (valores abaixo da média) para a maioria desses indivíduos.

As predições intrínsecas à nossa segunda hipótese eram de que machos com melhores condições corporais e/ou de saúde imunológica exibiriam caracteres sexuais secundários de plumagem e vocalização mais extravagantes. Também consideramos a possibilidade destes machos terem maiores territórios. Os dados indicam que alguns caracteres sexuais secundários dos machos de *A. bokermanni* estão relacionados com o índice de condição corporal (ICC) e condição imunológica dos mesmos. Encontramos que a saturação de UV na plumagem branca do dorso tem relação positiva com o ICC dos machos, indicando que essa medida corporal pode estar associada positivamente tanto com

alguns ornamentos quanto com a saúde imunológica. Outros estudos com aves também mostram que a condição corporal de machos reflete aspectos de saúde, por exemplo, presença de parasitas, e pode refletir a qualidade de ornamentos tais como tamanho do repertório de canto, displays e plumagem (Nowicki et al. 2000, Doucet & Montgomerie 2003, Macedo et al 2012, Magalhães et al. 2014, Manica et al. 2016). Nossos resultados, portanto, também sustentam a premissa de que a condição corporal, aqui estimada pelo ICC, pode ser utilizada como um indicador da qualidade de alguns ornamentos e saúde dos machos da espécie estudada.

Enfatizamos o achado referente à reflectância de ultravioleta (UV) da plumagem do dorso de *A. bokermanni* estar positivamente correlacionada com o ICC. O ultravioleta é amplamente conhecido por ser um importante espectro de cor para aves, tanto na busca por alimentos (Burkhardt 1982, Probst et al. 2002, Rajchard 2009) quanto no contexto da seleção sexual (Bennett et al. 1996; 1997, Andersson & Amundsen 1997, Andersson et al. 1998, Johnsen et al. 1998, Hunt et al. 1998, 1999, Cuthill et al. 2000, Pearn et al. 2001, Arnold et al. 2002, Doucet et al. 2005). Inúmeros estudos com aves têm demonstrado a relação da reflexão de UV com a qualidade dos indivíduos (Keyser & Hill 1999, Siitari & Huhta 2002, Alonso-Alvarez et al. 2004, Doucet et al. 2005). Além disso, a presença de UV na plumagem pode ser custosa, com consequências negativas na sobrevivência dos indivíduos, uma vez que muitos predadores também podem visualizar tal espectro de luz (Andersson 1999). Assim, nossos resultados sugerem que machos em melhores condições podem produzir e manter plumagem com maiores graus de UV. Ou seja, o UV da plumagem do dorso pode ser um sinal honesto da qualidade de machos de *A. bokermanni*.

Os resultados discutidos acima mostram, portanto, que existe uma relação integrada entre condição corporal, saúde imunológica e produção de caracteres sexuais secundários, dessa forma em grande parte apoiando as propostas teóricas de vários pesquisadores (Hamilton & Zuk 1982, Møller & Pomiankowski 1993, Andersson 1994). No entanto, a teoria da seleção sexual e *runway*, predizem que para que tais caracteres sexuais se fixem na população, estes devem ser favorecidos pelas fêmeas no acasalamento, ou seja, machos com diferentes variações nos seus ornamentos, tamanho ou comportamento devem apresentar diferenças no sucesso reprodutivo (Fisher 1915, 1930, Donald 1973, Lande 1981, Kirkpatrick 1982). Nossa terceira hipótese reflete exatamente tais premissas, e prevê que machos em melhores condições corporais ou com caracteres sexuais secundários mais extravagantes, ou ainda que defendem maiores territórios, efetivamente teriam maior sucesso reprodutivo. Nossos dados subsidiam essa hipótese, pois encontramos que para *A. bokermanni* o maior sucesso reprodutivo dos machos pode ser predito pelo seu índice de condição corporal, tamanho de território e alguns elementos do canto, particularmente sua complexidade. E ainda, que tal sucesso reprodutivo está negativamente relacionado com a produção de cantos incompletos.

Existe uma relação entre complexidade do canto de algumas espécies de aves e a capacidade de aprendizado dos indivíduos, portanto de alta qualidade (McGregor et al. 1981, Baker et al. 1986, Boogert et al. 2008). Tal relação talvez seja um fator importante no processo seletivo de fêmeas de *A. bokermanni*, que favoreceriam machos com cantos mais complexos (maior número de assobios, maior número de assobios duplos e cantos dobrados). Para algumas espécies cantos mais complexos são mais atrativos para fêmeas do que a qualidade do território dos machos, devido possivelmente à sua relação com a

capacidade de aprendizado dos machos (Potvin et al. 2015). Adicionalmente, a complexidade do canto pode ser reduzida com a presença de parasitas, como demonstrado para canários (Spencer et al. 2005).

Outro indicativo da importância da complexidade e qualidade do repertório acústico para o sucesso dos machos de *A. bokermanni* é a relação negativa entre o sucesso reprodutivo dos machos e o número de cantos incompletos, que poderia resultar de uma aprendizagem deficiente. Para algumas espécies de aves existem evidências de que a aprendizagem deficiente do canto pode resultar de uma baixa diversidade genética produzida por endogamia, por exemplo. Tais machos não seriam atrativos para fêmeas, que usariam cantos deficientes como indicativos de genótipos de baixa qualidade (Brown 1997, Boer et al. 2016). Por se tratar de uma população pequena, isolada e com baixa diversidade genética (Rêgo et al. 2010, IUCN 2015), a perda de heterozigotidade ocorre mais rapidamente (Ellstrand & Elam 1993). Assim, evitar endocruzamento pode ser crucial para a produção de uma prole saudável e tem como consequência a manutenção da diversidade genética da espécie.

Além da complexidade, cantos completos com frequência acústica mais baixa e de menor duração, também se relacionaram com um maior sucesso reprodutivo. Cantos com baixa frequência podem transpor mais obstáculos em ambientes de mata densa ou de relevo montanhoso e alcançar maiores distâncias (Wiley & Richards 1982, Wiley 1991, Slabbekoorn & Smith 2002). A população de *A. bokermanni* estudada ocorre justamente em tal contexto ambiental de mata fechada e paisagem acidentada. Podemos supor, portanto, que machos com cantos com frequências mais baixas podem atrair um maior número de fêmeas, uma vez que estes podem ser escutados a maiores distâncias. Como

consequência, machos com cantos de menor frequência possuem maior chance de acasalamento (por atrair mais fêmeas), resultando em um maior sucesso reprodutivo.

Ainda, o tamanho do território também refletiu um maior sucesso reprodutivo dos machos de *A. bokermanni*. Para muitas espécies de aves o tamanho do território defendido por machos está ligado à qualidade tanto do território quanto do macho que o defende, uma vez que para defender uma grande área um maior gasto de energia é demandado (Andersson 1994, Candolin & Voigt 2001). Em alguns casos, o tamanho do território pode indicar a qualidade genética do macho residente, como no caso de *Monias benchi*, para a qual demonstrou-se uma relação positiva entre tamanho do território e heterozigidade genética (Seddon et al. 2004). Assim, machos com maiores territórios podem ser melhores parceiros reprodutivos, conseqüentemente terem maior sucesso reprodutivo (Brooker & Rowley 1995). No caso de *A. bokermanni*, a relação entre tamanho territorial e sucesso reprodutivo pode também estar associada a uma outra variável, que seria o isolamento do território. Na população de estudo, territórios maiores foram os mais isolados (ver figura de distribuição dos territórios no capítulo 1), ou seja, seus donos não disputavam bordas, como no caso de territórios menores. Assim, o isolamento dessas áreas pode resultar em um maior sucesso dos machos simplesmente pela falta de competição intrasexual, devido a ausência de outros machos nos arredores do território. Porém, vale ressaltar que devido ao tamanho das áreas amostradas, fêmeas tem a possibilidade de visitar todos os territórios em uma determinada área, durante uma mesma estação, sendo tal capacidade confirmada pelos dados de recaptura e observações.

CONCLUSÕES

Antilophia bokermanni é atualmente descrita como uma espécie de Pipridae que não executa displays ou se acasala em leks, além de ser descrita como monogâmica, diferente das demais espécies da família Pipridae. No entanto, nossos dados indicam que *A. bokermanni* está sujeita a uma forte pressão de seleção sexual. Os dados de paternidade indicam grande variabilidade na produção de filhotes, com alguns machos sendo excluídos do cenário reprodutivo. Além disso, ficou evidenciado o fato de diferentes elementos acústicos predizerem o sucesso reprodutivo dos machos. Apesar de não terem sido encontradas relações diretas entre características da plumagem e o sucesso reprodutivo dos machos, a relação entre o ICC e a reflectância de UV da plumagem e produção de células de defesa, sugerem fortemente que a plumagem pode desempenhar um papel importante na escolha das fêmeas, explicando o acentuado dimorfismo sexual da espécie.

Por se tratar de uma espécie criticamente ameaçada e inserida em um ambiente com pouca proteção onde em muitos fragmentos existe a constante presença de poluição sonora, a importância do canto para o sucesso reprodutivo dos machos, aqui demonstrada, reforça a urgência de ações de manejo, uma vez que cantos com baixa frequência tendem a perder sua potência na presença de poluição sonora (Halfwerk et al. 2011). Os resultados obtidos neste estudo, corroboram com importantes teorias que tentam explicar a evolução de caracteres sexuais secundários em machos, sendo uma importante adição à literatura, uma vez que apesar de bastante discutido, poucos estudos demonstraram tais corroborações quando estudados em condições naturais.

REFERÊNCIAS

- Alonso-Alvarez C, Doutrelant C, Sorci G. 2004. Ultraviolet reflectance affects male–male interactions in the blue tit (*Parus caeruleus ultramarinus*). *Behav. Ecol.* 15: 805–809
- Anciães M, Prum RO. 2008. Manakin display and visiting behaviour: A comparative test of sensory drive. *Anim Behav.* 75: 783–790.
- Andersson S, Amundsen T. 1997. Ultraviolet colour vision and ornamentation in bluethroats. *Proc. R. Soc. London Ser. B: Biol Sci.* 264: 1587–1591.
- Andersson S, Ornborg J, Andersson, M. 1998. Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proc. R. Soc. London Ser. B: Biol Sci.* 265: 445–450.
- Andersson, S. 1999. Morphology of UV reflectance in a Whistling-Thrush: Implications for the study of structural colour signalling in birds. *J of Avian Biol.* 30: 193–204.
- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press. 599 p.
- Andersson S., Amundsen T. 1997. Ultraviolet colour vision and ornamentation in bluethroats. - *Proc. R. Soc. Lond. B.* 264: 1587-1591.
- Arnold KE, Owens IPF, Marshall NJ. 2002. Fluorescent signaling in parrots. *Science* 295: 92–92.
- Bailey NW, Moore AJ. 2012. Runaway sexual selection without genetic correlations: social environments and flexible mate choice initiate and enhance the Fisher process. *Evolution.* 66: 2674–2684.

- Baker MC, Bjerke TK, Lampe H, Espmark Y. 1986. Sexual response of female great tits to variation in size of males' song repertoires. *Am Nat.* 128: 491–498.
- Bennett, ATD., Cuthill, IC., Partridge, JC. & Lanan, K. 1997 Ultra-violet colours predict mate preferences in starlings. *Proc. Natn. Acad. Sci. USA* 94: 8618-8621.
- Bennett, ATD., Cuthill, IC., Partridge, JC. and Maier, EJ. 1996. Ultraviolet vision and mate choice in Zebra Finches. *Nature* 380: 433-435.
- Bioacoustics Research Program. 2011. Raven Pro: Interactive Sound Analysis Software (Version 1.4) [Computer software]. Ithaca, NY: The Cornell Lab of Ornithology. Available from <http://www.birds.cornell.edu/raven>.
- Boer RA de, Eens M, Müller W. 2016. 'Out of tune': Consequences of inbreeding on bird song. *Proc. R. Soc. B.* 283: 1142.
- Boogert NJ, Giraldeau L-A, Lefebvre L. 2008. Song complexity correlates with learning ability in Zebra Finch males. *An Behav.* 76: 1735–1741.
- Borgia G, Collis K. 1989. Female choice for parasite-free male Satin Bowerbirds and the evolution of bright male plumage. *Behav Ecol Sociobiol.* 25: 445–453.
- Brooker M, Rowley I. 1995. The significance of territory size and quality in the mating strategy of the Splendid Fairy-Wren. *J of An Ecol.* 64: 614–627.
- Brown JL. 1997. A theory of mate choice based on heterozygosity. *Behav Ecol.* 8: 60–65.
- Burkhardt D. Birds, berries and UV. *Naturwissenschaften.* 69: 153–157.

