

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

PARÂMETROS FÍSICOS, FISIOLÓGICOS E COMPORTAMENTAIS NA
DEFINIÇÃO DA HIERAQUIA DE DOMINÂNCIA ENTRE MACHOS DE
TANGARÁ (*CHIROXIPHIA CAUDATA*, AVES: PIPRIDAE)

PEDRO HENRIQUE LIMA RIBEIRO

Lilian Tonelli Manica

CURITIBA,
2017.

INTRODUÇÃO

A seleção sexual é um processo que favorece características que não poderiam ser mantidas pela seleção natural, por atribuírem desvantagens na sobrevivência do indivíduo. Sendo assim, ela explica a evolução de exibições (*displays*) elaboradas e características sexuais secundárias exuberantes (Darwin 1871), que podem sinalizar saúde e resistência à doenças, aptidão física e coordenação em movimentos (Andersson, 1994). Cor e brilho das penas, por exemplo, podem indicar a qualidade corporal do indivíduo, um requisito necessário para manter a plumagem em boas condições (Kodric-Brown & Brown 1984). Estas e outras características morfológicas estão associadas à qualidade do indivíduo que as carrega podendo direcionar a escolha entre parceiros sexuais (Darwin, 1871; Andersson, 1994).

Muitas vezes o processo de seleção anterior à cópula envolve comportamentos em que machos exibem seus ornamentos para fêmeas. Em muitas espécies, esse tipo de exibição requer uma alta intensidade de atividades físicas, habilidade e persistência e demandam um alto investimento energético, podendo assim atuar como sinalizadores de qualidade do macho às fêmeas (Byers et al. 2010). Em aves, esses *displays* podem ser visuais, no qual os machos exibem suas penas coloridas, como por exemplo na ave do paraíso *Parotia lawesii* (Scholes 2008), ou auditivas como em diversos Passeriformes, nos quais a vocalização de diferentes notas é um fator de seleção (Nowicki et al. 1998). Ainda, algumas aves podem combinar estímulos visuais e sonoros, como ocorre em tizius (*Volatinia jacarina*), em exibições nas quais as fêmeas percebem a qualidade do macho a partir de características acrobáticas (Carvalho et al. 2006, Manica et al. 2016).

As características da performance motora estão associados às adaptações hormonais, representados, por exemplo, pelos hormônios andrógenos (Fusani & Schlinger 2012). Durante o início do período reprodutivo, os machos apresentam altas concentrações desses hormônios, os quais atuam tanto na produção de plumagem especializada de acasalamento quanto na coordenação neuromuscular necessária para produzir *displays* de alta qualidade (Fusani & Schlinger 2012). A produção desses hormônios também pode indicar qualidade honesta dos machos. Somente machos de boa qualidade suportam o

custo associado ao sinal transmitido (Buchanan et al. 2001), pois além dos andrógenos aumentarem a agressividade em aves (Wingfield et al. 1987) podem atuar como imunossupressores (Marsh & Scanes 1994, Evans et al. 2000). Considerando a atuação desses hormônios em relação a qualidade e ao custo associado, pode-se constatar uma possível diferença na concentração da produção encontrada entre machos dominantes e subordinados (Creel 2001).

Além dos andrógenos outros hormônios podem atuar como imunossupressores, como a corticosterona, um glicocorticoide (Evans et al. 2000). Os glicocorticoides são envolvidos na regulação do estresse de vertebrados (Munck et al 1984). Entretanto, outros eventos também podem aumentar o estresse sofrido pelo indivíduo, como por exemplo o período reprodutivo. Este é qualificado como “estresse social”, que é derivado da interação entre indivíduos e suas posições sociais (Burke 1991). Assim, existe uma diferença hormonal na corticosterona em relação a estação (reprodutiva ou não) em que os indivíduos se encontram (Romero et al. 2006). Os machos ficam sujeitos a competição por parceiras (Kotrschal et al. 1998), e as consequências de um aumento nos níveis de estresse pode se manifestar de maneiras diferentes entre eles. No caso de machos dominantes, o estresse social pode ser definido pelo custo de manter seu posto, e em machos subordinados pelo desgaste e custo energético associados à perda de uma disputa contra um macho dominante (Creel 2001). Dessa forma, é possível que o nível de estresse social influencie a qualidade do comportamento exibido pelos machos (Carere et al 2003), pois está associado a doenças físicas e mentais (Aneshensel 1992).

