



Universidade de Brasília

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de Pós-graduação em Ecologia

Tese de doutorado

RAZÃO SEXUAL E SOBREVIVÊNCIA EM *NEOTHRAUPIS FASCIATA*



Daniel Tourem Gressler

Brasília – DF

Maior / 2012

Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-graduação em Ecologia

RAZÃO SEXUAL E SOBREVIVÊNCIA EM *NEOTHRAUPIS FASCIATA*

Daniel Tourem Gressler

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Miguel Ângelo Marini



Tese de Doutorado

DANIEL TOUREM GRESSLER

Título:

“Razão sexual e sobrevivência em *Neothraupis fasciata*”.

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Miguel Ângelo Marini
Presidente / Orientador
UnB

Prof. Dra. Carla Suertegaray Fontana
Membro Titular
PUCRS

Prof. Dra. Maria Alice dos Santos Alves
Membro Titular
UERJ

Prof. Dra. Regina Helena F. Macedo
Membro Titular
ZOO/UnB

Prof. Dr. Emerson Monteiro Vieira
Membro Titular
ECL/UnB

Prof. Dr. Jader Marinho Filho
Membro Suplente
ZOO/UnB

Brasília, 31 de maio de 2012.

AGRADECIMENTOS

Agradeço, e acima de tudo, dedico este trabalho aos meus pais Ligia e James, e irmãs Fabiane, Janine e Luciane.

Agradeço ao orientador Miguel Ângelo Marini pela orientação, e acima de tudo por tudo aquilo que me ensinou durante os mais de seis anos que frequentei o Laboratório de Ecologia e Conservação de Aves do Cerrado.

Aos colegas e estagiários do Laboratório de Ecologia e Conservação de Aves do Cerrado.

Aos amigos da UnB, que com certeza foram muito importantes nesta jornada.

Aos amigos/colegas/vizinhos da “comunidade”.

Aos membros da banca, Carla S. Fontana (PUCRS), Emerson M. Vieira (UnB), Jader S. Marinho-Filho (UnB), Maria Alice S. Alves (UERJ) e Regina H. F. Macedo (UnB).

À coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília.

À administração da Estação Ecológica de Águas Emendadas pela permissão de execução do estudo.

A Ryan Norris e Tyler Flockhart, que me ajudaram a analisar os dados do terceiro capítulo na Universidade de Guelph, Guelph, Canadá.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq, pela bolsa concedida a mim durante os quatro anos do doutorado.

Ao CEMAVE (ICMBio) pela concessão das anilhas para marcação dos indivíduos.

SUMÁRIO

| | |
|---|-----------|
| RESUMO | 1 |
| ABSTRACT | 4 |
| APRESENTAÇÃO GERAL | 6 |
| ÁREA DE ESTUDO | 8 |
| ESPÉCIE DE ESTUDO..... | 8 |
| | |
| CAPÍTULO I - Razão sexual em ninhadas de <i>Neothraupis fasciata</i>: teste de fatores relacionados à alocação do sexo dos ninhegos..... | 11 |
| RESUMO..... | 12 |
| ABSTRACT..... | 13 |
| INTRODUÇÃO | 14 |
| MÉTODOS..... | 17 |
| Coleta dos dados..... | 17 |
| Análises estatísticas | 19 |
| RESULTADOS | 21 |
| DISCUSSÃO | 23 |
| | |
| CAPÍTULO II - Sobrevivência de filhotes de <i>Neothraupis fasciata</i> após a saída do ninho | 28 |
| RESUMO..... | 29 |
| ABSTRACT..... | 30 |
| INTRODUÇÃO..... | 31 |
| MÉTODOS..... | 34 |

| | |
|--|-----------|
| Coleta de dados..... | 35 |
| Análises estatísticas | 36 |
| RESULTADOS | 37 |
| DISCUSSÃO | 38 |
| | |
| CAPÍTULO III - Variação sazonal das taxas de sobrevivência de adultos e subadultos em <i>Neothraupis fasciata</i> | 43 |
| RESUMO..... | 44 |
| ABSTRACT..... | 45 |
| INTRODUÇÃO..... | 46 |
| MÉTODOS..... | 49 |
| Coteta de dados | 49 |
| Análise das taxas de sobrevivência | 51 |
| RESULTADOS | 53 |
| DISCUSSÃO | 55 |
| | |
| CONSIDERAÇÕES FINAIS..... | 60 |
| | |
| REFERÊNCIAS..... | 62 |
| | |
| ANEXO I. Capítulo I submetido para o periódico Behavioral Ecology. | 77 |

RESUMO

A compreensão de como as variações nas características de história de vida afetam o crescimento das populações consiste em tema central em estudos de ecologia de populações. O conhecimento de parâmetros tais como razão sexual de ninhegos, sobrevivência de filhotes após a saída do ninho até a independência do cuidado parental, e variações sazonais nas taxas de sobrevivência de adultos e subadultos, bem como de machos e fêmeas, são essenciais para identificar os estágios de vida mais suscetíveis das aves. Entre 2008 e 2011 coletamos dados sobre tais aspectos da história de vida de *Neothraupis fasciata* (Aves: Thraupidae) na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal, Brasil. A espécie de estudo apresenta reprodução cooperativa facultativa, ou seja, com pares reprodutores contando ou não com indivíduos que atrasam sua reprodução e os auxiliam na criação de filhotes, chamados ajudantes de ninho. Avaliamos em três capítulos a (1) alocação dos sexos nas ninhadas, (2) as taxas de sobrevivência de filhotes 60 dias após deixarem o ninho, e (3) as taxas de sobrevivência de adultos e subadultos de cada sexo ao longo do ano.

Quanto ao primeiro capítulo, não houve desvio do equilíbrio na razão sexual primária, sendo que dos 179 ninhegos para os quais o sexo foi confirmado em 87 ninhos da espécie, 89 foram machos e 90 foram fêmeas, de maneira que a razão sexual primária foi 0,99:1 (machos:fêmeas). Não encontramos evidências de manipulação do sexo dos ninhegos pelas fêmeas quando levamos em consideração a presença/ausência de ajudantes de ninho. Sugerimos, portanto, que, ou a espécie não possui mecanismos de manipulação do sexo das ninhadas, ou caso este processo seja possível, as altas taxas de predação dos ninhos tornam pouco provável o estabelecimento de estratégias de alocação diferenciada do sexo dos ninhegos nas ninhadas.

Com referência ao segundo capítulo, a probabilidade de sobrevivência dos filhotes até dois meses após terem saído dos ninhos foi de 50%. Filhotes machos tenderam a possuir maior probabilidade de sobrevivência que fêmeas. A condição corporal dos ninhegos ao deixarem o ninho não influenciou a probabilidade de sobrevivência na fase subsequente. A presença de ajudantes de ninho também não influenciou na sobrevivência dos filhotes. Assumindo a predação como principal fator de mortalidade dos filhotes, assim como ocorre em outras espécies de aves, sugerimos que o auxílio dos ajudantes de ninho não protege os filhotes da predação, uma vez que estes não propiciam um aumento das taxas de sobrevivência dos filhotes durante as primeiras semanas após saírem do ninho.

Quanto ao terceiro capítulo, as taxas de sobrevivência de machos adultos foram maiores que as das fêmeas adultas: 57,2 e 51,2%, respectivamente. Machos subadultos apresentaram probabilidades de sobrevivência de 46,7% e fêmeas subadultas de apenas 31,7%. Por outro lado, não encontramos evidências de que maiores taxas de mortalidade ocorram durante a seca, período no qual esperávamos encontrar maiores taxas de mortalidade em função das características climáticas deste período, especialmente o déficit hídrico, o qual é conhecido como um fator que afeta a abundância de alimentos.

Podemos concluir que o pequeno desvio na razão sexual da população adulta se dá pela maior mortalidade de fêmeas, especialmente durante o primeiro ano de vida, tendo em vista que são produzidos filhotes de ambos os sexos na mesma proporção. Sugerimos que, uma vez que as taxas de sobrevivência anual não diferem grandemente das taxas de mortalidade de aves de regiões temperadas, juntamente com o tamanho de ninhada reduzido, as altas taxas de predação de ninho e a alta mortalidade de jovens, múltiplas tentativas reprodutivas são um importante aspecto da dinâmica populacional de *N. fasciata*. Nesse contexto, estudos futuros devem aumentar o conhecimento e avaliar a importância deste

aspecto, no qual os ajudantes de ninho podem exercer um importante papel possibilitando aos pares reprodutores por eles assistidos aumentarem o número de tentativas reprodutivas e assim aumentar a probabilidade de produzirem filhotes ao final da estação reprodutiva.

ABSTRACT

Understanding how life history trait variation affects population growth is a central issue in population ecology studies. Knowledge of life history traits such as primary sex ratio, fledgling survival rates, and seasonal variation in survival probabilities of subadults and adults of both sexes is essential to identify the most sensitive life stages in birds. In this study we investigated such traits in the facultative cooperative breeding White-banded Tanager *Neothraupis fasciata* (Aves: Thraupidae) from 2008 to 2011, at the Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal, Brazil. We divided this study in three chapters, the objectives of which were to: (1) evaluate primary sex ratios, (2) estimate fledglings' survival probabilities, and (3) estimate seasonal variation in survival rates of adults and subadults of both sexes.

In the first chapter we found an even primary sex ratio. Of the 179 nestlings sexed from 87 nests, 89 were males and 90 females (sex ratio = 0.99:1). We did not find evidence of manipulation of nestling sex by females due to the presence of helpers in the groups. Based on our results, we suggest that either females are unable to manipulate offspring sex ratio, or, high levels of nest predation may inhibit the establishment of skewed offspring sex ratio strategies in the study species.

In the second chapter we estimated two-month fledgling survival rates at 50%. Although differences between sexes were not statistically significant, young males performed slightly better than females during their first 60 days after leaving the nest. Body condition and the presence of helpers in the groups did not increase fledgling survival rates. Assuming predation as the major cause of fledglings' mortality, we suggest that helpers are unable to aid young birds in escaping from predators during the period between fledging and independence of parental care.

In relation to the seasonal variation of adults and subadults survival rates, we found higher annual survival rates for adult males compared to females: 57.2 and 51.2%, respectively. Subadult males' annual survival rates (46.7%) were higher than subadult females (31.7%). However, we found no evidence that higher rates of mortality occur during the dry season, period in which we expected low survival probabilities due to climate characteristics such as the striking water deficit, which is known to influence food availability.

Based on our results, we can conclude that the higher number of males in the adult population results from higher mortality of females during their first year after fledging, given that offspring of both sexes are produced in equal number. As adult annual survival rates are not much higher than that of temperate species, and considering the reduced clutch size, higher rates of nest predation and low fledgling survival, we suggest that multiple breeding attempts during a single nesting season are an important aspect influencing White-banded Tanager population dynamics. In this context, helpers may have an essential role, enabling breeding pairs to increase the number of breeding attempts and thus increasing their likelihood of successfully producing young by the end of the breeding season.

APRESENTAÇÃO GERAL

Entender como a variação nas características da história de vida das aves influencia o crescimento das populações consiste em um tema central em estudos de ecologia de populações (Caughley 1994). Atributos da história de vida que apresentam grande variação possuem maior influência sobre a taxa de crescimento de uma determinada população (Sæther & Bakke 2000). Nesse contexto, variações nas taxas de sobrevivência de adultos são as que mais fortemente influenciam o crescimento das populações em aves (Crone 2001). Estimativas confiáveis a respeito da sobrevivência de jovens e adultos são cruciais para entender a dinâmica de uma população e fundamentar estratégias de manejo de espécies (Sandercock *et al.* 2000), uma vez que taxas de sobrevivência reduzidas podem resultar da redução de qualidade ou perda de habitat (Silleet & Holmes 2002, Johnson *et al.* 2006), aumento das taxas de predação (Robertson *et al.* 1994), entre outros fatores.

Sobrevivência e reprodução constituem dois dos principais aspectos da história de vida das aves adultas (Bennett & Owens 2002) e são caracterizados por representar um conflito com relação às demandas de energia (Stutchbury & Morton 2001). Aves da região tropical geralmente apresentam tamanho de ninhada menor (Skutch 1985), maiores taxas de sobrevivência de adultos (Sandercock *et al.* 2000, Stutchbury & Morton 2001) e maiores taxas de predação de ninhos (Martin 1996, Stutchbury & Morton 2001) em relação às aves de regiões temperadas. Diferenças nas características da história de vida de espécies de aves que se reproduzem em zonas temperadas e zonas tropicais reforçam a existência de um conflito entre atividades energeticamente custosas como reprodução e sobrevivência (Martin 1996). A muda é outra atividade energeticamente custosa do ciclo anual das aves, a qual impõe limites à reprodução por exigir alta disponibilidade de alimento, dessa forma exibindo pouca

sobreposição com o período reprodutivo (Foster 1975, Poulin *et al.* 1992, Marini & Durães 2001).

Ao contrário de muitas características da história de vida, o entendimento de aspectos evolutivos relacionados à razão sexual recebeu pouca atenção em estudos com aves, provavelmente devido à dificuldade de confirmação do sexo dos ninhegos (Bennett & Owens 2002). A razão sexual, isto é, a proporção de machos em relação a fêmeas em uma determinada população (Mayr 1939), pode ser útil como um indicador da tendência de declínio de populações (Nadal *et al.* 1996, Wilkinson *et al.* 2002) e orientar planos de manejo, tendo em vista que pode estar relacionada à qualidade dos habitats (Zanette 2001, Johnson *et al.* 2006). Desvios na razão sexual entre indivíduos adultos de uma população são comuns em aves, onde o número de machos geralmente excede o número de fêmeas (Mayr 1939, Donald 2007). Desvios do equilíbrio podem resultar de ajustamentos durante a fase de postura na determinação do sexo da prole (Pike & Petrie 2003, Alonso-Alvarez 2006), maiores taxas de mortalidade de um dos sexos entre a eclosão e saída do ninho (Székely *et al.* 2006), ou taxas diferenciadas de mortalidade após a saída do ninho e durante a fase adulta (Sargeant *et al.* 1984, Green & Cockburn 2001, Liker & Székely 2005).

OBJETIVOS

Neothraupis fasciata apresenta um maior número de machos na população adulta, os quais são filhotes produzidos em estações reprodutivas anteriores que permanecem nos territórios natais como ajudantes de ninho (Duca 2007, Manica & Marini 2011). A presente tese tem como objetivo geral identificar os processos responsáveis por este maior número de machos na população. Para este fim dividimos a tese em três capítulos, nos quais (1) determinamos a razão sexual em ninhegos; (2) estimamos a taxa de sobrevivência de filhotes

após deixarem o ninho; e (3) estimamos as taxas de sobrevivência de adultos e subadultos ao longo do ano.

ÁREA DE ESTUDO

A Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE) é uma unidade de conservação situada no nordeste do Distrito Federal (15°29' - 15°36'S e 47°31' - 47°41'W). Compreende cerca de 10.500 ha de formações vegetais típicas do Bioma Cerrado, com áreas de cerrados, campos, matas de galeria e veredas (Silva Jr. & Felfili 1996). Realizamos o estudo em uma grade delimitada de 100 ha (1 km x 1 km), a qual possui trilhas paralelas no sentido leste-oeste a cada 50m que facilitam o deslocamento dos observadores e também a localização precisa dos ninhos em um mapa da grade, assim como a localização dos indivíduos e os territórios estimados de cada grupo. O clima da região é sazonal com inverno seco (abril a setembro) e verão chuvoso (outubro a março). A precipitação anual média é de 1400-1600 mm e está concentrada. As temperaturas anuais médias variam de 21-22°C, e as temperaturas mínimas e máximas caem durante os meses secos (Silva *et al.* 2008).

ESPÉCIE DE ESTUDO

Neothraupis fasciata (tiê-do-cerrado) é um passeriforme de médio porte (cerca de 30 g de massa) pertencente à família Thraupidae, sendo o único representante do gênero. Sua distribuição geográfica abrange o leste da Bolívia e o nordeste do Paraguai se estendendo até o Suriname. No Brasil pode ser encontrado desde o estado do Maranhão até o Paraná, e desde Mato Grosso do Sul até São Paulo, geralmente em altitudes de 500 a 1100 metros (Ridgely & Tudor 1989, Stotz *et al.* 1996). É uma espécie típica do Bioma Cerrado, considerada por vezes como uma espécie endêmica (Tubelis & Cavalcanti 2000), embora existam controvérsias

quanto ao seu status de endemismo (Silva 1995, 1997, Lopes 2008). Habita cerrados, principalmente as fitofisionomias de cerrado típico e cerrado ralo (Sick 1997, Duca 2007). A espécie é considerada como Quase Ameaçada de Extinção (IUCN 2004) devido à perda e à descaracterização do habitat (Birdlife International 2012).

Neothraupis fasciata é uma espécie residente que defende territórios de cerca de 4 ha durante o ano todo (Alves 1990, Duca 2007). Forrageia geralmente no estrato baixo e no chão, consumindo principalmente insetos e frutos (Alves 1991). Apresenta reprodução cooperativa facultativa (Alves 1990), podendo viver em pares ou em grupos formados pelo casal reprodutor, jovens da estação reprodutiva anterior e indivíduos subadultos (Alves 1990, Duca 2007, Manica & Marini 2011). Os ajudantes de ninho são geralmente machos, os quais auxiliam o par reprodutor aumentando as taxas de entrega de alimento aos ninhegos (Manica & Marini 2011).

A nidificação da espécie ocorre entre os meses de agosto e dezembro, sendo que o início do período reprodutivo coincide com o início das chuvas na região (Alves & Cavalcanti 1990, Duca & Marini 2011). Desta forma, a data de início dos primeiros ninhos em cada estação reprodutiva se mostra flexível às condições ambientais e disponibilidade de recursos, podendo variar em cerca de 30 dias entre anos (Pereira 2011, Duca & Marini 2011). Um pequeno número de ninhos ativos pode ser excepcionalmente encontrado até meados de fevereiro (*obs. pess.*). Os ninhos apresentam formato de cesto baixo e geralmente são construídos a menos de um metro de altura do solo (Alves & Cavalcanti 1990, Duca & Marini 2011). O tamanho da ninhada varia de um a três ovos, com médias anuais entre 2,3 e 2,8 ovos por ninho. O período de incubação dura em média 13,0 dias e o período médio de permanência dos filhotes no ninho dura 11,7 dias, podendo variar de nove a 14 dias (Duca & Marini 2011). A muda das penas de voo em *N. fasciata* ocorre tem início no final da estação

reprodutiva (dezembro), se estendendo até o mês de abril, com duração de cerca de 120 dias (Silveira & Marini 2012).

**Razão sexual em ninhadas de *Neothraupis fasciata*: teste de fatores relacionados à
alocação do sexo dos ninhegos**

RESUMO

A razão sexual em ninhadas de aves geralmente apresenta equilíbrio de 1:1 (machos:fêmeas). Entretanto, esta razão sexual pode apresentar desvios da igualdade quando o par reprodutor aumenta sua aptidão produzindo filhotes de um dos sexos em maior proporção. Em espécies cooperativas, onde o comportamento de ajuda geralmente está associado a um dos sexos, são previstas manipulações do sexo dos ninhegos favorecendo a produção de machos ou fêmeas dependendo do ganho em aptidão do par reprodutor, em resposta a uma série de fatores ecológicos e ambientais. Neste capítulo avaliamos o padrão de alocação dos sexos de ninhegos em *Neothraupis fasciata*, uma espécie cooperativa facultativa cujos ajudantes de ninho são geralmente machos. Testamos a alocação dos sexos dos ninhegos em relação à presença/ausência de ajudantes de ninho, tamanho da ninhada, data de início dos ninhos, disponibilidade de recursos, bem como média diária de precipitação e média diária da temperatura máxima do ar nos 30 dias precedentes ao início de cada ninho. Dos 167 ninhegos de *N. fasciata* de 87 ninhos, encontramos um equilíbrio na razão sexual no nível populacional (89 machos, 90 fêmeas). Não encontramos relação entre os diversos fatores testados e o número de ninhegos de cada sexo produzidos pelas fêmeas. Sugerimos que seja improvável a manipulação do sexo dos ninhegos por fêmeas de *N. fasciata*, e que o possível estabelecimento de estratégias de produção diferenciada de ninhegos machos e fêmeas seja inibido pelas altas taxas de predação de ninhos registradas previamente para a espécie de estudo.

