

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

PROJETO DE DOUTORADO

**CONSEQUÊNCIAS DE DIFERENTES MODOS DE CUIDADO PARENTAL NA
HISTÓRIA DE VIDA DAS AVES**

Talita Vieira Braga
Orientador: James Joseph Roper

Curitiba
2012

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO.....	1
OBJETIVOS.....	3
Objetivo Geral.....	3
Objetivos Específicos	4
MÉTODOS.....	5
Área de estudo	5
Escolha das espécies	5
Captura e marcação dos indivíduos	5
Encontro e monitoramento dos ninhos	6
Coleta de dados	6
Análise dos dados	7
CRONOGRAMA	8
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	9

INTRODUÇÃO

O cuidado parental em muitos organismos, incluindo as aves, representa um importante componente do esforço reprodutivo (Martin *et al.*, 2006). O tempo ou energia investida na reprodução e nos comportamentos de cuidado parental podem ser utilizados como medidas do esforço reprodutivo dos indivíduos (Burger, 1981). Nas aves, o cuidado parental é representado principalmente pelos comportamentos de defesa do território, construção do ninho, incubação dos ovos e dos filhotes, alimentação dos filhotes, proteção dos jovens contra predadores, e alimentação das fêmeas pelos machos antes da postura dos ovos e durante o período de incubação (Silver *et al.*, 1985).

O investimento de energia para a produção dos ovos é menor nas espécies de aves com modo de desenvolvimento altricial que nas espécies com desenvolvimento precoce, já que seus ovos possuem menor quantidade de gema, e isso é associado ao maior requerimento de cuidado parental pelos filhotes (Ar e Yom-Tov, 1978). Além disso, os filhotes das espécies altriciais necessitam ser individualmente nutridos através dos alimentos entregues pelos adultos, fazendo com que o esforço em cuidado parental aumente diretamente com o tamanho da prole (Silver *et al.*, 1985).

As espécies de aves podem possuir distintos modos de cuidado parental em relação ao cuidado com os ovos e ninhos (Martin *et al.*, 2006). O modo de cuidado biparental (realizado pelos dois parceiros reprodutivos) é o predominante (Lack, 1968), ocorrendo em 81% das espécies, enquanto os modos de cuidado por cooperação (realizado por mais que dois indivíduos), apenas pela fêmea e apenas pelo macho ocorrem em 9%, 8% e 1% das espécies, respectivamente (Cockburn, 2006). A participação do macho nos comportamentos de cuidado parental (modos de cuidado apenas pelo macho, de cuidado biparental e de cuidado por cooperação) é mais provável de ocorrer nas espécies com modo de desenvolvimento altricial, já que os filhotes possuem maior requerimento por cuidado parental (Ar e Yom-Tov, 1978; Silver *et al.*, 1985). A evolução dos diferentes modos de cuidado parental nas aves é resultante do *trade-off* entre os custos e os benefícios associados aos comportamentos de cuidado parental (Clutton-Brock, 1991).

O compartilhamento dos comportamentos de cuidado parental entre os parceiros reprodutivos é uma estratégia que aumenta a quantidade de cuidado e é capaz de maximizar o sucesso reprodutivo dos indivíduos (Skutch, 1957; Emlen e Oring, 1977).

Os comportamentos de cuidado com a prole são divididos igualmente entre fêmeas e machos em uma grande proporção das espécies com modo de cuidado biparental (Emlen e Oring, 1977), mas também é conhecido que a participação dos machos de algumas espécies ocorre com menor frequência durante a incubação dos ovos e maior frequência durante o período de alimentação dos ninhegos (Silver *et al.*, 1985; Ketterson e Nolan, 1994; Braga *et al.*, 2011; Braga, 2012). O tempo investido pelos adultos na incubação dos ovos é um componente importante do esforço reprodutivo (Martin, 2002), e a participação do macho durante esse período da reprodução pode influenciar positivamente o desenvolvimento e sucesso dos embriões, pois o compartilhamento do tempo incubando os ovos no ninho entre as fêmeas e os machos ajuda a manter a temperatura dos ovos dentro da faixa ótima para o desenvolvimento (Farmer, 2000; Gorman *et al.*, 2005; Auer *et al.*, 2007).

