



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

Reprodução cooperativa em *Neothraupis fasciata*:
ajudantes de ninho realmente ajudam?



LILIAN TONELLI MANICA

Brasília, DF

2008

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

Reprodução cooperativa em *Neothraupis fasciata*:
ajudantes de ninho realmente ajudam?

LILIAN TONELLI MANICA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Miguel Ângelo Marini

Brasília, DF

2008

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

Dissertação de Mestrado

Reprodução cooperativa em *Neothraupis fasciata*:
ajudantes de ninho realmente ajudam?

LILIAN TONELLI MANICA

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Miguel Ângelo Marini
Orientador – UnB

Prof^a Dra. Maria Alice S. Alves
Membro Titular – UERJ

Prof. Dr. Robert Young
Membro Titular – PUC Minas

Profa. Dra. Regina H. F. Macedo
Membro Suplente – UnB

AGRADECIMENTOS

Agradeço especialmente aos meus pais, pelo infinito amor que sempre me deram! Agradeço muito por terem me apoiado nesse caminho que escolhi, mesmo sabendo que ficaríamos longe por algum tempo. Dedico esse trabalho a vocês!

À minha querida irmã e amiga, Daniela, que sempre esteve pronta para ouvir minhas alegrias e dificuldades durante o meu mestrado. Agradeço a ela pela revisão do meu trabalho e, também, pelas “sugestões antropológicas”.

Ao meu querido e amado companheiro, Marcão, que incentivou e apoiou a realização do mestrado desde o começo. Sua ajuda, seus conselhos e sua companhia foram muito significativos no meu trabalho que sem ele, certamente, não seria o mesmo.

Ao Prof^o Miguel Â. Marini pela maravilhosa orientação e por me aceitado em seu laboratório. Agradeço muito por tudo que aprendi nesse tempo! Sempre admirei muito sua dedicação pela ciência e isso, com certeza, muito me inspirou para a realização deste trabalho!

Aos grandes companheiros de campo e amigos Nadinni Sousa, Luane Reis e Daniel Gressler, pelos momentos inesquecíveis na ESECAE e na UnB. Todos foram muito importantes na minha formação pessoal e acadêmica. Agradeço muito pelo aprendizado e crescimento que tivemos juntos!

Ao pessoal do Laboratório de Ecologia de Aves pela grande colaboração no trabalho de campo. Agradeço à Sheila pela ajuda, à Gabriela e Priscila por me acompanharem no campo “fora do horário do expediente” e ao Sandro Barata, pelas fotos e pela companhia no campo.

Às minhas eternas amigas de São Carlos, Marina Telles, Maria Otávia, Mariana Nery, Karina Espartosa e Cassiana Peres e de Vinhedo, Cláudia Trigo e Mariana Barros pela amizade infinita!

Às meninas de casa, pela compreensão na minha ausência no período do campo, pelo companheirismo e por cuidarem tão bem do meu Juquinha!

Ao Fred “Taka” pelas grandes contribuições estatísticas. O erro padrão deu o que falar! Agradeço a ele e ao Rafael Maia, por me ajudarem a “decifrar” o R!

À Luciana Paiva, Karina Moreyra, Rose Nunes e Fabíola Oliveira por me receberem em Brasília e pelo período que moramos juntas. Agradeço, também, à Isabel Figueiredo por também ter me recebido em Brasília e por ter me acolhido em sua casa.

Não poderiam faltar os cachorros lá de casa! Ótimos companheiros e super-animadores, estiveram sempre prontos para fazer o meu dia mais feliz!

Ao Prof^o Guarino Colli pelos ensinamentos na Disciplina de Estatística, na qual aprendi muito sobre como fazer ciência. Agradeço, também, pelo auxílio nas análises estatísticas da minha dissertação.

Aos professores Maria Alice S. Alves (UERJ), e Regina H. F. Macedo (UnB) pela participação da banca examinadora deste trabalho.

Ao professor Robert Young (PUC/MINAS), que infelizmente não pôde participar da banca examinadora, mas que fez ótimas contribuições ao meu trabalho.

À secretaria e coordenação da Pós-graduação em Ecologia pelo apoio logístico e pela resolução de problemas burocráticos. Agradeço em especial ao Iriode, pelo alto astral mesmo nos momentos mais complicados!

Ao Decanato de Pesquisa e Pós-Graduação (DPP/UnB) pelo apoio financeiro para viagens a congressos.

À CAPES e ao CNPq pela concessão da bolsa de estudo.

Aos financiadores deste projeto: FUNPE, FINATEC, CNPq e Programa de Pós-Graduação em Ecologia.

Ao CEMAVE/IBAMA pela licença de anilhamento.

À administração da Estação Ecológica de Águas Emendadas por permitirem a utilização da área para a realização deste trabalho.

Aos familiares e amigos, que acreditaram no meu trabalho e me apoiaram de qualquer maneira! Obrigada!

ÍNDICE

RESUMO	1
ABSTRACT	3
INTRODUÇÃO	5
MÉTODOS	9
Área de estudo	9
Espécie de estudo.....	11
Anilhamento	13
Monitoramento de ninhos.....	14
Taxa de entrega de alimento.....	16
Características dos filhotes	17
Análises estatísticas	17
RESULTADOS	25
Tamanho da ninhada e taxa de eclosão	25
Taxa de entrega de alimento.....	26
Taxa de crescimento e período de permanência dos ninhego no ninho	29
Tentativas sucessivas de reprodução e produção de filhotes por ninho	29
Taxa de sobrevivência diária dos ninhos.....	30
DISCUSSÃO	39
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	47

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Localização da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE) e de Brasília no DF (fonte: www.maps.google.com). 10
- Figura 2.** Grade de estudo localizada na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF, de extensão 1km x 1km com os respectivos tipos fitofisionômicos. 10
- Figura 3.** Fêmea (A) e macho (B) de *Neothraupis fasciata* na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF (fotos: Charles Duca). 13
- Figura 4.** Ninho de *Neothraupis fasciata* com dois filhotes na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF (foto: Charles Duca). 13
- Figura 5.** Relação entre: A) o logaritmo da taxa de entrega de alimento total ($\log(\text{TEA}_T)$), B) a taxa de entrega de alimento dos machos (TEA_M) e C) a taxa de entrega de alimento das fêmeas (TEA_F) e a idade dos filhotes em ninhos de *Neothraupis fasciata* com ajudantes (linha contínua) e sem ajudantes (linha pontilhada) na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF entre setembro e novembro de 2006 e outubro e dezembro de 2007. Os valores representam as médias \pm desvios padrão. Tamanhos de amostra de acordo com a Tabela 2. 28
- Figura 6.** Produção de filhotes em ninhos com ajudantes (área em cinza) e sem ajudantes (área em branco) de *Neothraupis fasciata*, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF entre setembro e novembro de 2006 e setembro e dezembro de 2007. 30