ABSTRACT

In birds, male and female nestlings are often produced in equal numbers. However, biases in offspring sex ratio may occur under specific conditions where there is a relative gain in fitness of the breeding pair by producing either sons or daughters. In cooperative species, where helpers at the nest assist breeding pairs in rearing their current brood, biases in offspring sex ratio have been linked to a number of ecological and environmental factors. In this chapter we investigated sex allocation patterns in the White-banded Tanager *Neothraupis fasciata*, a cooperative breeding species in which most helpers are males, in relation to: presence of helpers in the groups, nest initiation date, habitat quality (*i.e.* resource availability), mean maximum air temperature and mean daily precipitation, both for the 30 days preceding nest initiation. We sexed 179 nestling from 87 nests and found an even sex ratio at the population level: 89 males and 90 females. At the individual level, there was no effect of any ecological or environmental variable relative to sex allocation of tanagers' offspring. We suggest that offspring sex is allocated randomly in the White-banded Tanager, and that high levels of nest predation may inhibit the development of sex allocation strategies in Neotropical open nesters such as the White-banded Tanager.

INTRODUÇÃO

A base fundamental da teoria de alocação do sexo dos filhotes prevê um aumento da aptidão de indivíduos que investem em produzir filhotes de ambos os sexos na mesma proporção, uma vez que filhotes machos e fêmeas possuem o mesmo valor reprodutivo na população e a seleção dependente da frequência tende a equilibrar o número de machos e fêmeas na população (Fisher 1930). Entretanto, em condições específicas onde o ganho relativo em aptidão ao produzir filhotes machos ou fêmeas varia de acordo com as condições dos pais, processos seletivos deveriam favorecer os pais que otimizam a razão sexual das ninhadas de acordo com sua condição (Trivers & Willard 1973). Outros casos onde os pais obtêm maior ganho em aptidão por meio de desvios na razão sexual das ninhadas ocorrem quando indivíduos vivendo em grupos interagem mais entre si que com outros indivíduos em uma população (Hamilton 1967). Se tais interações possuem efeitos positivos ou negativos no ganho em aptidão dos pais dependendo do sexo dos filhotes, os pais então tendem a aumentar a proporção de indivíduos do sexo que apresenta maior propensão à dispersão para evitar competição por recursos nos territórios (Clark 1978), ou, por outro lado, produzir mais filhotes do sexo filopátrico, aumentando assim o ganho em aptidão em função de maior eficiência na obtenção de recursos (Emlen *et al.* 1986).

Diferentemente de muitos outros aspectos da história de vida dos organismos, o entendimento do valor adaptativo de manipulação da razão sexual dos filhotes recebeu relativamente menor importância devido a dificuldades de confirmar o sexo dos indivíduos em ninhadas de aves (Bennett & Owens 2002), quando comparado a outros grupos tais como insetos sociais, onde questões relativas à alocação dos sexos da prole são mais bem conhecidas e compreendidas (Charnov 1982). Os primeiros estudos sobre alocação do sexo dos filhotes em aves se restringiam a espécies que apresentam dimorfismo sexual (Komdeur

2004). Nestes estudos, frequentemente era avaliada a razão sexual secundária, ou seja, a razão sexual no momento da saída dos ninhegos do ninho, a qual nem sempre corresponde à razão sexual primária, observada no momento da postura dos ovos. Estudos sobre a razão sexual primária se tornaram mais frequentes e abrangeram diversas ordens de aves após o desenvolvimento de técnicas de confirmação molecular do sexo (*e.g.* Griffiths *et al.* 1998). Estas novas técnicas então permitiram a elaboração de diversas teorias sobre a alocação dos sexos dos filhotes em aves (Komdeur 2004).

Em espécies de aves que apresentam reprodução cooperativa, além do casal reprodutor, há a presença de indivíduos que retardam a sua própria reprodução permanecendo no território natal como ajudantes de ninho auxiliando o casal reprodutor no cuidado com a prole (Brown 1987). Geralmente, indivíduos de um dos sexos exibem maior filopatria, de forma que apresentam maiores tendências de se tornarem ajudantes de ninho. Dessa forma, espécies cooperativas são bons modelos para testar as hipóteses propostas para explicar e prever a alocação dos sexos dos filhotes (Komdeur 2004). Entre estes está o modelo que prevê que em espécies cooperativas os pares produzem mais filhotes do sexo filopátrico a fim de garantir ajudantes e gerar mais recursos para a próxima ninhada (*local resource enhancement model*; Emlen 1997). Em oposição a este modelo, fêmeas reprodutoras deveriam produzir mais filhotes do sexo com maiores probabilidades de dispersão, de maneira a diminuir a competição por recursos nos territórios, quando estes são escassos (*local resource competition model*; Clark 1978). Alguns estudos mostram que fêmeas de espécies cooperativas são capazes de manipular a razão sexual das ninhadas em favor do sexo com maior propensão a dispersar quando reproduzindo em territórios de baixa qualidade (baixa disponibilidade de recursos), e, por outro lado, em favor de indivíduos do sexo filopátrico e que apresenta comportamento de ajudante nos ninhos quando a reprodução ocorre em

territórios com alta disponibilidade de recursos (Komdeur *et al.* 1997, Ewen *et al.* 2003). De maneira similar, se espera que fêmeas de pares reprodutores em espécies cooperativas facultativas manipulem a razão sexual da ninhada em favor de indivíduos do sexo filopátrico, se o comportamento de ajuda no ninho for sexo-específico, e em favor do sexo com maior propensão a dispersar quando onde os pares reprodutores contam com a presença de ajudantes de ninho (Gowaty & Lennartz 1985).

O período de nidificação, ou seja, a data de início dos ninhos ao longo da estação reprodutiva, também é um fator que pode apresentar efeito na razão sexual das ninhadas, pois ninhadas formadas precocemente na estação reprodutiva apresentam maior número de ninhegos do sexo com maior probabilidade de recrutamento na estação reprodutiva seguinte (Andersson *et al.* 2003). Entre outros fatores ecológicos que podem estar relacionados a variações na razão sexual das ninhadas estão o tamanho da ninhada, onde a proporção de filhotes do sexo com menor tamanho corporal aumenta de acordo com o aumento do tamanho das ninhadas (Dijkstra *et al.* 1998) e a sequência da postura, onde a ordem na qual os ovos de cada sexo são postos afeta a condição corporal dos ninhegos onde há competição entre irmãos. Tal competição pode resultar em razões sexuais secundárias diferentes da razão primária, por meio da mortalidade de indivíduos em condição corporal mais baixa (Legge *et al.* 2001).

No presente capítulo avaliamos os padrões de alocação do sexo em ninhada em *N. fasciata*. Na população da espécie monitorada na mesma área de estudo desde 2002, os ajudantes de ninhos são geralmente machos (Duca 2007, Manica & Marini 2011). A razão sexual dos indivíduos adultos da espécie deste estudo apresenta um pequeno excesso de machos (1,1-1,2:1; Duca 2007), e fêmeas possuem maior probabilidade que machos de reproduzir durante o primeiro e o segundo ano de vida que machos (Duca 2007). De acordo

com os modelos propostos, esperamos encontrar uma maior produção de filhotes machos em ninhadas de fêmeas de pares reprodutores sem ajudantes (Emlen *et al.* 1986) e um maior número de filhotes fêmeas sendo produzidos em ninhadas de fêmeas de pares reprodutores que contam com a presença de ajudantes de ninho (Clark 1978). Considerando que as fêmeas possuem maior probabilidade de reproduzir com idade entre 1-2 anos que machos (Duca 2007), esperamos também uma maior produção de fêmeas nas ninhadas iniciadas no começo da estação reprodutiva. Testamos também possíveis variações na alocação dos sexos dos ninhegos em função da qualidade dos territórios e do tamanho da ninhada. Complementarmente, testamos a relação entre a razão sexual da ninhada e temperatura média e precipitação, uma vez que ambas variáveis ambientais possuem efeitos na abundância de recursos (Pinheiro *et al.* 2002, Silva *et al.* 2011).

MÉTODOS

Área de estudo

(*Vide Apresentação Geral, p. 8*)

Espécie de estudo

(*Vide Apresentação Geral, p. 8*)

Coleta dos dados

Ninhos e ninhegos

Coletamos os dados utilizados neste capítulo durante as estações reprodutivas de 2008 a 2010. Encontramos os ninhos por meio de procura nos possíveis locais de nidificação, bem

como por meio de observação do comportamento de indivíduos adultos. Checamos o conteúdo dos ninhos em intervalos que variaram entre um e quatro dias até a saída dos ninhegos ou a constatação do fracasso dos ninhos. Para cada ninho encontrado identificamos o par reprodutor e realizamos censos nos grupos a fim de determinar a presença/ausência de ajudantes de ninho. Assumimos como tamanho de ninhada o número máximo de ovos presentes nos ninhos em duas checagens consecutivas (Auer *et al.* 2007) e consideramos o dia da postura do primeiro ovo como sendo o dia de início do ninho. Coletamos amostras de sangue dos ninhegos da veia tarsal utilizando agulhas hipodérmicas descartáveis. As amostras foram armazenadas em tubos Eppendorf contendo etanol absoluto. As amostras de sangue dos ninhegos foram coletadas imediatamente após o encontro dos ninhos que já estavam na fase de ninhego. Nos casos dos ninhos encontrados durante a fase de construção ou período de incubação coletamos amostras de sangue quando os ninhegos tinham entre um e dois dias de idade. Adicionalmente, coletamos amostras de tecidos de ovos não eclodidos que permaneceram nos ninhos após eventos de predação. Para confirmação do sexo dos ninhegos as amostras foram enviadas para um laboratório comercial (Santé Laboratório de Análises Clínicas, Brasília, DF), que utilizou o protocolo de Griffiths *et al.* (1998). Obtivemos a massa corporal dos ninhegos quando estes atingiam 2, 5 e 8 dias de idade, utilizando dinamômetros com 0,1 e 0,5 g de precisão.

Qualidade dos territórios e condições ambientais

Estimamos a qualidade dos territórios com base na disponibilidade de recursos em termos da biomassa de artrópodes utilizando armadilhas de solo (*pitfall traps*), instaladas aleatoriamente em 30 pontos dentro da grade de estudo. Um conjunto de cinco armadilhas foi instalado em cada ponto, sendo cada armadilha posicionada a cada 10 m ao longo de uma

transecção de 40 m (detalhes em Pereira 2011). Como resultado da disposição das armadilhas, os conjuntos ficaram cerca de 150-200 m distantes entre si. As armadilhas foram feitas com copos plásticos de 500 ml de capacidade enterrados ao nível do solo e preenchidos com 200 ml de álcool 70%. As amostragens da abundância de artrópodes foram realizadas a cada 15 dias, após sete dias de exposição. Os artrópodes coletados foram preservados em álcool 70% e posteriormente secos em estufa a 50°C durante 48 horas. A biomassa de cada conjunto de cinco armadilhas foi então pesada utilizando balança de precisão. Para a obtenção de estimativas mais confiáveis da qualidade dos territórios utilizamos nas análises a biomassa seca média dos três conjuntos de armadilhas mais próximos dos ninhos dentro de um raio de 300 m de sua localização. Para testarmos possíveis efeitos das condições climáticas, utilizamos como índice de precipitação o acumulado de chuva nos 30 dias que antecederam o início de cada ninho, e a média da temperatura diária, também de 30 dias antes da postura do primeiro ovo de cada ninho.

Análises estatísticas

Realizamos testes binomiais para testar diferenças no número total de ninhegos de cada sexo produzidos na população de 2008 a 2010, e para testar as diferenças entre o número de ninhegos machos e fêmeas produzidos por pares reprodutores com e sem ajudantes de ninho. Utilizamos o teste de Mantel-Haenzel para testar diferenças no número de ninhegos de cada sexo entre os anos, e testes-t para testar diferenças na massa corporal dos ninhegos aos 2, 5 e 8 dias de idade. Para determinar a influência das variáveis ecológicas e ambientais na alocação dos sexos nos ninhegos utilizamos modelos lineares generalizados (GLMM) com distribuição de erro binomial e ajustados pela aproximação de Laplace (Bolker *et al.* 2009). Elaboramos modelos para explicar a variação do sexo dos ninhegos em relação a: (1) tamanho

da ninhada, (2) presença/ausência de ajudantes de ninhos nos grupos, (3) data de início dos ninhos, as quais foram transformadas em uma sequência de números inteiros (dia 1 = 7 de setembro), (4) qualidade do território, (5) média da temperatura máxima diária, e (6) acumulado da precipitação dos 30 dias precedentes ao início dos ninhos.

Obtivemos dados de qualidade dos territórios apenas para os anos de 2009 e 2010, portanto, primeiramente criamos GLMMs para explicar a variação na razão sexual das ninhadas incluindo qualidade dos territórios como variável explanatória para estes anos. Posteriormente, criamos GLMMs para explicar a alocação dos sexos dos ninhegos para os anos de 2008 a 2010 em relação a todas as variáveis, exceto qualidade de território. Em cada tipo de modelo, com e sem qualidade de território como variável explanatória, criamos modelos para explicar a razão sexual de todas as ninhadas, e considerando somente ninhadas completas separadamente. Consideramos como ninhadas completas aquelas onde todos os ovos eclodiram e que não sofreram predação parcial, e usamos em tais modelos o número de filhotes machos em relação ao número total de ninhegos nos ninhos como variável resposta. Nos modelos criados para todas as ninhadas utilizamos o sexo de cada filhote como variável resposta. Em função da não independência dos dados, uma vez que em certos casos mais de um ninho pertencia aos mesmos pares ou grupos, adicionamos a variável nominal “identidade dos grupos” como efeito aleatório em todos os modelos, enquanto todas as outras variáveis foram consideradas como de efeito fixo. Os modelos se mostraram adequados aos pressupostos da análise, os quais foram verificados por meio de gráficos de dispersão dos resíduos (Zuur *et al.* 2009). Utilizamos o programa R em todas as análises (R Development Core Team 2011), com $\alpha = 0,05$.

RESULTADOS

Razão sexual na população

Encontramos 167 ninhos de *N. fasciata* nos três anos do estudo, e destes obtivemos amostras de sangue de 87, sendo 38 ninhos de pares reprodutores sem ajudantes e 49 de pares reprodutores com ajudantes. Foi confirmado o sexo de 179 ninhegos entre 2008 e 2010. Ninhegos machos e fêmeas não diferiram em massa corporal em nenhuma das idades (2 dias de idade: $t = 0.103$, g.l. = 49.36, $p = 0.918$; 5 dias de idade: $t = 0.026$, g.l. = 34.39, $p = 0.980$; 8 dias de idade: $t = 0.872$, g.l. = 30.36, $p = 0.390$). O número total de filhotes machos e fêmeas, incluindo todos os ninhegos de todos os ninhos, não diferiu do equilíbrio de 1:1 (89 machos, 90 fêmeas, razão sexual = 0,99; teste binomial: 95% IC = 0.42-0.57, $p = 1$). Não houve diferença entre os anos de estudo no padrão de alocação do sexo nas ninhadas (teste de Mantel-Haenzel, $p = 0.183$).

Alocação do sexo no nível individual (ninhadas completas de 2 e 3 ovos)

O número de ninhegos de cada sexo também não diferiu significativamente da igualdade em ninhadas produzidas por pares reprodutores (42 machos, 32 fêmeas, razão sexual = 1.31, teste binomial: 95% IC = 0.45-0.68, $p = 0.295$), nem em ninhadas produzidas por pares reprodutores assistidos por ajudantes de ninho (47 machos, 58 fêmeas, razão sexual = 0,81; teste binomial: 95% intervalo de confiança = 0.35-0.55, $p = 0.329$). Não encontramos efeitos significativos de nenhuma das variáveis ecológicas testadas para explicar a alocação do sexo dos ninhegos nas ninhadas de *N. fasciata* (Tabela 1). Como tínhamos dados sobre qualidade dos territórios apenas para os anos de 2009 e 2010, os modelos que criamos para explicar a razão sexual das ninhadas apenas para estes anos incluindo esta variável indicam que a disponibilidade de recursos não está relacionada com as possíveis decisões das fêmeas na alocação dos sexos dos ninhegos (Tabela 1). Posteriormente, os modelos que criamos para

testar a alocação dos sexos nos anos de 2008 a 2010 em relação às demais variáveis também não indicaram efeitos significativos de nenhuma das variáveis (Tabela 1).

Tabela 1. Resultados dos modelos generalizados mistos elaborados para explicar a alocação dos sexos dos ninhegos de *Neothraupis fasciata* entre 2008 e 2010, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF. Os modelos foram testados em relação ao tamanho da ninhada, presença de ajudantes de ninho, data de início dos ninhos, recursos, média da temperatura máxima diária e acumulado da precipitação nos 30 dias precedentes ao início dos ninhos.

| Modelo | Termos | Estimativa (E.P.) | Z | p |
|---|--------------------|-------------------|--------|------|
| <i>Razão sexual de ninhadas completas de 2 e 3 ovos</i> | | | | |
| Com recursos (2009-2010) | | | | |
| | Intercepto | -10,485 (7,901) | -1,327 | 0,18 |
| | Tamanho da ninhada | 0,675 (0,427) | 1,583 | 0,11 |
| | Ajudantes | 0,155 (0,438) | 0,354 | 0,72 |
| | Data de início | -0,008 (0,015) | -0,545 | 0,58 |
| | Recursos | 0,228 (0,434) | 0,524 | 0,60 |
| | Temperatura máxima | 0,270 (0,254) | 1,064 | 0,28 |
| | Precipitação | 0,009 (0,009) | 1,094 | 0,27 |
| Sem recursos (2008-2010) | | | | |
| | Intercepto | -7,776 (6,827) | -1,139 | 0,25 |
| | Tamanho da ninhada | 0,664 (0,422) | 1,574 | 0,11 |
| | Ajudantes | 0,133 (0,421) | 0,316 | 0,75 |
| | Data de início | -0,005 (0,013) | -0,380 | 0,70 |
| | Temperatura máxima | 0,191 (0,225) | 0,850 | 0,39 |
| | Precipitação | 0,007 (0,007) | 0,906 | 0,36 |
| <i>Razão sexual de todas as ninhadas</i> | | | | |
| Com recursos (2009-2010) | | | | |
| | Intercepto | -3,886 (6,470) | -0,601 | 0,54 |
| | Tamanho da ninhada | 0,525 (0,375) | 1,402 | 0,16 |
| | Ajudantes | -0,357 (0,386) | -0,924 | 0,35 |
| | Data de início | 0,004 (0,011) | 0,411 | 0,68 |
| | Recursos | 0,176 (0,348) | 0,507 | 0,61 |
| | Temperatura máxima | 0,083 (0,209) | 0,396 | 0,69 |
| | Precipitação | 0,000 (0,006) | -0,026 | 0,98 |
| Sem recursos (2008-2010) | | | | |
| | Intercepto | -2,431 (5,781) | -0,421 | 0,67 |
| | Tamanho da ninhada | 0,524 (0,374) | 1,404 | 0,16 |
| | Ajudantes | -0,329 (0,370) | -0,889 | 0,37 |
| | Data de início | 0,006 (0,010) | 0,582 | 0,56 |
| | Temperatura máxima | 0,041 (0,192) | 0,214 | 0,83 |
| | Precipitação | -0,001 (0,006) | -0,224 | 0,82 |

DISCUSSÃO

Estudos sobre alocação dos sexos em ninhadas são raros na região Neotropical. No presente estudo apresentamos dados inéditos a respeito da alocação dos sexos em ninhegos em um passeriforme Neotropical, *N. fasciata*. Investigamos possíveis variações na determinação dos sexos dos ninhegos em relação a diversas variáveis ecológicas e ambientais e não identificamos quaisquer evidências de manipulação da razão sexual das ninhadas, rejeitando então todas as hipóteses propostas. No nível da população, encontramos números semelhantes de ninhegos de cada sexo nas ninhadas de *N. fasciata* (89 machos e 90 fêmeas).

A maioria dos ajudantes de ninhos na população estudada são machos (Duca 2007, Manica & Marini 2011). Este fato sugere que machos podem representar o sexo mais barato ser produzido por fêmeas de pares reprodutores sem ajudantes de acordo com os modelos propostos, uma vez que retribuem o investimento parental por meio do auxílio que prestam ao par reprodutor na criação dos filhotes (*repayment model*, Emlen *et al.* 1986). Apesar disto, não encontramos diferenças no número de ninhegos machos e fêmeas produzidos por pares reprodutores com e sem ajudantes de ninho em nossa população de estudo. No nível individual, refutamos o modelo que prediz que os pares reprodutores produzem mais machos quando as condições de recursos no território são altas (*resource enhancement model*, Emlen 1997). Também não houve suporte para o modelo que prediz que são produzidos mais indivíduos do sexo que mais dispersa quando a qualidade dos territórios é baixa (*resource competition model*, Clark 1978). Não encontramos evidências, portanto, que recursos (abundância de artrópodes) sejam limitantes na área de estudo durante a estação reprodutiva, a ponto de influenciar parâmetros da história de vida como a razão sexual das ninhadas de *N. fasciata*. Na mesma população de *N. fasciata* do presente estudo, a disponibilidade de recursos também não apresentou efeitos significativos sobre outros parâmetros reprodutivos

da espécie, tais como tamanho da ninhada e tamanho dos ovos, embora esteja diretamente relacionada ao início da estação reprodutiva (Pereira 2011). O aumento da biomassa de artrópodes coincide com o aumento da precipitação (Pereira 2011), portanto, a falta de relação da precipitação acumulada 30 dias antes do início de cada ninho não representa um fato inesperado, considerando o efeito da precipitação na disponibilidade de recursos (Poulin *et al.* 1992, Pinheiro *et al.* 2002). A média da temperatura máxima diária nos 30 dias precedentes ao início dos ninhos também não apresentou efeitos na alocação dos sexos das ninhadas. A ausência de efeitos das condições ambientais experimentadas pelas fêmeas antes do início da postura dos ovos,, *i.e.* disponibilidade de recursos, precipitação acumulada, e média da temperatura máxima como indicativo de um possível estresse térmico, sugere que fatores extrínsecos não afetam uma possível manipulação do sexo dos ninhegos pelas fêmeas.