O investimento ótimo de um indivíduo no modo de cuidado biparental não depende apenas do *trade-off* entre o benefício para a prole e o custo para a sua própria sobrevivência e futura reprodução, mas também depende do investimento realizado pelo parceiro reprodutivo (Trivers, 1972; Winkler, 1987). Dessa forma, o modo de cuidado biparental pode ser caracterizado como um jogo em que um indivíduo pode tentar maximizar o investimento do parceiro reprodutivo com o objetivo de aumentar sua própria sobrevivência e diminuir o seu investimento (Chase, 1980; Burger, 1981; Harrison *et al.*, 2009). Assim, cada indivíduo pode reduzir sua contribuição no cuidado parental, ainda mantendo cuidado suficiente para a sobrevivência da prole atual, ou ainda fazer uma compensação incompleta de contribuição em resposta à redução da contribuição do parceiro reprodutivo (Winkler, 1987; Markman *et al.*, 1996; Harrison *et al.*, 2009).

O comportamento de cuidado parental de alimentação da fêmea pelo macho durante o período de incubação dos ovos pode ser observado em algumas espécies (Silver *et al.*, 1985). Esse comportamento é realizado para evitar que a fêmea deixe o ninho para se alimentar, o que afetaria negativamente a temperatura dos ovos e o desenvolvimento dos embriões, assim como a proteção dos ovos contra predadores (White e Kinney, 1974; Conway e Martin, 2000a; Conway e Martin, 2000b). Dessa maneira, os machos ajudam a amenizar o *trade-off* das fêmeas entre o tempo investido no ninho incubando os ovos e o tempo investido fora do ninho forrageando (Ghalambor e Martin, 2002). Porém, esse comportamento do macho pode aumentar a probabilidade

de predação do ninho, já que a predação aumenta com a frequência de visitas realizadas ao ninho (Skutch, 1949; Martin *et al.*, 2000; Ghalambor e Martin, 2002).

O modo de cuidado parental apenas pela fêmea aparentemente é limitado às espécies com sistema de acasalamento de leque poligâmico e ocorre tanto em espécies com modo de desenvolvimento altricial como em espécies precoces (Silver *et al.*, 1985; Cockburn, 2006). Esse modo de cuidado parental possui numerosas origens entre as aves altriciais e tem evoluído principalmente em aves que se alimentam de frutos e néctar tropicais (Cockburn, 2006). Além disso, algumas características ligadas à reprodução podem ter evoluído como adaptações que permitiram o cuidado apenas pelas fêmeas, como o pequeno tamanho da ninhada e a lenta taxa de crescimento dos ninhegos (Lill, 1986).

Diante dessas características específicas que existem entre diferentes modos de cuidado parental, este projeto visa avaliar a dinâmica das populações, através do investimento e do sucesso reprodutivo (Shaffer, 2004), de espécies de aves com três modos de cuidado parental: 1) cuidado biparental completo, quando ambos os parceiros reprodutivos realizam os comportamentos de cuidado parental; 2) cuidado biparental parcial, quando a participação do macho no cuidado parental é limitada à entrega de alimento para a fêmea durante a incubação dos ovos e para os ninhegos; e 3) cuidado apenas pela fêmea, quando todos os comportamentos de cuidado parental são estritamente realizados pelas fêmeas.

As espécies de aves que estarão incluídas no projeto serão restritas àquelas que possuem modo de desenvolvimento altricial, já que os filhotes dessas espécies possuem maior requerimento por cuidado parental (Ar e Yom-Tov, 1978). Outra restrição será incluir apenas espécies de aves da ordem Passeriformes para reduzir os possíveis ruídos filogenéticos.