- Candolin U., Voigt, HR. 2001 Correlation between male size and territory quality: Consequence of male competition or predation susceptibility? *Oikos*. 95: 225–230.
- Carvalho CB V, Macedo RH, Graves JA. 2007. Breeding Strategies of a Socially Monogamous Neotropical Passerine: Extra-Pair fertilizations, behavior, and morphology. *Condor*. 108: 579–590.
- Chandler CH, Ofria C, Dworkin I. 2013. Runaway Sexual Selection Leads to Good Genes. *Evolution*. 67: 110–119.
- Clayton, DH. 1991. The influence of parasites on host sexual selection. *Paras Today*. 7: 329–334.
- Coelho G, Silva WAG. 1998. A new species of *Antilophia* (Passeriformes: Pipridae) from Chapada do Araripe, Ceará, Brazil. *Revista Brasileira de Ornitologia - Brazilian Journal of Ornithology* 6: 81-84.
- Costa, FJV, Macedo RH. 2005. Coccidian oocyst parasitism in the Blue-Black Grassquit: influence on secondary sex ornaments and body condition. *Anim Behav*. 70: 1401-1409.
- Cuthill IC, Partridge JC, Bennett ATD, Church SC, Hart NS, Hunt S. 2000. Ultraviolet Vision in Birds. In: Peter J.B. Slater JSR Charles T Snowdon and Timothy J Roper, editor. *Adv in the Study of Beh*. 29: 159–214.
- Darwin, C. 1871. Principle of Sexual Selection. In: *Descent of man and Selection in Relation to sex*. 58 p.

- Donald, PO. 1973. Frequency-dependent Sexual Selection as a Result of variations in fitness at breeding time. *Heredity (Edinb)*. 30: 351–368.
- Doucet SM, Mennill DJ, Montgomerie R, Boag PT, Ratcliffe LM. 2005. Achromatic plumage reflectance predicts reproductive success in male Black-capped chickadees. *Behav Ecol*. 16: 218–222.
- Doucet SM, Montgomerie R. 2003. Multiple sexual ornaments in satin bowerbirds: ultraviolet plumage and bowers signal different aspects of male quality. *Behav Ecol*. 14: 503–509.
- Drury JP. 2010. Immunity and mate choice: A new outlook. *Anim Behav*. 79: 539–545.
- Duval EH, Carter KL, Kempnaers B. 2007. Isolation and characterization of novel microsatellite loci for parentage assessment in the lance-tailed manakin (*Chiroxiphia lanceolata*). *Mol Ecol Notes*. 7: 1111–1113.
- Ellstrand NC, Elam DR. 1993. Population Genetic Consequences of Small Population Size: Implications for Plant Conservation. *Ann Rev of Ecol and Syst*. 24: 217-242.
- Endler J, Lyles A. 1989. Bright ideas about parasites. *Trends Ecol Evol*. 4: 246-248.
- Fisher RA. 1915. The evolution of sexual preference. *Eugen Rev*. 7: 184–92.
- Fisher RA. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon Press. 265 pp.
- Folstad I, Karter A. 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence Handicap. *Am Nat*. 139: 603–622.

- Francisco MR, Galetti PM, Gibbs HL. 2004. Isolation and characterization of microsatellite loci in the blue manakin, *Chiroxiphia caudata* (Aves, Pipridae). *Mol Ecol Notes*. 4: 758–760.
- Frazer SR, Masly JP. 2015. Multiple sexual selection pressures drive the rapid evolution of complex morphology in a male secondary genital structure. *Ecol. Evol.* 5: 4437–4450.
- Garamszegi, LZ. 2004. Extrapair paternity and the evolution of bird song. *Behav Ecol*. 15: 508–519.
- Gil D, Slater PJB, Graves JA. 2007. Extra-pair paternity and song characteristics in the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus*. *J Avian Biol.* 38: 291–297.
- Girão W, Souto A. 2005. Breeding period of Araripe Manakin *Antilophia bokermanni* inferred from vocalization activity. *Cotinga* 24: 35–37.
- Gordon SP, Reznick D, Arendt JD, Roughton A, Hernandez MNO, Bentzen P, López-Sepulcre A. 2015. Selection analysis on the rapid evolution of a secondary sexual trait. *Proc. R. Soc. B.* 282: 1244.
- Grafen, A. 1990. Sexual selection unhandicapped by the Fisher process. *J Theor Biol.* 144: 473–516.
- Gross WB, Siegel HS. 1983. Evaluation of the Heterophil/Lymphocyte Ratio as a Measure of Stress in Chickens. *Av Dis.* 27: 972-979.

- Halfwerk, W., Bot S., Buikx J., Van der Velde M., Komdeur J., Ten Cate C., et al. 2011. Low-frequency songs lose their potency in noisy urban conditions. *Proc of the Nat Acad of Scien of the United States of America*. 108: 14549-14554.
- Hamilton W, Poulin R. 1997. The Hamilton and Zuk hypothesis revisited: A meta-analytical approach. *Behaviour*. 134: 299–320.
- Hamilton WD, Zuk M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* 218: 384-387.
- Harmon, BG. 1998. Avian heterophils in inflammation and disease resistance. *Poultry Science* 77: 972–977.
- Hodges-Simeon CR, Gurven M, Puts DA, Gaulin SJC. 2014. Vocal fundamental and formant frequencies are honest signals of threat potential in peripubertal males. *Behav Ecol*. 25: 984-988.
- Hunt S, Cuthill IC, Bennett ATD, Griffiths R. 1999. Preferences for ultraviolet partners in the blue tit. *Anim Behav*. 58: 809–815.
- Hunt, S., Bennett, A. T. D., Cuthill, I. C. & Griffiths, R. 1998. Blue tits are ultraviolet tits. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 451–455.
- IUCN 2015. The Red List of Threatened Species. Version 2015-4. <http://www.iucnredlist.org/>.
- Johnsen A, Andersson S, Örnborg J, Lifjeld JT. 1998. Ultraviolet plumage ornamentation affects social mate choice and sperm competition in bluethroats (*Aves: Luscinia s.*

- svecica*): a field experiment. Proc of the Royal Soc of London B: Biol Sci. 265: 1313–1318.
- Kaiser, H.F. 1960. The application of electronic computers to factor analysis. *Educ and Psychol Measur.* 20: 141-151.
- Kalinowski ST, Taper ML, Marshall TC. 2007. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Molecular Ecology* **16**: 1099-1106. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-294x.2007.03089.x>
- Kearse, M., Moir R., Wilson A., Stones-Havas S., Cheung M., Sturrock S., Buxton S., Cooper A., Markowitz S., Duran C., Thierer T., Ashton B., Mentjies P., & Drummond A. 2012. Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, 28: 1647-1649.
- Keyser AJ, Hill GE. 1999. Condition–dependent variation in the blue–ultraviolet coloration of a structurally based plumage ornament. Proc of the Royal Soc of London B: Biol Sci. 266: 771–777.
- Kirkpatrick M. 1982. Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution* (NY). 36: 1–12.
- Kirkpatrick M. 1986. The Handicap mechanism of sexual selection does not work. *Am Nat.* 127: 222–240.

- Lande R. 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. PNAS 78: 3721–3725.
- Macedo RH, Manica L, Dias RI. 2012. Conspicuous sexual signals in a socially monogamous passerine: the case of neotropical Blue-black Grassquits. J of Ornithol. 153: 15–22.
- Magalhães RB, Diniz P, Macedo RH. 2014. Plumage Coverage is Related to Body Condition and Ectoparasitism in Blue-black Grassquits. The Wilson J of Ornithol. 126: 581–584.
- Magalhães RB, Diniz P, Macedo RH. 2014. Plumage Coverage is Related to Body Condition and Ectoparasitism in Blue-black Grassquits. The Wilson Journal of Ornithology 126:581–584.
- Manica LT, Graves JA, Podos J, Macedo RH. 2016. Multimodal flight display of a neotropical songbird predicts social pairing but not extrapair mating success. Behav Ecol and Sociob. 1-14.
- Marini MÂ, Cavalcanti RB. 1992. Mating System of the Helmeted Manakin (*Antilophia galeata*) in Central Brazil. The Auk 109: 911–913.
- Marzal A, Reviriego M, Hermosell IG, Balbontín J, Bensch S, Relinque C, Rodríguez L, Garcia-Longoria L, de Lope F. 2013. Malaria infection and feather growth rate predict reproductive success in House Martins. Oecologia. 171: 853–61.
- McGregor, P. K., J. R. Krebs, and C. M. Perrins. 1981. Song repertoires and lifetime reproductive success in the great tit (*Parus major*). Am. Nat. 118: 149-159.

- Miesle J. 2011. Demystifying the Avian CBC: The Complete Blood Count.
<https://www.beautyofbirds.com/aviancbc.html>
- Møller, AP. 1990. Parasites and sexual selection: Current status of the Hamilton and Zuk Hypothesis. *J Evol Biol.* 3: 319–328.
- Molnár O, Bajer K, Mészáros B, Török J, Herczeg G. 2013. Negative correlation between nuptial throat colour and blood parasite load in male European green lizards supports the Hamilton-Zuk hypothesis. *Naturwissenschaften.* 100: 551–558.
- Moore FR, Cīrule D, Kivleniece I, Vrublevska J, Rantala MJ, Sild E, Sepp T, Hõrak P, Krama T, Krams I. 2015. Investment in a sexual signal results in reduced survival under extreme conditions in the male great tit (*Parus major*). *Behav Ecol Sociobiol* 69: 151–158.
- Nowicki S, Searcy W, Peters S. 2002. Brain development, song learning and mate choice in birds: a review and experimental test of the ‘nutritional stress hypothesis’. *J Comp Physiol A* 188: 1003–1014.
- Pearn SM., Bennett, ATD., Cuthill, IC. 2001 Ultraviolet vision, fluorescence and mate choice in a parrot, the budgerigar *Melopsittacus undulates*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268: 2273–2279.
- Peig J., Green AJ. 2009. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: The scaled mass index as an alternative method. *Oikos.* 118:1883–1891.
- Piertney SB, Shorey L, Höglund J. 2002. Characterization of microsatellite DNA markers in the white-bearded manakin (*Manacus manacus*). *Mol Ecol Notes* 2: 504–505.

- Pölkki M, Kortet R, Hedrick A, Rantala MJ. 2012. Dominance is not always an honest signal of male quality, but females may be able to detect the dishonesty. *Biol Lett.* 9: 1–5.
- Pomiankowski A. 1987. Sexual Selection: The Handicap Principle Does Work -- Sometimes. *Proc R Soc B Biol Sci.* 231: 123-145.
- Potvin DA, Crawford PW, MacDougall-Shackleton SA, MacDougall-Shackleton EA. 2015. Song repertoire size, not territory location, predicts reproductive success and territory tenure in a migratory songbird. *Can. J. Zool.* 93: 627–633.
- Poulin R, Vickery WL. 1996. Parasite-mediated sexual selection: Just how choosy are parasitized females? *Behav Ecol Sociobiol.* 38: 43–49.
- Probst R, Pavlicev M, Viitala J. 2002. UV reflecting vole scent marks attract a passerine, the great grey shrike *Lanius excubitor*. *J of Av Biol.* 33: 437–440.
- Pröhl H, Eulenburg J, Meuche I, Bolaños F. 2013. Parasite infection has little effect on sexual signals and reproductive behaviour in Strawberry Poison Frogs. *Evol Ecol.* 27: 675–692.
- Prum, RO. 1994. Phylogenetic analysis of the evolution of alternative social behavior in the manakins (Aves: Pipridae). *Evolution* 48: 1657.
- Prum, RO. 1998. Sexual selection and the evolution of mechanical sound production in manakins (Aves: Pipridae). *Animal Behaviour* 55:977–994.

- R Development CoreTeam. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0 .
- Rajchard J, others. 2009. Ultraviolet (UV) light perception by birds: a review. *Vet Med.* 54: 351–359.
- Rêgo PS, Araripe J, Silva WAG, Albano C, Thieres P, Campos A, Vallinoto M, Sampaio I, Schneider H. 2010. Population Genetic Studies of Mitochondrial Pseudo-Control Region in the Endangered Araripe Manakin (*Antilophia bokermanni*). *Auk.* 127: 335–342.
- Seddon N, Amos W, Mulder RA, Tobias JA. 2004. Male heterozygosity predicts territory size, song structure and reproductive success in a cooperatively breeding bird. *Proc R Soc B Biol Sci.* 271: 1823–1829.
- Shutler D, Weatherhead PJ. 1990. Targets of Sexual Selection: Song and Plumage of Wood Warblers. *Soc Study Evol.* 44: 1967–1977.
- Siitari H, Huhta E. 2002. Individual color variation and male quality in pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*): A role of ultraviolet reflectance. *Behav Ecol.* 13: 737–741.
- Slabbekoorn H, Smith TB. 2002. Bird song, ecology and speciation. *Philos Trans of the R Soc B: Bioll Sci.* 357: 493–503.
- Smith, JM. 1976. Sexual Selection and Handicap Principle. *J Theor Biol.* 57: 239–242.
- Smith, JM. 1985. Sexual selection, Handicaps and True fitness. *J Theor Biol.* 115: 1–8.