A data de início dos ninhos e o tamanho da ninhada também não foram fatores importantes para explicar diferenças na razão sexual dos ninhegos. Fêmeas subadultas apresentam maior probabilidade de se tornarem reprodutoras em sua primeira estação reprodutiva, diferentemente dos machos que geralmente apresentam filopatria, atrasando sua própria reprodução e se tornando ajudantes de ninho nos territórios natais (Duca 2007). Desta forma, fêmeas que nascem no início da estação reprodutiva, teoricamente, possuiriam vantagens competitivas na aquisição de posições reprodutivas na população com um ano de idade, em relação a fêmeas nascidas no final da estação (dezembro/janeiro). Não encontramos diferenças na razão sexual das ninhadas ao longo das estações reprodutivas. Assim, podemos sugerir com base nos nossos resultados que a data de eclosão (a qual está relacionada diretamente com a data da postura dos ovos) não afeta a probabilidade de recrutamento das fêmeas, e que fêmeas nascidas no início ou no final da estação reprodutiva são sexualmente maduras na estação reprodutiva seguinte. Carecemos de dados empíricos com relação ao

tempo que as fêmeas levam para atingir maturidade sexual, entretanto, fêmeas de outra espécie de passeriforme cooperativo tropical (*Manorina melanophrys*) atingem a maturidade sexual com cerca de nove meses de idade (Clarke 1988, Poiani 1993a *apud* Poiani & Flethcer 1994). Portanto, fêmeas nascidas no início da estação (setembro/outubro) teriam as mesmas probabilidades de atingir a maturidade sexual até a próxima estação reprodutiva do que fêmeas nascidas no final da estação reprodutiva.

Nossos resultados sugerem que o sexo dos ninhos é determinado ao acaso em *N. fasciata*. Os mecanismos de manipulação do sexo dos ninhos em aves permanecem obscuros (Pike & Petrie 2003), no entanto, a manipulação do sexo pode ocorrer por meio de controle pré- ou pós-ovulatório pelas fêmeas, que são o sexo heterogamético em aves (Emlen 1997). O controle pré-ovulatório exigiria a reabsorção dos folículos do sexo indesejado, causando um atraso de um dia na postura dos ovos (Komdeur *et al.* 2002), ou alternando a segregação na primeira divisão meiótica por processos ainda não claramente compreendidos (Williams 1999). O controle pós-ovulatório, por sua vez, exigiria a reabsorção ou descarte de ovos do sexo não desejado, novamente ocasionando um aumento de um dia na fase de postura (Emlen 1997, Komdeur *et al.* 2002). Ambos os processos de manipulação do sexo dos ninhos descritos acima implicam em pelo menos um dia extra de exposição dos ninhos a predadores. Na região Neotropical, as taxas de sucesso de ninhos são notadamente baixas devido aos altos níveis de predação de ninhos (revisão em Stutchbury & Morton 2001). Estimativas do sucesso de ninhos da espécie do presente estudo indicam que apenas entre 22,2-38,9% de todos os ninhos produzem pelo menos um filhote (Alves & Cavalcanti 1990, Duca 2007). Portanto, um dia extra de exposição dos ninhos em decorrência do atraso na postura dos ovos pode aumentar ainda mais os riscos de predação dos ninhos de *N. fasciata*.

Com base em nossos resultados, juntamente com possíveis custos associados ao provável aumento das taxas de predação de ninhos, sugerimos que a manipulação da razão sexual dos ninhegos é improvável de ocorrer em *N. fasciata*, assim como em outros Passeriformes que nidificam em ninhos abertos na região. Comparações e um maior entendimento das teorias de alocação do sexo das ninhadas em aves neotropicais são difíceis, pois são muito raros os estudos realizados nessa região. Revisando a literatura encontramos apenas um estudo realizado na região do Cerrado, o qual investigou a alocação do sexo dos ninhegos em uma espécie cooperativa que constrói ninhos fechados (*Phacellodomus rufifrons*) e apresentam reduzidas taxas de predação de ninhos (Ribeiro *et al.* 2007). Apesar do tamanho amostral reduzido, houve um número significativamente maior de filhotes machos, que são o sexo filopátrico também nesta espécie, produzidos por pares reprodutores novos na área de estudo, e sem ajudantes de ninho. Os autores sugerem que uma maior proporção de machos sendo produzidos por estes pares reprodutores resulta de estratégias adaptativas de alocação dos sexos, uma vez que os pares se beneficiam da presença de ajudantes de ninho na estação reprodutiva seguinte, aumentando suas chances de sucesso reprodutivo (Ribeiro *et al.* 2007). Em outro estudo realizado na região Neotropical utilizando como modelo uma espécie não passeriforme cooperativa que nidifica em cavidades (*Forpus passerinus*), não foi encontrada nenhuma evidência da manipulação da razão sexual das ninhadas. Em tal estudo foi sugerido que as fêmeas ou são incapazes de manipular a razão sexual dos ninhegos, ou, por outro lado, a manipulação do sexo das ninhadas pode não resultar em benefícios na aptidão dos pares reprodutores (Budden & Beissinger 2004). Em *N. fasciata*, embora machos e fêmeas subadultos apresentem estratégias de vida distintas, uma vez que fêmeas tendem a dispersar e machos são filopátricos (Duca 2007), os pares reprodutores aparentemente tem os mesmos benefícios, em termos de aptidão, produzindo

ninhegos machos e fêmeas na mesma proporção. De outra maneira, a manipulação da razão sexual dos ninhegos seria mais evidente, especialmente quando se considera a provável maior contribuição de machos não reprodutores no sucesso reprodutivo atual e futuro dos pares reprodutores em *N. fasciata*.

Sobrevivência de filhotes de *Neothraupis fasciata* após a saída do ninho

RESUMO

A sobrevivência dos indivíduos durante o período compreendido entre a saída do ninho e a independência de cuidado parental é considerada o estágio de vida mais sensível da vida das aves. Geralmente, a maior causa da mortalidade neste período se deve à predação. O objetivo deste capítulo foi estimar as taxas de sobrevivência dos filhotes de *Neothraupis fasciata* oito semanas após terem saído do ninho. A espécie apresenta reprodução cooperativa facultativa, onde os pares reprodutores contam com o auxílio ou não de ajudantes de ninho na alimentação e na proteção dos filhotes nas primeiras semanas após estes deixarem o ninho. Avaliamos também a relação entre a sobrevivência dos filhotes e a data de eclosão, sexo e condição corporal dos filhotes, presença de ajudantes de ninho nos grupos, assim como possíveis variações nas taxas de sobrevivência entre os anos de estudo (2009 e 2010). Dos 60 filhotes que deixaram os ninhos (26 machos, 34 fêmeas), apenas 50% aparentemente sobreviveram às primeiras oito semanas. Não encontramos diferenças significativas entre o número de filhotes sobreviventes de cada sexo (30 filhotes: 14 machos e 16 fêmeas). Não encontramos relação entre sobrevivência e condição corporal dos ninhegos antes de deixarem o ninho. A presença de ajudantes de ninho também não aumentou a probabilidade de sobrevivência dos filhotes. Apenas a data de eclosão e o ano de estudo mostraram efeitos estatisticamente significativos na sobrevivência. Filhotes de ninhadas tardias tiveram maior probabilidade de sobrevivência. Assim como em outras espécies de aves, a sobrevivência dos filhotes antes de se tornarem independentes de cuidado parental é menor que a sobrevivência anual de indivíduos adultos, o que ressalta, portanto, a importância deste estágio do ciclo de vida em *N. fasciata*.

ABSTRACT

The fledging period is considered the most sensitive stage of a birds' life. Predation is often the major cause of mortality during this period. In the cooperative White-banded Tanager *Neothraupis fasciata*, helpers assist the breeding pair in food provisioning and likely improve fledgling protection during their first weeks after leaving the nest. Our objective here was to estimate fledgling survival rates in relation to the presence of helpers in the groups, hatching date, fledgling sex and body condition, and possible variation between years of study. We estimated survival 60 days after fledging of 60 individuals. Only 50% of them survived the first two months after fledging. We did not find significant differences between the sexes in survival probabilities. Out of the 30 fledglings that survived, 14 were males and 16 were females. The variable sex showed only a marginal effect, and males tended to have higher probabilities of survival than females. Survival rates were not related to fledgling body condition, nor to the presence of helpers. Only hatching date, which is correlated to nest initiation date, and year had significant effects in the analysis. Fledglings from late clutches had higher survival probabilities than those of early clutches. As in other passerine birds, survival rates after leaving the nest until independence of parental care are lower than that estimated for adult birds, highlighting the importance of this life stage for *N. fasciata*.

INTRODUÇÃO

Entender como variações em características de história de vida, como sobrevivência, são capazes de influenciar o crescimento das populações constitui um tema central em estudos de dinâmica populacional (Stearns 1992, Caughley 1994). Em aves, variações nas taxas de sobrevivência de adultos são as que mais influenciam o crescimento e a persistência das populações (Crone 2001, Duca *et al.* 2009). Entretanto, o período compreendido entre a saída do ninho e a independência de cuidado parental é considerado o estágio de vida mais sensível da vida das aves (Wheelwright *et al.* 2003). A maior causa da mortalidade dos indivíduos durante este estágio geralmente é a predação (Naef-Daenzer *et al.* 2001, Wells *et al.* 2007). Em algumas espécies, a probabilidade de sobrevivência desde a saída do ninho até independência de cuidado parental é a característica de maior variação do sucesso reprodutivo ao longo da vida dos reprodutores, uma vez que altas taxas de mortalidade de filhotes são observadas neste período (MacColl & Hatchwell 2004). Neste contexto, dados empíricos são fundamentais para a compreensão da importância das taxas de mortalidade de filhotes na dinâmica de populações, especialmente quando se trata de aves ameaçadas pela fragmentação e descaracterização dos habitats naturais (Yackel Adams *et al.* 2001).

Poucos estudos a respeito da sobrevivência de filhotes após a saída do ninho foram realizados em regiões tropicais, sendo grande parte do corpo teórico sobre o tema desenvolvido em estudos com aves de regiões temperadas (*e.g.* Sankamethawee *et al.* 2009). Aves de regiões tropicais têm como características de história de vida, entre outras, tamanho de ninhada reduzido, maior sobrevivência de adultos, e maior cuidado parental após o período de ninhegos quando comparadas às aves de regiões temperadas, além de possuírem taxas de sucesso de ninhos reduzidas (Martin 1996, Stutchbury & Morton 2001). De maneira a compensar ninhadas reduzidas e altas taxas de predação de ninhos, aves tropicais

presumivelmente apresentam maior sobrevivência de filhotes, devido ao maior cuidado parental e maior período de permanência nos territórios natais antes de dispersarem, e múltiplas tentativas de reprodução em um mesmo ano (Martin 1996, Russel *et al.* 2004).

Em aves, entre os principais fatores relacionados à sobrevivência dos filhotes durante as primeiras semanas de vida fora do ninho estão a data de saída do ninho e a condição corporal (*e.g.* Naef-Daenzer *et al.* 2001, Monrós *et al.* 2002). A data de saída do ninho está intimamente associada às decisões dos pares reprodutores com relação ao período de início da construção dos ninhos e da postura, e conseqüentemente com a data de eclosão dos ninhegos. Muitos estudos que relacionam a sobrevivência dos filhotes pós-saída do ninho com a data de saída do ninho apontam uma maior probabilidade de sobrevivência dos filhotes provenientes de ninhos com postura realizada no início da estação reprodutiva (Verboven & Visser 1998). Em tais casos, maiores taxas de sobrevivência no início da estação reprodutiva podem ser explicadas pelo aumento da pressão de predadores especialistas, como *Accipiter nisus* (Falconidae). Tais predadores ajustam seu período reprodutivo de forma com que coincida com o pico de abundância de filhotes de Passeriformes, o qual ocorre no final da estação reprodutiva destes (Naef-Daenzer *et al.* 2001). Entretanto, padrões temporais na sobrevivência de filhotes podem variar entre populações e entre anos, tornando difícil a interpretação em termos de vantagens adaptativas de indivíduos que produzem filhotes de forma precoce ou tardia durante a estação reprodutiva (Monrós *et al.* 2002).

A condição corporal dos ninhegos antes de deixarem o ninho é amplamente associada à sobrevivência destes durante as primeiras semanas de vida (Magrath 1991, Vitz & Rodewald 2011). Filhotes em melhores condições corporais tendem a ter maiores chances de sobrevivência durante as primeiras semanas fora do ninho (Legge 2000, Naef-Daenzer *et al.* 2001, Yackel Adams *et al.* 2006, Wells *et al.* 2007). Em algumas espécies, diferenças nas

taxas de crescimento entre ninhegos machos e fêmeas podem resultar em ninhegos de um dos sexos em melhor condição corporal no momento de deixar o ninho (Oddie 2000). Estes então possuiriam maiores probabilidades de sobrevivência durante os primeiros meses após deixar o ninho até a independência de cuidado parental (Magrath 1991, Legge 2000, Green & Cockburn 2001).

Em espécies de aves que apresentam reprodução cooperativa, onde o par reprodutor é auxiliado por indivíduos não reprodutores (ajudantes de ninho) na criação dos filhotes e defesa do território (Brown 1987), a presença de ajudantes junto aos pares reprodutores pode aumentar a probabilidade de sobrevivência dos filhotes após saírem do ninho de diferentes maneiras (McGowan *et al.* 2003, Hatchweel *et al.* 2004). Isso poderia ocorrer devido a um aumento na taxa de entrega de alimento aos ninhegos proporcionado pelos ajudantes (Manica & Marini 2011). Maior oferta de alimento possibilitaria que os ninhegos de pares com ajudantes estejam em melhor condição corporal no momento de sair do ninho que ninhegos criados por pares reprodutores sem ajudantes. Como resultado, tais filhotes podem ter maiores probabilidades de sobrevivência durante as primeiras semanas após deixarem o ninho e maiores chances de recrutamento na população (Hatchwell *et al.* 2004, MacColl & Hatchwell 2004, Lloyd *et al.* 2009). Por outro lado, a presença de ajudantes de ninhos nos grupos pode auxiliar na proteção contra potenciais predadores, aumentando desta forma a sobrevivência dos filhotes (Covas *et al.* 2004).

O objetivo deste capítulo foi testar a influência de diversos fatores capazes de influenciar a sobrevivência dos filhotes de *Neothraupis fasciata*, e estimar a taxa de sobrevivência dos filhotes oito semanas após terem saído do ninho. Testamos a relação entre a sobrevivência dos filhotes e a data de eclosão, sexo e condição corporal dos filhotes, presença de ajudantes de ninho junto aos pares reprodutores, e possíveis variações nas taxas de

sobrevivência entre os anos de estudo. De acordo com os padrões encontrados em estudos realizados em regiões temperadas e tropicais (Magrath 1991, Green & Cockburn 2001, Vitz & Rodewald 2011), esperamos encontrar maiores probabilidades de sobrevivência de filhotes que deixam os ninhos em melhor condição que os demais. Com relação aos padrões temporais, esperamos encontrar maiores probabilidades de sobrevivência de filhotes provenientes de ninhos precoces na estação, uma vez que ao final da estação há uma previsão de maior abundância de filhotes na população, aumentando, portanto a pressão de potenciais predadores (Naef-Daenzer *et al.* 2001). Também esperamos que filhotes de grupos onde os pares reprodutores foram auxiliados por ajudantes de ninho apresentam maior probabilidade de sobrevivência, em comparação aos filhotes criados somente pelos pares reprodutores (McGowan *et al.* 2003, Hatchweel *et al.* 2004). *Neothraupis fasciata* mostra-se uma espécie adequada ao estudo dos fatores que possivelmente influenciam a sobrevivência dos filhotes, uma vez que os mesmos permanecem nos territórios natais pelo menos até o início da estação seca (abril/maio; *obs. pess.*), após o período de dependência de cuidado parental.

MÉTODOS

Área de estudo

(*Vide Apresentação Geral, p. 8*)

Espécie de estudo

(*Vide Apresentação Geral, p. 8*)

Coleta de dados

Utilizamos neste capítulo dados coletados durante as estações reprodutivas de 2009 e 2010. Ninhegos de *N. fasciata* mostram-se aptos a deixar os ninhos aos nove dias de idade (Duca & Marini 2011), portanto, marcamos os ninhegos no ninho quando estes atingiram oito dias de idade com anilhas metálicas fornecidas pelo Centro de Pesquisas para Conservação de Aves Silvestres (CEMAVE / IBAMA) e uma combinação única de anilhas coloridas de alumínio anodizadas para identificação posterior dos indivíduos. No mesmo dia em que marcamos os ninhegos realizamos a pesagem da massa corporal com balança eletrônica de bolso (precisão de 0,1g) e medição do tarso com paquímetro digital (precisão de 0.1mm). A partir de dados de morfometria dos ninhegos criamos um índice de condição corporal utilizando os resíduos da regressão entre o comprimento do tarso e a massa dos ninhegos aos oito dias de idade. Valores positivos dos resíduos desta regressão correspondem a uma massa corporal maior que o esperado, enquanto valores negativos correspondem a uma massa corporal abaixo da esperada para ninhegos de um determinado tamanho (comprimento do tarso; Vitz & Rodewald 2011). Para identificação do sexo dos ninhegos extraímos amostras de sangue utilizando agulhas hipodérmicas descartáveis, as quais foram conservadas em microtubos preenchidos com etanol absoluto. A confirmação molecular do sexo foi realizada em laboratório comercial (Santé Laboratório de Análises Clínicas, Brasília, DF), seguindo o protocolo de Griffiths *et al.* (1998). Posteriormente realizamos censos nos grupos a fim de confirmar a composição e identidade dos membros dos grupos e a presença/ausência de ajudantes de ninho. Após oito semanas retornamos aos territórios para a realização de censo com objetivo de registrar se os filhotes se encontravam ainda vivos. Filhotes não encontrados junto com os pares reprodutores oito semanas após terem saído dos ninhos foram

considerados mortos. (Vide capítulo 1 para detalhes sobre encontro e monitoramento dos ninhos, e confirmação do sexo dos ninhegos).

Análises estatísticas

Realizamos testes binomiais para testar diferenças entre os números de ninhegos machos e fêmeas que deixaram o ninho e diferenças entre os números de filhotes machos e fêmeas que sobreviveram às primeiras oito semanas após terem saído dos ninhos. Realizamos um teste-t para testar diferença entre a condição corporal de ninhegos machos e fêmeas aos oito dias de idade. Para avaliar a influência das variáveis ecológicas e variações temporais na sobrevivência dos filhotes utilizamos modelos lineares mistos generalizados (GLMMs). Tendo como variável resposta o status dos indivíduos (vivo ou morto após oito semanas), criamos modelos para testar a influência da data de eclosão (11 de setembro = dia 1), presença/ausência de ajudantes de ninho no grupo, condição corporal dos ninhegos ao deixarem o ninho (resíduos da regressão massa vs. comprimento do tarso), além do sexo dos filhotes e possíveis variações entre os anos de estudo. Além das variáveis de efeito fixo citadas previamente, adicionamos aos modelos a variável “identidade do grupo” como efeito randômico, uma vez que utilizamos dados de sobrevivência de filhotes provenientes de ninhos de uma mesma fêmea e de um mesmo ninho, no caso de ninhadas onde mais de um filhote sobreviveu até a fase de deixar o ninho. Os modelos foram implementados no programa R (R Development Core Team 2011), com distribuição de erro binomial e a função de ligação logit, utilizando a função “lmer” do pacote “lme4”, e ajustados pela aproximação de Laplace (Bolker *et al.* 2009).