Uma das medidas que pode ser utilizada para avaliar o sucesso reprodutivo dos machos é a consistência do seu comportamento de exibição, desde que essa consistência esteja relacionada com a aptidão do indivíduo (Smith & Blumstein 2008) e seja herdável (Boake 1994, Stirling et al. 2002, Kolliker 2005). Uma ferramenta que pode ser usada para medir a variação do comportamento entre indivíduos, ou até mesmo no indivíduo, é a entropia. A teoria da informação fornece essa medida, informando o grau de predibilidade e organização do comportamento estudado (Shannon, 2001). A teoria da informação já foi utilizada para muitos estudos de comunicação animal. Alguns exemplos incluem estudos de *display* e comunicação de crustáceos (Hazlett & Bossert 1965, Dingle 1969), estruturas de canto em aves (Ficken et al. 1994,

Hailman 1994, da Silva et al. 2000) e comunicação em mamíferos (McCowan et al. 1999). Quando o *display* selecionado pela fêmea é herdado nas próximas gerações, há uma tendência de que o *display* seja estereotipado, isto é, que não possua variação nos movimentos realizados pelos machos. Visto que quanto menor a entropia, mais organizado e constante será o *display*, espera-se que maior seja a preferência da fêmea por *displays* mais ordenados.

Um caso particular que envolve a combinação de *display* visual e sonoro ocorre em sistemas de acasalamento de poliginia de *lek*, descrito primeiramente por L. Lloyd em 1867 (Höglund & Alatalo 1995). Esse sistema tem como principal característica o agrupamento de machos competidores em arenas onde se exibem para uma fêmea (Höglund & Alatalo 1995). Outra característica marcante desse sistema é a diferença no número de cópulas obtidas pelos machos participantes. É comum que poucos conquistem a maior parte das cópulas e muitos machos copulem pouco ou não copulem (Höglund & Alatalo 1995). No entanto, em algumas espécies de aves da família Pipridae, que apresenta o sistema de poliginia de *lek*, os *displays* podem ser cooperativos. Assim, os machos exibem-se conjuntamente para atrair e estimular a fêmea para a cópula (Foster 1977, 1981, Tello 2001, DuVal 2007).

No caso de poliginia de *lek* com *displays* cooperativos, há uma relação direta entre o número de cópulas e o número de indivíduo participantes (Höglund et al. 1993). Também é possível que haja influência da seleção de parentesco. Esta teoria prediz que quanto maior o grau de parentesco maior será a cooperação entre esses indivíduos, pois o sucesso de um deles seria o sucesso do outro indiretamente, visto que o material genético compartilhado seria transmitido para descendentes (Hamilton 1963). Assim, se o sucesso reprodutivo do macho dominante é aumentado pela inclusão de um macho subordinado e aparentado ao dominante no *display*, há também um aumento indireto no sucesso reprodutivo do macho subordinado. Neste caso, a teoria de seleção de parentesco pode ser usada para explicar a evolução de exibições agregadas, uma vez que machos subordinados não obterão a cópula. Entretanto o sucesso reprodutivo dos machos subordinados estará ligado ao do macho dominante (Kokko & Lindström 1996), quando existe parentesco entre os indivíduos que realizam os *displays* cooperativos.

Sistemas reprodutivos que estimulem a competição entre machos e apresentem exibições que reúnem diversos tipos de sinais são, portanto, ideais para o estudo da seleção sexual por meio de análises morfológicas, hormonais, genéticas e comportamentais. A família Pipridae apresenta uma enorme quantidade de espécies altamente influenciadas pela seleção sexual. O dimorfismo sexual nessa família é evidente, sendo as fêmeas geralmente verdes e os machos das mais diversas cores (Sick 2001, Sigrist 2009). Para a reprodução, os machos realizam uma exibição para as fêmeas, evidenciando suas cores e ornamentos, de forma a sinalizar seu vigor e sua qualidade (Andersson 1994). Comportamentos elaborados de corte são uma das características mais marcantes nessa família.