- Smith TB, Harrigan RJ, Kirschel ANG, Buermann W, Saatchi S, Blumstein DT, de Kort SR, Slabbekoorn H. 2013. Predicting bird song from space. *Evol Appl.* 6: 865–874.
- Souza TO, Luna LW, Melo MAD, Araripe J, Rêgo PS. In prep. Development and characterization of microsatellite markers for the threatened species *Antilophia bokermanni* (Pipridae) and their transferability to *Antilophia galeata* species.
- Spencer KA, Buchanan KL, Leitner S, Goldsmith AR, Catchpole CK. 2005. Parasites affect song complexity and neural development in a songbird. . *Proc R Soc B Biol Sci.* 272: 2037–2043.
- Van Campen H, Easterday BC, Hinshaw VS. 1989. Destruction of lymphocytes by a virulent avian influenza A virus. *Jl of Gen Virol.* 70: 467–472.
- Vas Z, Lefebvre L, Johnson KP, Reiczigel J, Rózsa L. 2011. Clever birds are lousy: co-variation between avian innovation and the taxonomic richness of their Amblyceran lice. *Int J Parasitol.* 41: 1295–300.
- Von Schantz T, Wittzell H, Göransson G, Grahn M, Persson K. 1996. MHC genotype and male ornamentation: genetic evidence for the Hamilton-Zuk model. . *Proc R Soc B Biol Sci.* 263: 265–71.
- Wallace, A. 1895. *Natural selection and tropical nature.* Macmillan
- Weatherhead PJ, Bennett GF, Hutler D. 1991. Sexual Selection and Parasites in Wood-Warblers. *Auk.* 108: 147–152.
- Wiley, RH. 1991. Associations of song properties with habitats for territorial Oscine birds of eastern north america. *The Americ Nat.* 138: 973–993.

Wiley, R. H., and D. G. Richards. 1982. Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. 131-181pp. In: D. E. Kroodsma and E. H. Miller, eds. Acoustic communication in birds. Vol. 1. Academic Press, New York.

Yang C, Wang J, Fang Y, Sun Y-H. 2013. Is Sexual Ornamentation an Honest Signal of Male Quality in the Chinese Grouse (*Tetrastes sewerzowi*)? Plos one 8: 82972.

Zahavi, A. 1975. Mate selection-a selection for a Handicap. J Theor Biol. 53: 205-14.

ANEXO 1- Frequência (em %) de células do sistema imune nos esfregaços sanguíneos de machos de *Antilopha bokermanni*.

ID macho	Heterófilo	Linfócitos	Monócitos
E127477	4	92	4
E150489	6	82	12
E127439	14	76	10
E123439	12	86	2
E150111	8	88	4
E150481	45	55	0
E150123	16	82	2
E150500	12	80	8
E127427	4	96	0
E127453	4	94	2
E150470	20	72	8
E127446	52	40	8
E127485	12	80	8
E150473	24	72	4
E150481	32	56	12
E150497	6	90	4
E127441	52	44	4
E127431	24	72	4
E150141	8	92	0
E150494	24	76	0
E127431	20	80	0
E127485	12	88	0
E150191	32	64	4
E127434	16	68	16
E150489	20	76	4
E150491	36	64	0
E150487	28	48	24
E150159	68	32	0
E127444	32	68	0
E150159	52	44	4
E127446	44	55	1
E127494	32	65	3
E127453	28	67	5
E150487	47	48	5
E150483	36	56	8
E127462	28	60	12

ANEXO 2- Valores médios (a partir das 3 medidas de conjuntos de penas), para cada macho de *Antilophia bokermanni* por parte do corpo de onde a pena foi coletada e as variáveis: brilho (B2), croma (S1.UV para penas brancas e S1.Red para as vermelhas), contraste (S6) e matiz (H2).

Macho ID	Parte do corpo	B2	S1.UV	S1.violet	S1.red	S6	H2
E127427	dorso	39,1947	0,2456	0,2842	0,2386	16,5593	352
E127427	manto	5,3711	0,0424	0,0565	0,7622	24,0136	353
E127427	ventre	47,5730	0,2281	0,2670	0,2444	26,7610	477
E127427	topete	7,6833	0,0910	0,1076	0,6820	27,3419	319
E127430	dorso	57,7670	0,2173	0,2561	0,2492	36,7321	668
E127430	manto	5,8076	0,0782	0,0967	0,6549	20,4506	323
E127430	ventre	40,7432	0,2336	0,2722	0,2425	20,4972	549
E127430	topete	3,1868	0,0059	0,0122	0,8470	16,5468	548
E127431	dorso	23,9847	0,2372	0,2763	0,2389	12,1001	611
E127431	manto	4,5097	0,0624	0,0817	0,6553	16,7332	343
E127431	topete	3,6525	0,0242	0,0372	0,7685	16,4291	498
E127432	dorso	45,8342	0,2120	0,2509	0,2511	33,5455	665
E127432	manto	12,3630	0,1511	0,1738	0,5392	28,3684	316
E127432	ventre	44,6961	0,2152	0,2540	0,2497	31,6444	490
E127432	topete	7,0970	0,1321	0,1564	0,5287	17,1278	316
E127434	dorso	55,3210	0,2135	0,2519	0,2525	37,6301	658
E127434	manto	5,2199	0,0589	0,0755	0,6945	19,9124	315
E127434	ventre	51,7262	0,2337	0,2718	0,2453	27,1733	667
E127439	dorso	41,1962	0,2186	0,2576	0,2487	27,4682	477
E127439	manto	6,3426	0,0351	0,0469	0,7945	29,6138	348
E127439	ventre	44,6482	0,2327	0,2713	0,2448	23,7138	477
E127444	manto	3,3317	0,0530	0,0766	0,6087	11,8947	498
E127446	dorso	35,7923	0,2330	0,2713	0,2453	19,2212	693
E127446	manto	3,5718	0,1190	0,1190	0,8804	19,4284	328
E127446	ventre	59,8409	0,2285	0,2663	0,2499	33,1692	477
E127447	dorso	42,0859	0,2063	0,2452	0,2524	30,8085	687
E127447	ventre	57,6530	0,2194	0,2581	0,2492	37,0900	666
E127447	topete	3,7088	0,0265	0,0383	0,8002	17,0642	494
E127450	dorso	40,2748	0,2161	0,2554	0,2464	28,2506	665
E127450	manto	7,8979	0,1054	0,1261	0,6075	23,9254	317
E127450	topete	3,6461	0,0613	0,0830	0,6285	12,6878	498
E127457	topete	3,3558	0,0209	0,0362	0,7168	13,8949	498

Macho ID	Parte do corpo	B2	S1.UV	S1.violet	S1.red	S6	H2
E127459	dorso	35,9372	0,2258	0,2638	0,2492	18,6597	666
E127459	manto	6,7395	0,0567	0,0720	0,7175	27,7904	315
E127459	topete	3,6130	0,0444	0,0624	0,6649	13,1734	498
E127460	dorso	23,0022	0,2097	0,2486	0,2506	16,6872	665
E127460	manto	5,8851	0,1094	0,1360	0,4890	14,0104	318
E127460	ventre	31,2512	0,2280	0,2672	0,2434	18,0901	689
E127460	topete	9,1655	0,0777	0,0931	0,6865	31,8535	315
E127464	dorso	51,4721	0,1847	0,2218	0,2697	44,0532	617
E127464	manto	6,1107	0,0260	0,0388	0,7635	25,9900	548
E127464	topete	3,1939	0,0064	0,0154	0,7899	14,4374	548
E127466	manto	5,3303	0,0560	0,0749	0,6437	18,3136	548
E127467	dorso	30,2901	0,2107	0,2500	0,2487	22,6924	548
E127467	topete	5,1091	0,0372	0,0505	0,7377	20,1558	466
E127471	dorso	52,5995	0,2080	0,2469	0,2535	39,0145	477
E127471	manto	9,3814	0,1201	0,1433	0,5501	24,2919	316
E127471	ventre	40,3876	0,2267	0,2658	0,2449	25,1045	689
E127471	topete	2,6937	0,0044	0,0102	0,8355	13,3792	548
E127475	dorso	32,9117	0,2010	0,2389	0,2594	24,8433	548
E127475	manto	5,5676	0,0363	0,0494	0,7541	23,0937	368
E127475	topete	6,5915	0,1136	0,1372	0,5231	15,7698	317
E127480	dorso	38,1772	0,2081	0,2460	0,2557	26,2809	665
E127480	manto	5,9145	0,0529	0,0700	0,6922	22,7315	303
E127480	ventre	21,3834	0,2067	0,2467	0,2465	16,9730	639
E127480	topete	5,5868	0,0575	0,0732	0,7000	19,7917	312
E127485	manto	9,9032	0,1478	0,1724	0,5173	23,3430	318
E127485	ventre	28,6262	0,1890	0,2245	0,2639	23,8370	400
E127486	manto	9,2805	0,1069	0,1273	0,6069	28,4472	316
E127486	ventre	50,7398	0,2065	0,2449	0,2553	36,3524	476
E127488	dorso	23,7547	0,2157	0,2552	0,2469	15,9993	663
E127488	manto	7,9616	0,0828	0,1011	0,6577	28,0460	316
E127488	ventre	42,3771	0,2175	0,2558	0,2516	27,9176	610
E127488	topete	3,0636	0,0774	0,1055	0,5269	9,0705	498
E127491	dorso	43,4822	0,2174	0,2554	0,2527	27,2202	666
E127491	manto	6,9523	0,0328	0,0447	0,7843	31,7897	368
E127491	topete	2,2457	0,0110	0,0206	0,7874	10,5125	498
E127493	dorso	35,2014	0,2084	0,2473	0,2520	24,6366	657
E127493	manto	7,4853	0,1029	0,1168	0,6942	25,6906	315
E127493	topete	8,6098	0,1810	0,2000	0,5646	22,5508	337
E127494	dorso	45,1875	0,2038	0,2431	0,2548	31,8007	446

Macho ID	Parte do corpo	B2	S1.UV	S1.violet	S1.red	S6	H2
E127494	manto	5,8033	0,0467	0,0612	0,7366	23,9008	467
E127494	ventre	29,6408	0,2404	0,2792	0,2406	12,1775	665
E127494	topete	3,4613	0,0513	0,0737	0,6139	11,8440	498
E127496	manto	5,5222	0,0307	0,0443	0,7492	24,2802	497
E127496	ventre	45,1249	0,2123	0,2512	0,2493	31,0989	665
E127496	topete	4,8089	0,0476	0,0639	0,7021	17,8983	548
E127498	dorso	41,2617	0,2063	0,2449	0,2535	30,2747	686
E127498	manto	8,5532	0,1006	0,1205	0,6185	27,0801	317
E127498	ventre	45,0661	0,2234	0,2622	0,2461	29,5072	549
E127498	topete	4,6512	0,0654	0,0841	0,6563	15,8073	498
E127499	manto	7,7499	0,0686	0,0863	0,6643	27,6514	318
E127499	ventre	25,5297	0,2083	0,2478	0,2474	18,3141	548
E127500	ventre	34,1449	0,2288	0,2677	0,2426	20,1280	693
E150101	topete	2,4134	0,0258	0,0431	0,6682	9,1018	498
E150106	dorso	30,6487	0,2251	0,2641	0,2444	17,3779	665
E150106	manto	10,3456	0,1466	0,1671	0,5782	26,1657	317
E150106	topete	3,6464	0,1083	0,1257	0,6580	12,3245	317
E150109	topete	6,7769	0,0857	0,1059	0,5880	19,5977	318
E150114	dorso	41,3634	0,2057	0,2446	0,2522	30,8985	644
E150114	manto	9,3816	0,0692	0,0871	0,6713	32,8994	316
E150114	ventre	42,0922	0,1978	0,2365	0,2561	33,4679	687
E150114	topete	2,5052	0,0000	0,0007	0,8500	11,5950	548
E150115	manto	5,8051	0,0352	0,0470	0,7883	26,2009	343
E150115	ventre	34,1159	0,2156	0,2547	0,2487	22,6423	686
E150116	dorso	36,2009	0,2234	0,2626	0,2446	20,9948	666
E150116	manto	3,9834	0,0496	0,0666	0,7061	16,0796	548
E150116	ventre	48,1876	0,2061	0,2449	0,2531	36,6194	666
E150116	topete	6,2052	0,0408	0,0525	0,7772	26,7396	350
E150120	topete	3,6531	0,0174	0,0288	0,7467	14,7082	549
E150123	manto	7,6026	0,1120	0,1283	0,6634	25,7210	314
E150123	ventre	44,7366	0,2299	0,2686	0,2440	25,6761	581
E150123	topete	2,5789	0,0118	0,0189	0,8452	12,9856	498
E150125	dorso	50,1642	0,2168	0,2554	0,2500	32,4880	665
E150125	manto	7,4242	0,0724	0,0886	0,6819	27,0978	316
E150126	manto	5,4969	0,1102	0,1360	0,5314	14,7226	316
E150126	ventre	33,2351	0,2151	0,2543	0,2485	23,5003	687
E150130	dorso	37,9644	0,2214	0,2601	0,2469	24,3596	665
E150130	manto	8,0560	0,0621	0,0780	0,6996	31,6801	316
E150145	dorso	32,1079	0,2149	0,2545	0,2473	21,7815	667