RESULTADOS

Durante as duas estações reprodutivas (2009 e 2010) encontramos 121 ninhos de *N. fasciata* e obtivemos dados de 30 ninhos (2009 – 18 ninhos; 2010 – 12 ninhos), uma vez que a maioria dos ninhos foi perdida devido à predação. Marcamos e acompanhamos para avaliação da sobrevivência 60 filhotes provenientes destes 30 ninhos, dos quais 50% sobreviveram às primeiras oito semanas após a saída dos ninhos. Um maior número de fêmeas sobreviveu até o momento de deixar o ninho, embora não tenha havido diferença significativa entre o número de filhotes de cada sexo que deixaram o ninho (26 machos, 34 fêmeas; razão sexual = 0,76; teste binomial: $p = 0,366$ e IC = 0,30-0,57). Também não houve diferença significativa entre o número de filhotes sobreviventes de cada sexo (30 filhotes: 14 machos, 16 fêmeas; razão sexual = 0,87; teste binomial: $p = 0,855$ e IC = 0,28-0,65). Ninhegos machos e fêmeas não diferiram com relação à condição corporal antes de deixarem o ninho, medida no oitavo dia de idade ($t = 0.680$, g.l. = 54,5, $p = 0,499$). De acordo com os resultados dos modelos lineares mistos generalizados, a data de eclosão mostrou efeito significativo na sobrevivência, onde filhotes de ninhadas tardias (final da estação reprodutiva) tiveram maior probabilidade de sobreviver aos primeiros 60 dias após deixarem os ninhos. O ano de amostragem também mostrou efeitos significativos nos modelos (Tabela 1). Adicionalmente, machos tenderam a ter maior probabilidade de sobrevivência do que fêmeas. Os resultados da análise sugerem também uma variação na sobrevivência dos filhotes entre anos, visto que em 2010, 68,2% dos filhotes sobreviveu ao final dos dois meses de vida fora do ninho, enquanto 39,5% sobreviveram em 2009.

Tabela 1. Modelo linear misto generalizado selecionado da sobrevivência de filhotes de *Neothraupis fasciata* oito semanas após deixarem os ninhos durante as estações reprodutivas de 2009 e 2010, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF. Os modelos inicialmente foram criados para avaliar a sobrevivência dos filhotes em relação ao ano de estudo, data de eclosão, presença/ausência de ajudantes de ninho nos grupos, sexo e índice de condição corporal dos filhotes. O resultado apresentado é simplificado, uma vez que os termos não significativos dos modelos foram excluídos quando sua retirada não acarretou mudança significativa na deviância dos modelos.

| Termos | Estimativa (E.P.) | Z | p |
|------------------------|-------------------|--------|--------|
| Intercepto | -0.9634 (0.5728) | -2.334 | 0.0926 |
| Ano ²⁰¹⁰ | 1.6810 (0.7203) | 2.334 | 0.0196 |
| Data eclosão | 2.1007 (0.7224) | 2.908 | 0.0036 |
| Sexo ^{machos} | 1.3495 (0.6992) | 1.930 | 0.0536 |

DISCUSSÃO

Os resultados deste estudo mostraram que apenas 50% dos filhotes marcados que deixaram os ninhos em 2009 e 2010 sobreviveram às primeiras oito semanas de vida fora do ninho. Assim como em outras espécies de aves (Loery *et al.* 1987), a sobrevivência dos filhotes antes de se tornarem independentes de cuidado parental é menor que a sobrevivência anual de indivíduos adultos (sobrevivência aparente de adultos em *N. fasciata*: 77%; Duca & Marini *em revisão*), ressaltando, portanto, a importância deste estágio do ciclo de vida em *N. fasciata*. As probabilidades de sobrevivência dos filhotes que encontramos no presente estudo podem ser consideradas como intermediárias entre regiões tropicais e regiões temperadas. Estudos com Passeriformes em regiões temperadas apresentam valores de sobrevivência para

o período compreendido entre a saída do ninho e independência de cuidado parental variando entre 13% (*Parus major*; Greño *et al.* 2008), 29% (*Anthus spragueii*; Fisher & Davis 2011), 33% (*Spiza americana*; Berkeley *et al.* 2007), 36% (*Calamospiza melanocorys*; Yackel Adams *et al.* 2006) e 42% (*Hylocichla mustelina*; Anders *et al.* 1997), enquanto as chances de sobrevivência de filhotes em regiões tropicais tendem a ser mais altas, com valores entre 61% (*Alophoixus pallidus*; Sankamethawee *et al.* 2009), 64% (*Acanthiza pusilla*; Green & Cockburn 2001) e 67% (*Turdus assimilis*; Cohen & Lindell 2004).

Dos fatores que testamos para relacionar com a sobrevivência dos filhotes, a data de eclosão e o ano de estudo foram os que mostraram efeitos significativos (Tabela 1). Potenciais fatores que afetam a sobrevivência de filhotes como pressão de predadores e disponibilidade de recursos podem variar ao longo da estação reprodutiva, tendo como efeito sobrevivência diferenciada entre filhotes provenientes de ninhadas precoces e tardias (Anders *et al.* 1997). Filhotes de *N. fasciata* de ninhadas tardias possuíram maior probabilidade de sobrevivência do que filhotes de ninhadas precoces, contrariamente a outros estudos, onde a pressão de predação sobre os filhotes de aves é maior no final da estação reprodutiva, possivelmente devido ao aumento na abundância de filhotes de Passeriformes no final da estação (Naef-Daenzer *et al.* 2001). Em tal estudo, um dos principais predadores de filhotes de Passeriformes, *Accipiter nisus*, realiza sua própria reprodução no final do período reprodutivo das espécies estudadas (*Parus major* e *Parus ater*), potencialmente influenciando na mortalidade dos filhotes (Naef-Daenzer *et al.* 2001). Na área do presente estudo um potencial predador de filhotes de *N. fasciata*, *Falco femoralis* (Falconidae), inicia sua reprodução durante o mês de agosto (Marini *et al. no prelo*), de maneira que o período de ninhegos da espécie de falconiforme corresponde ao início da nidificação de *N. fasciata* (Duca & Marini 2011). Aves podem representar mais de 80% da dieta de *F. femoralis* (Bó 2009). Em alguns

estudos os autores sugerem que o aumento da sobrevivência de filhotes no final da estação reprodutiva estaria relacionado ao aumento da disponibilidade de recursos conforme a estação avança (Yackel Adams *et al.* 2006). Embora não tenhamos testado a influência destes na sobrevivência dos filhotes, a variação na disponibilidade recursos na área de estudo não parece ter relação com maior probabilidade de sobrevivência dos filhotes, tendo em vista que a abundância de recursos tende a diminuir a partir do mês de dezembro (Pereira 2011).

A sobrevivência dos filhotes de *N. fasciata* não apresentou relação com a condição corporal medida no oitavo dia de idade dos ninhegos, um dia antes de estarem aptos a deixarem o ninho (Duca & Marini 2011). Nossos resultados contrariam um padrão amplamente difundido a respeito da relação positiva entre condição corporal e sobrevivência em filhotes de aves (Sæther 1989), tanto em regiões temperadas (Magrath 1991, Naef-Daenzer *et al.* 2001, Greño *et al.* 2008, Vitz & Rodewald 2011) quanto em regiões tropicais (Green & Cockburn 2001). Filhotes em melhor condição corporal podem ter maiores chances de sobrevivência se baseando em suas maiores reservas de gordura durante períodos de condições ambientais adversas logo após deixarem os ninhos (Smith *et al.* 1989, Green & Cockburn 2001), podem ser mais aptos a escapar de potenciais eventos de predação (Wells *et al.* 2007) e melhores competidores por recursos provenientes dos pares reprodutores (Yackel Adams *et al.* 2006). Por outro lado, alguns autores sugerem que filhotes em condição corporal não ideal estariam mais sujeitos à predação por se movimentarem e solicitar alimento aos pares reprodutores com maior frequência, se tornando mais conspícuos na vegetação e com maior probabilidade de serem detectados por predadores (Naef-Daenzer *et al.* 2001). A ausência de relação entre sobrevivência e condição corporal indica que diferenças em tamanho e massa corporal entre os filhotes não afetam sua sobrevivência após deixarem o ninho. Assumindo a predação como provável principal mecanismo responsável pela

mortalidade dos filhotes também em nosso estudo, assim como encontrado em muitas espécies de aves (Sullivan 1989, Wells *et al.* 2007, Davis & Fisher 2009), a variação na condição corporal dos filhotes pode não ter influência na probabilidade de captura destes por predadores. Os resultados de nossa análise mostraram que existe diferença na sobrevivência dos filhotes entre os anos de estudo. Embora não possamos deduzir quais os mecanismos que acarretam em tais diferenças, é provável que pressões de predação e condições climáticas afetem a sobrevivência dos filhotes de forma distinta em cada ano.

Houve uma tendência em nosso estudo, embora não significativa, de machos sobreviverem mais que fêmeas durante as primeiras semanas após deixarem os ninhos. Maior proporção de indivíduos sobreviventes de um sexo, geralmente machos, está relacionada a taxas de crescimento mais altas e conseqüentemente melhor condição corporal que estes possuem ao deixar os ninhos (Oddie 2000). Entretanto, não encontramos diferenças nas taxas de sobrevivência com relação à condição corporal nem diferenças na condição corporal entre filhotes machos e fêmeas. Portanto, é improvável que condição corporal tenha efeito na mortalidade diferenciada entre os sexos. *Neothraupis fasciata* apresenta razão sexual de adultos levemente desviada do equilíbrio, com mais machos na população atuando com ajudantes de ninho do que fêmeas (Duca & Marini 2011, Manica & Marini 2011). Tendo em vista que a razão sexual primária, proporção de machos e fêmeas no momento da postura, é próxima de 1:1 (50% de machos e 50% fêmeas; Vide Capítulo 1), e que a razão sexual secundária medida no momento em que os filhotes deixam o ninho apresenta um pequeno excesso de fêmeas, diferenças de mortalidade entre os sexos durante as primeiras semanas de vida fora do ninho, mesmo que não significativas, poderiam explicar o maior número de machos na razão sexual terciária, da qual fazem parte os indivíduos independentes de cuidado parental (Mayr 1939). A compreensão dos possíveis fatores envolvidos em diferenças na

probabilidade de sobrevivência de filhotes machos e fêmeas requer futuras investigações levando-se em conta possíveis diferenças comportamentais e características de dominância comportamental relativa entre filhotes de cada sexo.

Não encontramos relação da presença de ajudantes com a probabilidade de sobrevivência dos filhotes. Ajudantes de ninho nos grupos podem aumentar a probabilidade de sobrevivência dos filhotes em algumas espécies de aves cooperativas em função de maiores taxas de entrega de alimentos aos ninhos, resultando em filhotes em melhor condição corporal (Marvelde *et al.* 2009), ou por meio de provisão de alimentos continuada após estes saírem dos ninhos e de comportamentos relacionados à defesa do grupo contra predadores (MacColl & Hatchwell 2003, Doerr & Doerr 2007). Em *N. fasciata*, a presença de ajudantes de ninho não teve efeitos positivos sobre a probabilidade de sobrevivência de ninho durante a fase de ninhos ou sobre a taxa de crescimento dos ninhos (Manica & Marini 2011). Os autores sugeriram que a influência dos ajudantes de ninho na sobrevivência dos filhotes possa ter efeito na fase seguinte ao ninho, entre a saída dos filhotes do ninho e independência de cuidado parental. Somando os nossos resultados aos encontrados por Manica & Marini (2011), podemos sugerir que na espécie de estudo a presença de ajudantes não possui efeito na sobrevivência dos filhotes, ao menos até a independência de cuidado parental. Por outro lado, a presença de ajudantes pode beneficiar o par reprodutor por meio da provisão estendida de alimento aos filhotes, possibilitando novas tentativas de reprodução ao longo da estação reprodutiva (Langen 2000). Dessa forma, os ajudantes de ninho aumentariam as chances do par reprodutor de produzir filhotes durante a estação reprodutiva, tendo em vista as altas taxas de predação de ninhos (Alves 1990, Duca 2007, Manica & Marini 2011), o que torna múltiplas tentativas reprodutivas um componente importante da história de vida de espécies de aves neotropicais (Martin 1996, Roper 2005).

Variação sazonal das taxas de sobrevivência de adultos e subadultos em

Neothraupis fasciata

RESUMO

Aves de regiões tropicais geralmente apresentam maiores probabilidades de sobrevivência anual quando comparadas com aves de regiões temperadas, entretanto pouco é conhecido a respeito das variações sazonais nas taxas de mortalidade em espécies de aves residentes. Na região do Cerrado, estações marcadamente distintas de chuva e seca implicam em variações nas condições ambientais que refletem em variações na disponibilidade de alimento, e possivelmente influenciam as taxas de sobrevivência ao longo do ano. O objetivo deste capítulo foi estimar as taxas de sobrevivência anual, e avaliar a variação sazonal das taxas de sobrevivência de indivíduos adultos e subadultos de *N. fasciata* em função de variações nas condições climáticas (seca e chuva) e atividades do ciclo anual das aves (muda e reprodução), bem como características dos indivíduos (sexo e idade). Realizamos nossas análises no programa MARK, onde criamos modelos considerando os padrões temporais (estações do ano e atividade do ciclo anual dos indivíduos), e modelos considerando variáveis dos indivíduos (sexo e idade). Os resultados da análise mostraram que a idade dos indivíduos é mais provável de influenciar as taxas de sobrevivência que condições ambientais, como seca e chuva. Diferenças entre os sexos foram maior nas estimativas para indivíduos subadultos, onde machos apresentaram maior probabilidades de sobrevivência que fêmeas durante o primeiro ano de vida. Tais diferenças entre os sexos poderiam explicar o pequeno desvio na razão sexual terciária apresentada pela população de *N. fasciata* estudada, entre 1,1:1 e 1,2:1. Apesar de esperarmos maiores taxas de mortalidade durante a seca, período no qual as condições ambientais presumivelmente exercem maior pressão sobre os indivíduos, não encontramos evidências de que neste período os indivíduos tenham menores taxas de sobrevivência.

ABSTRACT

Neotropical birds are known to have higher survival rates compared to temperate zone birds. However, little is known about seasonal variation in survival probabilities in resident species. Climate of the cerrado region is markedly seasonal with a dry season from April/May to September/October. Such seasonality has implications in terms of food availability, and likely affect survival over the seasons. In this chapter we estimated annual survival rates and evaluated seasonal variation in survival rates of adults and subadults in relation to rainy and dry seasons, and annual activities (molt and reproduction). We also evaluated survival rates in relation to sex and age. We performed our analysis in the program MARK, and created models to assess seasonal variations and individual variables separately. Our results indicated that individuals' age is more likely than climatic conditions to affect survival. Differences between the sexes were more prominent for subadult individuals. Subadult males had higher survival rates compared to females as yearlings. Such differences may explain the slightly higher number of males in the adult population (1.1 – 1.2:1). Contrary to our expectation, there was no evidence that survival rates during the dry season are lower than at other periods.

INTRODUÇÃO

Aves de regiões tropicais apresentam maiores probabilidades de sobrevivência quando comparadas com aves de regiões temperadas (Martin 1996, Stutchbury & Morton 2001), embora alguns estudos contrariem este padrão (Karr *et al.* 1990). Características de história de vida de aves tropicais, tais como maiores taxas de sobrevivência anual de adultos e menor investimento em reprodução, seriam adaptações destas aves a menores variações sazonais no clima e na disponibilidade de recursos (Martin 1996, Sandercock *et al.* 2000, Stutchbury & Morton 2001). Em espécies migratórias, maiores taxas de mortalidade de adultos são observadas nos sítios de invernagem ou durante a migração (Sillert & Holmes 2002, Rotella *et al.* 2003). Entretanto, variações sazonais nas taxas de mortalidade em espécies de aves residentes ocorrem devido a variações ambientais locais, tais como variações nos níveis de precipitação, secas prolongadas, temperaturas negativas extremas e tempestades durante o inverno em regiões temperadas (Greenberg & Gradwohl 1986, George *et al.* 1992, Berthold 2001, Robinson *et al.* 2004, Newton 2010).

Além de fatores ambientais, diversas características dos indivíduos podem estar relacionadas com as taxas de sobrevivência. Muitos estudos mostraram relação entre idade e sobrevivência dos indivíduos, indicando maiores taxas de sobrevivência de indivíduos adultos (Perkins & Vickery 2001, Lee *et al.* 2008, Stutchbury *et al.* 2009). Diferenças nas taxas de sobrevivência entre indivíduos adultos e subadultos geralmente são resultado de maior mortalidade durante o primeiro ano de vida devido a fatores como dispersão (Loery *et al.* 1987), e possivelmente maiores taxas de infecções por endoparasitas de indivíduos com menos de um ano de idade (Stutchbury *et al.* 2009).

Taxas de sobrevivência podem também variar em função de diferenças ecológicas e comportamentais entre machos e fêmeas, além de diferenças fisiológicas e genéticas (Donald

2007). Maiores taxas de mortalidade frequentemente são observadas em fêmeas, pois em aves estas tendem a dispersar mais que os machos, o que resulta em maiores taxas de mortalidade à medida que se afastam de seu território natal (Liker & Székely 2005, Steifetten & Dale 2006, Pruett-Jones *et al.* 2010). Além disso, fêmeas podem sofrer maior pressão de predação durante o período reprodutivo (Sargeant *et al.* 1984, Gruebler *et al.* 2008). Além de efeitos diretos como predação, maiores custos associados à reprodução, como incubação e produção de ovos são atribuídos às fêmeas (Owens & Bennett 1994, Thomson *et al.* 1998, Nager *et al.* 2001). Evidências do custo de produção de ovos são observadas em espécies que possuem reprodução cooperativa, onde fêmeas de grupos contendo ajudantes de ninhos reduzem o investimento reprodutivo produzindo ovos menores, assegurando assim maiores probabilidades de sobrevivência futura. Neste caso, a ajuda fornecida pelos ajudantes de ninho aumentando as taxas de entrega de alimento compensa a massa inicial reduzida dos ninhos de ovos pequenos (Russel *et al.* 2007). Taxas de mortalidade mais elevadas em um dos sexos, geralmente fêmeas, resultam em razões sexuais desviadas do equilíbrio de 1:1, e, portanto, em um maior número de machos na população adulta em relação ao número de fêmeas (Donald 2007). Em espécies socialmente monogâmicas, razões sexuais desviadas podem ter consequências importantes na dinâmica das populações, limitando o número de pares reprodutivos ao número de indivíduos do sexo mais raro (Gruebler *et al.* 2008).

O conhecimento das taxas de sobrevivência de adultos e subadultos é crucial para o entendimento da dinâmica das populações (Sandercock *et al.* 2000, Vanderwerf 2008), por se tratar de um elemento fundamental da história de vida dos organismos. Por outro lado, quando se trata de populações pequenas ou em declínio, é importante identificar os parâmetros demográficos que estão sendo possivelmente afetados e identificar os fatores que os afetam, sejam eles intrínsecos da população ou ambientais, e então avaliar que medidas podem ser

tomadas para mitigar seus efeitos (Caughley 1994). Duca *et al.* (2009) avaliaram o custo-benefício de diferentes estratégias de manejo para a conservação de *N. fasciata* em uma unidade de conservação no Cerrado, mostrando que, com limitação de recursos financeiros, as melhores opções de manejo são aquelas que combinam prevenção de incêndios e proteção de ninhos, aumentando a fecundidade e o sucesso reprodutivo da espécie. Os autores sugeriram que os estudos futuros devem aumentar o conhecimento relacionado à sobrevivência de adultos da espécie, uma vez que variações nas taxas de sobrevivência de adultos, bem como a proporção de fêmeas reproduzindo, são os fatores que apresentam os maiores impactos na probabilidade de persistência da população.

Na região do Cerrado, estações marcadamente distintas de chuva e seca implicam em variações nas condições ambientais que refletem em variações na disponibilidade de alimento ao longo do ano (Pinheiro *et al.* 2002, Pereira 2011, Silva *et al.* 2011). Durante os períodos de alta disponibilidade de recursos, *i.e.* durante o período chuvoso na região do Cerrado, atividades essenciais do ciclo de vida, como muda e reprodução devem ser realizadas pelas aves (Foster 1975, Poulin *et al.* 1992, Marini & Durães 2001). Muitas vezes, os custos associados a estas atividades levam à redução da sobreposição entre elas, limitando, portanto, o período destinado para cada uma destas atividades (Marini & Durães 2001). Tais variações sazonais nas condições ambientais, associadas às atividades essenciais do ciclo de vida das aves podem influenciar as taxas de sobrevivência dos indivíduos ao longo do ano (Marra & Holmes 2001). São raros os estudos que avaliam a sobrevivência de aves na região Neotropical (*e.g.* Greenberg & Gradwohl 1986, 1997, Karr *et al.* 1990, Johnston *et al.* 1997, Morton & Stutchbury 2000, Sandercock *et al.* 2000, Lima & Roper 2009), e ainda mais raros são os estudos realizados no bioma Cerrado (França & Marini 2010, Duca & Marini *em revisão*). Em um destes estudos, foram estimadas as taxas de sobrevivência anual de *N.*

fasciata com base em censos semestrais (junho e dezembro), de maneira que o possível efeito da seca sobre a sobrevivência dos indivíduos não pode ser avaliado (Duca & Marini *em revisão*). O objetivo deste capítulo foi avaliar a variação sazonal das taxas de sobrevivência em função de variações nas condições climáticas (seca e chuva) e atividades do ciclo anual (muda e reprodução), bem como características dos indivíduos (sexo e idade), e estimar as taxas de sobrevivência anual de indivíduos adultos e subadultos de *N. fasciata*. Com base nas características do clima da região e nas variações na disponibilidade de recursos, esperamos encontrar menores taxas de sobrevivência dos indivíduos durante o período de seca, no qual as condições ambientais presumivelmente exercem maior pressão sobre os mesmos.