O tangará (*Chiroxiphia caudata*) é uma espécie dessa família que apresenta machos azulados com uma coroa vermelha e cauda com as rectrizes centrais alongadas, enquanto que as fêmeas são verdes e um pouco menores que os machos (Sick 2001). Assim como várias espécies da família, possui o sistema de acasalamento em poliginia de *lek*, com displays cooperativos elaborados (Foster 1981, Sick 2001). Os *displays* são constituídos de diversos elementos, movimentos independentes que podem ser realizados de maneira consecutiva, únicos e estereotipados realizados no momento da exibição (Ribeiro 2017), assim como encontrado em outras espécies congêneres (DuVal 2007, Lukianchuk & Doucet 2014). Muitas vezes, machos são observados realizando exibições entre si (Foster 1981), mas a finalidade desse comportamento ainda é incerta. Uma característica presente na espécie é a utilização de diferentes poleiros de exibição dentro de uma mesma arena, sendo alguns poleiros considerados tradicionais e outros ocasionais (Foster 1981). No trabalho de Ribeiro 2017 foi denominado um conjunto de poleiros defendido pelo mesmo macho dominante de “Complexo de poleiros” ou apenas “Complexo”, onde também, foi constatado diferença entre alguns parâmetros da exibição entre essas arenas. As exibições feitas para as fêmeas são características da espécie e se iniciam com o macho dominante fazendo uma forte vocalização que atrai outros machos e a fêmea (Sick 2001). A exibição em si envolve movimentos repetidos e coordenados: dois a três machos empoleiram ao lado da fêmea e, em sequência, realizam o voo, vocalizando em sua direção (Foster 1981, Sick 2001) nesse momento são realizados em média cinco movimentos diferenciados

denominados de elementos (Ribeiro 2017). Em seguida, uma exibição solitária é feita pelo macho dominante à fêmea, em que é realizado mais 3 elementos diferentes dos realizados no primeiro momento da exibição (Ribeiro 2017). Após a realização do display solo, em 67% das vezes, há a ocorrência de cópula (Foster 1981). O trabalho de Foster (1981) descreve a existência de uma hierarquia de dominância linear dentro do grupo e que o status (i.e. dominante ou subordinados) do indivíduo persiste entre anos. No entanto, este comportamento não é corroborado por trabalhos mais recentes, como o de Brodt et al. (2013).

OBJETIVOS

Objetivo geral da tese

O objetivo geral da tese é compreender quais características dos machos de tangará (*C. caudata*) influenciam a escolha do parceiro reprodutivo pela fêmea. Assim, irei verificar como a fisiologia hormonal, o grau de parentesco entre indivíduos e a constância do comportamento podem influenciar a hierarquia e o sucesso reprodutivo dos machos da espécie.

Para isso, o estudo será dividido em três etapas. A primeira será compreender quais fatores determinam o estabelecimento de hierarquia em um mesmo complexo. Para isso utilizarei duas abordagens: (1) analisar se existem diferenças entre indivíduos nos níveis hormonais de testosterona e corticosterona; (2) testar se as características morfológicas dos indivíduos interferem na hierarquia dos machos. A segunda etapa terá o objetivo de testar se existe parentesco entre os indivíduos do mesmo complexo. O terceiro objetivo do projeto é testar a consistência do display entre machos em um mesmo evento de exibição e entre exibições ao longo da estação reprodutiva.

Uma vez confirmada a existência de diferentes graus de parentesco entre os indivíduos em um mesmo complexo, será testada se a consistência das exibições dos indivíduos é influenciada pela relação de parentesco entre os machos em cada complexo.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Realizarei o estudo nos Mananciais da Serra (48°59'W e 25°29'S), no município de Piraquara, região metropolitana de Curitiba, PR. Sua formação vegetal abrange de Floresta Ombrófila Densa Montana a Floresta Ombrófila Mista (Reginato & Goldenberg 2007).

Captura, marcação e medidas morfométricas dos machos

Farei capturas três vezes por semana durante o período reprodutivo dos tangarás, que ocorre entre outubro e fevereiro (Foster 1981, Zima & Francisco, comunicação pessoal), e duas vezes por semana no período não-reprodutivo, entre março e setembro. Usarei de quatro a oito redes de neblina de 6 m de comprimento dispostas a aproximadamente 15 m de distância dos *leks* para aumentar a probabilidade de captura dos indivíduos.

Quando capturados, marcarei machos e fêmeas com anilhas metálicas numeradas (CEMAVE/ICMBio) e anilhas plásticas coloridas para posterior identificação. Pesarei os indivíduos utilizando dinamômetro (precisão 0,1 g) e medirei do comprimento do tarso com um paquímetro (precisão 0,01 mm). Irei retirar 10 a 20 µL de amostras de sangue de cada indivíduo e acondicionar em eppendorfs contendo álcool 100%. Também verificarei os sacos em que os indivíduos foram acondicionados para a coleta de fezes.