Macho ID	Parte do corpo	B2	S1.UV	S1.violet	S1.red	S6	H2
E150145	manto	6,8862	0,1185	0,1431	0,5369	17,8741	318
E150145	ventre	46,4585	0,2295	0,2685	0,2436	26,0707	671
E150145	topete	6,6424	0,0814	0,1016	0,6387	23,0313	316
E150150	ventre	28,9962	0,2110	0,2503	0,2481	21,0044	610
E150150	topete	4,8223	0,0544	0,0717	0,6939	17,8427	666
E150151	dorso	43,0359	0,2062	0,2453	0,2524	31,2535	687
E150151	manto	5,4771	0,0859	0,1058	0,6366	18,1325	304
E150159	dorso	32,3722	0,2119	0,2500	0,2520	22,1189	547
E150159	manto	15,1362	0,1661	0,1899	0,5169	33,3245	547
E150159	ventre	25,7709	0,2310	0,2702	0,2419	13,9505	547
E150159	topete	6,6559	0,1863	0,2094	0,5316	16,4954	322
E150161	dorso	46,5380	0,2067	0,2459	0,2517	34,7785	686
E150161	manto	15,0343	0,1487	0,1723	0,5263	34,0889	318
E150161	ventre	43,9536	0,2112	0,2501	0,2510	31,7308	477
E150161	topete	8,0654	0,0459	0,0587	0,7610	33,6268	498
E150162	dorso	2,8262	0,0764	0,1070	0,3377	4,7715	548
E150162	topete	5,0126	0,0814	0,1038	0,5644	14,3874	315
E150162	manto	5,3199	0,0556	0,0730	0,6898	20,4230	498
E150162	ventre	30,6392	0,2101	0,2499	0,2460	22,0253	666
E150163	manto	7,7880	0,0795	0,0979	0,6669	28,7800	317
E150163	ventre	39,7840	0,2108	0,2499	0,2508	28,3291	667
E150165	manto	4,0895	0,0317	0,0435	0,7944	18,5398	498
E150165	ventre	41,9256	0,2213	0,2602	0,2485	26,7672	476
E150168	dorso	38,9065	0,2235	0,2625	0,2453	24,3568	667
E150168	manto	8,7564	0,1386	0,1631	0,5181	19,5459	317
E150168	topete	2,6468	0,0039	0,0100	0,8407	13,2075	548
E150191	dorso	38,0778	0,2064	0,2447	0,2573	29,0603	605
E150191	manto	5,0788	0,0397	0,0546	0,7266	20,4317	549
E150191	ventre	44,2834	0,2325	0,2711	0,2443	22,9889	477
E150453	dorso	45,2432	0,1834	0,2220	0,2607	40,6293	665
E150453	manto	6,5620	0,0608	0,0789	0,6762	24,1531	333
E150453	ventre	48,1316	0,2055	0,2443	0,2534	36,4971	647
E150453	topete	2,0658	0,0241	0,0408	0,6919	7,7802	665
E150491	dorso	42,8692	0,2233	0,2615	0,2491	23,7286	666
E150491	manto	5,5382	0,0264	0,0376	0,7977	25,7561	368
E150491	ventre	51,5856	0,2228	0,2611	0,2486	30,0528	665

Capítulo 4

Sistema de acasalamento social e genético de *Antilophia*

***bokermanni* (Aves: Pipridae)**

INTRODUÇÃO

Darwin (1871) foi o primeiro a discutir sistemas de acasalamento em termos evolutivos. No entanto, apenas no início do século XX estudos focados em sistemas de acasalamento sociais, formação de casais e comportamentos de acasalamento, ganharam maior atenção (Hingston 1933, Nice 1938, Skutch 1940). Lack, em 1940, ainda argumentava a persistente ignorância a respeito de sistemas de acasalamento sociais, mais especificamente em aves, sendo que por muitos anos acreditou-se que a monogâmia prevalecia em 93% das espécies de aves (Lack 1968). Ao mesmo tempo, espécies que apresentavam sistemas poligâmicos intrigavam pesquisadores, que começaram a questionar também o efeito da seleção sexual em espécies monogâmicas que apresentam acentuado dimorfismo sexual (Verner 1963, Wilson & Pianka 1963, Selander 1965). Desta forma iniciou-se, na década de 60, a busca por explicações não apenas comportamentais, mas também genéticas, para o esclarecimento das ambiguidades encontradas em tais espécies.

Desde então, além de estudos ecológicos e comportamentais, os avanços tecnológicos embasados em ferramentas moleculares, principalmente no campo da genética, permitiram um melhor entendimento sobre como evoluíram e como funcionam os diferentes sistemas de acasalamento (Freeman-Gallant et al. 2006, Kleven et al. 2008, Griffith & Immler 2009, Wan et al. 2013). Sistemas de acasalamento são determinados pela capacidade de um sexo (geralmente os machos) em monopolizar parceiros do sexo oposto (Emlen & Oring 1977, Danchin et al. 2005, Alcock 2009). Além disso, o conceito de sistema de acasalamento define a forma como os indivíduos de uma espécie acessam seus parceiros, com quantos parceiros irão interagir durante um determinado período, a duração dessa interação e o envolvimento de cada sexo no cuidado parental (Reynolds 1996).

As divergências entre as estratégias reprodutivas de cada sexo, ou conflito sexual, ocorrem a partir da anisogamia (produção de gametas diferenciados), onde fêmeas investem mais do que machos na produção de gametas (Trivers 1972). Como consequência, machos conseguem aumentar o seu sucesso reprodutivo ao aumentarem o número de parceiras reprodutivas, enquanto fêmeas obtêm maior sucesso buscando parceiros que aumentem a chance de sobrevivência dos seus ninhos (Trivers 1972, Emlen & Oring 1977). Assim, o conflito sexual tem um papel fundamental na evolução de estratégias reprodutivas de diferentes espécies, sendo cópulas extra-par (CEP) uma estratégia bastante comum (Westneat & Stewart 2003). Tais cópulas extra-par definem-se pelo acesso reprodutivo a um parceiro outro que o parceiro com o qual o indivíduo encontra-se socialmente vinculado (parceiro social ou intra-par) (Emlen & Oring 1977, Westneat & Stewart 2003).

Para machos, é clara a razão pela qual buscariam o maior número de parceiras férteis (Trivers 1972). Mas, para as fêmeas os benefícios não são tão óbvios, principalmente porque o sucesso reprodutivo das fêmeas não aumenta linearmente com o número de parceiros com os quais copulam (Bateman 1948, Trivers 1972). Além disso, para as fêmeas as cópulas extra-par resultam em um alto risco de contágio de doenças sexualmente transmissíveis (Zuk 1990, Sheldon 1993), maior exposição à predação (Pomiankowski 1987) e retaliação por parte do parceiro social, arriscando assim a perda do cuidado parental (Cezilly & Nager 1995). Apesar disso, fêmeas de muitas espécies em grupos taxonômicos diversos buscam parceiros extra-par (PEP), e os estudos de paternidade confirmam altas taxas de fertilização extra-par (FEP), mesmo em espécies

socialmente monogâmicas (Owens & Hartley 1998, Griffith et al. 2002, Macedo et al. 2008, Wan et al. 2013, Manica et al. 2016).

Devido a essa aparente falta de vantagens para as fêmeas, foram levantadas hipóteses sobre os benefícios diretos e indiretos possivelmente gerados por tal comportamento, como por exemplo, aumento da sobrevivência e/ou fecundidade da fêmea (Zahavi 1975) e melhor qualidade da prole (Alatalo et al. 1986, Andersson 1994). Desde então, muitos estudos tentam confirmar os benefícios de FEP para as fêmeas (Cezilly & Nager 1995, Jennions & Petrie 2000, Griffith et al. 2002; 2003, Westneat & Stewart 2003, Cohan et al. 2007, Forsman et al. 2008, Rosivall et al. 2009, Griffith & Immler 2009), na tentativa de explicar os altos valores de FEP encontrados em muitas espécies (Gelter & Tegelström 1992, Barber et al. 1996, Bjørnstad & Lifjeld 1997, Rowe et al. 2001, Hoffman et al. 2010). A frequência média de paternidade extra-par em aves é de 11,1% da prole e pelo menos 25% das espécies de passeriformes possuem taxas de FEP acima de 25% (revisão em Griffith et al. 2002). Esses valores sugerem que fêmeas buscam por CEP, e essa iniciativa seria um forte indício de que haja algum tipo de benefício para a fêmea e/ou para sua prole (Birkhead & Møller 1993).

Assim, resumidamente, os benefícios que as CEP trariam para as fêmeas são agrupados em três categorias: materiais (Burke et al. 1989, Bensch & Hasselquist 1991, Gibson 1992, Gray 1997, Forstmeier et al. 2002, Westneat & Stewart 2003), fisiológicos (Sheldon 1994, Krokene et al. 1998) e genéticos (Petrie et al. 1998, Eshel et al. 2000, Brommer et al. 2002, Griffith et al. 2002, Tarvin et al. 2005, Freeman-Gallant et al. 2006, Kokko & Jennions 2008, Griffith & Immler 2009, Wetzel & Westneat 2009). No entanto,

ainda é muito discutido se esses fatores justificam tal comportamento (Westneat 1990, Birkhead & Møller 1993).

De acordo com vários estudos, a principal evidência de que fêmeas buscam benefícios genéticos (seja por maior compatibilidade genética ou maior aptidão para os ninhegos), seria estabelecer que machos extra-par tem uma melhor qualidade do que machos intra-par (Kempnaers et al. 1992, Dyrce et al. 2005, Tarvin et al. 2005, Gerlach et al. 2012). Os caracteres sexuais secundários dos machos, originados através da seleção sexual, são muitas vezes sinais honestos de sua saúde e vigor (e.g. Andersson 1994), permitindo que fêmeas tenham como julgar a qualidade dos machos e avaliar qual parceiro seria o mais adequado. Além das características dos machos (como plumagem brilhante, cantos complexos, exibições elaboradas), a qualidade da fêmea na sua escolha por parceiros também tem sido discutida (Cotton et al. 2006). Assim, a preferência da fêmea deve refletir também a sua condição, por razões similares às dos ornamentos dos machos. E se isso de fato ocorre, a ornamentação dos machos será favorecida pela seleção sexual não apenas por atrair as fêmeas, mas também porque um traço mais extravagante do macho poderá atrair uma fêmea de melhor qualidade, principalmente se a condição da fêmea estiver ligada à sua fertilidade (Cotton et al. 2006). Desta forma, vislumbra-se um processo de retroalimentação que envolve as características ornamentais exuberantes dos machos, a capacidade de escolha e qualidade das fêmeas.

Muitos trabalhos tem demonstrado relação entre a qualidade da fêmea e sua preferência, onde fêmeas em melhores condições são mais exigentes quanto ao parceiro do que fêmeas em condições inferiores (Holveck & Riebel 2010, Riebel et al. 2010). Esses autores destacam a importância de levar em conta a capacidade de discriminação da fêmea

quanto à sua própria qualidade e a qualidade do macho. Discute-se ainda que nem sempre a maior qualidade de um indivíduo significaria que este seja mais atrativo para o indivíduo do sexo oposto, sendo também necessária uma investigação a respeito do que é atrativo e se estes caracteres indicam qualidade (Basolo 2004, Bel-Venner et al. 2008).

Uma das principais evidências da seleção sexual nas aves é o dimorfismo sexual e extravagância na ornamentação dos machos de várias espécies (e.g. Darwin 1871, Fisher 1915, Zahavi 1975). A família Pipridae é conhecida por possuir espécies sexualmente dicromáticas e polígamas, com complexos displays por parte dos machos e formação de *lek* (McDonald 1989, McDonald & Potts 1994, Prum 1994; 1997). No entanto, piprídeos das únicas duas espécies do gênero *Antilophia* (*A. galeata* e *A. bokermanni*) são conhecidos por não possuírem um sistema de acasalamento de poligamia com *lek*, ou seja, e sim por serem monogâmicas, apesar de seu acentuado dicromatismo sexual (Marini & Cavalcanti 1992, Prum 1994). Para *A. galeata*, espécie que ocorre no Cerrado, o sistema de acasalamento verificado foi de monogamia social, onde machos defendem territórios reprodutivos nos quais as parceiras sociais nidificam e aparentemente, é encontrado apenas um casal por território (Marini & Cavalcante 1992). Com relação a *A. bokermanni*, espécie endêmica das matas de encostas da Chapada do Araripe no Ceará e criticamente ameaçada, pouco se sabe sobre seus hábitos e comportamentos. No entanto, devido à classificação da espécie irmã (*A. galeata*) como socialmente monogâmica, assumiu-se e divulga-se que *A. bokermanni* também apresente um sistema de acasalamento com formação de casais do tipo monogâmico (Coelho & Silva 1998, Aquasis 2006, Rêgo et al. 2010). Um maior detalhamento sobre a espécie é dado na seção “espécie de estudo” no início desta tese.