ÍNDICE DE TABELAS

- Tabela 1.** Comparação das taxas de entrega de alimento em ninhos de *Neothraupis fasciata* entre os diferentes períodos de observação na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF, entre setembro e novembro de 2006 e outubro e dezembro de 2007 (t = teste *t* pareado, W = teste pareado de Wilcoxon). 18
- Tabela 2.** Tempo total de observação (horas) e número de observações, em parênteses, da taxa de entrega de alimento em ninhos de *Neothraupis fasciata* com ajudantes e sem ajudantes em cada classe de idade dos filhotes na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF, entre setembro e novembro de 2006 e outubro e dezembro de 2007. 26
- Tabela 3.** Significâncias dos fatores do modelo linear misto (LME) sobre as taxas de entrega de alimento total, dos machos e das fêmeas em ninhos de *Neothraupis fasciata* na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF, entre setembro e novembro de 2006 e outubro e dezembro de 2007..... 27
- Tabela 4.** Destinos dos ninhos de *Neothraupis fasciata* com e sem ajudantes monitorados nas estações reprodutivas de 2006 e 2007, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF. Os valores representam o número de ninhos e, em parênteses, as porcentagens..... 31
- Tabela 5.** Sucesso de Mayfield, em porcentagem, de ninhos de *Neothraupis fasciata* com e sem ajudantes monitorados nas estações reprodutivas de 2006 e 2007, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF..... 31
- Tabela 6.** Destinos dos ninhos de *Neothraupis fasciata* com e sem ajudantes utilizados nas análises das taxas de sobrevivência diária (programa MARK) no período de incubação, ninhego e no período total de exposição monitorados nas estações reprodutivas de 2006 e 2007, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF. Os valores representam o número de ninhos e, em parênteses, as porcentagens..... 32
- Tabela 7.** Resultado da seleção de modelos, utilizando o Critério de Informação de Akaike com correção para pequenos tamanhos de amostras (AIC_c), da taxa de sobrevivência diária de

ninhos de *Neothraupis fasciata* no período de incubação em função da presença de ajudantes e de variáveis temporais, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF, entre setembro e novembro de 2006 e setembro e dezembro de 2007. 35

Tabela 8. Resultado da seleção de modelos, utilizando o Critério de Informação de Akaike com correção para pequenos tamanhos de amostras (AIC_c), da taxa de sobrevivência diária de ninhos de *Neothraupis fasciata* no período de ninhego em função da presença de ajudantes e de variáveis temporais, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF, entre setembro e novembro de 2006 e setembro e dezembro de 2007. 36

Tabela 9. Resultado da seleção de modelos, utilizando o Critério de Informação de Akaike com correção para pequenos tamanhos de amostras (AIC_c), da taxa de sobrevivência diária de ninhos de *Neothraupis fasciata* no período total de exposição em função da presença de ajudantes e de variáveis temporais, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF, entre setembro e novembro de 2006 e setembro e dezembro de 2007. 37

Tabela 10. Coeficientes parciais de regressão \pm erro padrão ($\beta \pm EP$) e seus respectivos intervalos de confiança e importância relativa das variáveis dos modelos da taxa de sobrevivência diária de ninhos de *Neothraupis fasciata* nos períodos de incubação, ninhego e total de exposição, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF, entre setembro e novembro de 2006 e setembro e dezembro de 2007. 38

ANEXOS

Anexo 1. Composição dos grupos de <i>Neothraupis fasciata</i> na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF, entre agosto e dezembro de 2006 e 2007.	54
--	----

RESUMO

A cooperação no ninho é um comportamento raro entre as aves. Os ajudantes de ninho auxiliam no cuidado dos filhotes que não são seus descendentes imediatos. Os principais benefícios para o par reprodutor envolvem a redução do esforço parental e, conseqüentemente, o aumento na chance de sobrevivência e de futuras reproduções. Os ajudantes podem, ainda, melhorar a nutrição dos filhotes ou aumentar o sucesso reprodutivo dos pares reprodutores. Testamos a influência dos ajudantes de ninhos de *Neothraupis fasciata* sobre características reprodutivas, como tamanho da ninhada, taxa de eclosão, desenvolvimento dos ninhegos, produção de filhotes, sobrevivência diária dos ninhos e número de tentativas reprodutivas do par reprodutor, bem como sobre variáveis comportamentais relacionadas à alimentação dos filhotes no ninho. Monitoramos ninhos de pares reprodutores com e sem ajudantes nos anos de 2006 e 2007 na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF. Realizamos observações nos ninhos para avaliar o número de entregas de alimento por hora, bem como a participação de cada indivíduo reprodutor neste comportamento. Medimos a massa corporal dos ninhegos no início e no fim do desenvolvimento para calcular as suas taxas de crescimento. Ninhos entre quatro a seis dias de idade com ajudantes tiveram maiores taxas de entrega de alimento, porém as taxas de crescimento e o tempo de permanência do ninhego no ninho não foram influenciados. Na presença de ajudantes, os machos reprodutores reduziram o esforço no cuidado parental em ninhos com filhotes no fim do desenvolvimento (8 a 10 dias), enquanto que as fêmeas reprodutoras mantiveram o mesmo nível de esforço. Assim, a presença dos ajudantes tanto foi aditiva, pois aumentou entrega de alimento total no ninho, como compensativa, pois reduziu o esforço dos machos reprodutores. A presença dos ajudantes não aumentou tamanho da ninhada, a taxa de eclosão dos ovos, a produção de filhotes por ninho, a probabilidade de

sobrevivência diária dos ninhos e a chance de novas tentativas reprodutivas dos pares em uma mesma estação. Assim, ao contrário do esperado para espécies com reprodução cooperativa, em *N. fasciata* o sucesso reprodutivo e a produção de filhotes não devem ser os principais fatores responsáveis pelo aumento na aptidão do par reprodutor ou na aptidão inclusiva dos ajudantes. Além disso, apenas os machos reprodutores foram beneficiados pela cooperação no ninho permitindo, provavelmente, um aumento na sua chance de sobrevivência e investimento em reproduções futuras. Demonstramos que a principal influência dos ajudantes de ninho está relacionada à compensação do esforço parental dos machos reprodutores e sugerimos que a saturação do habitat deve atuar em favor da permanência de indivíduos em territórios alheios, que se tornam ajudantes dos pares reprodutores. Portanto, a reprodução cooperativa pode estar mais associada a benefícios diretos para esses indivíduos, como o aumento na chance da própria sobrevivência, do que a benefícios para o próprio par reprodutor.