Estudo hormonal

Para o estudo hormonal do estresse iremos utilizar amostras de fezes coletadas dos sacos onde são acondicionados os indivíduos quando capturados. As medidas da concentração hormonal serão realizadas por meio da técnica de radioimunoensaio utilizando protocolo já conhecido na literatura (Graham et al. 2001).

Para o estudo hormonal relacionado ao andrógeno utilizarei amostras de sangue coletadas dos indivíduos, pela veia braquial, na hora da captura e realizarei o método utilizado por Amoroso et al. (2008).

Coloração da plumagem dos machos

Coletarei de quatro a cinco penas do dorso e da coroa dos machos de tangarás, para retirarmos medidas de brilho, matiz e saturação das penas de cada área. Essas medidas indicam o total de luz refletida pelas penas, a cor e a pureza da cor, respectivamente. Realizarei as medidas com um espectrofotômetro acoplado a uma fonte de luz de xenônio pulsante que fornece iluminação no espectro ultravioleta e no visível para humanos.

Procura de poleiros e monitoramento

Realizarei procura de poleiros diariamente, entre setembro e março, em locais onde houve o registro auditivo de machos em *display* e de vocalizações de alerta da espécie (Foster 1981). Para os poleiros encontrados, marcarei a localização no GPS. Os poleiros serão monitorados por meio de observações com binóculos e filmagens com oito câmeras digitais. As câmeras serão colocadas a uma distância de cinco metros do poleiro de *display* e registrarão imagens por aproximadamente cinco horas consecutivas de forma autônoma. As gravações serão realizadas quatro vezes por semana, amostrando-se diferentes *leks* sempre que possível.

A partir das filmagens, registrarei o tempo de início e fim do *display*, indivíduos participantes e frequência com que cada indivíduo faz a apresentação. No *display* em roda mediremos alguns parâmetros, registrarei também a ocorrência de cópulas após o *display* assim como a identidade do macho que a realizou. Iremos considerar o dominante como o indivíduo que realizou o *display* solo para a fêmea, havendo cópula ou não, e subordinado o que participar do *display* cooperativo, mas não realizar o *display* solo para a fêmea. Utilizaremos o programa Windows Movie Maker® para editar os vídeos e capturar imagens para que possam ser posteriormente analisadas no programa ImageJ®.

Procura de ninhos

Durante o período reprodutivo, entre outubro e fevereiro, irei para campo a procura de ninhos, verificando a atividade e marcando sua localização.

Geralmente, os ninhos da espécie são feitos em bifurcações de árvores e arbustos e apresentam forma de taça. Verificarei a cada 2-3 dias os ninhos para avaliar o estágio de nascimento dos filhotes. Quando eclodidos os ovos, retirarei uma amostra de sangue dos ninhegos, a fim de fazer o teste de paternidade, comparando com os machos dos complexos monitorados.

Entropia

Para as análises de entropia irei medir alguns parâmetros do display e compará-los entre os machos dominantes e subordinados, testando a existência de diferença de constância nas medidas desses movimentos. Relacionarei as diferenças das medidas entre os movimentos e a diferença de elementos realizados nos *displays*. Para isso, definirei uma taxa média da duração ou da distância e uma taxa de realização de um elemento (da Silva et al. 2000).

Análise de parentesco

Para extração do DNA das amostras de sangue utilizarei o protocolo Puregene®. As amostras de DNA dos indivíduos serão amplificadas em *loci* dos microsatélites específicos de *C. caudata*, desenvolvido por Mercival Francisco do Departamento de Genética e Evolução, Universidade Federal de São Carlos (Francisco et al. 2004). Farei uma PCR utilizando o kit QIAGEN® Multiplex. Os genótipos dos indivíduos serão classificados utilizando o sequenciador Beckman Coulter CEQ™ com um padrão de tamanho de 400 pb e formamida deionizada. Utilizarei o software CEQ 8000™ Genetic Analysis System. Todo o protocolo será realizado de acordo com o apresentado por Manica et al. 2016.