MÉTODOS

Área de estudo

(*Vide Apresentação Geral, p. 8*)

Espécie de estudo

(*Vide Apresentação Geral, p. 8*)

Coteta de dados

Captura, marcação e censos de amostragem

A captura dos indivíduos adultos e subadultos dos grupos foi feita de duas formas: a) passiva, onde 10 a 20 redes de neblina foram montadas de forma aleatória na grade de estudo; b) direcionada, utilizando de duas a cinco redes de neblina dentro da área estimada dos territórios. Cada ave capturada pela primeira vez recebeu uma anilha metálica numerada

padrão, fornecida pelo Centro Nacional de Pesquisa para Conservação das Aves Silvestres (CEMAVE) e uma combinação única de anilhas coloridas de alumínio anodizadas. Adicionalmente, durante o período reprodutivo, foram marcados os ninhos presentes nos ninhos com oito dias de idade.

Relacionando o padrão de atividade de *N. fasciata* ao longo do ano com as características ambientais das estações, dividimos o ano em três períodos distintos (Figura 1):

- Período A: período chuvoso (janeiro a abril) onde ocorre a muda das penas de voo, correspondente à continuidade das chuvas, com alta disponibilidade de alimento e onde não há atividade reprodutiva;

- Período B: período de seca (maio a agosto), caracterizado por baixa pluviosidade e presumivelmente baixa disponibilidade de alimento. Denominamos este período de “intermitência”, pois corresponde ao intervalo entre importantes atividades do ciclo anual da espécie, muda de penas de voo e reprodução;

- Período C: período chuvoso reprodutivo (setembro a dezembro), quando ocorre o aumento das chuvas na região, assim como o aumento da disponibilidade de recursos, no qual ocorre a reprodução de *N. fasciata*.

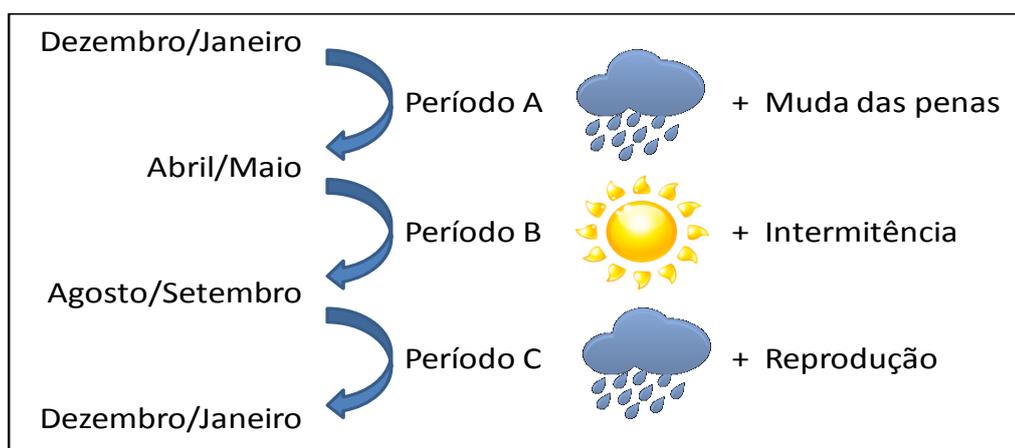


Figura 1. Períodos de estudo relacionando as condições ambientais e atividades do ciclo anual de *Neothraupis fasciata*.

Censos para a elaboração dos históricos de encontro baseados na presença/ausência dos indivíduos foram realizados durante a transição entre os períodos descritos acima, ou seja, nos períodos de agosto/setembro, dezembro/janeiro e abril/maio, de 2009 a 2011. Durante os censos seguimos os grupos para determinação de sua composição quanto ao número, sexo e idade dos indivíduos. Os indivíduos foram categorizados em adultos ou subadultos por meio de observação da plumagem, sendo indivíduos com manchas marrons distribuídas no dorso, cabeça e ventre considerados subadultos. Consideramos como subadultos os indivíduos com até oito meses de idade, ou seja, nascidos na estação reprodutiva anterior, de maneira que estes indivíduos estavam presentes na população durante os períodos A e B. Aves adultas apresentam dicromatismo sexual, sendo facilmente distinguidas entre machos e fêmeas. Entretanto para alguns indivíduos subadultos não foi possível confirmar o sexo por meio de características da plumagem. Nestes casos, o sexo foi confirmado por meio de técnicas molecular em laboratório comercial (Santé Laboratório de Análises Clínicas, Brasília, DF).

Análise das taxas de sobrevivência

Utilizamos modelos de captura-recaptura fundamentados nos modelos de Cormack-Jolly-Seber e implementados no programa MARK (White & Burnham 1999) para estimar a probabilidade de sobrevivência dos indivíduos entre os períodos de amostragem. Estes modelos estimam a sobrevivência aparente (Φ) e a probabilidade de recaptura/reavistamento (p). A seleção dos modelos foi feita por meio do critério de Akaike corrigido para amostras pequenas (AICc; Burnham & Anderson 2002). Os modelos candidatos foram ranqueados em relação ao melhor modelo com base nos valores de ΔAICc , onde modelos com $\Delta\text{AICc} \leq 2$ foram considerados bons para explicar a variação do conjunto de dados (Burnham & Anderson 2002).

Realizamos a análise de sobrevivência em três etapas. Primeiramente, investigamos os padrões temporais que mais se ajustaram aos dados. Com base nos três períodos fundamentados nas características climáticas e comportamentais da espécie descritos previamente, nesta primeira etapa elaboramos: (1) modelos que consideraram cada estimativa entre as amostragens de forma independente para testar se os modelos se ajustariam aos dados considerando cada período de independentemente. Resultaram deste modelo seis estimativas considerando que foram feitos sete censos entre agosto/setembro de 2009 e agosto/setembro de 2011 [$\Phi_{\text{censo-censo}}$]; (2) modelos elaborados com base no comportamento da espécie ao longo do ano para testar se os modelos se ajustariam melhor aos dados se as estimativas fossem baseadas nas atividades do ciclo anual (muda das penas, reprodução e o período de intermitência entre estas). Nestes modelos agrupamos os dois anos de amostragem e obtivemos três estimativas, uma referente a cada um dos períodos A, B e C [$\Phi_{\text{comportamento}}$]; e (3) modelos baseados no padrão das chuvas na região. Nestes modelos agrupamos os períodos chuvosos (A e C), de maneira a distingui-los dos períodos secos (B), obtendo, portanto, duas estimativas de sobrevivência, uma para a estação chuvosa e uma para a estação seca [$\Phi_{\text{chuva-seca}}$]. Na segunda etapa elaboramos modelos para testar diferenças nas taxas de sobrevivência em função do (1) sexo, machos ou fêmeas [Φ_{sexo}] e (2) da idade dos indivíduos, adultos ou subadultos [Φ_{idade}]. Nestas duas etapas comparamos os modelos elaborados para testar variações temporais e individuais com modelos constantes [Φ_{\cdot}]. Na terceira etapa realizamos o teste das hipóteses comparando os melhores modelos de cada etapa, com um modelo constante e um modelo incorporando todas as variáveis incluídas nos modelos de cada etapa, ou seja, com o maior número de parâmetros [$\Phi_{\text{idade+sexo+(censo-censo)}}$]. Em todos os modelos mantivemos constante a probabilidade de recaptura (p). Para o cálculo da estimativa de sobrevivência anual dos indivíduos adultos elevamos a probabilidade de sobrevivência entre

os períodos à terceira potência. Como consideramos subadultos os indivíduos com até oito meses de idade, obtivemos estimativas para esta faixa etária somente para os períodos A (entre dezembro/janeiro e abril/maio) e B (entre abril/maio e agosto/setembro). Portanto, para o cálculo da sobrevivência anual elevamos ao quadrado a estimativa de sobrevivência encontrada para estes indivíduos e a multiplicamos pela estimativa encontrada para aves adultas, separadamente para cada sexo.

RESULTADOS

Entre os censos de agosto/setembro de 2009 e 2011 monitoramos 173 indivíduos na grade de estudo (62 machos adultos, 63 fêmeas adultas, 23 machos subadultos e 25 fêmeas subadultas). Na primeira etapa da análise de sobrevivência, onde avaliamos os padrões temporais na probabilidade de sobrevivência dos indivíduos, o modelo que melhor se ajustou aos dados foi o modelo que elaboramos considerando de forma independente todos os períodos de estudo [$\Phi_{\text{censo-censo}}$], o qual concentrou cerca de 59% do peso de AICc. O modelo que elaboramos para considerar as estações chuvosas e as estações de seca de forma distinta, bem como o modelo que considerou distintos os períodos em função da atividade dos indivíduos (muda, intermitência entre muda e reprodução, e reprodução) apresentaram pouco ajuste aos dados, ambos com $\Delta\text{AICc} \geq 2$, e concentraram juntos menos de 15% do peso de AICc dos modelos (Tabela 1). Na segunda etapa, o modelo que melhor se ajustou aos dados foi o que incluiu a variável idade dos indivíduos (adultos e subadultos). De acordo com este modelo, com 65% do peso de AICc, indivíduos adultos possuem maior probabilidade de sobrevivência entre os períodos que subadultos (adultos: $81,72 \pm 2,07\%$, intervalo de confiança: 77,30 – 85,44; subadultos: $68,86 \pm 4,66\%$, intervalo de confiança: 59,06 – 77,18).

A variável sexo dos indivíduos não esteve presente no modelo com melhor ajuste, entretanto, de acordo com o modelo que incluiu sexo e idade dos indivíduos [$\Phi_{\text{sexo} + \text{idade}}$], machos tiveram maior sobrevivência que fêmeas e adultos maior sobrevivência que subadultos entre os períodos (Tabela 2). Quando comparamos na terceira etapa os melhores modelos das duas etapas iniciais com um modelo contendo todas as variáveis (*i.e.*, com o maior número possível de parâmetros) [$\Phi_{\text{idade} + \text{sexo} + (\text{censo-censo})}$] e um modelo constante [Φ_{\cdot}], o modelo da primeira etapa, que incluiu a variável sexo dos indivíduos apresentou maior suporte que os demais, com importância relativa (peso de AICc) de cerca de 64% (Tabela 1).

Tabela 1. Resultados da seleção de modelos de sobrevivência de subadultos e adultos de *Neothraupis fasciata*, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal, entre agosto/setembro de 2009 e agosto/setembro de 2011. Primeira etapa: modelos que consideraram variações sazonais nas taxas de sobrevivência; segunda etapa: modelos que consideraram variações na sobrevivência em função do sexo e idade dos indivíduos; e terceira etapa: comparação entre os modelos das duas primeiras etapas (teste das hipóteses).

| Modelos | AICc | Δ AICc | Peso de AICc | K | Desvio |
|--|---------|---------------|--------------|----|---------|
| Primeira etapa | | | | | |
| $\Phi_{\text{censo-censo}}$ | 843,878 | 0,00 | 0,59383 | 8 | 233,028 |
| Φ_{\cdot} | 845,585 | 1,71 | 0,25289 | 2 | 247,026 |
| $\Phi_{\text{chuva-seca}}$ | 847,555 | 3,68 | 0,09448 | 3 | 246,969 |
| $\Phi_{\text{comportamento}}$ | 848,503 | 4,62 | 0,05880 | 4 | 245,882 |
| Segunda etapa | | | | | |
| Φ_{idade} | 840,362 | 0,00 | 0,65220 | 3 | 834,309 |
| $\Phi_{\text{sexo} + \text{idade}}$ | 842,198 | 1,84 | 0,26046 | 5 | 832,066 |
| Φ_{\cdot} | 845,585 | 5,22 | 0,04787 | 2 | 841,559 |
| Φ_{sexo} | 845,971 | 5,60 | 0,03947 | 3 | 839,919 |
| Terceira etapa | | | | | |
| Φ_{idade} | 840,362 | 0,00 | 0,63720 | 3 | 834,309 |
| $\Phi_{(\text{censo-censo})}$ | 841,807 | 1,45 | 0,30932 | 7 | 827,561 |
| Φ_{\cdot} | 845,585 | 5,22 | 0,04677 | 2 | 841,559 |
| $\Phi_{\text{idade+sexo+(censo-censo)}}$ | 849,468 | 9,11 | 0,00671 | 20 | 807,567 |

K = Número de parâmetros utilizados no modelo.

Tabela 2. Estimativas da sobrevivência entre os períodos de amostragem e probabilidade de sobrevivência anual de machos e fêmeas de cada categoria de idade de *Neothraupis fasciata*, obtidas a partir do modelo que incluiu ambas as variáveis na segunda etapa da análise da sobrevivência [$\Phi_{\text{sexo} + \text{idade}}$].

| Classe | Estimativa (%) \pm E. P. | Intervalo de confiança | Sobrevivência anual |
|-------------------|----------------------------|------------------------|---------------------|
| Machos adultos | 0,83 \pm 0,03 | 0,77 - 0,88 | 57,2% |
| Fêmeas adultas | 0,80 \pm 0,03 | 0,74 - 0,86 | 51,2% |
| Machos subadultos | 0,75 \pm 0,06 | 0,61 - 0,85 | 46,7% |
| Fêmeas subadultas | 0,63 \pm 0,07 | 0,48 - 0,75 | 31,7% |

DISCUSSÃO

Até onde sabemos, este é o primeiro trabalho que avaliou a influência dos períodos de chuva e seca na probabilidade de sobrevivência de indivíduos adultos e subadultos em aves na região Neotropical. Os resultados de nossa modelagem de sobrevivência de adultos e subadultos de *N. fasciata* entre os períodos do estudo mostraram que a idade dos indivíduos é mais provável de influenciar as taxas de sobrevivência que condições ambientais, como seca e chuva. Apesar de esperarmos maiores taxas de mortalidade durante a seca, não encontramos evidências de que neste período os indivíduos tenham menores taxas de sobrevivência, uma vez que os modelos que elaboramos para considerar os períodos de seca e chuva separadamente tiveram pouco suporte. O efeito da seca, notadamente seu característico déficit hídrico, é considerado o principal fator limitante da produtividade vegetacional nas savanas neotropicais (Medina & Silva 1990), afetando o desenvolvimento e interrompendo o crescimento da parte aérea das plantas (Kanegae *et al.* 2000). Com relação à variação sazonal da disponibilidade de recursos para as aves na região do Cerrado, frutos são mais abundantes

durante a estação chuvosa (Batalha & Mantovani 2000, Lenza & Klink 2006), assim como a abundância de insetos de muitas ordens, especialmente entre setembro e dezembro (Silva *et al.* 2011). Por outro lado, durante a estação seca há maior disponibilidade de sementes (Batalha & Mantovani 2000, Rocha 2011), e muitas ordens de insetos podem ser encontradas, porém em números relativos geralmente mais baixos (Pinheiro *et al.* 2002, Pereira 2011). *Neothraupis fasciata* é uma espécie que apresenta dieta generalista e mudança na frequência de consumo dos diferentes itens alimentares ao longo do ano. A espécie baseia sua alimentação principalmente em insetos e frutos durante a estação chuvosa e depende substancialmente de sementes de gramíneas durante a estação seca, além de insetos (Alves 1991). A ausência de evidências de maiores taxas de mortalidade dos indivíduos durante a estação seca sugere que os recursos não são limitantes, embora haja diminuição na sua disponibilidade.

Em ambientes temperados do Hemisfério Norte, tanto em espécies residentes quanto em espécies migratórias, os períodos onde ocorrem as maiores taxas de mortalidade são aqueles entre as estações reprodutivas. Durante a migração ocorrem taxas de mortalidade substancialmente maiores em *Dendroica caerulescens*, um passeriforme Neotropical, com taxas de mortalidade mensais até 15 vezes maiores que nos sítios de reprodução e invernagem (Sillett & Holmes 2002). Os autores deste trabalho sugeriram que o mesmo padrão deva ser observado para a maioria dos migrantes neotropicais, uma vez que a migração exige consideráveis gastos de energia ao cruzar grandes distâncias por ambientes inóspitos como desertos e oceanos. Em espécies residentes de climas temperados, a mortalidade dos indivíduos se concentra no inverno, podendo ser atribuída a oscilações bruscas de temperatura e diminuição na disponibilidade de recursos, embora ocorram variações entre anos (Lahti *et al.* 1998, Berthold 2001). Poucos estudos relatam os efeitos das estações secas em populações

de aves, entretanto, secas severas podem ter efeitos consideráveis na dinâmica das populações reduzindo significativamente a densidade de indivíduos (George *et al.* 1992). Ambientes tropicais são tidos como mais estáveis com relação à sazonalidade das condições ambientais e disponibilidade de recursos que ambientes temperados (Stutchbury & Morton 2001). Embora alguns estudos em ambientes florestais neotropicais sugiram grandes variações na riqueza e abundância das espécies de aves ao longo do ano em função da variação na precipitação e oferta de recursos (Karr 1976, Martin & Karr 1986), estas mudanças estariam relacionadas a deslocamentos sazonais, não refletindo variações sazonais nas taxas de sobrevivência. Não encontramos estudos realizados na região Neotropical abordando variações sazonais na sobrevivência de aves que permitissem comparação com nossos resultados.

Nossas estimativas de sobrevivência anual de adultos e subadultos foram menores que as encontradas anteriormente (Duca & Marini *em revisão*) na mesma população de *N. fasciata*. Embora avaliadas por outro método, utilizando a porcentagem de indivíduos vivos entre os censos como probabilidade de sobrevivência, Duca & Marini (*em revisão*) encontraram taxas de sobrevivência anuais de adultos variando entre 75 e 78%. Estas diferenças podem refletir as diferentes metodologias empregadas nos cálculos de sobrevivência, bem como variações anuais. Embora sejam aparentemente pouco comuns na região Neotropical (revisão realizada em França & Marini 2010), variações anuais significativas nas taxas de sobrevivência podem ser decorrentes de variações nas condições ambientais afetadas por fenômenos globais tais como o El Niño. Em estudos realizados com Passeriformes migratórios (*Dendroica* spp.), cujas áreas de invernagem se encontram na América Central, foram encontradas menores taxas de sobrevivência em anos com baixa disponibilidade de recursos em decorrência dos impactos do El Niño no clima, comparadas a anos de La Niña (Sillett *et al.* 2000, Mazerolle *et al.* 2005). Apesar de não termos encontrado

evidências da sazonalidade climática na sobrevivência de *N. fasciata*, variações nas condições climáticas em uma estação do ano podem acarretar em efeitos não letais que influenciam negativamente a sobrevivência e reprodução em períodos futuros (Norris 2005).

Em nosso estudo, observamos uma pequena diferença na probabilidade de sobrevivência anual entre indivíduos adultos de cada sexo, onde machos apresentaram probabilidade de sobrevivência anual 6% maior que as fêmeas. Muitos autores relatam menores taxas de sobrevivência anual em fêmeas, sendo um padrão consistente em Passeriformes (Mayr 1939, Liker & Székely 2005, Donald 2007, Vanderwerf 2008, Stutchbury *et al.* 2009), e geralmente decorrentes de maiores custos relacionados à reprodução, tais como produção e incubação dos ovos e alimentação e defesa dos filhotes, que são atribuídos às fêmeas (Owens & Bennett 1994). Embora a alimentação dos filhotes no ninho e durante as primeiras semanas, bem como o comportamento de defesa dos mesmos, seja compartilhado por ambos os sexos dos pares reprodutores em *N. fasciata*, apenas as fêmeas incubam os ovos (Duca & Marini 2011) e desta maneira podem se tornar mais expostas a predadores e outras fontes de mortalidade, assim como ocorre em outras espécies de Passeriformes (Thomson *et al.* 1998). Adicionalmente, em indivíduos adultos da espécie do presente estudo, observamos parasitismo por larvas de dípteros apenas em fêmeas adultas durante a estação reprodutiva, o que pode ser visto como um custo adicional durante o período reprodutivo para as fêmeas (*obs. pess.*).