OBJETIVOS

Objetivo Geral

O objetivo geral deste projeto é comparar o investimento em cuidado parental, o sucesso reprodutivo e a sobrevivência dos adultos entre três diferentes modos de

cuidado parental: cuidado biparental completo, cuidado biparental parcial e cuidado apenas pela fêmea.

Sabe-se que o sucesso reprodutivo é maximizado quando ambos os parceiros reprodutivos compartilham o investimento, como no cuidado biparental (Emlen e Oring, 1977). Assim, a partir da premissa que as populações são estáveis, é esperado que a taxa de sobrevivência dos adultos seja inversa ao sucesso reprodutivo nos três modos de cuidado parental (Figura 1).

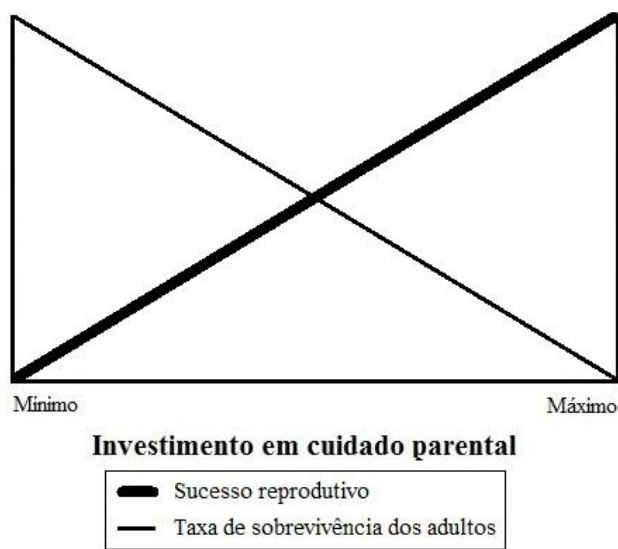


Figura 1 – Ilustração da relação entre o sucesso reprodutivo, a taxa de sobrevivência dos adultos e o investimento em cuidado parental.

Objetivos Específicos

Realizar as seguintes comparações entre os três modos de cuidado parental:

- Número de visitas realizadas ao ninho durante o período de construção do ninho e de cuidado parental dos ninhegos.
- Tempo investido dentro do ninho durante o período de incubação dos ovos.
- Taxa de crescimento dos ninhegos.
- Duração (em dias) do período de construção do ninho, de incubação dos ovos e de cuidado parental dos ninhegos.
- Duração de cada tentativa reprodutiva e do ciclo reprodutivo anual.
- Número de tentativas reprodutivas durante um ciclo reprodutivo anual.
- Sucesso reprodutivo por ninhada e por ciclo reprodutivo anual.
- Taxa de sobrevivência dos adultos.

MÉTODOS

Área de estudo

O estudo será realizado no Parque Estadual Pico do Marumbi, na localidade dos Mananciais da Serra, município de Piraquara, estado do Paraná (25° 29' S, 48° 59' W). A área está inserida na Bacia Hidrográfica do Rio Piraquara e no primeiro planalto paranaense. Essa área é caracterizada como região de ecótone, possuindo transição entre floresta ombrófila mista, a Floresta de Araucária, e floresta ombrófila densa montana (Lacerda, 1999), e possui altitude variando de 950 a 1020 metros.

Escolha das espécies

A escolha das espécies de aves que serão estudadas será restrita àquelas espécies da ordem Passeriforme e àquelas que possuam modo de desenvolvimento altricial. Além disso, informações sobre a variação na dieta (por exemplo, frugívora e insetívora), o tamanho da prole, o tamanho da espécie e a filogenia serão consideradas para a realização das análises e interpretação dos dados.

A opção de escolher por espécies que ocorram na mesma área e coletar os dados ao mesmo tempo é para controlar qualquer efeito do ambiente sobre o investimento em cuidado parental e sucesso reprodutivo (Clutton-Brock, 1991; Badyaev e Ghalambor, 2001). Dentre as aves que ocorrem na área de estudo é possível prever possíveis famílias que serão amostradas, como: *Thamnophilidae*, *Dendrocolaptidae*, *Furnariidae*, *Pipridae*, *Cotingidae*, *Tyrannidae* e *Thraupidae*.