Palavras-chave: Cooperação no ninho, investimento parental, taxa de entrega de alimento, sobrevivência de ninhos, desenvolvimento de ninhegos.

ABSTRACT

Cooperative breeding is uncommon among birds. Helpers at the nest perform parent-like behavior towards young birds that are not their own offspring. Helpers often reduce breeders' parental effort and, thus, increase their survival and future chances of reproduction. Moreover, helpers could reduce nestling starvation or increase breeders' reproductive success. We studied *Neothraupis fasciata*'s reproduction and investigated the influence of helpers on clutch size, hatching rate, nestling development, number of successful fledglings, daily nest survival, number of nesting attempts and food delivery rate. We monitored helped and unhelped nests during breeding seasons of 2006 and 2007 at "Estação Ecológica de Águas Emendadas", DF. We observed nests in order to evaluate the number of food deliveries per hour and parents participation on parental care. We measured nestling body mass in the beginning and in the end of their development. Helped nests with four to six years old nestling presented higher food delivery rates. However, there was no effect of helping behavior on nestling growth rate and nestling period. Males reduced their parental effort at nests with eight to ten years old nestlings but females never did. Thus, helping behavior was additive, since total food delivery rate increased, and compensative, since males reduced their parental effort. There was no effect of helpers on clutch size, hatching rate, number of successful fledglings, daily nest survival and number of nesting attempts in a breeding season. Unlike many cooperative breeding species, reproductive success and fledgling production in *N. fasciata* may not be the main factor that increases breeders' fitness and helper's inclusive fitness. Furthermore, males were more likely to have benefits from helpers and it could, probably, increase their own survival rates and future chances of reproduction. We showed that the main helper influence is related to the reduction on males' parental effort and suggest that habitat saturation may constrain individuals' dispersal, which leads them to help reproductive pairs at

the nest. In conclusion, cooperative breeding in *N. fasciata* may be more related to direct benefits to helpers, for example, higher survival chances, than to benefits to breeders.

Key-words: Help at the nest, parental investment, food delivery rate, nest survival, nestling development.

INTRODUÇÃO

A cooperação no ninho é um comportamento raro entre as aves, ocorrendo em cerca de 8% das espécies (Cockburn 2006). Na reprodução cooperativa, os “ajudantes de ninho” apresentam comportamento alop parental, ou seja, cuidam de filhotes que não são seus descendentes imediatos (Skutch 1935, Brown 1987). Esse sistema reprodutivo ocorre em diferentes sistemas sociais e divide-se em dois grupos principais (Brown 1987): grupos coloniais, onde não há distinção entre territórios e a cooperação ocorre em ninhos localizados próximos entre si, e grupos territoriais, nos quais os territórios são, geralmente, defendidos por grupos familiares e, além do par reprodutor, outros indivíduos do grupo participam no cuidado dos filhotes (Brown 1987). No segundo grupo, uma ou mais fêmeas podem se reproduzir no território ou em um mesmo ninho (ninhs comunitários) (Brown 1987). Recentemente, uma nova classificação dos sistemas cooperativos foi proposta baseada nos sistemas de acasalamento, levando-se em conta os conflitos intra e intersexuais (Cockburn 2004). Segundo essa classificação, espécies com reprodução cooperativa são distintas por apresentarem os seguintes sistemas de acasalamento: a) poliginia em ninhos comunitários, b) poliginandria igualitária ou flexível, nos quais ocorrem ou não, respectivamente, relação de dominância entre os indivíduos, c) poliândria igualitária ou contextual, nos quais ocorrem ou não, respectivamente, relação de dominância entre os indivíduos, d) leque-escondido, e) monogamia verdadeira, f) monogamia em grupos (*plural breeding*) e g) monogamia com ajudantes que não participam do grupo social (Cockburn 2004).

Os ajudantes podem ser indivíduos adultos ou jovens, imaturos sexualmente ou não, machos ou fêmeas, e podem auxiliar indivíduos com os quais se relacionam de diferentes maneiras (Skutch 1961). Existem registros de ajudantes interespecíficos, porém estes são muito raros e pouco estudados. A ajuda interespecífica é encontrada, geralmente, em ninhos

parasitados por outras espécies de aves ou em ninhadas mistas criadas em experimentos artificiais (Shy 1982). Porém, parasitismo de ninho não é considerado por muitos autores como um caso de reprodução cooperativa (Brown 1987, Cockburn 2003). Em geral, a ajuda pode ser diversa, sendo que a alimentação dos filhotes, a defesa do ninho e do território são as atividades mais importantes na caracterização desse comportamento (Lingon & Burt 2004). Em algumas espécies, esses indivíduos auxiliam, também, na construção do ninho, na incubação e na termorregulação dos ninhegos (Skutch 1961).

As características ecológicas e a história de vida das espécies são fatores-chave para as hipóteses que explicam a reprodução cooperativa. Segundo a hipótese da limitação ecológica, os ajudantes adiam a dispersão e a própria reprodução devido à saturação do ambiente, que reduz a disponibilidade de territórios ou parceiros sexuais (Emlen 1982, Emlen & Wrege 1991). As principais dificuldades em corroborar essa hipótese consistem em como quantificar essas limitações, encontrar padrões ecológicos semelhantes para as espécies com reprodução cooperativa e, nesse sentido, diferenciá-las das espécies não-cooperativas (Smith 1990). Alternativamente, a hipótese da história de vida defende que determinadas espécies estão predispostas à reprodução cooperativa devido às suas características de história de vida, independentemente das condições ecológicas às quais estão submetidas (Russel 1989). Segundo essa hipótese, ninhadas pequenas e altas taxas de sobrevivência dos adultos poderiam levar à superpopulação e, conseqüentemente, à saturação do habitat (Arnold & Owens 1998), retornando à predição da hipótese anterior. Apesar dessa hipótese ainda ser contraditória, estudos filogenéticos mostram que a ocorrência de reprodução cooperativa é resultado da história de vida das espécies e da facilitação ecológica imposta pelas condições do habitat (Arnold & Owens 1999).

A manutenção da reprodução cooperativa entre as espécies pode ser explicada pelo balanço entre os custos e os benefícios para os ajudantes . O desgaste energético, a redução da

sobrevivência e da fecundidade são os principais custos para esses indivíduos (Heinsohn 2004). Por outro lado, os benefícios podem ser indiretos, pelo auxílio no cuidado de filhotes com os quais são aparentados – seleção de parentesco (Hamilton 1964, Brown *et al.* 1982), ou diretos, pelo aumento na chance de sobrevivência e de reprodução imediata ou futura (Brown 1987, Cockburn 1998). Especificamente, os benefícios diretos incluem: a) aumento na chance de cópulas, b) aumento da qualidade e tamanho do território, c) formação de alianças com outros indivíduos da mesma espécie auxiliando em situações de competição na conquista de territórios, por exemplo, d) aquisição de experiência no cuidado com filhotes, e) desenvolvimento de maturidade sexual e, ainda, f) possibilidade de permanecerem em território alheio (Cockburn 1998).