Encontramos maiores diferenças na sobrevivência entre machos e fêmeas em indivíduos subadultos. Machos subadultos apresentaram probabilidade de sobrevivência 15% maior que fêmeas subadultas. Isto provavelmente se deve ao fato de que machos subadultos tendem a permanecer no território natal e se tornarem ajudantes de ninho durante o primeiro ano de vida, enquanto as fêmeas tendem a dispersar com mais frequência e para territórios

mais distantes do território natal (Duca 2007). Entretanto, não foi possível diferenciar mortalidade de eventos de dispersão para outros territórios fora da área de amostragem, uma vez que estes dois eventos são indistinguíveis sem experimentos com desenhos amostrais específicos (Cilimburg *et al.* 2002). Apesar disto, a partir de nossa avaliação da sobrevivência local, podemos sugerir que o pequeno desvio na razão sexual terciária apresentada pela população de *N. fasciata* estudada, entre 1,1:1 e 1,2:1 (Duca & Marini *em revisão*) se deve ao fato de os machos apresentarem maiores taxas de sobrevivência, especialmente durante o primeiro ano de vida.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

No primeiro capítulo mostramos que a alocação dos sexos dos ninhegos de *N. fasciata* ocorre ao acaso, não havendo manipulação da razão sexual da ninhada pelas fêmeas em função de diversas características ecológicas e ambientais que testamos. Sugerimos que elevadas taxas de predação de ninhos podem inibir o desenvolvimento de estratégias evolutivas na alocação do sexo das ninhadas na espécie estudada, bem como em outros Passeriformes que nidificam em ninhos abertos na região tropical e no Cerrado. Também mostramos que um número semelhante de ninhegos machos e fêmeas foi produzido na população, não havendo desvios na razão sexual primária da espécie do estudo.

No segundo capítulo estimamos a probabilidade de sobrevivência de filhotes durante os dois primeiros meses de vida fora do ninho e avaliamos diferenças nas taxas de sobrevivência de filhotes de cada sexo. Também avaliamos possíveis desvios na razão sexual secundária da espécie. Nossos resultados mostraram que a razão sexual secundária apresentou um pequeno excesso de fêmeas, mas não desviou significativamente do equilíbrio de 1:1. Apenas 50% dos filhotes sobreviveram aos primeiros 60 dias após a saída do ninho e filhotes machos apresentaram uma maior tendência de sobreviver a este período que as fêmeas. A probabilidade de sobrevivência, no entanto, não esteve relacionada às variáveis ecológicas que testamos.

No terceiro capítulo estimamos a sobrevivência dos indivíduos adultos e subadultos da população estudada. Também testamos possíveis variações na sobrevivência de machos e fêmeas em função da sazonalidade das condições climáticas (seca e chuva) e atividades do ciclo anual das aves (muda e reprodução). Mostramos que a idade dos indivíduos é mais provável de influenciar a sobrevivência anual que variáveis ambientais, apesar de esperarmos inicialmente menores taxas de sobrevivência durante a seca. Mostramos também que

indivíduos machos possuem maior probabilidade de sobrevivência que fêmeas e que adultos possuem maior probabilidade de sobrevivência que subadultos.

Neothraupis fasciata mostrou ser um bom modelo para o teste de hipóteses referentes à evolução dos parâmetros de história vida e da dinâmica populacional de aves neotropicais, especialmente na região do Cerrado. A espécie apresenta reprodução cooperativa facultativa, onde alguns grupos possuem ajudantes de ninho, os quais geralmente são machos subadultos filopátricos que, diferentemente das fêmeas que tendem a dispersar no primeiro ano de vida, permanecem nos territórios natais. Este padrão comportamental pode explicar as diferenças sutis na sobrevivência de indivíduos machos e fêmeas durante o primeiro ano após saírem dos ninhos. Nosso estudo também mostrou que ajudantes de ninho não influenciam na sobrevivência dos filhotes após saírem do ninho. Este resultado, juntamente com a falta de efeito da presença de ajudantes de ninho no sucesso dos ninhos (Manica & Marini 2011), indica que os benefícios da reprodução cooperativa em *N. fasciata* permanecem pouco compreendidos e merecem maiores esforços em estudos futuros.

Resultados do presente estudo mostram que o pequeno desvio da razão sexual na população adulta, onde há maior número de machos em relação às fêmeas, se dá por meio de diferenças nas taxas de mortalidade entre os sexos. Filhotes machos são produzidos na mesma proporção que fêmeas, mas machos tendem a apresentar maior probabilidade de sobrevivência que fêmeas durante o período compreendido entre a saída do ninho e a independência do cuidado parental. O desvio da razão sexual se torna mais evidente ao longo do ano, quando machos subadultos apresentam maiores taxas de sobrevivência entre os períodos que as fêmeas. Em resumo, o desvio da razão sexual da população adulta de *N. fasciata* ocorre durante o primeiro ano de vida após a saída do ninho.

REFERÊNCIAS

- Alonso-Alvarez, C. 2006. Manipulation of primary sex-ratio: an updated review. *Avian and Poultry Biology Reviews* 17: 1–20.
- Alves, M. A. S. 1990. Social system and helping behavior in the White-banded Tanager (*Neothraupis fasciata*). *Condor* 92: 470–474.
- Alves, M. A. S. 1991. Dieta e táticas de forrageamento de *Neothraupis fasciata* em cerrado no Distrito Federal, Brasil (Passeriformes: Emberizidade). *Ararajuba* 2: 25–29.
- Alves, M. A. S. & R. B. Cavalcanti. 1990. Ninhos, ovos e crescimento de filhotes de *Neothraupis fasciata*. *Ararajuba* 1: 91–94.
- Anders, A. D., Deadborn, D. C., Faaborg, J. & F. R. Thompson III. 1997. Juvenile survival in a population of Neotropical migrant birds. *Conservation Biology* 11: 698–707.
- Andersson, M., Wallander, J., Oring, L., Akst, E., Reed, J. M. & R. C. Fleischer. 2003. Adaptive seasonal trend in brood sex ratio: test in two sister species with contrasting breeding systems. *Journal Evolutionary Biology* 16: 510–515.
- Auer, S. K., R.D. Bassar, J. J. Fontaine & T. E. Martin. 2007. Breeding biology of passerines in a subtropical montane forest in Northwestern Argentina. *Condor* 109: 321–333.
- Batalha, M. A. & W. Mantovani. 2000. Reproductive phenological patterns of Cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. *Revista Brasileira de Biologia* 60: 129–145.
- Bennett, P. M. & I. P. F. Owens. 2002. *Evolutionary ecology of birds: life history, mating system and extinction*. Oxford, University Press.

- Berkeley, L. I., McCarty, J. P. & L. L. Wolfenbarger. 2007. Postfledging survival and movement in Dickcissels (*Spiza americana*): implications for habitat management and conservation. *Auk* 124: 396–409.
- Berthold, P. 2001. Bird migration. A general survey. Second edition. New York, Oxford University Press.
- BirdLife International. 2012. Species factsheet: *Neothraupis fasciata*. Disponível em <<http://www.birdlife.org>>. Acesso em: [30/04/2012].
- Bó, M. S. 2009. Dieta del Halcón Plomizo (*Falco femoralis*) en el sudeste de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ornitología Neotropical* 10: 95–99.
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H. & J. S. S. White. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 24: 127–135.
- Brown, J. L. 1987. Helping and communal breeding in birds. Princeton, Princeton University Press.
- Budden, A. E. & S. R. Beissinger. 2004. Against the odds? Nestling sex ratio variation in Green-rumped Parrotlets. *Behavioral Ecology* 15: 607–613.
- Burnham, K. P. & D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. 2^a ed. New York, Springer-Verlag.
- Caughley, G. 1994. Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology* 63: 215–244.
- Charnov, E. L. 1982. The theory of sex allocation. Princeton, Princeton University Press.
- Cilimburg, A. B., Lindberg, M. S., Tewksburg, J. J., & S. J. Hejl. 2002. Effects of dispersal on survival probability of adult Yellow Warblers (*Dendroica petechia*). *Auk* 119: 778–789.

- Clark, A. B. 1978. Sex ratio and local resource competition in a prosimian primate. *Science* 201: 163–165.
- Clarke, M. F. 1988. Social structure and the development of helping in the Bell Miner (*Manorina melanophrys*, Meliphagidae). *Emu* 88: 88–100.
- Cohen, E. B. & C. A. Lindell. 2004. Survival, habitat use, and movements of fledgling White-throated Robins (*Turdus assimilis*) in a Costa Rican agricultural landscape. *Auk* 121: 404–414.
- Covas, R., Brown, C. R., Anderson, M. D. & M. B. Brown. 2004. Juvenile and adult survival in the Sociable Weaver (*Philetairus socius*), a southern-temperate colonial cooperative breeder in Africa. *Auk* 121: 1199–1207.
- Crone, E. E. 2001. Is survivorship a better fitness surrogate than fecundity? *Evolution* 55: 2611–2614.
- Davis, S. K. & R. J. Fisher. 2009. Post-fledging movements of Sprague’s Pipit. *Wilson Journal of Ornithology* 121: 198–202.
- Dijkstra, C., Daan, S. & I. Pen. 1998. Fledgling sex ratios in relation to brood size in size-dimorphic altricial birds. *Behavioral Ecology* 9: 287–296.
- Doerr, E. D. & V. A. J. Doerr. 2007. Positive effects of helpers on reproductive success in the Brown Treecreeper and the general importance of future benefits. *Journal of Animal Ecology* 76: 966–976.
- Donald, P. F. 2007. Adult sex ratio in wild bird populations. *Ibis* 149: 671–692.
- Duca, C. G. 2007. Biologia e conservação de *Neothraupis fasciata* (Aves: Emberizidae) no cerrado do Brasil Central. Tese de Doutorado. Brasília, Universidade de Brasília.
- Duca, C. & M. Â. Marini 2011. Variation in breeding of the Shrike-like Tanager in central Brazil. *Wilson Journal of Ornithology* 123: 259–265.

- Duca, C. G. & M. Â. Marini. *Em revisão*. High survival and low fecundity of a Neotropical savanna tanager. *Emu*.
- Duca, C. G., Yokomizo, H., Marini, M. Â. & H. P. Possingham. 2009. Cost-efficient conservation for the White-banded Tanager (*Neothraupis fasciata*) in the Cerrado, central Brazil. *Biological Conservation* 142: 563–574.
- Emlen, S. T. 1997. When mothers prefer daughters over sons. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 291–292.
- Emlen, S. T., Emlen, J. M. & S. A. Levin. 1986. Sex-ratio selection in species with helpers-at-the-nest. *American Naturalist* 127: 1–8.
- Ewen, J. G., Crozier, R. H., Cassey, P., Ward-Smith, T., Painter, J. N. & R. J. Robertson. 2003. Facultative control of offspring sex in the cooperatively breeding Bell Miner, *Manorina melanophrys*. *Behavioral Ecology* 14: 157–164.
- Fisher, R. A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, Oxford.
- Fisher, R. J. & S. K. Davis. 2011. Post-fledging dispersal, habitat use, and survival of Sprague's Pipits: Are planted grasslands a good substitute for native? *Biological Conservation* 144: 263–271.
- Foster, M. S. 1975. The overlap of molting and breeding in some tropical birds. *Condor* 77: 304–314.
- França, L. F. & M. Â. Marini. 2010. Negative population trend for Chapada Flycatchers (*Suiriri islerorum*) despite high apparent annual survival. *Journal of Field Ornithology* 81: 227–236.
- George, T. L., Fowler, A. C., Knight, R. L. & L. C. McEwen. 1992. Impacts of a severe drought on grassland birds in western North Dakota. *Ecological Applications* 2: 275–284.

- Gowaty, P. A. & M. R. Lennartz. 1985. Sex ratio of nestling and fledgling Red-cockaded Woodpeckers (*Picoides borealis*) favour males. *American Naturalist* 126: 347–353.
- Green, D. J. & A. Cockburn. 2001. Post-fledging care, philopatry and recruitment in Brown Thornbills. *Journal of Animal Ecology* 70: 505–514.
- Greenberg, R. & J. Gradwohl. 1986. Constant density and stable territoriality in some tropical insectivorous birds. *Oecologia* 69: 618–625.
- Greenberg, R. & J. Gradwohl. 1997. Territoriality, adult survival, and dispersal in Checked-throated Antwren in Panama. *Journal of Avian Biology* 28: 103–110.
- Greño, J. L., Belda, E. J. & E. Barba. 2008. Influence of temperatures during the nestling period on post-fledging survival of Great Tit *Parus major* in a Mediterranean habitat. *Journal of Avian Biology* 39: 41–49.
- Griffiths, R., Double, M. C., Orr, K. & R. J. G. Dawson. 1998. A DNA test to sex most birds. *Molecular Ecology* 7: 1071–1075.
- Grüebler, M. U., Schuler, H., Müller, M., Spaar, R., Horch, P. & B. Naef-Daenzer. 2008. Female biased mortality caused by anthropogenic nest loss contributes to population decline and adult sex ratio of a meadow bird. *Biological Conservation* 141: 3040–3049.
- Hamilton, W. D. 1967. The extraordinary sex ratios. *Science* 156: 477–488.
- Hatchwell, B. J., Russell, A. F., MacColl, A. D. C., Ross, D. J. & M. K. Fowlie. 2004. Helpers increase long-term but not short-term productivity in cooperatively breeding Long-tailed Tits. *Behavioral Ecology* 15: 1–10.
- IUCN. 2004. IUCN Red List of Threatened Species. <www.iucnredlist.org>. Acesso em 20 de setembro de 2011.

- Johnson, M. D., Sherry, T. W., Holmes, R. T. & P. P. Marra. 2006. Assessing habitat quality for a migratory songbird wintering in natural and agricultural habitats. *Conservation Biology* 20: 1433–1444.
- Johnston, J. P., Peach, W. J., Gregory, R. D. & S. A. White. 1997. Survival rates of tropical and temperate passerines: a Trinidadian perspective. *American Naturalist* 150: 771–789.
- Kanegae, M. F., Braz, V. S. & A. Franco. 2000. Efeitos da seca sazonal e disponibilidade de luz na sobrevivência e crescimento de *Bowdichia virgilioides* em duas fitofisionomias típicas dos cerrados do Brasil Central. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 459–468.
- Karr, J. R. 1976. Seasonality, resource availability, and community diversity in tropical bird communities. *American Naturalist* 110: 973–994.
- Karr, J. R., Nichols, J. D., Klimkiewicz, M. K. & J. D. Brawn. 1990. Survival rates of birds of tropical and temperate forests: will the dogma survive? *American Naturalist* 136: 277–291.
- Komdeur, J. 2004. Sex-ratio manipulation. Pp. 102–116. *In*: Koenig, W. D. & J. L. Dickinson (Eds. *Ecology and evolution of cooperative breeding in birds*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Komdeur, J., Daan, S., Tinbergen, J. & C. Mateman. 1997. Extreme adaptive modification in sex ratio of the Seychelles Warbler's egg. *Nature* 385: 522–525.
- Komdeur, J., Magrath, M. J. L. & S. Krackow. 2002. Pre-ovulation control of hatchling sex ratio in the Seychelles Warbler. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 269: 1067–1072.
- Lahti, K., Orell, M., Rytönen, S. & K. Koivula. 1998. Time and food dependence in Willow Tit winter survival. *Ecology* 79: 2904–2916.
- Langen, T. A. 2000. Prolonged offspring dependence and cooperative breeding in birds. *Behavioral Ecology* 11: 367–377.

- Lee, E. D., Abraham, C. L., Warzybok, P. M., Bradley, R. W. & W. J. Sydeman. 2008. Age-specific survival, breeding success, and recruitment in Common Murres (*Uria algae*) of the California Current System. *Auk* 125: 316–325.
- Legge, S. 2000. The effect of helpers on reproductive success in the Laughing Kookaburra. *Journal of Animal Ecology* 69: 714–724.
- Legge, S., Heinsohn, R., Double, M.C., Griffiths, R. & A. Cockburn 2001. Complex sex allocation in the Laughing Kookaburra. *Behavioral Ecology* 12: 524–533.
- Lenza, E. & C. A. Klink. 2006. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica* 29: 627–638.
- Liker, A. & T. Székely. 2005. Mortality costs of sexual selection and parental care in natural populations of birds. *Evolution* 59: 890–897.
- Lima, A. M. X. & J. J. Roper. 2009. Population dynamics of the Black-cheeked Gnateater (*Conopophaga melanops*, Conopophagidae) in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 25: 605–613.
- Lloyd, P., Taylor, W. A, du Plessis, M. A. & T. E. Martin. 2009. Females increase reproductive investment in response to helper-mediated improvements in allo-feeding, nest survival, nestling provisioning and post-fledging survival in the Karoo Scrub-robin *Cercotrichas coryphaeus*. *Journal of Avian Biology* 40: 400–411.
- Loery, G., Pollock, K. H., Nichols, J. D. & J. E. Hines. 1987. Age-specificity of Black-capped Chickadee survival rates: analysis of capture-recapture data. *Ecology* 68: 1038–1044.
- Lopes, L. E. 2008. The range of the curl-crested jay: lessons for evaluating bird endemism in the South American Cerrado. *Diversity and Distributions* 14: 561–568.

- MacColl, A. D. C. & B. J. Hatchwell. 2003. Sharing of caring: nestling provisioning behaviour of Long-tailed Tit, *Aegithalos caudatus*, parents and helpers. *Animal Behaviour* 66: 955–964.
- MacColl, A. D. C. & B. J. Hatchwell. 2004. Determinants of lifetime fitness in a cooperative breeder, the Long-tailed Tit *Aegithalos caudatus*. *Journal of Animal Ecology* 73: 1137–1148.
- Magrath, R. D. 1991. Nestling weight and juvenile survival in the Blackbird, *Turdus merula*. *Journal of Animal Ecology* 60: 335–351.
- Manica, L. T. & M. Â. Marini. 2011. Helpers at the nest of White-banded Tanager *Neothraupis fasciata* benefit male breeders but do not increase reproductive success. *Journal of Ornithology* 153: 149–159.
- Marini, M. Â., Borges, F. J. A., Lopes, L. E., Sousa, N. O. M., Gressler, D. T., Santos, L. R., Paiva, L. V., Duca, C. G., Manica, L. T., Rodrigues, S. S., França, L. F. Costa, P. M., França, L. C., Heming, N. M., Silveira, M. B., Pereira, Z. P., Lobo, Y., Medeiros, R. C. S. & J. J. Roper. *No prelo*. Breeding biology of birds in the cerrado of central Brazil. *Ornitologia Neotropical*.
- Marini, M. Â. & R. Durães. 2001. Annual patterns of molt and reproductive activity of passerines in south-central Brazil. *Condor* 103: 767–775.
- Marra, P. P. & R. T. Holmes. 2001. Consequences of dominance-mediated habitat segregation in American Redstarts during the nonbreeding season. *Auk* 118: 92–104.
- Martin, T. E. 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? *Journal of Avian Biology* 27: 263–272.
- Martin, T. E. & J. R. Karr. 1986. Temporal dynamics of Neotropical birds with special reference to frugivores in second-growth woods. *Wilson Bulletin* 98: 38–60.

- Marvelde, L., McDonald, P. G., Kazem, A. J. N. & J. Wright. 2009. Do helpers really help? Provisioning biomass and prey type effects on nestling growth in the cooperative Bell Miner. *Animal Behaviour* 77: 727–735.
- Mayr, E. 1939. The sex ratio in wild birds. *American Naturalist* 73: 156–179.
- Mazerolle, D. F., Dufour, K. W. Hobson, K. A. & H. E. den Haan. 2005. Effects of large-scale climatic fluctuations on survival and production of young in a Neotropical migrant songbird, the Yellow Warbler *Dendroica petechia*. *Journal of Avian Biology* 36: 155–163.
- McGowan, A., Hatchwell, B. J. & R. J. W. Woodburn. 2003. The effect of helping behaviour on the survival of juvenile and adult Long-tailed Tits *Aegithalos caudatus*. *Journal of Animal Ecology* 72: 491–499.
- Medina, E. & J. F. Silva. 1990. Savannas of northern South America: a steady state regulated by water-fire interactions on a background of low nutrient availability. *Journal of Biogeography* 17: 403–413.
- Monrós, J. S., Belda, E. J. & E. Barba. 2002. Post-fledging survival of individual Great Tits: the effect of hatching date and fledging mass. *Oikos* 99: 481–488.
- Morton, E. S. & B. J. M. Stutchbury. 2000. Demography and reproductive success in the Dusky Antbird, a sedentary tropical passerine. *Journal of Field Ornithology* 71: 493–500.
- Nadal, J., Nadal, J. & J. D. Rodriguez-Teijeiro. 1996. Red-legged Partridge (*Alectoris rufa*) age and sex ratios in declining populations in Huesca (Spain) applied to management. *Revue d'Ecologie (la Terre et la Vie)* 51: 243–257.
- Naef-Daenzer, B., F. Widmer & M. Nuber. 2001. Differential postfledging survival of Great and Coal Tits in relation to their condition and fledging date. *Journal of Animal Ecology* 70: 730–738.