Captura e marcação dos indivíduos

A captura dos indivíduos adultos será realizada principalmente durante os períodos não reprodutivos, mas também serão capturados durante os períodos reprodutivos. Durante os meses não reprodutivos serão realizadas campanhas de campo mensais para a captura com a utilização de redes de neblina dispostas no interior da floresta. E durante os meses reprodutivos serão realizadas capturas com redes de neblina dispostas na área comumente ocupada por indivíduos que ainda necessitem ser capturados para a marcação. A captura dos filhotes será realizada diretamente no ninho dias antes da data que eles o deixarão. Essa escolha foi feita para que a captura não induza os filhotes a deixarem o ninho antes da data que naturalmente o deixariam.

Todos os indivíduos capturados serão marcados com combinações únicas de anilhas metálicas numeradas, que são disponibilizadas pelo CEMAVE (Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Aves Silvestres), e anilhas coloridas que permitirão o monitoramento dos indivíduos por meio de observações ao longo do período do estudo.

Encontro e monitoramento dos ninhos

Os ninhos serão localizados e monitorados seguindo as técnicas sugeridas por Martin e Geupel (1993). Durante os meses reprodutivos serão realizadas campanhas semanais para a busca e monitoramento dos ninhos. A busca será realizada para encontrar ninhos em qualquer período da reprodução – construção do ninho, postura dos ovos, incubação dos ovos e alimentação dos ninhegos. A partir do dia em que foi encontrado, cada ninho será monitorado ao menos a cada três dias e a data que os filhotes deixam o ninho será determinada como a última data em que o ninho foi monitorado ainda com ninhegos. Após os filhotes saírem do ninho serão realizadas buscas para a observação dos filhotes ou de evidências no comportamento dos adultos (alarmes ou chamadas) que confirmem o sucesso dos ninhegos.

Coleta de dados

O monitoramento da reprodução será realizado durante três ciclos reprodutivos, de 2012 a 2014. Os ninhos encontrados durante os três anos de estudo serão monitorados a fim de fornecer tamanho amostral suficiente para calcular a taxa de sobrevivência dos ninhegos (Roper e Goldstein, 1997). As observações serão realizadas durante os períodos de construção do ninho, de incubação dos ovos e de alimentação dos ninhegos, sendo realizada uma sessão de observação a cada três dias, feita diretamente por um observador (com auxílio de binóculos) ou por câmaras filmadoras. A partir dessas observações será possível obter a taxa de visitas ao ninho para realizar a construção do ninho e para alimentar os ninhegos, e durante o período de incubação dos ovos será possível obter a taxa de tempo investido dentro do ninho.

As datas de encontro dos ninhos serão registradas para serem usadas na determinação da duração, em dias, dos períodos de construção do ninho, incubação dos ovos e alimentação dos ninhegos. As datas de encontro dos ninhos, se o ninho estiver no início da construção, e de saída dos filhotes do ninho serão usadas para determinar a duração de cada tentativa reprodutiva e do ciclo reprodutivo anual das espécies.

Informações sobre a data do início e fim da postura, número de ovos, peso dos ovos, peso da prole, peso da fêmea, data da eclosão dos ovos, número de ninhegos, crescimento dos ninhegos, data que os ninhegos deixam o ninho, sobrevivência diária dos ninhegos e sobrevivência dos adultos entre os ciclos reprodutivos anuais serão registradas em todos os ninhos observados.