A presença de ajudantes no ninho, em geral, beneficia o par reprodutor, pois estes podem reduzir o esforço parental e, conseqüentemente, aumentar a chance de sobrevivência (Woolfenden & Fitzpatrick 1984) e de futuras reproduções (Blackmore & Heinsohn 2007). Por outro lado, os ajudantes podem melhorar a nutrição dos filhotes, aumentar o sucesso reprodutivo dos pares ou a produção de filhotes por ninho (Woolfenden & Fitzpatrick 1984, Emlen & Wrege 1991, Anava *et al.* 2001). No entanto, o efeito positivo da cooperação sobre determinadas variáveis reprodutivas tem sido refutado em alguns estudos (Magrath & Yezerinac 1997, Eguchi *et al.* 2002, Hatchwell *et al.* 2004). Em alguns casos, a presença dos ajudantes não aumenta o número de tentativas reprodutivas ou o crescimento dos filhotes no ninho (Magrath & Yezerinac 1997), ou influencia positivamente apenas a sobrevivência dos filhotes fora do ninho (Hatchwell *et al.* 2004). Por outro lado, a longo prazo, a vida em grupo pode ser custosa e gerar competição entre os indivíduos por dominância no território ou pelo acesso aos parceiros reprodutores (Gaston 1978).

As respostas dos pais quanto ao cuidado parental quando auxiliados por ajudantes determinam, também, os benefícios da reprodução cooperativa (Heinsohn 2004). Os pares

reprodutores tendem a manter o mesmo nível de esforço quando o custo do cuidado parental é baixo e a ajuda torna-se, portanto, aditiva (Emlen & Wrege 1991, Hatchwell 1999, Heinsohn 2004). Esse padrão é encontrado, geralmente, em espécies com alta taxa de mortalidade dos filhotes por inanição (Emlen & Wrege 1991, Hatchwell 1999). Por outro lado, quando o custo é alto, os pais tendem a reduzir o esforço, e são compensados pela participação dos ajudantes nas atividades (Hatchwell 1999). As duas respostas, no entanto, não são mutuamente exclusivas e dependem do número de ajudantes no ninho (Hatchwell 1999, MacColl & Hatchwell 2003) ou dos interesses individuais dos machos e das fêmeas (Hatchwell 1999). A redução compensativa pode ocorrer apenas entre machos (Komdeur 1994), ou apenas entre fêmeas (Caffrey 1999, Eguchi *et al.* 2002). Ambos os sexos podem, ainda, responder igualmente, diminuindo (Hatchwell 1999, MacColl & Hatchwell 2003), aumentando (Valencia *et al.* 2006) ou mantendo o mesmo nível de esforço no cuidado parental com os filhotes (Emlen & Wrege 1991, Magrath & Yezerinac 1997). As vantagens e a significância do comportamento cooperativo podem, portanto, variar entre e dentro as espécies e depender diretamente das suas características de história de vida.

Nosso objetivo foi determinar a influência dos ajudantes de ninho sobre variáveis reprodutivas e comportamentais de *Neothraupis fasciata* (Lichtenstein, 1823). Esta espécie é ideal para esse tipo de estudo, pois apresenta reprodução cooperativa facultativa, na qual o par reprodutor pode ou não ser auxiliado por outros indivíduos no cuidado com a prole (Cockburn 1998). Especificamente, testamos se a presença de ajudantes de ninho influencia: i) o tamanho da ninhada, ii) a taxa de eclosão dos ovos, iii) as taxas de entrega de alimento total aos filhotes no ninho, iv) a participação dos adultos na alimentação dos filhotes no ninho, v) as taxas de crescimento dos ninhegos, vi) o período de permanência dos ninhegos no ninho, vii) a produção de filhotes por ninho, viii) o número de tentativas reprodutivas dos pares reprodutores dentro da estação e ix) a probabilidade de sobrevivência diária dos ninhos.

Testamos, ainda, se a idade dos filhotes influencia as taxas de entrega de alimento no ninho. As predições para essas hipóteses foram que ninhos com ajudantes apresentariam maiores ninhadas, taxas de eclosão dos ovos, taxas de entrega de alimento no ninho e, conseqüentemente, maiores taxas de crescimento dos ninhegos, menores períodos de permanência dos ninhegos no ninho, menores esforços parentais no cuidado com a prole, maiores produções de filhotes por ninho, tentativas reprodutivas em cada estação e probabilidades de sobrevivência diária dos ninhos.

MÉTODOS

Área de estudo

A Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE) é uma Unidade de Conservação localizada a 50 km de Brasília, DF ($15^{\circ} 31' 12''$ a $15^{\circ} 35' 50''$ S e $47^{\circ} 31' 54''$ a $47^{\circ} 40' 31''$ W) com uma área de cerca de 10500 ha (Figura 1). A ESECAE é considerada uma importante unidade de conservação para o Cerrado, pois contempla várias de suas fitofisionomias e apresenta elevada biodiversidade (Silva Jr. & Felfili 1996). Ocorrem dentro da unidade 287 espécies de aves, sendo 12 endêmicas desse Domínio (Bagno 1998). O clima da região é classificado como tropical chuvoso (Aw, segundo Köppen 1931), marcado claramente pela estacionalidade: um período chuvoso, de outubro a abril, e outro seco, de maio a agosto. No Distrito Federal, a temperatura média varia de 20 a 26 °C e a precipitação média anual de 1500 a 1750 mm (Nimer 1979).

Realizamos a coleta de dados em uma grade de 100 ha (1 km x 1 km), localizada na ESECAE, dividida em 400 quadrantes de 50 x 50 m (Figura 2). Esta área é formada por um mosaico de fisionomias de cerrado contendo porções de cerrado típico, cerrado ralo, campo sujo, campo limpo e parque cerrado, segundo a classificação de Ribeiro & Walter (1998).



Figura 1. Localização da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE) e de Brasília no DF (fonte: www.maps.google.com).