- Nager, R. G., Monaghan, P. & D. C. Houston. 2001. The cost of egg production: increased egg production reduces future fitness in gulls. *Journal of Avian Biology* 32: 159–166.
- Newton, I. 2010. Bird migration. Harper Collins Publishers, London.
- Oddie, K. R. 2000. Size matters: competition between male and female Great Tits offspring. *Journal of Animal Ecology* 69: 903–912.
- Owens, I. P. F. & P. M. Bennett. 1994. Mortality costs of parental care and sexual dimorphism in birds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 257: 1–8.
- Pereira, Z. P. 2011. Influência dos recursos alimentares sobre a reprodução de *Neothraupis fasciata* (Aves, Thraupidae). Dissertação de Mestrado. Brasília, Universidade de Brasília.
- Perkins, D. W. & P. D. Vickery. 2001. Annual survival of an endangered passerine, the Florida Grasshopper Sparrow. *Wilson Bulletin* 113: 211–216.
- Pike, T. W. & M. Petrie. 2003. Potential mechanisms of avian sex manipulation. *Biological Reviews* 78: 553–574.
- Pinheiro, F., Diniz, I. R., Coelho, D. & M. P. S. Bandeira. 2002. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology* 27: 132–136.
- Poiani, A. & T. Fletcher. 1994. Plasma levels of androgens and gonadal development of breeders and helpers in the Bell Miner (*Manorina melanophrys*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 34: 31–41.
- Poulin, B., Lefebvre, G. & R. McNeil. 1992. Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. *Ecology* 73: 2295–2309.
- Pruett-Jones, S., Greig, E. I., Rowe, M. & E. A. Roche. 2010. The effects of sex, age, and social status on annual survival in the Splendid Fairy-wren. *Condor* 112: 369–377.

- R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Ribeiro, B. A., Carrara, L. A., Santos, F. R. & M. Rodrigues. 2007. Sex-biased help and possible facultative control over offspring sex ratio in the Rufous-fronted Thornbird, *Phacellodomus rufifrons*. *Revista Brasileira de Ornitologia* 15: 561–568.
- Ridgely, R. S. & G. Tudor. 1989. The birds of South America. Vol. 1. Austin, University of Texas Press.
- Robertson, H. A., J. R. Hay, Saul, E. K. & G. V. McCormack. 1994. Recovery of the Kakerori: and endangered forest bird of the Cook Islands. *Conservation Biology* 8: 1078–1086.
- Robinson, R. A., Green, R. E., Baillie, S. R., Peach, W. J. & D. L. Thomson. 2004. Demographic mechanisms of the population decline of the Song Thrush *Turdus philomelos* in Britain. *Journal of Animal Ecology* 73: 670–682.
- Rocha, C. R. 2011. Dinâmica populacional de roedores em um cerrado do Brasil central. Tese de Doutorado. Brasília, Universidade de Brasília.
- Roper, J. J. 2005. Try and try again: nest predation favors persistence in a Neotropical bird. *Ornitologia Neotropical* 16: 253–262.
- Rotella, J. J., Clark, R. G. & A. D. Afton. 2003. Survival of female Lesser Scaup: effects of body size, age, and reproductive effort. *Condor* 105: 336–347.
- Russel, A. F., Langmore, N. E., Cockburn, A., Astheimer, L. B. & R. M. Kilner. 2007. Reduced egg investment can conceal helper effects in cooperatively breeding birds. *Science* 317: 941–944.

- Russell, E. M., Yom-Tov, Y. & E. Geffen. 2004. Extended parental care and delayed dispersal: northern, tropical, and southern passerines compared. *Behavioral Ecology* 15: 831–838.
- Sæther, B. E. 1989. Survival rates in relation to body weight in European birds. *Ornis Scandinavica* 20: 13–21.
- Sæther, B. E. & Ø. Bakke. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81: 642–653.
- Sandercock, B. K., Beissinger, S. R., Stoleson, S. H., Melland R. R. & C. R. Hughes. 2000. Survival rates of a Neotropical parrot: implications for latitudinal comparisons of avian demography. *Ecology* 81: 1351–1370.
- Sankamethawee, W., Gale, G. A. & B. D. Hardesty. 2009. Post-fledgling survival of the cooperatively breeding Puff-throated Bulbul (*Alophoixus pallidus*). *Condor* 111: 675–683.
- Sargeant, A. B., Allen, S. H. & R. T. Eberhardt. 1984. Red fox predation on breeding ducks in mid-continent North America. *Wildlife Monographs* 89: 1–41.
- Sick, H. 1997. *Ornitologia brasileira*. Rio de Janeiro, Nova Fronteira.
- Sillett, T. S. & R. T. Holmes. 2002. Variation in survivorship of a migratory songbird throughout its annual cycle. *Journal of Animal Ecology* 71: 296–308.
- Sillett, T. S., Holmes, R. T. & T. W. Sherry. 2000. Impacts of global climate cycle on population dynamics of a migratory songbird. *Science* 228: 2040–2041.
- Silva, F. A. M., Assad, E. D. & B. A. Evangelista. 2008. Caracterização climática do bioma Cerrado. Pp. 69-87. *In*: Sano, S. M., Almeida, S. P. & J. F. Ribeiro (Eds). *Cerrado: Ecologia e Flora*. Embrapa, Brasília.
- Silva, J. M. C. 1995.** Birds of the Cerrado Region, South America. *Steenstrupia* 21: 69–92.

- Silva, J. M. C. 1997. Endemic bird species and conservation in the Cerrado Region, South America. *Biodiversity and Conservation* 6: 435–450.
- Silva, N. A. P., Frizzas, M. R. & C. M. Oliveira. 2011. Seasonality in insect abundance in the “Cerrado” of Goiás State, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 55: 79–87.
- Silva Jr., M. C. & J. M. Felfili. 1996. A vegetação da Estação Ecológica de Águas Emendadas. Brasília: SEMATEC, IEMA.
- Silveira, M. B. & M. Â. Marini. 2012. Timing, duration and intensity of molt in birds from a Neotropical savanna in Brazil. *Condor (no prelo)*.
- Skutch, A. F. 1985. Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds, reviewed. *Ornithological Monographs* 36: 575–593.
- Smith, H. G., Källander, H. & J.-Å. Nilsson. 1989. The trade-off between offspring number and quality in the Great Tit *Parus major*. *Journal of Animal Ecology* 58: 383–401.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford.
- Steifetten, Ø. & S. Dale. 2006. Viability of an endangered population of Ortolan Buntings: the effect of a skewed operational sex ratio. *Biological Conservation* 132: 88–97.
- Stotz, D. F., Fitzpatrick, J. W., Parker III, T. A. & D. K. Moskovits. 1996. Neotropical Birds, ecology and conservation. Chicago: The University of Chicago Press.
- Stutchbury, B. J. M. & E. S. Morton. 2001. Behavioral ecology of tropical birds. San Diego, Academic Press.
- Stutchbury, B. J. M., Hill, J. R., Kramer, P. M., Rush, S. A. & S. A. Tarof. 2009. Sex and age-specific annual survival in a Neotropical migratory songbird, the Purple Martin (*Progne subis*). *Auk* 126: 278–287.
- Sullivan, K. A. 1989. Predation and starvation: age specific mortality in juvenile Juncos (*Junco phaeotus*). *Journal of Animal Ecology* 58: 275–286.

- Székely, T., Thomas, G. H. & I. C. Cuthill. 2006. Sexual conflict, ecology and breeding systems in birds. *Bioscience* 56: 801–808.
- Thomson, D. L., Monaghan, P. & R. W. Furness. 1998. The demands of incubation and avian clutch size. *Biological Reviews* 73: 293–304.
- Trivers, R. L. & Willard, D. E. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179: 90–91.
- Tubelis, D. P. & R. B. Cavalcanti. 2000. A comparison of bird communities in natural and disturbed non-wetland open habitats in the Cerrado's central region, Brazil. *Bird Conservation International* 10: 331–350.
- Vanderwerf, E. A. 2008. Sources of variation in survival, recruitment, and natal dispersal of the Hawai'i 'Elepaio. *Condor* 110: 241–250.
- Verboven, N. & M. E. Visser. 1998. Seasonal variation in local recruitment of great tits: the importance of being early. *Oikos* 81: 511–524.
- Vitz, A. C. & A. D. Rodewald. 2011. Influence of condition and habitat use on survival of post-fledging songbirds. *Condor* 113: 400–411.
- Wells, K. M. S., Ryan, M. R., Millsbaugh, J. J., Thompson III, F. R. & M. W. Hubbard. 2007. Survival of postfledging grassland birds in Missouri. *Condor* 109: 781–794.
- Wheelwright, N. T., Tice, K. A. & C. R. Freeman-Gallant. 2003. Postfledging parental care in Savannah Sparrows: sex, size and survival. *Animal Behaviour* 65: 435–443.
- White, G. C. & K. P. Burnham. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46: 120–139.
- Wilkinson, N. I., Langston, R. H. W., Gregory, R. D., Gibbons, D. W. & M. Marquiss. 2002. Capercaillie *Tetrao urogallus* abundance and habitat use in Scotland, in winter 1998–99: A

- second full survey in which we estimate the population at 1073 birds (95% CL 549–2041). *Bird Study* 49: 177–185.
- Williams, T. D. 1999. Parental and first generation effects of exogenous 17 β -estradiol on reproductive performance of female Zebra Finches (*Taeniopygia guttata*). *Hormones and Behavior* 35: 135–143.
- Woxvold, I. A. & M. J. L. Magrath. 2008. Sex-biases in the hatching sequence of cooperatively breeding Apostlebirds *Struthidea cinerea*. *Evolutionary Ecology* 22: 139–151.
- Yackel Adams, A. A., Skagen, S. K. & R. D. Adams. 2001. Movements and survival of Lark Bunting fledglings. *Condor* 103: 643–647.
- Yackel Adams, A. A., Skagen, S. K. & J. A. Savidge. 2006. Modeling post-fledging survival of Lark Buntings in response to ecological and biological factors. *Ecology* 87: 178–188.
- Zanette, L. 2001. Indicators of habitat quality and the reproductive output of a forest songbird in small and large fragments. *Journal of Avian Biology* 32: 38–46.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A. & G. M. Smith. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology With R*. New York.

ANEXO I. Capítulo I submetido para o periódico Behavioral Ecology.

RANDOM BROOD SEX ALLOCATION IN A NEOTROPICAL TANAGER

Daniel Tourem Gressler¹, Zélia da Paz Pereira¹, and Miguel Ângelo Marini²

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília, DF, 70.910-900, Brazil.

² Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília, Brasília, DF, 70.910-900, Brazil.

ABSTRACT

Sex allocation in cooperative breeding species may be influenced by the return in fitness that parents receive when producing offspring of each sex, especially if helping behavior is sex-specific. In this study we evaluated for the first time patterns of sex allocation in a Neotropical passerine, the White-banded Tanager (*Neothraupis fasciata*), which shows slightly higher numbers of males, the helping sex, in the adult population. We created generalized linear mixed models to test variation in brood sex allocation in relation to the presence of helpers in the groups, nest initiation date, habitat quality and environmental conditions. At the population level, we found strictly equal number of offspring of both genders. At the individual level there was no effect of any ecological and environmental variables tested in the sex allocation of tanagers' offspring. We suggest that offspring sex is allocated at random in the White-banded Tanager, and that high levels of nest predation may inhibit the development of sex allocation strategies in Neotropical open nesters. *Key-words:* White-banded Tanager, sex allocation, cooperative breeding.

INTRODUCTION

Foundational sex allocation theory predicts that parents maximize their fitness investing in raising offspring of each sex at the same ratios, as males and females have the same reproductive value in a population and frequency-dependent selection tend to stabilize their numbers at the population level (Fisher 1930). However, under specific conditions where the relative gain in fitness by producing sons and daughters varies accordingly to parental condition, selection should favor parents that optimize offspring sex ratio in conformity to their conditions (Trivers and Willard 1973). Other cases where parents obtain relative higher gain in fitness biasing offspring sex ratio occur when individuals living in groups interact more with each other than with other individuals in the population (Hamilton 1967). If such interactions have positive or negative effects on parents fitness depending on the gender of the interacting members of the group, parents should be able to bias offspring sex ratio towards the dispersing sex to avoid local competition (Clark 1978), or, conversely, towards the helping sex in order to improve their fitness (Emlen *et al.* 1986).

Contrary to several other life history traits, studies of adaptive sex ratios in birds received relatively little attention due to intrinsic difficulties in sexing nestlings (Bennett and Owens 2002), compared to some groups such as social insects, where sex allocation theory has been successfully well understood (Charnov 1982). Early studies on offspring sex allocation in birds were restricted to sexually dimorphic species and often evaluated secondary sex ratios, *i.e.* sex ratio at the time of fledging, which not always correspond to primary sex ratios (sex ratio at hatching) (Komdeur *et al.* 2002). Studies on the primary sex ratio in birds became more frequent and widespread after the development of molecular sexing techniques (Griffiths *et al.* 1998), and gave birth to several theoretical model propositions to predict offspring sex ratio manipulation.

In cooperative breeding species, parents may be assisted in rearing current brood by non-breeding individuals called helpers (Brown 1987). Helping behavior is often sex-specific and attributed to the philopatric sex, making cooperative species excellent models for testing sex allocation theories (Komdeur 2004). The local resource enhancement model predicts bias towards the production of the helping sex in cooperative breeding species (Emlen 1997), in contrast to the local resource competition model, which states that breeder females should bias offspring sex ratio towards the dispersing sex when local resources are limited (Clark 1978). It has been demonstrated that cooperative breeding females are capable to bias brood sex ratio towards the dispersing sex when reproducing in low quality territories, measured as resource availability, and towards the philopatric and helping sex when in high quality territories (Komdeur *et al.* 1997, Ewen *et al.* 2003). Similarly, pair-living females are expected to bias offspring sex ratio towards the helping sex if helping behavior is sex dependent in facultative cooperative breeding species, but towards the dispersing sex when living in groups with helpers (Gowaty and Lennartz 1985).

Variation in offspring sex ratio had also been related to many other ecological factors, such as brood size, where higher proportions of the smaller sex in larger broods is a consistent pattern across size dimorphic species (Dijkstra *et al.* 1998); laying sequence, which affects nestlings condition and fledgling sex ratio in species showing sibling competition (Legge *et al.* 2001) or high rates of brood reduction due to starvation (Woxvold and Magrath 2007); and timing of breeding, where early broods are biased towards the sex with higher recruitment probability to the breeding population in the next breeding season (Andersson *et al.* 2003).

In this study we investigated brood sex allocation patterns in the Neotropical cooperative breeding White-banded Tanager (*Neothraupis fasciata*), in central Brazilian cerrado (savannah). In this marked White-banded Tanager population being monitored since

2002, helpers are usually males (Duca 2007, Manica and Marini 2011), and the tertiary sex ratio, *i.e.* ratio of males to females in the adult population, is slightly male-skewed (1.1-1.2:1; Duca 2007). Juvenile females have higher probabilities of breeding at 1-2 years old than males (Duca 2007). According to the theoretical model predictions, we expected to find an outnumber of male nestlings in broods of pair-living females (repayment model; Emlen *et al.* 1986) and more females in broods of by group-living females (local resource competition model; Clark 1978). Considering juvenile females' higher probabilities of breeding at 1-2 year old than males, we also expected to find female-skewed sex ratio in early broods. We also tested shifts in the allocation of nestlings' sex according to territory quality, clutch size, mean air temperature and amount of rain. The last two environment variables are known to influence resource abundance in the cerrado region (Pinheiro *et al.* 2002, Silva *et al.* 2011).

METHODS

Study area

We studied a marked population of White-banded Tanagers in a ca. 10,500-ha reserve (Estação Ecológica de Águas Emendadas - ESECAE) in central Brazilian cerrado (savannah like habitat) at Distrito Federal (15°29'-15°36'S to 47°31'-47°41'W). ESECAE vegetation is composed of a mosaic of typical Neotropical cerrado vegetation and gallery forests (Silva Jr. and Felfili 1996). Climate of the central cerrado region (rainy tropical) is markedly seasonal with a dry season from April/May to September/October. Mean annual temperature is 21-22°C (ranging from 17-27 °C) and mean annual rainfall ranges from 1,400 to 1,600 mm (Silva *et al.* 2008). We conducted our study in a 100-ha grid (1 x 1 km) covered with typical cerrado vegetation, where about 30 social groups of the study species have been monitored since 2002.

Study species

The White-banded Tanager (*Neothraupis fasciata*, Thraupidae) is a medium-size passerine (ca. 30 g) that inhabits cerrados from Suriname to Paraguay and East Bolivia to southeastern Brazil, in altitudes from 500 to 1,100 m a.s.l. (Ridgely and Tudor 1989, Stotz. *et al.* 1996, Sick 1997). The species is considered near-endemic to the Cerrado biome (Lopes 2008) and listed as Near Threatened (IUCN 2004). White-banded Tanagers are resident and defend territories of ca. 3.7 ha year-round (Alves 1990, Duca 2007). The species is a generalist forager and consume arthropods, often caught on the ground, and fruits (Alves 1991).

The species show facultative cooperative breeding and can be found living in pairs or groups composed by the reproductive pair and juveniles and adults of previous nest attempts that act as helpers at the nest (Alves 1990, Duca 2007, Manica and Marini 2011). Helpers are mainly males and assist the breeding pairs in raising current offspring by food provisioning (Manica and Marini 2011). White-banded Tanagers are multi-brooded passerines and breed from August to December; however the earliest nest initiation date is flexible to environmental conditions and resource availability and coincides with decreases in temperature. The beginning of the nesting season can vary up to 30 days among years (Duca and Marini 2011). A small number of nests can be exceptionally found in February (DTG *person. observ.*). Nests are open-cups built usually on shrubs up to 1m above the ground (Alves and Cavalcanti 1990, Duca and Marini 2011). Clutch size varies from one to three eggs (mean 2.3 eggs), laid at 24-h intervals (DTG *person. observ.*). Incubation and nestlings periods last on average 13 days (range 12-14) and 11.7 days (range 9-14), respectively. Nestlings are prompt to leave the nest at nine days old (Duca and Marini 2011). Flight feathers molt takes about 125 days and begins by the end of the breeding period and shows a short time overlap period with reproduction (Silveira and Marini 2012).

Data collection

Nests and nestlings

We conducted our study during 2008 to 2010 breeding seasons. Nests were found through searching vegetation and direct observation of birds' behavior and were checked every 1-4 days until fledging or failure. For each nest we identified the breeding pair and observed group composition in relation to presence/absence of helpers. We assumed clutch size as the maximum number of eggs in two consecutive nest checks (Auer *et al.* 2007) and considered the day the first egg was laid as nest initiation date. Nestling blood samples were taken via tibiotarsal vein puncture using disposable needles followed by collection with capillary tubes and storage in Eppendorf tubes filled with anhydrous ethanol. Nestlings were blood-sampled immediately if present after a nest was found or at 1-2 days old in cases where nests were found under construction or during the incubation period. We also collected samples from unhatched eggs when a nest was depredated and part of the developing embryos remained at the nest. Molecular sexing techniques followed Griffiths *et al.* (1998) and were performed as an outsourced service in a private laboratory. We weighted nestlings when they were two, five, and eight days-old, using 10g and 50g spring scales.

Territory quality and environmental conditions

We measured territory quality in terms of arthropods biomass (resource availability) using pitfall traps within 30 White-banded Tanager territories demarked in 2005 (Duca 2007). A set of five pitfall traps were placed every 10-m along a 40-m transect in each territory (details in Pereira 2011). This design resulted in each set of traps being apart from each other about 150-200 m. Traps consisted of 500 mL plastic cups sunk into the ground to the ground level and filled with 200 mL of 70% ethanol. Samples were taken every 15 days, after one week of trap

exposure. Arthropods collected were preserved in 70% ethanol and further oven dried at 50°C for 48 hours until reach constant mass. Total dry mass of all arthropods (excluding > 3-cm Coleopterae) of each set of pitfall traps was weighed to the nearest 0.1 mg using a precision scale. Territories size and location in the study area are known to vary among years and within breeding seasons (DTG *person. observ.*). Therefore, we used the mean dry mass of arthropods in the three closest sets of pitfall traps within a 300 m radius from the nest location in order to obtain more reliable estimates of the amount of resource (arthropods abundance) available in the breeding habitats. To test possible effects of temperature and amount of rain in the allocation of brood sex, we used as indexes of such variables the mean daily temperature and the amount of rain 30 days before nest initiation.