Análise dos dados

Modelos lineares generalizados

Análises de modelos lineares generalizados serão realizadas para verificar como as seguintes características são afetadas pelas respectivas covariáveis:

- 1) Peso de cada ovo e covariáveis – modo de cuidado parental, tamanho da prole e peso da fêmea.
- 2) Peso total da ninhada e covariáveis – modo de cuidado parental, tamanho da prole e peso da fêmea.
- 3) Tempo investido dentro do ninho durante o período de incubação dos ovos e covariáveis – modo de cuidado parental, peso total da prole, peso da fêmea e duração do período de incubação.
- 4) Número de visitas realizadas ao ninho durante o período de alimentação dos ninhegos e covariáveis – modo de cuidado parental, número de filhotes, dieta e duração do período de alimentação dos ninhegos.
- 5) Taxa de crescimento dos ninhegos e covariáveis – modo de cuidado parental, peso da fêmea, dieta, número de visitas ao ninho para alimentar os ninhegos e duração do período de alimentação dos ninhegos.
- 6) Duração de cada tentativa reprodutiva e covariáveis – modo de cuidado parental, tamanho da prole, duração do período de construção do ninho, de incubação dos ovos e de alimentação dos ninhegos.
- 7) Duração do ciclo reprodutivo anual e covariáveis – modo de cuidado parental, tamanho da prole, duração do período de construção do ninho, de incubação dos ovos e de alimentação dos ninhegos, e número de tentativas reprodutivas em um ciclo reprodutivo anual.
- 8) Número de tentativas reprodutivas durante um ciclo reprodutivo anual e covariáveis – modo de cuidado parental, tamanho da prole, sucesso reprodutivo e sobrevivência dos adultos.

Para todas as análises de modelos lineares generalizados será utilizado o critério de informação de Akaike (AIC) para indicar qual dos modelos gerados melhor explica os valores observados.

Análise de variância

Serão realizadas ANOVA para comparar as seguintes características entre os três modos de cuidado parental:

- 1) Número de visitas realizadas ao ninho durante o período da construção.
- 2) Duração do período de construção do ninho, de incubação dos ovos e de alimentação dos ninhegos.
- 3) Sucesso reprodutivo por ninhada e por ciclo reprodutivo.

Análise de covariância

A sobrevivência diária dos ninhegos nos três modos de cuidado parental será comparada com o uso de análise de covariância.

Teste de independência

A sobrevivência dos adultos nos ciclos reprodutivos subsequentes será comparada entre os três modos de cuidado parental com o uso de teste de independência.

CRONOGRAMA

Atividade / Semestre	1°	2°	3°	4°	5°	6°	7°	8°
Disciplinas	x		x					
Captura e anilhamento	x	x	x	x	x	x	x	
Monitoramento		x	x	x	x	x	x	
Coleta dos dados reprodutivos		x		x		x		
Análises dos dados			x	x	x	x	x	
Qualificação					x			
Redação da tese					x	x	x	x
Defesa da tese								x

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ar, A.; Yom-Tov, Y. 1978. The evolution of parental care in birds. **Evolution**, v.32, p.655-669.
- Auer, S. K.; Bassar, R. D.; Martin, T. E. 2007. Biparental incubation in the chestnut-vented tit-babbler *Parisoma subcaeruleum*: mates devote equal time, but males keep eggs warmer. **Journal of Avian Biology**, v.38, p.278-283.
- Badyaev, A. V.; Ghalambor, C. K. 2001. Evolution of life histories along elevational gradients: trade-off between parental care and fecundity. **Ecology**, v.82, p.2948-2960.
- Braga, T. V.; Shibuya, F. L. S.; Roper, J. J. 2011. Getting even: how the sexes divide reproductive costs in the Rufous Hornero (*Furnarius rufus*). In: IX CONGRESO DE ORNITOLOGÍA NEOTROPICAL, Cusco.
- Braga, T. V. 2012. **O investimento em cuidado parental é igual entre os sexos em uma espécie monogâmica – *Furnarius rufus*?** Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação), Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Burger, J. 1981. Sexual differences in parental activities of breeding Black Skimmers. **The American Naturalist**, v.117, p.975-984.
- Chase, I. D. 1980. Cooperative and noncooperative behavior in animals. **The American Naturalist**, v.115, p.827-857.
- Clutton-Brock, T. H. 1991. **The evolution of parental care**. Princeton. New Jersey: Princeton University Press.
- Cockburn, A. 2006. Prevalence of different modes of parental care in birds. **Proceedings of the Royal Society**, v.273, p.1375-1383.
- Conway, C. J.; Martin, T. E. 2000a. Effects of ambient temperature on avian incubation behavior. **Behavioral Ecology**, v.11, p.178-188.
- Conway, C. J.; Martin, T. E. 2000b. Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation. **Evolution**, v.54, p.670-685.