Em um estudo realizado por Prum (1994), é sugerido que *Antilophia* possa ter perdido o comportamento de lek devido a características ambientais, como a sua restrição a zonas ripárias do Cerrado. No entanto, espécies filogeneticamente próximas, como *Chiroxiphia caudata*, também são restritas a essas mesmas áreas, portanto sofreriam as mesmas pressões seletivas, mas ainda assim exibem complexos displays e sistema de acasalamento promíscuo (Foster 1981). Para ambas as espécies de *Antilophia* não existem, na literatura, dados de paternidade genética, registros sobre a realização de *display* do macho ou mesmo indícios de cuidado paternal, ou ainda da relação entre a distinta coloração do macho e sua biologia reprodutiva.

Além das questões teóricas que surgem sobre as diferenças do gênero *Antilophia* no contexto evolutivo da Família Pipridae, informações sobre o sistema de acasalamento de *A. bokermanni*, assim como outros dados de sua biologia e comportamento, são cruciais para a elaboração de planos de manejo mais efetivos. Desta forma, o presente trabalho visa primariamente descrever o sistema de acasalamento social e genético de *A. bokermanni*, constatando se estes são compatíveis. Para isso, o estudo averiguou a existência de cópulas extra-par, estimando taxas de FEP e fertilização intra-par (FIP). Além desses dados descritivos, testamos as seguintes hipóteses: (1) o acasalamento na espécie é assortativo, ou seja, existe uma correlação positiva entre machos e fêmeas acasalados, bem como entre ninhegos e seus pais (pai e mãe), no que se refere à condição corporal (estimada através de um índice de condição corporal, ICC); (2) machos com maiores territórios apresentam maior sucesso de pareamento (i.e, com fêmeas nidificando em seu território) e maior índice de condição corporal (ICC) e o sucesso de pareamento está relacionado ao ICC; (3) machos extra-par possuem maiores índices de condição corporal (ICC), são geneticamente mais

dissimilares com relação às fêmeas e possuem maior heterozigosidade do que os machos socialmente acasalados; e (4) ninhegos oriundos de cópulas extra-par exibem melhores condições corporais e maior heterozigosidade do que ninhegos intra-par.

MÉTODOS

O capítulo 1 descreve as seguintes metodologias, utilizadas também neste capítulo:

Captura e marcação dos indivíduos

Coleta de sangue dos ninhegos

Procura e monitoramento dos ninhos

Territórios reprodutivos

O capítulo 3 descreve as seguintes metodologias, utilizadas também neste capítulo:

Morfometria

Coleta e análise da plumagem

Gravação e análise do canto

Extração de DNA e análises moleculares de paternidade

Sucesso reprodutivo

ÍNDICE DE CONDIÇÃO CORPORAL (ICC) DAS FÊMEAS E NINHEGOS

A condição corporal das fêmeas e ninhegos foi determinada da mesma forma que para os machos (métodos Capítulo 3), através da razão entre medidas do peso e tarso. Para os ninhegos foi calculado o índice de condição corporal após a eclosão (1 a 2 dias), sendo ninhos que foram encontrados já com ninhegos com mais de dois dias desconsiderados nas análises.

SUCESSO DE PAREAMENTO

O sucesso de pareamento foi calculado através do número de vezes em que um macho foi registrado nidificando com uma fêmea em pelo menos uma tentativa reprodutiva, ou seja, quando pelo menos um ninho ativo daquele macho foi encontrado dentro do seu território.

DETERMINAÇÃO DA PATERNIDADE GENÉTICA

Em adição ao descrito no capítulo 3 sobre as análises genéticas de paternidade, trago aqui um melhor esclarecimento sobre o protocolo de determinação de paternidade biológica dos filhotes de *A. bokermanni*. Um macho só foi confirmado como pai biológico de um filhote quando: (1) o valor do LOD score (chance de um determinado indivíduo ser aparentado) para o trio (mãe, filhote e pai) fosse maior que 6,45 (acima dos 95% de confiança determinado pelo programa Cervus, Kalinowski et al. 2007), quando a mãe não era conhecida e o valor do LOD score fosse maior que 4,32 quando a mãe foi confirmada; (2) O número de alelos incompatíveis (*mismatches*) entre o filhote e o pai fosse menor que 2; e (3) foi levado em consideração o local de anilhamento ou recaptura do macho em questão e a área onde o ninho foi encontrado. Ainda, geramos figuras utilizando valor do *trio LOD score* para os machos sociais (figura 1) e para os pais biológicos (figura 2), para melhor visualizar a comparação dos valores (score) e *mismatches* entre estes machos, facilitando a tomada de decisões sobre a paternidade biológica dos machos, levando em consideração as características genéticas das mães.

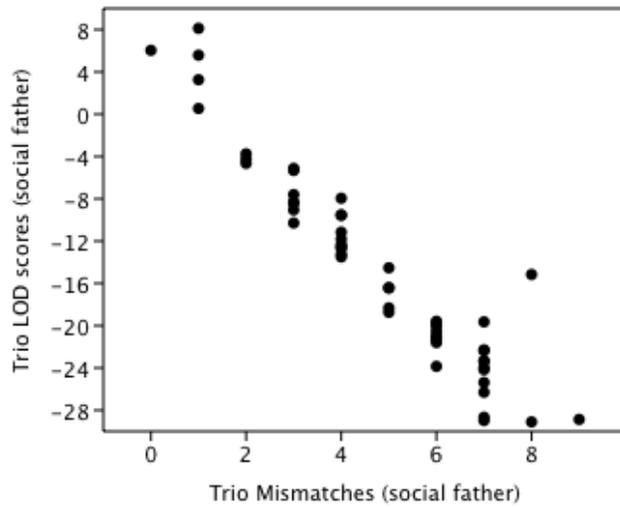


Figura 1- Número de alelos incompatíveis (*Trio mismatches*) entre pais sociais e seus filhotes e a possibilidade dos machos sociais serem os pais biológicos dos filhotes, levando em consideração as características genéticas das mães (*Trio LOD score*).

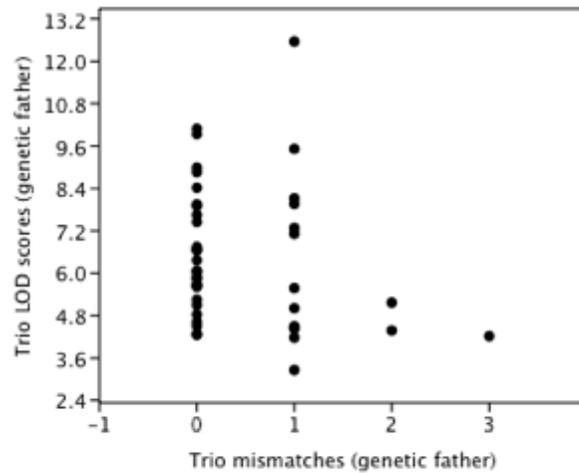


Figura 2- Número de alelos incompatíveis (*Trio mismatches*) entre pais confirmados (*genetic father*) e seus filhotes e a possibilidade destes machos serem os pais biológicos dos filhotes, levando em consideração as características genéticas das mães (*Trio LOD score*).

SIMILARIDADE GENÉTICA (PARENTESCO) E HETEROZIGOSIDADE

Foi calculada a relação de parentesco entre fêmeas e seus parceiros sociais e extra-par, utilizando-se o coeficiente de parentesco “r” de Queller e Goodnight (1989) no programa SPAGEDI v. 1.5 (Hardy & Vekemans 2002). O método utiliza a proporção de alelos compartilhados entre dois indivíduos levando em conta a frequência de cada alelo na população amostrada. Foi utilizada toda a população amostrada nas análises de parentesco, e então identificadas as fêmeas (mães) e seus respectivos parceiros sociais e extra-par. Subsequentemente utilizamos o teste t de Student no programa PAST 3.13 (Hammer et al. 2001) para averiguar se pais sociais são mais aparentados com as fêmeas do que seus parceiros extra-par.

A heteroziguidade, ou nível de endogamia, foi calculada por meio do método proposto por Aparicio et al. (2006), que leva em consideração a variabilidade alélica de um locus em comparação à heteroziguidade esperada para este locus e a presença ou ausência de heterozigose deste locus, em um determinado indivíduo. O índice de homoziguidade (HL) varia de 0 a 1, sendo que valores mais próximos de 1 indicam indivíduos com menor diversidade genética (HL=1 corresponde a um indivíduo com todos os loci homozigóticos).

ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Para analisar se existe correlação entre o índice de condição corporal (ICC) das fêmeas e o ICC dos seus respectivos machos sociais e filhotes utilizamos uma análise de correlação de Spearman, assim como para avaliar se existe correlação entre o ICC dos filhotes e o de seus pais biológicos. Utilizamos correlações de Spearman também para verificar se o sucesso de pareamento dos machos é associado ao tamanho territorial, seu ICC e ainda se o ICC dos machos que defenderam territórios reprodutivos, está relacionado com o tamanho destas áreas.

Para testar se existe diferença entre o ICC e heterozigiosidade de machos sociais em comparação a machos extra-par utilizamos testes t pareados e para avaliar se machos sociais são mais aparentados geneticamente às fêmeas que machos extra-par, utilizamos o teste U de Mann-Whitney. Finalmente, para averiguar se filhotes intra-par diferem de filhotes extra-par quanto a seus ICCs e sua heterozigiosidade, utilizamos testes t pareados e o teste U de Mann-Whitney, respectivamente. Ainda, utilizamos correlação de Pearson para verificar se o ICC dos filhotes está relacionado com o nível de heterozigiosidade destes. Todas as análises estatísticas foram realizadas utilizando o programa estatístico PAST 3.13 (Hammer et al. 2001).

RESULTADOS

Foram monitorados 101 ninhos durante as três estações reprodutivas (2013/2014, 2014/2015, 2015/2016). Destes, foi possível a identificação das mães em 41 ninhos (N= 37 fêmeas) e de pais sociais (macho defendendo território) de 63 ninhos (N= 28 machos), sendo que para 30 ninhos tanto a mãe quanto o pai social foram identificados. Dentre os casais identificados, 25 produziram pelo menos um ninhego. Ainda, durante as observações de campo foram registradas múltiplas fêmeas (2 a 3) nidificando simultaneamente no território de um único macho, em pelo menos quatro ocasiões (quatro territórios, de quatro machos distintos), indicando que nestes casos um único macho possuiu mais de uma parceira social.

Através das análises genéticas de paternidade identificamos pais biológicos para 57 ninhegos (N= 43 pais) e a maternidade foi confirmada para 76 ninhegos (N= 37 fêmeas). Encontramos que dentre os ninhegos analisados, 53 foram provenientes de cópulas extra-par (de um macho diferente do que defendia o território onde o ninho se encontrava) e

apenas 4 ninhegos (N= 4 ninhos) foram derivados de cópulas intra-par, ou seja, o pai biológico defendia o território onde o ninho se encontrava. Desta forma, a taxa de fertilização extra-par (FEP) é de 94,21% para ninhegos (90,91% por ninho) e a taxa de fertilização intra-par (FIP) é de 5,79% (9,09% por ninho) apenas, para *A. bokermanni*. No entanto, alguns ninhegos (N= 10) tiveram a paternidade biológica confirmada para um dos machos amostrados, porém o macho social não foi identificado, não sendo possível afirmar portanto se esses ninhegos foram provenientes de cópulas intra ou extra-par, sendo então desconsiderados nos cálculos das taxas de FEP e FIP. Ainda, para outros cinco ninhos, com dois filhotes cada, os irmãos tiveram um mesmo pai, porém em quatro destes ninhos o pai social não era o pai biológico dos ninhegos, e no quinto ninho o pai social não foi amostrado.

Entre os machos que tiveram a paternidade biológica confirmada para pelo menos um filhote (intra ou extra-par), apenas 52% eram adultos (plumagem sem penas verdes) enquanto que 48% (N=21) se encontravam com a plumagem sub-adulta (presença de penas verdes pelo corpo). Estes sub-adultos não foram observados defendendo territórios reprodutivos ou mesmo vocalizando, durante a estação reprodutiva em que produziram filhotes. Entretanto, 45% dos machos (N=14) que defenderam algum território reprodutivo, ou seja, que foram pais sociais de algum ninho, tiveram a paternidade confirmada para algum filhote, mesmo que este tenha sido extra-par. A figura 3 ilustra a localização dos territórios que alguns desses machos defenderam e os territórios onde estes produziram filhotes extra-par, indicados pelas setas. Ainda, quatro dentre os 14 machos territorialistas mencionados, tiveram a paternidade biológica confirmada para filhotes em ninhos de outras áreas amostradas (diferentes da área onde defendia território). Porém, em todos os quatro

casos, se tratavam de áreas vizinhas, próximas umas das outras, indicando que as fêmeas copularam com tais machos em uma determinada área amostrada (e.g. Grangeiro), porém nidificaram em outra área (e.g. Advogados).