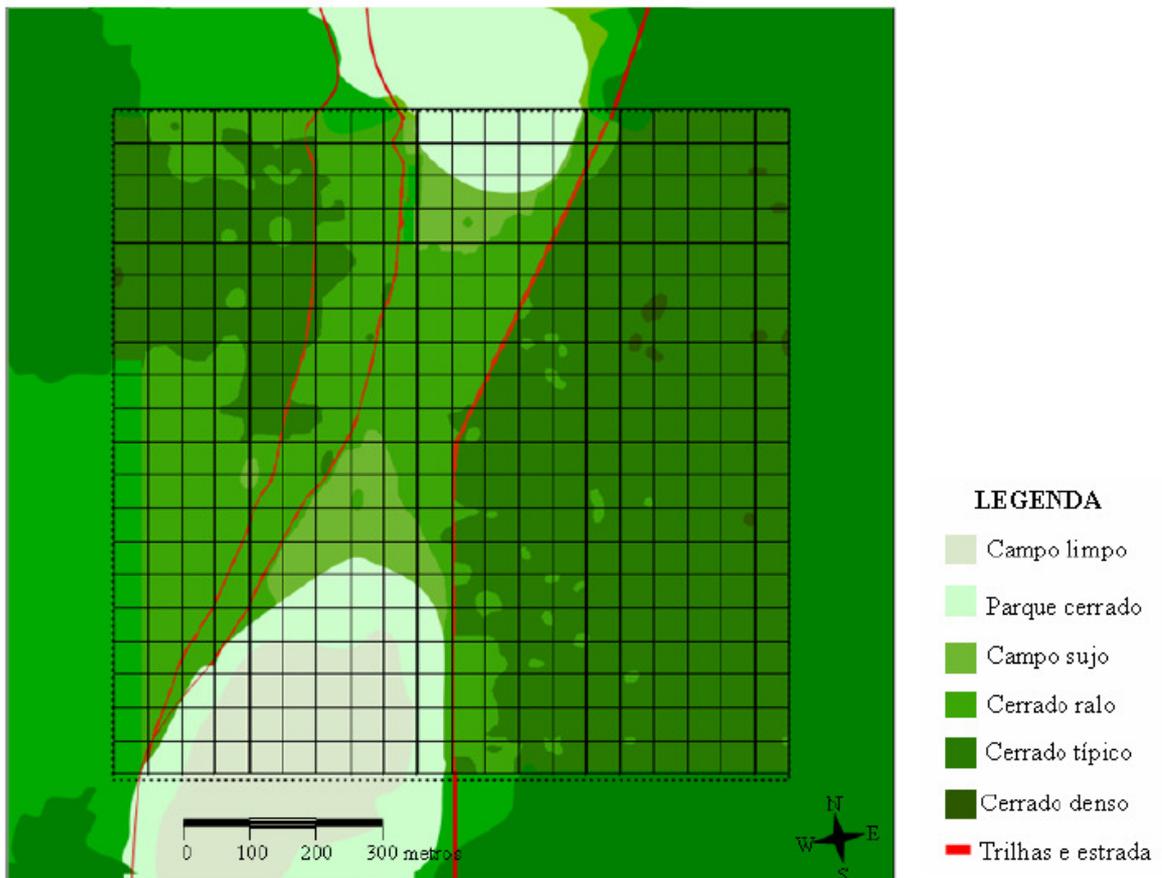


Figura 2. Grade de estudo localizada na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF, de extensão 1km x 1km com os respectivos tipos fitofisionômicos.

Espécie de estudo

Neothraupis fasciata (Lichtenstein, 1823), ou tiê-do-cerrado, Passeriformes, Thraupidae (Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos 2007) é encontrado em áreas de cerrado, e sua distribuição geográfica abrange o Brasil Central, desde o Maranhão a São Paulo e sul do Mato Grosso, atingindo o leste da Bolívia e nordeste do Paraguai (Ridgely & Tudor 1989). É uma espécie quase-endêmica do cerrado (Sick 1997), considerada como quase ameaçada mundialmente [International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN) 2007] e bioindicadora no Distrito Federal, pela pressão das atividades humanas em seus habitats (Bagno & Marinho-Filho 2001).

O dimorfismo sexual é discreto em *N. fasciata*: os machos adultos são cinzentos, com máscaras e coberteiras superiores das asas negras, a garganta e o abdômen brancos e as fêmeas adultas são parecidas com os machos, porém mais pardas, principalmente na região do loro (Sick 1997) (Figura 3). Subadultos apresentam coloração semelhante aos adultos, porém com algumas manchas de cor marrom no dorso e/ou na cabeça e os jovens têm as partes superiores pardas e as inferiores, cinza-amareladas (Ridgely & Tudor 1989, Sick 1997, Duca 2007).

A reprodução ocorre no período chuvoso, entre agosto e janeiro (Alves & Cavalcanti 1990, Duca 2007). Os ninhos desta espécie são abertos, em forma de tigela e construídos, em média, a um metro de altura (Figura 4) (Alves & Cavalcanti 1990). O tamanho da ninhada pode variar de um a três ovos e a eclosão é sincrônica (Duca 2007). O período de incubação médio é de 13 dias e o período de ninhego médio, ou seja, o número de dias que os filhotes ficam no ninho, é de 11,7 dias (Duca 2007). O sucesso reprodutivo estimado pelo método de Mayfield, na ESECAE e na Fazenda Água Limpa, DF, foi de 22,2% e 38,9% e a probabilidade de sobrevivência diária média no período de incubação foi de 0,96 e 0,98,

respectivamente, e no período de ninhego foi de 0,93 em ambas as áreas (Alves & Cavalcanti 1990, Duca 2007).

Neothraupis fasciata é uma espécie residente que defende o território o ano inteiro (Alves & Cavalcanti 1996, Duca 2007) e que apresenta hábitos alimentares e táticas de forrageamento generalistas (Alves 1991). Participa de bandos mistos, geralmente, como espécie nuclear e forma grupos intra-específicos compostos de, em média, três indivíduos (Alves & Cavalcanti 1996, Duca 2007). Os grupos sociais mais comuns são formados por um par e seus filhotes, que são, geralmente, da ninhada anterior, ou ainda acrescidos de um ou mais adultos (Alves 1990). O sistema de acasalamento é monogâmico social e apresenta reprodução cooperativa (Alves 1990). Apenas as fêmeas constroem os ninhos e incubam os ovos (Alves 1990, Duca 2007). Os machos e os ajudantes de ninho cooperam na alimentação dos ninhegos, na defesa do território atuando como sentinelas enquanto a fêmea incuba os ovos ou termorregula os filhotes (Alves 1990).



Figura 3. Fêmea (A) e macho (B) de *Neothraupis fasciata* na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF (fotos: Charles Duca).



Figura 4. Ninho de *Neothraupis fasciata* com dois filhotes na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF (foto: Charles Duca).