- Emlen, S. T.; Oring, L. W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. **Science**, v.197, p.215-223.
- Farmer, C. G. 2000. Parental care: the key to understanding endothermy and other convergent features in birds and mammals. **American Naturalist**, v.155, p.326-334.
- Ghalambor, C. K.; Martin, T. E. 2002. Comparative manipulation of predation risk in incubating birds reveals variability in the plasticity of responses. **Behavioral Ecology**, v.13, p.101-108.
- Gorman, H. E.; Orr, K. J.; Adam, A.; Nager, R. G. 2005. Effects of incubation conditions and offspring sex on embryonic development and survival in the sebra finch (*Taeniopygia guttata*). **Auk**, v.122, p.1239-1248.
- Harrison, F.; Barta, Z.; Cuthill, I.; Székely, T. 2009. How is sexual conflict over parental care resolved? A meta-analysis. **Journal Evolutionary Biology**, v.22, p.1800-1812.
- Ketterson, E. D.; Nolan, V. 1994. Male parental behavior in birds. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.25, p.601-628.
- Lacerda, A. E. B. 1999. **Levantamento florístico e estrutural da vegetação secundária em área de contato da Floresta Ombrófila Densa e Mista**. Dissertação (Mestrado em Botânica), Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Lack, D. 1968. **Ecological adaptations for breeding in birds**. Methuen. London.
- Lill, A. 1986. Time-energy budgets during reproduction and the evolution of single parenting in the Superb Lyrebird. **Australian Journal of Zoology**, v.34, p.351-371.
- Markman, S.; Yom-Tov, Y.; Wright, J. 1996. The effect of male removal on female parental care in the orange-tufted sunbird. **Animal Behaviour**, v.52, p.437-444.
- Martin, T. E.; Geupel, G. R. 1993. Nest-monitoring plots: methods for locating nests and monitoring success. **Journal of Field Ornithology**, v.64, p.507-519.

- Martin, T. E.; Scott, J.; Menge, C. 2000. Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. **Proceedings the Royal Society**, v.267, p.2287-2293.
- Martin, T. E. 2002. A new view of avian life-history evolution tested on an incubation paradox. **Proceedings of the Royal Society**, v.269, p.309-316.
- Martin, T. E.; Bassar, R. D.; Bassar, S. K.; Fontaine, J. J.; Lloyd, P.; Mathewson, H. A.; Niklison, A. M.; Chalfoun, A. 2006. Life-history and ecological correlates of geographic variation in egg and clutch mass among passerine species. **Evolution**, v.60, p.390-398.
- Roper, J. J.; Goldstein, R. R. 1997. A test of the Skutch hypothesis: does activity at nests increase nest predation risk? **Journal of Avian Biology**, v.28, p.111-116.
- Shaffer, T. L. 2004. A unified approach to analyzing nest success. **Auk**, v.121, p.526-540.
- Silver, R.; Andrews, H.; Ball, G. F. 1985. Parental care in an ecological perspective: a quantitative analysis of avian subfamilies. **American Zoologist**, v.25, p.823-840.
- Skutch, A. F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? **Ibis**, v.91, p.430-455.
- Skutch, A. F. 1957. The incubation patterns of birds. **Ibis**, v.99, p.69-93.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: - **Sexual selection and the descent of man**. Campbell, B. (ed.). Aldane, Chicago, pp. 136-179.
- White, F. N.; Kinney, J. L. 1974. Avian incubation. **Science**, v.186, p.107-115.
- Winkler, D. W. 1987. A general model for parental care. **The American Naturalist**, v.130, p.526-543.