Figura 3- Distribuição dos territórios de cinco machos que perderam a paternidade em seus ninhos, mas foram pais extra-par em outros ninhos (indicados pelas setas), na área Grangeiro.

O PAREAMENTO NA ESPÉCIE É ASSORTATIVO? OU SEJA, FÊMEAS COM MELHORES CONDIÇÕES CORPORAIS PAREAM-SE SOCIALMENTE COM MACHOS EQUIVALENTES? E O ICC DOS FILHOTES ESTÁ RELACIONADO COM O ICC DE SEUS PAIS? (H1)

O índice de condição corporal (ICC) médio das fêmeas e machos foi bastante similar: $0,92 \pm 0,01$ (N=110) e $0,91 \pm 0,006$ (N=119), respectivamente. Para os ninhegos com até dois dias de idade a média do ICC foi de $0,45 \pm 0,01$ (N=120). Não foi encontrada correlação do ICC das fêmeas com ninhos com o ICC de seus respectivos machos sociais (machos que foram observados defendendo o território onde a fêmea nidificou; $r= 0,31$; $p= 0,09$, N= 30). Também não foi encontrada correlação entre o ICC das mães e seus

respectivos filhotes (N=44; $r = -0,08$; $p = 0,60$), nem entre o ICC dos pais biológicos e seus filhotes (N=54; $r = -0,22$; $p = 0,10$).

MACHOS COM MAIORES TERRITÓRIOS APRESENTAM MAIOR SUCESSO DE PAREAMENTO E ICC ? E SEU SUCESSO DE PAREAMENTO ESTÁ RELACIONADO COM O ICC? (H2)

Dentre os machos que foram capturados e anilhados, 28 foram observados defendendo territórios reprodutivos e se parearam com pelo menos uma fêmea em pelo menos uma das estações reprodutivas amostradas. Todos os 28 machos chegaram a ter ninho nos seus territórios em algum momento durante a estação reprodutiva, mas apenas 25 possuíram ninhos com ninhegos em seus territórios (foram pais sociais). O macho que obteve o maior sucesso de pareamento foi o indivíduo E150116, que parou-se sete vezes durante as três estações reprodutivas amostradas, seguido pelos indivíduos E150150 e E150163 que parearam-se cinco vezes cada. Onze machos parearam-se apenas uma vez, sete machos parearam-se duas vezes e sete machos parearam-se três vezes durante os períodos amostrados.

O território reprodutivo foi mensurado para 26 machos que tiveram sucesso em parar-se com pelo menos uma fêmea. O tamanho do território dos machos não se correlacionou com o sucesso de pareamento ($r = -0,15$; $p = 0,43$), nem com seu índice de condição corporal ($r = -0,05$; $p = 0,7$). O sucesso de pareamento destes machos também não esteve correlacionado com seu ICC ($r = -0,31$; $p = 0,50$).

MACHOS EXTRA-PAR POSSUEM MAIORES ÍNDICES DE CONDIÇÃO CORPORAL (ICC), SÃO MENOS RELACIONADOS GENETICAMENTE COM AS FÊMEAS E POSSUEM MAIOR HETEROSIGOSIDADE (HL) DO QUE MACHOS SOCIAIS? (H3)

Quando comparado o ICC de machos sociais que perderam a paternidade dos seus filhotes com o ICC dos machos extra-par (pais biológicos), houve uma tendência do ICC dos machos extra-par ser ligeiramente maior ($t = -1,79$; $p = 0,07$), não chegando porém a ser significativa estatisticamente. Com relação à semelhança genética entre machos e fêmeas que acasalaram, não foi encontrada diferença no coeficiente de parentesco “r” das fêmeas com machos sociais ($r_{\text{social}} = -0,01 \pm 0,03$) e com pais biológicos ($r_{\text{genético}} = -0,08 \pm 0,03$) (Mann-Whitney $U = 378$; $p = 0,29$). Ou seja, machos extra-par não são menos aparentados geneticamente às fêmeas quando comparados com os machos sociais das mesmas. A heterosiguidade média de machos sociais (HL = $0,384 \pm 0,013$) e machos extra-par (HL = $0,380 \pm 0,016$) foi quase idêntica, não havendo diferença estatística entre os dois índices ($t = 0,87$; $p = 0,38$).

NINHEGOS DE CÓPULAS EXTRA-PAR POSSUEM MELHORES CONDIÇÕES CORPORAIS E SÃO MAIS HETEROZIGÓTICOS (HL) QUE NINHEGOS INTRA-PAR? (H4)

O índice de condição corporal (ICC) médio para os filhotes de *A. bokermanni* analisados foi de $0,46 \pm 0,02$ e a média do nível de heterosiguidade (HL) foi de $0,36 \pm 0,01$ (N= 98 filhotes). A média de heterosiguidade para a espécie em geral (considerando todos os indivíduos amostrados: machos, fêmeas e ninhegos) foi de $0,37 \pm 0,007$. Não foi encontrada correlação entre o HL e o ICC dos filhotes em geral ($r = 0,01$; $p = 0,91$).

Como dito anteriormente, apenas quatro ninhegos foram produzidos por machos que defendiam os territórios onde os ninhos foram encontrados. Todos os quatro ninhos possuíam dois filhotes, mas a paternidade intra-par foi encontrada apenas para um dos filhotes em cada um dos ninhos (N= 4), ou seja, os machos sociais perderam a paternidade de um dos filhotes em todos os quatro casos. Comparamos os filhotes destes ninhos e não

encontramos diferenças no ICC ($t = -0,05$; $p = 0,95$) ou nível de endogamia ou heterosiguidade (Mann-Whitney $U = 6$; $p = 0,66$) entre os filhotes intra-par e extra-par.

DISCUSSÃO

O conceito de sistema de acasalamento refere-se às estratégias comportamentais de uma espécie para o acesso a parceiros reprodutivos, incorporando diferentes parâmetros que incluem: o número de parceiros adquiridos, a forma de aquisição de parceiros, a presença e características de formação de casais, e os padrões do cuidado parental fornecido por cada sexo (Emlen & Oring 1977). Assim, sistemas socialmente monogâmicos, na sua vasta maioria, apresentam defesa territorial tipicamente realizada por machos ou ambos os sexos, formação de um vínculo social entre os parceiros (um macho e uma fêmea) e cuidado parental realizado por ambos os sexos (Lack 1968, Emlen & Oring 1977).

Até o presente momento, o sistema de acasalamento de *Antilophia* tem sido definido como monogâmico (Marini & Cavalcanti 1992, Prum 1994). Tal definição baseia-se sobre a aparente defesa territorial realizada pelos machos e a presença de ninhos nessas áreas. Além disso, prevaleceu a ausência de conhecimento sobre a realização de *displays* pelo macho assim como a falta de informações sobre paternidade de prole. No presente estudo, encontramos que para *A. bokermanni*, não ocorreu cuidado parental do macho em nenhuma fase reprodutiva (construção do ninho, incubação dos ovos) ou de desenvolvimento dos filhotes pós-eclosão (ver resultados capítulo 1). Além desse fato, registramos outras evidências que fogem à definição clássica da monogamia social: mais de uma fêmea nidificando em território de um mesmo macho em algumas ocasiões; ausência de defesa de parceiros reprodutivos; e principalmente, uma elevadíssima taxa de paternidade “extra-

par”. Tais observações indicam que o sistema social de *A. bokermanni* não se encaixa na definição de uma monogamia clássica.

Como constatado até o momento, a média de cópulas extra-par para aves consideradas socialmente monogâmicas é de 11% (Griffith et al. 2002). No entanto, alguns estudos encontraram que espécies socialmente monogâmicas podem possuir taxas de cópula extra-par que alcançam valores maiores que a média, podendo ultrapassar 50% (Yezerinac et al. 1995, Barber et al. 1996, Carvalho et al. 2006, Manica et al. 2016). Porém, para tais espécies, o sistema social se encaixa na definição de monogamia no que tange ao vínculo social e cuidado parental realizado por ambos os sexos (Dunn & Hannon 1992, Lozano & Lemon 1995, Diniz et al. 2015), características ausentes em *A. bokermanni*. Além disso, nenhum estudo onde espécies socialmente monogâmicas tiveram seu sistema de acasalamento genético analisado, registrou valores superiores a 90% na taxa de FEP, como encontramos no presente estudo. Desta forma, propomos que o sistema de acasalamento social de *A. bokermanni* não possa ser classificado como monogâmico.

Sugerimos que a aparente defesa territorial dos machos possa ser considerada como uma forma de *display*, onde o canto possui a principal função de atrair as fêmeas e não tenha funcionalidade quanto à defesa de uma área, no sentido de excluir outros machos. Podemos encontrar suporte para essa proposta nos resultados encontrados no capítulo 3, onde elementos do canto mostraram-se importantes para o sucesso reprodutivo dos machos, sendo um forte indicativo de qualidade dos mesmos e possivelmente a principal forma da fêmea avaliar a qualidade do macho. Ainda, o fato de fêmeas nidificarem dentro das áreas defendidas por machos pode ser resultado da baixa disponibilidade de áreas adequadas para

a nidificação, não estando associada à formação de pares, o que explicaria a presença de mais de um ninho em um mesmo território.

Também foram observados em algumas ocasiões, machos em vôos circulares onde perseguiam sem agressividade um ao outro, emitindo sons mecânicos, produzidos provavelmente pelas asas durante o vôo, e encerravam pousando um ao lado do outro. Infelizmente tal comportamento não foi quantificado, porém em todas as ocasiões observadas (mais de 6 vezes), foi registrada a presença de pelo menos uma fêmea aparentente observando os machos. Ainda, tal comportamento não ocorreu dentro das áreas defendidas pelos machos, mas sim em áreas neutras (onde não havia machos defendendo território), e frequentemente em uma mesma área. Tais características se assemelham às arenas utilizadas por machos para exibições de lek, como descrito para a grande maioria dos piprídeos (Lill 1974, Anciães & Prum 2008, Durães et al. 2008, Cestari & Pizo 2012). Este comportamento de vôos circulares também foi observado por Marini (1992), para a espécie irmã *A. galeata*, no entanto tal comportamento nunca foi detalhado ou teve sua função investigada.

Constatamos ainda que muitos machos sub-adultos ou jovens, e que não defenderam territórios reprodutivos, produziram filhotes biológicos. Em diversas espécies de Pipridae os machos apresentam um grande atraso na mudança para a plumagem adulta completa (Foster 1987, DuVal 2005, McDonald 2009), mesmo tendo maturidade sexual, ou seja, capazes de produzir filhotes (Foster 1987, Marini 1992). Aparentemente, a mudança da plumagem juvenil para adulta em piprídeos não é dependente da quantidade de hormônios como a testosterona (Day et al. 2006, Fusani et al. 2014). É possível que o atraso na muda seja uma estratégia de machos para acesso às fêmeas sem competirem ou serem agredidos

por outros machos, pois a presença de grande quantidade de penas verdes torna tais machos parecidos com fêmeas, possivelmente não sendo identificados por outros machos como competidores intra-sexuais (Rohwer et al. 1980, Flood 1984). É plausível, portanto, que tais machos forcem a cópula com as fêmeas, uma vez que estas também não os identificariam como machos, o que explicaria a produção de filhotes por estes machos. No entanto, é necessário averiguar se machos de *A. bokermanni* seriam menos agressivos em relação a indivíduos verdes do que com machos que possuem plumagem adulta. Além disso, a vantagem e a função do atraso da mudança da plumagem de aves podem variar entre espécies (Lyon & Montgomerie 1986).

Nossos resultados não corroboraram a hipótese de que fêmeas com melhores condições corporais paream-se com machos equivalentes, além de não ter sido encontrada correlação entre o ICC dos filhotes e mães ou seus respectivos pais biológicos. Também não encontramos suporte para a hipótese de que o sucesso de pareamento dos machos estaria relacionado ao tamanho do seu território, indicando assim que fêmeas não se beneficiam diretamente em parrear-se com determinados machos. No entanto, a disponibilidade de alimento em cada território não foi medida. Apesar disso, diferente de outras áreas, a encosta da Chapada do Araripe apresenta uma vegetação bastante homogênea (Silva-Neto 2013), sendo bastante provável que a variação na distribuição de plantas e frutos entre os territórios seja baixa.