Anilhamento

Capturamos os indivíduos usando redes de neblina de 12 m de comprimento por 2,5 m de altura e malha de 36 mm. O anilhamento é realizado na área de estudo desde 2002, dentro do projeto “Demografia e Conservação de Passeriformes do Cerrado”, do Laboratório de

Ecologia de Aves da Universidade de Brasília. Desde então, os anilhamentos foram realizados quinzenalmente em diversas partes da grade de estudo, em geral, entre as 6:00 e 12:00h. Nos meses de agosto e setembro de 2006 e 2007 concentramos um esforço maior de anilhamento nas áreas utilizadas por indivíduos ainda não capturados ou que perderam suas anilhas coloridas. Na captura das aves, identificamos o sexo e a idade pela presença/ausência de placa de incubação e por características morfológicas da espécie. Em cada indivíduo, colocamos no metatarso direito uma anilha metálica fornecida pelo CEMAVE/IBAMA e, no metatarso esquerdo, três anilhas coloridas com combinação única de cores. No ninho, anilhamos os filhotes utilizando apenas anilhas metálicas.

De agosto a setembro de 2006 e 2007, baseados em informações coletadas em 2005 (Duca 2007), fizemos um levantamento identificando os indivíduos que compunham os pares reprodutores e os indivíduos associados a eles, determinando o sexo e a idade (jovem, subadulto ou adulto), quando possível. Consideramos os indivíduos como machos reprodutores aqueles que defenderam e/ou copularam com a fêmea ou aqueles que encontramos mais frequentemente com a mesma. Consideramos fêmeas reprodutoras aquelas que incubaram os ovos e/ou que vimos em cópula. Os demais indivíduos foram considerados ajudantes. Determinamos, também, a área de ocupação utilizada pelos pares reprodutores, para facilitar o encontro dos ninhos.

Monitoramento de ninhos

Procuramos ninhos durante as estações reprodutivas de 2006 e 2007, entre os meses de agosto e dezembro. Na procura, seguimos indivíduos que carregavam material para construção do ninho, vistoriamos possíveis sítios de nidificação dentro dos territórios pré-determinados e próximos aos locais onde víamos machos cantando antes do amanhecer. Uma vez encontrados os ninhos, marcamos o local com uma fita plástica de marcação a uma

distância mínima de 10 metros do mesmo. Monitoramos os ninhos desde a data de encontro até a saída dos filhotes ou insucesso do ninho. Checamos os ninhos em intervalos de três a quatro dias no período de incubação e a cada dois dias em fases próximas à eclosão e durante o período de ninhego, para garantir maior exatidão nas estimativas do final de atividade do ninho. Consideramos sucesso do ninho quando, pelo menos, um filhote atingiu nove dias de idade (data mínima de saída dos filhotes; Duca 2007 e presente estudo). Consideramos predação quando encontramos vestígios (ninho destruído ou com casca de ovos, por exemplo) ou quando não encontramos os ovos ou filhotes no ninho durante o período de desenvolvimento esperado. Consideramos ninhos como abandonados, quando constatamos a ausência dos adultos na incubação e alimentação dos filhotes. Consideramos perda por inanição quando encontramos os filhotes mortos no ninho apesar de constatar a presença dos adultos alimentando os filhotes em checagens anteriores.

Estimamos a idade do ninho no dia do encontro, ou seja, o número de dias desde a postura do primeiro ovo, utilizando dados de data de eclosão e idade dos filhotes. Assumindo 13 dias de incubação e nove dias de ninhego, estimamos a provável data de postura para cada ninho. Não pudemos utilizar a data de eclosão para sete ninhos monitorados apenas na incubação, pois já os encontramos com ovos e os mesmos se tornaram inativos antes de eclodirem. Para esses ninhos, assumimos que a data média do período de atividade monitorado coincide com a data média do período de incubação (7º dia). Para estimar a idade de filhotes que não conhecíamos a data de eclosão, utilizamos a medida da massa corpórea padrão de cada idade, determinada previamente a partir de filhotes que conhecíamos a idade exata. Utilizamos o dia médio entre duas checagens para ninhos que não conhecíamos as datas exatas de postura, eclosão e data média do período de incubação.

Taxa de entrega de alimento

Estimamos a taxa de entrega de alimento entre 22 de setembro e 30 de novembro de 2006 e entre 24 de outubro e 6 de dezembro de 2007. Observamos os ninhos diretamente, dentro de uma barraca de pano camuflada a 15 metros do ninho ($n = 36$), e/ou filmamos ninhos com uma câmera digital com aproximação de 20 vezes ($n = 17$), coberta com um pano camuflado, localizada a 10 metros do ninho.

Observamos ninhos com dois filhotes durante o período de uma a duas horas (média \pm DP = $1,83 \pm 0,05$, $n = 53$) e consideramos a idade dos filhotes (em dias), presença ou ausência de ajudantes de ninho e número de entregas de alimento por cada adulto no ninho (macho/fêmea/ajudante). Para observar mais de um ninho em um dia, consideramos três períodos: 06:00-08:00, 08:00-10:00 e 14:00-16:00 horas. Alternamos esses períodos entre os ninhos a cada dia de amostragem, de maneira que o esforço fosse semelhante em todos os horários para idade dos filhotes e que cada ninho fosse observado em períodos diferentes. Registramos a entrega de alimento nos ninhos desde a eclosão (dia 0) até os filhotes completarem 10 dias. Categorizamos os filhotes em três classes de idade considerando o início, o meio e o fim do desenvolvimento (0 a 2, 4 a 6 e 8 a 10 dias, respectivamente) e observamos cada ninho pelo menos uma vez para cada classe. Não observamos alguns ninhos em todas as classes devido à predação parcial ou total dos filhotes ou por já terem sido encontrados com filhotes. Para ninhos observados mais de uma vez em uma mesma classe de idade ($n = 17$), utilizamos o valor médio para todas as variáveis analisadas. Estimamos as taxas de entrega de alimento total (TEA_T), dos machos (TEA_M) e das fêmeas (TEA_F) dividindo o número de entregas de alimento total, dos machos e das fêmeas, respectivamente, pelo tempo de observação em horas.

Características dos filhotes

Medimos a massa corporal dos filhotes no início (0 a 2 dias) e próximo ao final do desenvolvimento no ninho (6 a 8 dias), utilizando dinamômetros de 10 ou 50 g, com precisão de 0,1 e 0,5 g, respectivamente. Não medimos os filhotes com mais de oito dias de idade para evitar que saíssem do ninho. Como os filhotes foram anilhados apenas no final do desenvolvimento, marcamos os filhotes no metatarso com canetas de retro-projetor atóxicas logo após a eclosão dos ovos para a identificação nas visitas seguintes. Para cada ninho, calculamos a média da taxa de crescimento dos filhotes (massa corporal no fim menos a massa no início do desenvolvimento / número de dias entre as duas medições). Utilizamos dados de ninhos com dois filhotes e que não sofreram predação parcial durante o período de ninhego até, pelo menos, a última observação.