Statistical analyses

We performed a binomial test to investigate the overall nestlings' sex ratio produced in the population from 2008 to 2010, and to test differences in the numbers of male and female nestlings of pair and group-living breeding females. A Mantel-Haenzel test was used to evaluate differences in the number of males and females produced by pairs and groups among years of study. T-tests were used to test differences in body mass of male and female nestlings at two, five, and eight days old. To determine the influence of ecological and environmental variables in offspring sex allocation we fitted general linear mixed models (GLMM) using the function "lmer" implemented in "lme4" R package (R Development Core Team 2011). We used a binomial error and logit link function with Laplace approximation of the data in all models (Bolker *et al.* 2009). We created GLMMs to explain the variation in broods' sex ratio in relation to: (1) clutch size – maximum number of eggs in two consecutive nest checks, (2) presence/absence of helpers assisting the breeding pairs, (3) nest initiation date – date on

which the first egg of each nest was laid during the nesting season (day 1 = September 7), (4) territory quality, (5) mean maximum air temperature, and (6) mean daily rainfall, both of the 30 days previous to nest initiation. We only had data on territory quality for 2009 and 2010, so we first fitted GLMMs to explain variation in broods' sex ratio including resource availability as an explanatory variable for such years. Secondly, GLMMs were fitted to explain broods' sex ratio variation in relation to the other variables except resource availability for the entire period of the study (2008-2010). For each type of model (with and without resource as an explanatory variable) we created GLMMs to explain broods' sex ratio variation in all clutches and only complete clutches separately. We considered complete those clutches in which all eggs hatched and there was no partial predation, and used in such GLMMs the proportion of males to the total number of nestlings in a nest as response variable. We used each individual nestling sex (male or female) as response variable for all clutches. To account for the non-independence of data, as some nests owed to the same pairs or groups, we added the nominal variable "groups' identity" as random effect to the models, while all other variables were used as fixed effects. Our models met the assumptions of mixed modeling, which were verified through diagnostic plots of residual distribution (Zuur *et al.* 2009). We used R (R Development Core Team 2011) for all analysis and set significance level at 5%.

RESULTS

Overall offspring sex ratio

We found 167 White-banded Tanager's nests and could obtain nestling blood samples from 87 nests, 38 from breeding pairs and 49 from groups, and sexed 179 nestlings during the breeding seasons of 2008-2010. At the population level, the number of males and females,

which includes all nestlings from nests of clutches of 1-3 eggs, did not differ from parity (males = 89, females = 90, sex ratio = 0.99, 95% CI = 0.42-0.57, binomial test: $p = 1$). The number of nestlings of each sex did not differ from parity neither from nestlings produced by pairs (males = 42, females = 32, sex ratio = 1.31, 95% CI = 0.45-0.68, binomial test: $p = 0.295$), nor from nestlings of each sex produced by pairs living in groups (males = 47, females = 58, sex ratio = 0.81, 95% CI = 0.35-0.55, binomial test: $p = 0.329$). There was no difference among years of study in the patterns of sex allocation of nestlings by groups and pairs (Mantel-Haenzel test: $p = 0.183$). Male and female nestlings did not differ in mass in any age (2 days old: $t = 0.103$, $df = 49.4$, $p = 0.918$; 5 days old: $t = 0.026$, $df = 34.4$, $p = 0.980$; 8 days old: $t = 0.872$, $df = 30.4$, $p = 0.390$).

Sex allocation in complete clutches of 2 and 3 eggs

There was no significant effect of any ecological and environmental variable evaluated in the allocation of sex of tanagers' offspring at the individual level. We had data on resource available only for the years of 2009 and 2010, so we first fitted a GLMM for the brood sex ratio (proportion of males to the total number of nestlings in a nest) in relation to ecological and environmental variables, including resource availability, for such years. Model results indicated that resource availability was not associated to brood sex ratio (Table 1). We then fitted GLMM for the brood sex ratio for all nests found from 2008 to 2010 in relation to all variables of interest, except resource availability. Results were similar to the first model and no significant effect of any variable was found (Table 1).

DISCUSSION

Studies on brood sex allocation in birds in the Neotropical region are rare. In this study we presented novel data on brood sex allocation in a Neotropical passerine, the White-banded Tanager. We evaluated sex allocation of nestlings in relation to a number of ecological and environmental factors and found no evidence of bias towards neither males nor females, thus rejecting all hypotheses we proposed. At the population level, we found strictly equal number of males and females nestlings (89 males and 90 females). Differences in the dispersal patterns, females dispersing earlier and through further distances than males (Duca 2007), are likely to affect their survival as yearlings. Young females indeed show slightly lower survival rates than young males during their first year after leaving the nest (Gressler and Marini, *in prep.*). Despite the majority of helpers being males in the studied White-banded Tanager population (Duca 2007, Manica and Marini 2011), suggesting that males are the cheaper sex according to the repayment model and thus broods of pair-living females should bias towards the production of male nestlings (Emlen *et al.* 1986), we found no differences in the number of male and female nestlings in broods of pair-living and group-living females.

At the individual level, investigation of brood sex allocation patterns in relation to resource availability revealed no support for both the local resource enhancement model (Emlen 1997) and the resource competition model (Clark 1978). There was no evidence to suggest that resources (arthropod abundance) are limiting in the study area during the breeding season to such an extent to affect reproductive traits such as brood sex allocation. In the same White-banded Tanager population studied here, resource availability also did not show to be an important factor affecting reproductive traits such as clutch size and egg size, but is strongly associated with the beginning of the breeding season (Pereira 2011). Increasing arthropod biomass coincides with the beginning of the raining season (Pereira 2011), therefore it is not surprising we did not find significant effect of the amount of rain in the 30

days preceding nest initiation, considering the expected effect of rain on resource availability (Poulin *et al.* 1992, Pinheiro *et al.* 2002). Mean maximum temperature during the 30 days before nest initiation also showed no effect on brood sex allocation. The lack of effect of environmental conditions females experience before egg laying, *i.e.*, resource availability, amount of rain, and mean maximum temperature as an index of heat stress, suggest that such extrinsic factors do not affect females' possible facultative control of nestlings' sex determination.

Nest initiation and clutch size date were also not significant factors explaining offspring sex variation. Yearling females show higher probability of becoming breeder in their first breeding season, in opposition to the philopatry pattern often exhibited by young males (Duca 2007). Thus, females that hatch early on the breeding season would theoretically reach better competition conditions for acquiring breeding positions as yearlings compared to late hatched females. Based on our results, *i.e.*, no differences in the proportion of male-female offsprings along the breeding season, we can hypothesize that timing of hatching does affect the probability of breeding in the next breeding season, as both early and late hatched females would reach maturity and be able to breed as yearlings. We lack empirical data to attest that; however, females in the cooperative breeding Bell Miner (*Manorina melanophrys*) attained sexual maturity at nine months old (Clarke 1988, Poiani 1993). Therefore, early hatched females (September-October) would be equally able to reach sexual maturity at the time of the next breeding season as late hatched females (December-January).

Our results suggest that offspring sex is allocated at random in the White-banded Tanager in relation to the variables we tested. Mechanisms of offspring sex manipulation in birds remain unclear (Pike and Petrie 2003); however, manipulation of offspring sex could be achieved by pre- or post-ovulation control by females, the heterogametic sex in birds (Emlen

1997). Pre-ovulation control would require resorpting follicles of the undesired sex, causing a delay in egg laying (Komdeur *et al.* 2002), or segregation distortion at the first meiotic division through a still unclear process (Williams 1999). Post-ovulation control of offspring sex determination would in turn occur through sex-selective resorption or dumping of undesired sex eggs, causing again females to skip at least a day during the egg laying stage (Emlen 1997, Komdeur *et al.* 2002). Processes of possible offspring sex manipulation, resorption of follicles and egg resorption/dumping would entail an extra exposure day of the nests. At the Neotropical region, nest survival rates are notably low due to high levels of nest predation (reviewed in Stutchbury and Morton 2001). Estimates of nest apparent survival rates in our study species, for instance, showing that only 22.2 – 38.9% of all nests produce young (Alves and Cavalcanti 1990, Duca 2007). Thus, an extra day of nest exposure due to a delay in egg laying could further increase the risks of nest depredation.

Our findings, along with possible costs related to increased nest predation, suggest that brood sex manipulation is unlikely to occur in the White-banded Tanager, as well as in other open nesting species occurring in the Neotropical region. Comparisons and building up theory on breeding patterns for Neotropical birds are difficult inasmuch as few studies have been performed in the region. We are aware of only one study performed in the cerrado region, in which brood sex allocation in the cooperative breeder Rufous-fronted Thornbird *Phacellodomus rufifrons* was evaluated, an ovenbird that builds closed nests and have relatively low nest predation (Ribeiro *et al.* 2007). Despite reduced sample size (n = 10 nests), there was a significant overproduction of philopatric young males by pair-living females breeding for the first time in the study area. Those authors suggest that overproduction of young males by first time breeders results from an adaptive strategy of brood sex allocation, as pairs would be benefited by the presence of young males in the

following breeding season, which would likely increase their reproductive success (Ribeiro *et al.* 2007). In another study using as model a cavity nester cooperative species (Green-rumped Parrotlet *Forpus passerinus*), authors found no bias in the brood sex ratio and suggest that females are either unable to manipulate their clutch sex ratio or, in the other hand, brood sex ratio manipulation may not result in fitness benefits to breeders (Budden and Beissinger 2004). In the White-banded Tanager, although male and female young birds show distinct life strategies, as females are the dispersing sex and males show philopatry and often become helpers at the nest (Duca 2007, Manica and Marini 2011), parents apparently have the same fitness benefits through investing in male and female offsprings at the same ratio. If the opposite was true, sex ratio manipulation by parents would be more evident, especially when considering the apparently higher contribution of young males to current and future reproductive success of White-banded Tanager breeders.

FUNDING

This study was partially funded by grants from Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) and Fundação de Amparo à Pesquisa do Distrito Federal (FAP-DF) to MÂM. DTG and ZPP received fellowships from Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), and MÂM received a researcher fellowship from CNPq.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are thankful to the Estação Ecológica de Águas Emendadas administration for research permission, and CEMAVE (ICMBio) for banding permissions. We thank all members of the

Laboratório de Ecologia e Conservação de Aves (UnB) for helping in data collection, and A. C. Guaraldo, R. I. S. C. Dias, and R. Maia for suggestions and revision of the manuscript.

REFERENCES

- Alves MAS. 1990. Social system and helping behavior in the White-banded Tanager (*Neothraupis fasciata*). *Condor*. 92:470–474.
- Alves MAS. 1991. Dieta e táticas de forrageamento de *Neothraupis fasciata* em cerrado no Distrito Federal, Brasil (Passeriformes: Emberizidade). *Ararajuba*. 2:25–29.
- Alves MAS, Cavalcanti RB. 1990. Ninhos, ovos e crescimento de filhotes de *Neothraupis fasciata*. *Ararajuba*. 1:91–94.
- Andersson M, Wallander J, Oring L, Akst E, Reed JM, Fleischer RC. 2003. Adaptive seasonal trend in brood sex ratio: test in two sister species with contrasting breeding systems. *J Evolution Biol*. 16:510–515.
- Auer SK, Bassar RD, Fontaine JJ, Martin TE. 2007. Breeding biology of passerines in a subtropical montane forest in Northwestern Argentina. *Condor*. 109:321–333.
- Bennett PM, Owens IPF. 2002. *Evolutionary ecology of birds: life history, mating system and extinction*. Oxford (NY): Oxford University Press.
- Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MHH, White JSS. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol Evol*. 24:127–135.
- Brown JL. 1987. *Helping and communal breeding in birds*. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- Budden AE, Beissinger SR. 2004. Against the odds? Nestling sex ratio variation in Green-rumped Parrotlets. *Behav Ecol*. 15:607–613.

- Charnov EL. 1982. The theory of sex allocation. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- Clark AB. 1978. Sex ratio and local resource competition in a prosimian primate. *Science*. 201:163–165.
- Clarke MF. 1988. Social structure and the development of helping in the bell miner (*Manorina melanophrys*, Meliphagidae). *Emu*. 88:88–100.
- Dijkstra C, Daan S, Pen I. 1998. Fledgling sex ratios in relation to brood size in size-dimorphic altricial birds. *Behav Ecol*. 9:287–296.
- Duca CG. 2007. Biologia e conservação de *Neothraupis fasciata* (Aves: Emberizidae) no cerrado do Brasil Central [PhD thesis]. [Brasília (DF)]: Universidade de Brasília.
- Duca CG, Marini MÁ. 2011. Variation in breeding of the Shrike-like Tanager in central Brazil. *Wilson J Ornithol*. 123:259–265.
- Emlen ST. 1997. When mothers prefer daughters over sons. *Trends Ecol Evol*. 12:291–292.
- Emlen ST, Emlen JM, Levin SA. 1986. Sex-ratio selection in species with helpers-at-the-nest. *Am Nat*. 127:1–8.
- Ewen JG, Crozier RH, Cassey P, Ward-Smith T, Painter JN, Robertson RJ. 2003. Facultative control of offspring sex in the cooperatively breeding Bell Miner, *Manorina melanophrys*. *Behav Ecol*. 14:157–164.
- Fisher RA. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford (UK): Oxford University Press.
- Gowaty PA, Lennartz MR. 1985. Sex ratio of nestling and fledgling Red-cockaded Woodpeckers (*Picoides borealis*) favour males. *Am Nat*. 126:347–353.
- Griffiths R, Double MC, Orr K, Dawson RJG. 1998. A DNA test to sex most birds. *Mol Ecol*. 7:1071–1075.
- Hamilton WD. 1967. The extraordinary sex ratios. *Science*. 156:477–488.

- IUCN. IUCN Red List of Threatened Species [Internet]. 2004. [cited 2011 September 20]. Available from: <http://www.iucnredlist.org>.
- Komdeur J. 2004. Sex-ratio manipulation. In: Koenig WD, Dickinson JL, editors. Ecology and evolution of cooperative breeding in birds. Cambridge: Cambridge University Press. p. 102-116.
- Komdeur J, Daan S, Tinbergen J, Mateman C. 1997. Extreme adaptive modification in sex ratio of the Seychelles Warbler's egg. *Nature*. 385:522–525.
- Komdeur J, Magrath MJL, Krackow S. 2002. Pre-ovulation control of hatchling sex ratio in the Seychelles Warbler. *P Roy Soc Lond B Bio*. 269: 1067–1072.
- Legge S, Heinsohn R, Double MC, Griffiths R, Cockburn A. 2001. Complex sex allocation in the Laughing Kookaburra. *Behav Ecol*. 12:524–533.
- Lopes LE. 2008. The range of the Curl-crested Jay: lessons for evaluating bird endemism in the South American cerrado. *Divers Distrib*. 14:561–568.
- Manica LT, Marini MÂ. 2011. Helpers at the nest of White-banded Tanager *Neothraupis fasciata* benefit male breeders but do not increase reproductive success. *J Ornithol*. 153:149–159.
- Pereira ZP. 2011. Influência dos recursos alimentares sobre a reprodução de *Neothraupis fasciata* (Aves, Thraupidae) [MSc dissertation]. [Brasília (DF)]: Universidade de Brasília.
- Pike TW, Petrie M. 2003. Potential mechanisms of avian sex manipulation. *Biol Rev*. 78:553–574.
- Pinheiro F, Diniz IR, Coelho D, Bandeira MPS. 2002. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecol*. 27:132–136.
- Poiani A, Fletcher T. 1994. Plasma levels of androgens and gonadal development of breeders and helpers in the Bell Miner (*Manorina melanophrys*). *Behav Ecol Sociobiol*. 34:31–41.

- Poulin B, Lefebvre G, McNeil R. 1992. Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. *Ecology*. 73:2295–2309.
- R Development Core Team. R: a language and environment for statistical computing. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing; 2011. Available from: <http://www.R-project.org>.
- Ribeiro BA, Carrara LA, Santos FR, Rodrigues M. 2007. Sex-biased help and possible facultative control over offspring sex ratio in the Rufous-fronted Thornbird, *Phacellodomus rufifrons*. *Rev Bras Ornitol*. 15:561–568.
- Ridgely RS, Tudor G. 1989. The birds of South America. Vol. 1. Austin (TX): University of Texas Press.
- Sick H. 1997. Ornitologia brasileira. Rio de Janeiro (RJ): Nova Fronteira.
- Silva MC Jr, Felfili JM. 1996. A vegetação da Estação Ecológica de Águas Emendadas. Brasília (DF): SEMATEC, IEMA.
- Silva FAM, Assad ED, Evangelista BA. 2008. Caracterização climática do bioma Cerrado. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF, editors. Cerrado: Ecologia e Flora. Brasília: Embrapa. p. 69-87.
- Silva NAP, Frizzas MR, Oliveira CM. 2011. Seasonality in insect abundance in the “Cerrado” of Goiás State, Brazil. *Rev Bras Entomol*. 55:79–87.
- Silveira MB, Marini MÂ. 2012. Timing, duration and intensity of molt in birds from a Neotropical savanna in Brazil. *Condor*. (*in press*).
- Stotz DF, Fitzpatrick JW, Parker III TA, Moskovits DK. 1996. Neotropical birds, ecology and conservation. Chicago (IL): University of Chicago Press.
- Stutchbury BJM, Morton ES. 2001. Behavioral ecology of tropical birds. San Diego (CA): Academic Press.

- Trivers RL, Willard DE. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*. 179:90–91.
- Williams TD. 1999 Parental and first generation effects of exogenous 17 β -estradiol on reproductive performance of female Zebra Finches (*Taeniopygia guttata*). *Horm Behav*. 35:135–143.
- Woxvold IA, Magrath MJL. 2008. Sex-biases in the hatching sequence of cooperatively breeding Apostlebirds *Struthidea cinerea*. *Evol Ecol*. 22:139–151.
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. New York (NY): Springer.

Table 1. Generalized linear mixed model (GLMM) for offspring sex allocation in the White-banded Tanager in relation to clutch size, presence of helpers (helpers), date of nest initiation (nest initiation), resource availability (resource), mean maximum temperature (Max temperature) and accumulated precipitation 30 days before nest initiation (Precipitation), in central Brazilian cerrado

| Model | Terms | Estimate (S.E.) | Z | p |
|--|-----------------|-----------------|--------|------|
| Brood sex ratio of complete clutches of 2 and 3 eggs | | | | |
| With resource (2009-2010) | | | | |
| | Intercept | -10.485 (7.901) | -1.327 | 0.18 |
| | Clutch size | 0.675 (0.427) | 1.583 | 0.11 |
| | Helpers | 0.155 (0.438) | 0.354 | 0.72 |
| | Nest initiation | -0.008 (0.015) | -0.545 | 0.58 |
| | Resource | 0.228 (0.434) | 0.524 | 0.60 |
| | Max temperature | 0.270 (0.254) | 1.064 | 0.28 |
| | Precipitation | 0.009 (0.009) | 1.094 | 0.27 |
| Without resource (2008-2010) | | | | |
| | Intercept) | -7.776 (6.827) | -1.139 | 0.25 |
| | Clutch size | 0.664 (0.422) | 1.574 | 0.11 |
| | Helpers | 0.133 (0.421) | 0.316 | 0.75 |
| | Nest initiation | -0.005 (0.013) | -0.380 | 0.70 |
| | Max temperature | 0.191 (0.225) | 0.850 | 0.39 |
| | Precipitation | 0.007 (0.007) | 0.906 | 0.36 |
| Nestling's sex allocation in all clutches | | | | |
| With resource (2009-2010) | | | | |
| | Intercept | -3.886 (6.470) | -0.601 | 0.54 |
| | Clutch size | 0.525 (0.375) | 1.402 | 0.16 |
| | Helpers | -0.357 (0.386) | -0.924 | 0.35 |
| | Nest initiation | 0.004 (0.011) | 0.411 | 0.68 |
| | Resource | 0.176 (0.348) | 0.507 | 0.61 |
| | Max temperature | 0.083 (0.209) | 0.396 | 0.69 |
| | Precipitation | 0.000 (0.006) | -0.026 | 0.98 |
| Without resource (2008-2010) | | | | |
| | Intercept) | -2.431 (5.781) | -0.421 | 0.67 |
| | Clutch size | 0.524 (0.374) | 1.404 | 0.16 |
| | Helpers | -0.329 (0.370) | -0.889 | 0.37 |
| | Nest initiation | 0.006 (0.010) | 0.582 | 0.56 |
| | Max temperature | 0.041 (0.192) | 0.214 | 0.83 |
| | Precipitation | -0.001 (0.006) | -0.224 | 0.82 |