Encontramos que em comparação com filhotes intra-par, filhotes provenientes de cópulas extra-par não possuem maiores ICC, ou maior heterozigidade. Também verificamos que machos extra-par não possuem maior diversidade genética e ICC, quando comparados com machos sociais. Assim, não encontramos suporte para a teoria de que

fêmeas recebem benefícios indiretos em cópulas com parceiros extra-par. Outros estudos também não tem encontrado evidências que apoiam tal contexto teórico (Hill et al. 2011, Manica et al. 2016). De modo geral, estudos tem indicado que a presença de benefício indireto para fêmeas que buscam cópulas extra-par diverge bastante entre diferentes espécies (Forsman et al. 2008, Schmoll et al. 2009, Forstmeier et al. 2014, Hsu et al. 2015, Whittingham & Dunn 2016). No caso de *A. bokermanni* isso pode ser um indicativo de que a endogamia possui baixa influência para a escolha de parceiros pelas fêmeas, pouco afetando a qualidade genética dos filhotes.

Os nossos resultados ainda sugerem que os níveis de endogamia são altos quando comparados com outras espécies de aves (Bates 2000, Ortego et al. 2007, Manica et al. 2016) ou mesmo outras espécies da família Pipridae (Ryder et al. 2009). Enquanto que para aves, de modo geral, o coeficiente de endogamia varia de 0 a 14% (Bates 2000, Shad et al. 2013), para *A. bokermanni* o valor médio foi de 37%, lembrando que valores mais altos indicam menor heterozigosidade. A baixa variação entre indivíduos (ou seja, baixa heterozigose) e a baixa influência da endogamia na escolha de parceiros e conseqüentemente entre filhotes, podem ser resultado de altos níveis de endogamia, uma vez que para ocorrer seleção de machos mais heterozigóticos, a diferença entre os indivíduos deve ser mais evidente. Altos níveis de endogamia são esperados para espécies com pequenas populações isoladas (Frankham 1996), como é o caso de *A. bokermanni*. Esse cenário é bastante preocupante uma vez que a perda de alelos ocasiona diversas conseqüências negativas para a espécie como: baixa resistência a doenças, alelos deletérios, alta mortalidade, baixo sucesso de eclosão e sobrevivência de ninhos, podendo ocasionalmente levar à extinção da espécie (Ralls et al. 1979, Milss & Smouse 1994,

Frankham 1995, Hendrick & Kalinowski 2000, Brekke et al. 2010). Deste modo, os resultados encontrados no presente estudo servem de alerta para a urgência de tomada de decisões sobre a conservação da área de ocorrência da espécie.

Vale ainda ressaltar, que as hipóteses testadas no presente estudo foram baseadas no conceito de que existem machos intra-par, ou seja, parceiros sociais, uma vez que o sistema social da espécie era considerado até o momento como monogâmico. No entanto, nossos resultados, inclusive a ausência de benefícios para a fêmea e filhotes na busca de parceiros “extra-par”, sugerem que o sistema social de *A. bokermanni* não inclui o conceito de machos sociais, assemelhando-se assim com todas as outras espécies da família Pipridae nesse quesito (Foster 1987, McDonald & Potts 1994, Prum 1994, Shorey 2002, DuVal 2007, Anciães & Prum 2008, Durães et al. 2008). Portanto, a alta taxa de paternidade extra-par pode ser um indicativo de que de fato a definição de intra e extra-par não cabe para a espécie, tornando a comparação entre sistema social e genético pouco coerente, principalmente considerando-se o sistema social monogâmico. Acreditamos que seja necessária uma re-definição, buscando um enquadramento mais adequado para o sistema de acasalamento de *A. bokermanni* dentro do vasto e complexo espectro de diferentes tipos de sistemas sociais.

Assim, propomos que o sistema de acasalamento social e genético que melhor se encaixa com os dados obtidos para *A. bokermanni* seria o de lek solitário poligínico. De acordo com alguns pesquisadores, tal sistema pode evoluir tanto por razões demográficas, devido à baixa densidade de indivíduos (Olsen & McDowell 1983), quanto sociais, devido à baixa tolerância de machos quanto a presença de outros machos (Prum et al. 1996). O sistema de lek solitário poligínico é encontrado em outros membros da família, como

algumas espécies do gênero *Heterocercus*, *Xenopipo* e *Machaeropterus* (Sick 1959; 1967, Prum et al. 1996). A definição deste sistema prediz que: (1) o lek solitário é possivelmente derivado do lek tradicional, com classes agregadas de territorialidade; e (2) compartilha a característica mais importante do lek tradicional ou lek agregado: machos defendem territórios, não baseados na defesa de recursos, mas para efetuarem “*display*” poligínico (*polyginous advertisement*) (Prum 1994, Prum et al. 1996). Tais características descrevem de forma adequada o encontrado para *A. bokermanni* no presente estudo, explicando assim a função da defesa de territórios pelos machos, apesar das altas taxas de FEP.

A divergência entre as espécies dos gêneros acima citados e *Antilophia bokermanni* em relação fato de que os ninhos de tais espécies não se encontrarem necessariamente dentro dos territórios defendidos pelos machos, pode ser uma consequência da redução da área de vida e restrição das fêmeas quanto à locais de nidificação. No entanto, as populações da espécie irmã *A. galeata*, não se encontram reduzidas, além de possuírem uma distribuição abrangente (Sick 1997) mas fêmeas parecem também nidificar dentro dos territórios dos machos. Porém, para quase todas as espécies mencionadas, poucos estudos foram realizados no que diz respeito aos locais de nidificação em relação aos territórios defendidos pelos machos, para *Heterocercus flavivertex* por exemplo, apenas um ninho foi encontrado durante o estudo de Prum et al. (1996) e *A. galeata* apenas dois ninhos (Marini 1992). Assim, é preciso ter cautela quanto a conclusões em relação à inserção dos ninhos dentro dos territórios dos machos ou não, bem como acerca das razões ecológicas e comportamentais para o que observamos no presente estudo quando comparado com outras espécies de lek solitário.

REFERÊNCIAS

- Alatalo RV, Lundberg A, Glynn C, 1986. Female pied flycatchers choose territory quality and not male characteristics. *Nature*. 323: 152 -153.
- Alcock, J. 2009. *Comportamento Animal: Uma abordagem evolutiva*. 9ª ed. Artmed. Porto Alegre, RS. 606 p.
- Anciães M, Prum RO. 2008. Manakin display and visiting behaviour: A comparative test of sensory drive. *An Behav*. 75: 783–790.
- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press. 599 p.
- Aparicio, JM., Ortego J., Cordero PJ. 2006 What should we weigh to estimate heterozygosity, alleles or loci? *Mol. Ecol*. 15, 4659–4665.
- Aquasis. 2006. Plano de conservação do ,oldadinho-do-araripe (*Antilophia bokermanni*). 1–36.
- Barber CA, Robertson RJ, Boag PT. 1996. The high frequency of extra-pair paternity in tree Swallows is not an artifact of nestboxes. *Behav Ecol Sociobiol*. 38: 425–430.
- Basolo, AL. 2004. Variation between and within the sexes in body size preferences. *Anim Behav*. 68: 75–82.
- Bateman, AJ. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity (Edinb)*. 2: 349–368.
- Bates, JM. 2000. Allozymic genetic structure and natural habitat fragmentation: Data for five species of Amazonian forest birds. *The Condor* 102: 770–783.

- Bel-Venner MC, Dray S, Allainé D, Menu F, Venner S. 2008. Unexpected male choosiness for mates in a spider. *Proc R Soc B Biol Sci.* 275: 77–82.
- Bensch S, Hasselquist D. 1991. Territory infidelity in the polygynous great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*: The effect of variation in territory attractiveness. *J Anim Ecol.* 60: 857–871.
- Birkhead T, Møller A. 1993. Female control of paternity. *TREE.* 8: 100–104.
- Bjørnstad G, Lifjeld J. 1997. High frequency of extra-pair paternity in a dense and synchronous population of willow warblers *Phylloscopus trochilus*. *J Avian Biol.* 28: 319–324.
- Brekke P, Bennett PM, Wang J, Pettorelli N, Ewen JG. 2010. Sensitive males: inbreeding depression in an endangered bird. . *Proc R Soc B Biol Sci.* 277: 3677–3684.
- Brommer JE, Meril J, Kokko H. 2002. Reproductive timing and individual fitness. *Ecol Lett.* 5: 802–810.
- Burke T, Davies NB, Bruford MW, Hatchwell BJ. 1989. Parental care mating behavior of polyandrous dunnocks *Prunella modularis* related to paternity by DNA fingerprinting. *Nature.* 338: 249–252.
- Carvalho CB V, Macedo RH, Graves JA. 2006. Breeding strategies of a socially monogamous neotropical passerine: Extra-Pair fertilizations, behavior, and morphology. *Condor.* 108: 579–590.
- Cestari C, Pizo MA. 2012. The use of auxiliary courts by the lek-forming White-bearded Manakin *Manacus manacus* (Aves, Pipridae). *Act Ethol.* 15: 73–79.

- Cezilly F, Nager RG. 1995. Comparative evidence for a positive association between divorce and extra-pair paternity in birds. . Proc R Soc B Biol Sci. 262: 7–12.
- Coelho G, Silva WAG. 1998. A new species of *Antilophia* (Passeriformes: Pipridae) from Chapada do Araripe, Ceará, Brazil. Revista Brasileira de Ornitologia - Braz J of Ornithol. 6: 81-814
- Cohas A, Bonenfant C, Gaillard JM, Allainé D. 2007. Are extra-pair young better than within-pair young? A comparison of survival and dominance in alpine marmot. J Anim Ecol. 76: 771–81.
- Cotton S, Small J, Pomiankowski A. 2006. Sexual selection and condition-dependent mate preferences. Curr Biol. 16: 755–765.
- Danchin É, Giraldeau LA, Cézilly F. 2005. Ecologia Comportamental. Instituto Piaget, Lisboa, Portugal.
- Darwin C. 1871. Principle of Sexual Selection. In: Descent of man and Selection in Relation to sex. 58 p.
- Day LB, McBroom JT, Schlinger BA. 2006. Testosterone increases display behaviors but does not stimulate growth of adult plumage in male golden-collared manakins (*Manacus vitellinus*). Horms and Behav. 49: 223–232.
- Diniz P, Ramos DM, Macedo RH. 2015. Attractive males are less than adequate dads in a multimodal signalling passerine. Anim Behav. 102: 109–117.
- Dunn PO, Hannon SJ. 1992. Effects of food abundance and male parental care on reproductive success and monogamy in Tree Swallows. The Auk. 109: 488-499.

- Durães R, Loiselle BA, Blake JG. 2008. Spatial and temporal dynamics at manakin leks: reconciling lek traditionality with male turnover. *Behav Ecol Sociobiol* 62: 1947–1957.
- DuVal, EH. 2005. Age-based plumage changes in the lance-tailed manakin: A two-year delay in plumage maturation. *The Condor* 107: 915–920.
- DuVal, EH. 2007. Social organization and variation in cooperative alliances among male lance-tailed manakins. *Anim Behav.* 73: 391–401.
- Dyrz A, Wink M, Kruszewicz A, Leisler B, Warbler A, Paludicola A. 2005. Male Reproductive Success is correlated with blood parasite levels and body condition in the promiscuous aquatic Warbler (*Acrocephalus paludicola*). *Auk*. 122: 558–565.
- Emlen ST, Oring LW. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*. 197: 215–223.
- Eshel I, Volovik I, Sansone E. 2000. On Fisher – Zahavi’s handicapped sexy son. *Evol Ecol Res.* 2: 509–523.
- Fisher, RA. 1915. The evolution of sexual preference. *Eugen Rev.* 7: 184–92.
- Flood, NJ. 1984. Adaptive Significance of Delayed Plumage Maturation in Male Northern Orioles. *Evolution*. 38: 267-279.
- Forsman AM, Vogel LA, Sakaluk SK, Johnson BG, Masters BS, Johnson LS, Thompson CF. 2008. Female house wrens (*Troglodytes aedon*) increase the size, but not immunocompetence, of their offspring through extra-pair mating. *Mol Ecol.* 17: 3697–3706.

- Forstmeier W, Kempenaers B, Meyer A, Leisler B. 2002. A novel song parameter correlates with extra-pair paternity and reflects male longevity. *Proc R Soc B Biol Sci.* 269: 1479–1485.
- Forstmeier W, Nakagawa S, Griffith SC, Kempenaers B. 2014. Female extra-pair mating: adaptation or genetic constraint? *TREE.* 29: 456–464.
- Foster MS. 1981. Cooperative behavior and social organization of the Swallow-tailed Manakin (*Chiroxiphia caudata*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 9: 167- 177.
- Foster MS. 1987. Delayed Maturation, neoteny, and social system differences in two manakins of the genus *Chiroxiphia*. *Evolution* 41: 547-558.
- Frankham R. 1995. Conservation Genetics. *Annu. Rev. Genetics.* 29: 305-327.
- Frankham R. 1996. Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conserv Biol* 10: 1500–1508.
- Freeman-Gallant CR, Taff CC, Morin DF, Dunn PO, Whittingham LA, Tsang SM. 2009. Sexual selection, multiple male ornaments, and age- and condition-dependent signaling in the common Yellowthroat . *Evolution.* 64: 1007–1017.
- Freeman-Gallant CR, Wheelwright NT, Meiklejohn KE, Sollecito SV. 2006. Genetic similarity, extrapair paternity, and offspring quality in Savannah sparrows (*Passerculus sandwichensis*). *Behav Ecol.* 17: 952–958.
- Fusani L, Barske J, Day LD, Fuxjager MJ, Schlinger BA. 2014. Physiological control of elaborate male courtship: Female choice for neuromuscular systems. *Neurosci Biobehav Rev.* 46: 534–546.