Análises estatísticas

Tamanho da ninhada e taxa de eclosão

Determinamos o tamanho da ninhada apenas em ninhos monitorados, pelo menos, durante o período de incubação. Consideramos o tamanho da ninhada como o número máximo de ovos encontrados no ninho em duas checagens consecutivas. Adotamos esse critério, pois o intervalo entre as checagens (três a quatro dias) abrange o período necessário para que ocorra a postura de todos os ovos, já que em *N. fasciata* ocorre a postura de um ovo a cada dia. Calculamos a taxa de eclosão para cada ninho dividindo o número de ovos que eclodiram pelo tamanho da ninhada. Para testar o efeito da presença dos ajudantes no tamanho da ninhada e na taxa de eclosão comparamos essas variáveis entre ninhos com e sem ajudantes utilizando o teste de Wilcoxon (Zar 1999).

Taxa de entrega de alimento

Utilizamos observações em um mesmo ninho e em uma mesma classe de idade para comparar as TEAs entre os três períodos do dia. Como não observamos a TEA nos três períodos em um mesmo ninho e em uma mesma classe de idade, comparamos os períodos par a par utilizando testes-*t* pareados com correção de Bonferroni (Zar 1999). Para dados sem distribuição normal utilizamos o teste pareado de Wilcoxon (Zar 1999). As TEAs não diferiram entre os três períodos de amostragem quando consideramos apenas o ano de 2007, os dois anos juntos e entre os períodos I e II no ano de 2006 (Tabela 1). Não foi possível comparar o período das 14:00-16:00 com os períodos das 6:00-8:00 e das 8:00-10:00 para o ano de 2006, pois não obtivemos um número suficiente de amostras. Considerando esses resultados, assumimos que o período de observação ao longo do dia não influencia a TEA e, portanto, não incluímos essa variável nas análises estatísticas posteriores.

Tabela 1. Comparação das taxas de entrega de alimento em ninhos de *Neothraupis fasciata* entre os diferentes períodos de observação na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF, entre setembro e novembro de 2006 e outubro e dezembro de 2007 (t = teste *t* pareado, W = teste pareado de Wilcoxon).

Períodos comparados	Estatística	g.l.	p
2006 e 2007			
06:00-08:00 x 08:00-10:00	W = 35,00	-	0,49
06:00-08:00 x 14:00-16:00	t = 0,25	4	0,81
08:00-10:00 x 14:00-16:00	t = 0,79	5	0,46
2006			
06:00-08:00 x 08:00-10:00	t = 0,94	5	0,39
2007			
06:00-08:00 x 08:00-10:00	t = 0,63	4	0,56
06:00-08:00 x 14:00-16:00	t = 0,87	3	0,45
08:00-10:00 x 14:00-16:00	t = 2,59	3	0,08

Avaliamos as taxas de entrega utilizando modelos lineares mistos (LME, *Linear mixed-effect model*), ajustados pela máxima verossimilhança restrita, no programa computacional R (R Development Core Team 2007) utilizando o pacote “nlme” (Pinheiro *et al.* 2007). Os modelos lineares mistos podem ser utilizados para descrever relações entre uma variável resposta e determinadas covariáveis de dados com medidas repetidas em unidades experimentais que são obtidas aleatoriamente na população (Pinheiro & Bates 2000). A adição de um efeito randômico em um modelo linear permite considerar possíveis erros adicionados no modelo devido à correlação entre as pseudo-réplicas (Pinheiro & Bates 2000). Incorporamos em nossos modelos a variável “ninho” como efeito randômico, pois foram unidades medidas repetidamente nas classes de idade (pseudo-replicações temporais). Essa análise permite, ainda, analisar dados incompletos, caso comum em nossos dados, já que os ninhos estavam sujeitos à predação ou foram encontrados já com filhotes. Esse modelo é indicado para análises de experimentos comportamentais com aves, nos quais medidas repetidas são tomadas em um mesmo ninho, indivíduo ou território (Cockburn 1998, Maccoll & Hatchwell 2003, Hatchwell *et al.* 2004, Valencia *et al.* 2006, Russell *et al.* 2007).

Definimos modelos lineares mistos para explicar as variações nas TEA_T , TEA_M e TEA_F em função da presença de ajudantes, da idade dos filhotes e do ano. Inicialmente, relacionamos cada TEA com todos os fatores: “idade” (0 a 2, 4 a 6, 8 a 10 dias), “ajudante” (presença/ausência), interação entre “idade” e “ajudante” e “ano” (2006/2007). Posteriormente, removemos o fator “ano” caso este não fosse significativo, para estimar a significância das outras variáveis. Verificamos a significância de cada fator pelo teste F para cada modelo misto.

Utilizamos o teste Shapiro-Wilk e gráficos dos resíduos *versus* valores ajustados, para testar a normalidade e homogeneidade das variâncias, respectivamente, dos modelos mistos. Logaritimizamos as TEA_{TS} , devido à não-normalidade dos resíduos e à presença de

heterocedasticidade. Verificamos a presença de valores extremos dos resíduos padronizados de todos os modelos, utilizando um teste bilateral. Apenas TEA_F e TEA_M apresentaram valores significativos. Retiramos os valores extremos apenas nos dados de TEA_M, pois para TEA_F a significância dos fatores não foi alterada. Assim, evitamos diminuir o número de amostras e o poder da análise para TEA_F. Consideramos um nível de significância α de 5% para todos os testes estatísticos.

Taxa de crescimento e período de permanência dos ninhos no ninho

Comparamos o efeito da presença de ajudantes sobre a taxa de crescimento dos filhotes utilizando um teste- t (Zar 1999). Nessas análises, utilizamos os dados dos dois anos de coleta (2006 e 2007), pois assumimos que não existe diferença anual, já que para ninhos sem ajudantes essa diferença não foi significativa ($t = 0,116$, g.l. = 4, $p = 0,913$). Não foi possível testar essa diferença para ninhos com ajudantes devido ao baixo tamanho amostral.

Para os ninhos que não conhecíamos a data exata de eclosão, estimamos a idade dos filhotes de acordo com o descrito previamente (ver “Monitoramento de ninhos”). Comparamos o período de ninhego, em dias, entre ninhos com ajudantes e sem ajudantes utilizando um teste- t (Zar 1999). Testamos a normalidade dos dados pelo teste de Shapiro-Wilk e a homogeneidade das variâncias por um teste F (Zar 1999).