Sucesso reprodutivo

Como forma de quantificar mais precisamente o sucesso reprodutivo, utilizarei a quantidade de ovos fertilizados por cada macho. Para retirar essa medida utilizarei a análise de parentesco descrita acima, relacionando os indivíduos encontrados nos ninhos e os indivíduos participantes dos displays.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amoroso, L., Artioni, S. M. B., Moraes, V. M. B., Perecin, D., Franzo, V. S., Amoroso, P. (2008). Influência da espermatogênese e dos níveis de testosterona no aspecto reprodutivo de codornas. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 37, 61-66.
- Andersson, M. (1994). *Sexual Selection*. Princeton University Press. New Jersey.
- Aneshensel, C. S. (1992). Social stress: Theory and research. *Annual review of sociology*, 15-38.
- Boake, C. R. (1994). *Quantitative genetic studies of behavioral evolution*. University of Chicago Press.
- Brodt, M. S. C., Della-Flora, F., Cáceres, N. (2013). Non-linear ascension in a reproductive hierarchy of the Blue Manakin (*Chiroxiphia caudata*). *Acta Ethologica*, 17, 181-185.
- Buchanan, K. L., Evans, M. R., Goldsmith, A. R., Bryant, D. M., Rowe, L. V. (2001). Testosterone influences basal metabolic rate in male house sparrows: a new cost of dominance signalling? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1474), 1337-1344.
- Burke, P. J. (1991). Identity processes and social stress. *American Sociological Review*, 56, 836-849.
- Byers, J., Hebets, E., Podos, J. (2010). Female mate choice based upon male motor performance. *Animal Behaviour*, 79, 771-778.
- Carere, C., Groothuis, T. G. G., Möstl, E., Daan, S., Koolhaas, J. M. (2003). Fecal corticosteroids in a territorial bird selected for different personalities: daily rhythm and the response to social stress. *Hormones and Behavior*, 43(5), 540-548.
- Carvalho, C. B. V., Macedo, R. H., Graves, J. A. (2006). Breeding strategies of a socially monogamous neotropical passerine: extra-pair fertilizations, behavior, and morphology. *Condor*, 108:579-590.
- Creel, S. (2001). Social dominance and stress hormones. *Trends in ecology & evolution*, 16(9), 491-497.
- Da Silva, M. L., Piqueira, J. R. C., Vielliard, J. M. (2000). Using Shannon entropy on measuring the individual variability in the rufous-bellied thrush *Turdus rufiventris* vocal communication. *Journal of Theoretical Biology*, 207(1), 57-64.
- Darwin, C. (1871). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. John Murry, London, UK.
- Dingle, H. (1969). A statistical and information analysis of aggressive communication in the mantis shrimp *Gonodactylus bredini* Manning. *Animal Behaviour*, 17, 561-575.
- DuVal, E. H. (2007). Cooperative display and lekking behavior of the lance-tailed manakin (*Chiroxiphia lanceolata*). *The Auk*, 124, 1168-1185.
- Evans, M. R., Goldsmith, A. R., Norris, S. R. (2000). The effects of testosterone on antibody production and plumage coloration in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47(3), 156-163.
- Ficken, M. S., Hailman, E. D., Hailman, J. P. (1994). The chick-a-dee call system of the Mexican chickadee. *Condor*, 70-82.
- Foster, M. S. (1977). Odd couples in manakins: a study of social organization and cooperative breeding in *Chiroxiphia linearis*. *The American Naturalist*, 111, 845-853.