- Gelter H, Tegelström H. 1992. High frequency of extra-pair paternity in Swedish pied flycatchers revealed by allozyme electrophoresis and DNA fingerprinting. *Behav Ecol Sociobiol.* 31: 1–7.
- Gerlach NM, McGlothlin JW, Parker PG, Ketterson ED. 2012. Promiscuous mating produces offspring with higher lifetime fitness. *Proc R Soc B Biol Sci.* 279: 60–66.
- Gibson, RM. 1992. Lek formation in sage grouse: The effect of female choice on male territory settlement. *Anim Behav.* 43: 443–450.
- Gray, EM. 1997. Female red-winged blackbirds accrue material benefits from copulating with extra-pair males. *Anim Behav.* 53: 625–639.
- Griffith SC, Immler S. 2009. Female infidelity and genetic compatibility in birds: The role of the genetically loaded raffle in understanding the function of extrapair paternity. *J Avian Biol.* 40: 97–101.
- Griffith SC, Montgomerie R, Küpper C, Cuthill IC, Kis J, Lanctot RB, Sandercock BK, Székely T, Wallander J, Kempenaers B, Chieffi A. 2003. Why do birds engage in extra-pair copulation? *Nature.* 422: 833–834.
- Griffith SC, Owens IPF, Thuman KA. 2002. Extra pair paternity in birds: A review of interspecific variation and adaptative function. *Mol Ecol.* 11: 2195–2212.
- Hammer O., Harper DAT., Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological Statistic Software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica* 4: 9–9.
- Hardy OJ, Vekemans X. 2002. SPAGeDi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Mol Ecol Notes* 2: 618–620.

- Hendrick PW, Kalinowski S. 2000. Inbreeding depression in Conservation Biology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 139-162
- Hill CE, Akcay C, Campbell SE, Beecher MD. 2011. Extrapair paternity, song, and genetic quality in song sparrows. *Behavioral Ecology* 22: 73–81.
- Hingston, RWG. 1933. *The meaning of animal colour and adornment* (London, E. Arnold & Co.), 411 pp.
- Hoffman JI, Munro KAT, Kilner RM, Amos W. 2010. High rates of infidelity in the Grey Fantail *Rhipidura albiscapa* suggest that testis size may be a better correlate of extra-pair paternity than sexual dimorphism. *Ibis* (Lond 1859). 152: 378–385.
- Holveck M-J, Riebel K. 2010. Low-quality females prefer low-quality males when choosing a mate. *Proc R Soc B Biol Sci.* 277: 153–60.
- Hsu Y-H., Schroeder J, Winney I., Burke T., Nakagawa S. 2015. Are extra-pair males different from cuckolded males? A case study and a meta-analytic examination. *Mol Ecol.* 24: 1558–1571.
- Jennions MD, Petrie M. 2000. Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biol Rev Camb Philos Soc.* 75: 21–64.
- Kalinowski ST, Taper ML, Marshall TC. 2007. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Mol Ecol.* 16: 1099-1106.

- Kempnaers B, Verheyen GR, Broeck M Van den, Burke T, Broeckhoven C Van, Dhondt AA. 1992. Extra-pair paternity results from female preference for high-quality males in the blue tit. *Nature*. 357: 494–496.
- Kleven O, Bjerke B-A, Lifjeld JT. 2008. Genetic monogamy in the Common Crossbill (*Loxia curvirostra*). *J Ornithol*. 149: 651–654.
- Kokko H, Jennions MD. 2008. Parental investment, sexual selection and sex ratios. *J Evol Biol*. 21: 919–48.
- Krokene C, Rigstad E, Dale M, Lifjeld JT. 1998. The function of extrapair paternity in blue tits and great tits: Good genes or fertility insurance ? *Behav Ecol*. 9: 649–656.
- Lack D. 1940. Pair-Formation in Birds. *The Condor*. 42: 269–286.
- Lack D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London.
- Lill, A. 1974. Sexual Behavior of the Lek-forming White-bearded Manakin (*Manacus manacus trinitatis*, Hartert). *Zeitsch für Tierpsychol*. 36: 1–36.
- Lozano GA, Lemon RE. 1995. Food abundance and parental care in yellow warblers (*Dendroica petechia*). *Behav Ecol Sociobiol*. 37: 45–50.
- Lyon BE, Montgomerie RD. 1986. Delayed Plumage Maturation in Passerine Birds: Reliable Signaling by Subordinate Males? *Evolution* 40: 605-615.
- Macedo RH, Karubian J, Webster MS. 2008. Extrapair paternity and sexual selection in socially monogamous birds: Are tropical birds different? *The Auk*. 125: 769–777.

- Manica LT, Graves JA, Podos J, Macedo RH. 2016. Multimodal flight display of a neotropical songbird predicts social pairing but not extrapair mating success. *Behav Ecol and Sociob.* 1-14.
- Marini MÂ, Cavalcanti RB. 1992. Mating system of the Helmeted Manakin (*Antilophia galeata*) in Central Brazil. *The Auk.* 109: 911–913.
- Marini MÂ. 1992. Notes on the Breeding and Reproductive Biology of the Helmeted Manakin. *Wilson Bull.* 104: 168–173.
- McDonald DB, Potts WK. 1994. Cooperative display and relatedness among males in a lek-mating bird. *Science.* 266: 941–1128.
- McDonald, DB. 1989. Correlates of male mating success in a lekking bird with male-male cooperation. *Anim Behav.* 37: 1007–1022.
- McDonald, DB. 2009. Young-boy networks without kin clusters in a lek-mating manakin. *Behav Ecol Sociobiol.* 63:1029–1034.
- Milss LS., Smouse PE. 1994. Demographic consequences of inbreeding in remnant populations. *The Amer Natur.* 144: 412-431.
- Nice, MM. 1938. Territory and mating with the song-sparrow. *Proc. Eighth Int. Orn. Cong.* 1934: 324- 338.
- Olsen DH., McDowell MK. 1983. A comparison of White-bearded manakin (*Manacus manacus*) populations and lek systems in Suriname and Trinidad. *The Auk.* 100: 739-742.

- Ortego J, Aparicio JM, Calabuig G, Cordero PJ. 2007. Increase of heterozygosity in a growing population of lesser kestrels. *Biol Lett.* 3: 585–588.
- Owens IPF, Hartley IR. 1998. Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? *Proc R Soc B Biol Sci.* 265: 397–407.
- Petrie M, Doums C, Moller AP. 1998. The degree of extra-pair paternity increases with genetic variability. *Proc Natl Acad Sci USA.* 95: 9390–9395.
- Pomiankowski, A. 1987. Sexual Selection: The Handicap principle does work -- Sometimes. *Proc R Soc B Biol Sci.* 231: 123-145.
- Prum RO, Kaplan JD, Pierson JE. 1996. Display behavior and natural history of the Yellow-Crowned Manakin (*Heterocercus flavivertex*: Pipridae). *The Condor.* 98: 722–735.
- Prum, RO. 1994. Phylogenetic Analysis of the Evolution of Alternative Social Behavior in the Manakins (Aves: Pipridae). *Evolution.* 48: 1657–1675.
- Prum, RO. 1997. Phylogenetic tests of alternative intersexual selection mechanisms: Trait macroevolution in a polygynous clade (Aves: Pipridae). *Am Nat.* 149: 668–692.
- Queller D, Goodnight K. 1989. Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution.* 43: 258–275
- Ralls K, Brugger K, Ballou J. 1979. Inbreeding and juvenile mortality in small populations of ungulates. *Science.* 206: 1101–1103.

- Rêgo PS, Araripe J, Silva WAG, Albano C, Thieres P, Campos A, Vallinoto M, Sampaio I, Schneider H. 2010. Population genetic studies of mitochondrial pseudo-control region in the endangered Araripe Manakin (*Antilophia bokermanni*). *Auk*. 127: 335–342.
- Reynolds JD. 1996. Animal breeding systems. *Trends Ecol Evol*. 11: 68–72.
- Riebel K, Holveck M, Verhulst S, Fawcett TW. 2010. Are high-quality mates always attractive? State-dependent mate preferences in birds and humans. *Commun Integr Biol*. 3: 271–273.
- Rohwer S, Fretwell SD, Niles DM. 1980. Delayed Maturation in Passerine Plumages and the Deceptive Acquisition of Resources. *The Amer Natur*. 115: 400–437.
- Rosivall B, Szöllösi E, Hasselquist D, Török J. 2009. Effects of extrapair paternity and sex on nestling growth and condition in the Collared flycatcher, *Ficedula albicollis*. *Anim Behav*. 77: 611–617.
- Rowe D, Murphy M, Fleischer R, Wolf P. 2001. High frequency of extra-pair paternity in eastern kingbirds. *Condor*. 103: 845–851.
- Ryder TB, Tori WP, Blake JG, Loiselle BA, Parker PG. 2009. Mate choice for genetic quality: a test of the heterozygosity and compatibility hypotheses in a lek-breeding bird. *Behav Ecol* 21: 203–210.
- Schmoll T, Schurr FM, Winkel W, Epplen JT, Lubjuhn T. 2009. Lifespan, lifetime reproductive performance and paternity loss of within-pair and extra-pair offspring in the coal tit *Parus ater*. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*. 276: 337–345
- Selander, RK. 1965. On mating systems and sexual selection. *Amer Nat*. 99: 129–141.

- Sheldon, BC. 1993. Sexually transmitted disease in birds: occurrence and evolutionary significance. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 339: 491–7.
- Shorey, L. 2002. Mating success on white-bearded manakin (*Manacus manacus*) leks: male characteristics and relatedness. *Behav Ecol Sociobiol.* 52: 451–457.
- Sick, H. 1959. Die Balz der Schmuckvogel (Pipridae). *J. Omithol.* 100: 269-302
- Sick, H. 1967. Courtshin behavior in manakins (Pipridae). A review. *Li&ng Bird* 615-22.
- Sick, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Nova Fronteira, Rio de Janeiro, Brazil.
- Silva-Neto, B. 2013. Perda da vegetação natural na Chapada do Araripe (1975/2007) no estado do Ceará. [accessed 2016 Jul 28]. <http://repositorio.unesp.br/handle/11449/104464>.
- Skutch, AF. 1940. Social and sleeping habits of Central American wrens. *The Auk:* 57: 293-312.
- Tarvin KA, Webster MS, Tuttle EM, Pruett-Jones S. 2005. Genetic similarity of social mates predicts the level of extrapair paternity in Splendid fairy-wrens. *Anim Behav.* 70: 945–955.
- Trivers, RL. 1972. Parental Investment and Sexual Selection. In: B. Campbell (Ed.), *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971*, p. 136–179. Chicago, IL Aldine.
- Verner, J. 1964. Evolution of Polygamy in the Long-Billed Marsh Wren. *Evolution.* 18: 252-261.

- Wan D, Chang P, Yin J. 2013. Causes of extra-pair paternity and its inter-specific variation in socially monogamous birds. *Acta Ecol Sin.* 33: 158–166.
- Westneat, D. 1990. Genetic parentage in the indigo bunting: A study using DNA fingerprinting. *Behav Ecol Sociobiol.* 1: 67–76.
- Westneat DF, Stewart IRK. 2003. Extra-Pair Paternity in Birds: Causes, Correlates, and Conflict. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 34: 365–396.
- Wetzel DP, Westneat DF. 2009. Heterozygosity and extra-pair paternity: biased tests result from the use of shared markers. *Mol Ecol.* 18: 2010–21.
- Whittingham LA, Dunn PO. 2016. Experimental evidence that brighter males sire more extra-pair young in Tree Swallows. *Mol Ecol* 25: 3706–3715.
- Wilson MF., Pianka ER. 1963. Sexual Selection, Sex ratio and Mating System. *The Amer Natur.* 97: 405-407.
- Yezerinac SM, Weatherhead PJ, Boag PT. 1995. Extra-pair paternity and the opportunity for sexual selection in a socially monogamous bird (*Dendroica petechia*). *Behav Ecol Sociobiol.* 37: 179–188.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection-a selection for a Handicap. *J Theor Biol.* 53: 205–14.
- Zuk, M. 1990. Reproductive strategies and disease susceptibility: An evolutionary viewpoint. *Parasitol Today.* 6: 231–233.