- Foster, M. S. (1981). Cooperative behavior and social organization of the Swallow-tailed Manakin (*Chiroxiphia caudata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 9, 167-177.
- Foster, M.S. (1987). Delayed maturation, neoteny, and social system differences in two manakins of the genus *Chiroxiphia*. *Evolution*, 41(3), 547-558.
- Francisco, M. R., Galetti, P. M., Gibbs, H. L. (2004). Isolation and characterization of microsatellite loci in the blue manakin, *Chiroxiphia caudata* (Aves, Pipridae). *Molecular Ecology Notes*, 4, 758-760.
- Fusani, L., Schlinger, B. A. (2012). Proximate and ultimate causes of male courtship behavior in Golden-collared Manakins. *Journal of Ornithology*, 153(1), 119-124.
- Grahan, L., Schwarzenberger, F., Mostl, E., Galama, W., Savage, A. (2001). A versatile enzyme immunoassay for the determination of progestogens in feces and serum. *Zoo Biology*, 20, 227-236.
- Hailman, J. P. (1994). Constrained Permutation in "Chick-a-Dee"-Like Calls of a Black-Lored Tit Parus Xanthogenys. *Bioacoustics*, 6(1), 33-50.
- Hamilton, W. D. (1963). The evolution of altruistic behavior. *The American Naturalist*, 97(896), 354-356.
- Hazlett, B. A., Bossert, W. H. (1965). A statistical analysis of the aggressive communications systems of some hermit crabs. *Animal Behaviour*, 13(2), 357-373.
- Höglund, J., Montgomerie, R., Widemo, F. (1993). Costs and consequences of variation in the size of ruff leks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32(1), 31-39.
- Höglund, J., Alatalo, R. V. (1995). Leks. Princeton University Press. New Jersey.
- Kodric-Brown, A., Brown, J. H. (1984). Truth in advertising: the kinds of traits favored by sexual selection. *American Naturalist*, 309-323.
- Kokko, H., Lindstrom, J. (1996). Kin selection and the evolution of leks: whose success do young males maximize? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 263(1372), 919-923.
- Kotrschal, K., Hirschenhauser, K., & Möstl, E. (1998). The relationship between social stress and dominance is seasonal in greylag geese. *Animal Behaviour*, 55(1), 171-176.
- Lukianchuk, K. C., Doucet, S. M. (2014). Cooperative courtship display in Long-tailed Manakins *Chiroxiphia linearis*: predictors of courtship success revealed through full characterization of display. *Journal of Ornithology*, 155(3), 729-743.
- Manica, L. T., Graves, J. A., Podos, J., Macedo, R. H. (2016). Multimodal flight display of a neotropical songbird predicts social pairing but not extrapair mating success. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1-14.
- Marsh, J. A., Scanes, C. G. (1994). Neuroendocrine-immune interactions. *Poultry science*, 73(7), 1049-1061.
- Mc Cowan, B., Hanser, S. F., Doyle, L. R. (1999). Quantitative tools for comparing animal communication systems: information theory applied to bottlenose dolphin whistle repertoires. *Animal behaviour*, 57(2), 409-419.
- Munck, A., Guyre, P. M., Holbrook, N. J. (1984). Physiological functions of glucocorticoids in stress and their relation to pharmacological actions. *Endocrine reviews*, 5(1), 25-44.
- Nowicki, S., Peters, S., Podos, J. (1998). Song learning, early nutrition and sexual selection in songbirds. *American Zoologist*, 38, 179-190.

- Reginato, M., Goldenberg, R. (2007). Análise florística, estrutural e fitogeográfica da vegetação em região de transição entre as Florestas Ombrófilas Mista e Densa Montana, Piraquara, Paraná, Brasil. *Hoehnea*, 34, 349-364.
- Ribeiro, P. H. L. Padrões de exibições cooperativas de tangará (*Chiroxiphia caudata*) e sucesso em cópulas. 56 f. Dissertação (Mestrado em Zoologia) - Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Faculdade de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2017.
- Romero, L. M., Cyr, N. E., Romero, R. C. (2006). Corticosterone responses change seasonally in free-living house sparrows (*Passer domesticus*). *General and comparative endocrinology*, 149(1), 58-65.
- Scholes, E. (2008). Structure and composition of the courtship phenotype in the bird of paradise *Parotia lawesii* (Aves: Paradisaeidae). *Zoology*, 111, 260-278.
- Shannon, C. E. (2001). A mathematical theory of communication. *Mobile Computing and Communications Review*, 5(1), 3-55.
- Sick, H. (2001). Ornitologia Brasileira. Editora Nova Fronteira. Rio de Janeiro.
- Sigrist, T. (2009). Avifauna Brasileira. Editora Avis Brasilis. São Paulo.
- Smith, B. R., Blumstein, D. T. (2008). Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behavioral Ecology*, 19(2), 448-455.
- Stirling, D. G., Réale, D., Roff, D. A. (2002). Selection, structure and the heritability of behaviour. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(2), 277-289.
- Tello, J. G. (2001). Lekking behavior of the round-tailed manakin. *The Condor*, 103, 198-321.
- Wingfield, J. C., Ball, G. F., Dufty, A. M., Hegner, R. E., Ramenofsky, M. (1987). Testosterone and aggression in birds. *American Scientist*, 75(6), 602-608.

CRONOGRAMA DE DESENVOLVIMENTO DO PROJETO E DO CURSO:

	2017												2018											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Captura de indivíduos									X	X	X	X	X	X	X						X	X	X	X
Procura por leks										X	X	X	X									X	X	X
Observação e filmagem de comportamento										X	X	X	X									X	X	X
Análise dos resultados																	X	X	X					X

	2019												2020												2021	
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F
Captura de indivíduos									X	X	X	X	X	X	X						X	X	X	X		
Observação e filmagem de comportamento										X	X	X	X									X	X	X		
Análise dos resultados	X	X	X	X	X	X											X	X	X					X		
Defesa da Dissertação																	X	X	X							