Tentativas sucessivas de reprodução e produção de filhotes por ninho

Comparamos o número de pares reprodutores com e sem ajudantes que se reproduziram mais de uma vez em uma mesma estação utilizando um teste do qui-quadrado com correção de Yates (Zar 1999). Calculamos a produção de filhotes por ninho de pares reprodutores com e sem ajudantes, separadamente, pela razão entre o número de filhotes que saíram do ninho e o número total de ninhos e comparamos os dois casos utilizando um teste

de Wilcoxon (Zar 1999). Todos os resultados das análises apresentadas acima correspondem às médias acompanhadas dos desvios-padrão (DP).

Análise de sobrevivência de ninho

Utilizamos o programa MARK (White & Burnham 1999, Dinsmore & Dinsmore 2007) para modelar e estimar as taxas de sobrevivência diária (TSD) de ninhos nos períodos de incubação, de ninhego e em todo o período de exposição, separadamente, em função da presença de ajudantes de ninho. Selecionamos modelos pelo Critério de Informação de Akaike (AIC – *Akaike's Information Criterion*, Burnham & Anderson 2002), onde os valores de AIC são corrigidos para pequenos tamanhos de amostra (AIC_c). Consideramos um modelo com suporte para explicar os dados quando $\Delta AIC_c \leq 2$ (Burnham & Anderson 2002). Os pesos normalizados de Akaike (pesos de AIC) são calculados para cada modelo, e permitem avaliar suas respectivas importâncias na modelagem dos dados, considerando todos os modelos comparados (Burnham & Anderson 2002). Consideramos a importância relativa de cada variável (soma dos pesos de AIC de todos os modelos que a incluem) para verificar a evidência da sua importância na predição da TSD.

Definimos a TSD como a probabilidade de um ninho sobreviver um dia na estação reprodutiva. Procuramos cumprir as cinco premissas para a modelagem neste programa: 1) identificação da idade do ninho no dia do encontro (ver Monitoramento de ninhos), 2) determinação do destino do ninho (ver Monitoramento de ninhos), 3) ausência de influência das checagens e do descobrimento sobre a sobrevivência, 4) independência entre os destinos dos ninhos e 5) homogeneidade nas TSDs (Dinsmore & Dinsmore 2007). Consideramos que o encontro do ninho e as checagens subsequentes não influenciaram a TSD (premissa 3), pois marcamos os ninhos discretamente, colocando a fita plástica de marcação distante e fizemos breves aproximações nos ninhos, evitando chamar a atenção de predadores. Não pudemos

cumprir sempre a premissa de independência dos destinos dos ninhos (premissa 4), já que alguns pertenciam a um mesmo par reprodutor. Porém, encontramos estes ninhos em diferentes locais e períodos, por isso os consideramos como independentes. Consideramos, também, que todos os ninhos estavam sujeitos às mesmas condições ecológicas, pois foram encontrados em uma mesma área de estudo, ocupada por vegetação homogênea (cerrado *sensu stricto*), em um mesmo período (estações reprodutivas de 2006 e 2007 – considerando que o “ano” foi incluído como uma variável nos modelos) e, portanto, sofreram os mesmos riscos de insucesso (premissa 5).

Para modelar as TSDs em função da presença dos ajudantes, incluímos também variáveis temporais nos modelos. Avaliamos a influência de tendências lineares e quadráticas ao longo da estação, padrões comumente encontrados entre as espécies (Stutchbury & Morton 2001). A inclusão da tendência quadrática nos permite ajustar as TSDs a um padrão curvilíneo ao longo da estação. Consideramos, ainda, a idade do ninho como outra variável na modelagem, pois variações ambientais, ecológicas ou no comportamento dos pais ao longo do desenvolvimento do ninho podem aumentar ou diminuir o risco de insucesso (eg. Skutch 1949). Essa variável nos permitiu comparar tanto diferenças entre o início e o fim da incubação e do desenvolvimento dos filhotes (nos modelos da TSD no período de incubação e de ninhego, respectivamente), como entre o período de incubação e de ninhego (nos modelos da TSD do período total de exposição dos ninhos). Incluímos, também, o ano, pois variações climáticas anuais parecem influenciar parâmetros reprodutivos de *N. fasciata*, como a data de início da reprodução (Duca 2007). Consideramos, também, duas interações como variáveis: entre o efeito dos ajudantes e o ano e entre o efeito dos ajudantes e a idade dos ninhos, para verificar se existe influência dos ajudantes dependendo do ano de estudo e da fase de desenvolvimento do ninho.

Construímos “histórias de encontro” de cada ninho, utilizando cinco parâmetros necessários para a modelagem no programa MARK: 1) dia de encontro do ninho; 2) último dia em que o ninho foi encontrado ativo; 3) último dia de checagem do ninho; 4) destino do ninho: sucesso ou insucesso e 5) número de ninhos com aquela história de encontro. Além dos cinco parâmetros básicos, inserimos nas “histórias de encontro” de cada ninho três covariáveis que poderiam influenciar a TSD: ano de atividade do ninho (2006 ou 2007), dia da postura do primeiro ovo e presença ou ausência de ajudantes.

Monitoramos os ninhos no período de incubação e no período total de exposição entre 14 de setembro e 30 de novembro de 2006 e entre 17 de setembro e 10 de dezembro de 2007, e no período de ninhego entre 20 de setembro a 30 de novembro de 2006 e entre 29 de setembro e 06 de dezembro de 2007. Consideramos o primeiro dia da estação reprodutiva, aquele no qual encontramos o primeiro ninho ativo com ovo, com filhote e com ovo ou filhote, para as análises de TSD nos períodos de incubação, de ninhego e total de exposição, respectivamente. Assim, padronizamos os dias 14 e 17 de setembro como os primeiros dias das estações reprodutivas de 2006 e 2007, respectivamente, para a análise da TSD dos ninhos no período de incubação e no período total de exposição, e os dias 20 e 29 de setembro de 2006 e 2007, respectivamente, para a análise da TSD de ninhegos. Em seqüência, numeramos as demais datas de checagem dos ninhos obtendo, assim, os três primeiros parâmetros descritos acima. Não incluímos nas análises da TSD todos os ninhos abandonados ($n = 6$), pois não pudemos determinar a data exata de abandono (Traylor *et al.* 2004). Excluímos, também, ninhos predados ($n = 2$) e bem-sucedidos ($n = 2$) para os quais não pudemos determinar o dia da postura do primeiro ovo, impedindo a definição da idade do ninho.

Para estimar as TSDs de ninhos nos períodos de incubação, ninhego e total, modelamos os dados com as variáveis: 1) tendências linear (T) ou quadrática (T²) ao longo da estação, 2) idade do ninho no período de incubação, ninhego ou total (idade), 3) ano (ano), 4)

presença ou ausência de ajudantes (ajudante), 5) interação entre ano e ajudante (ano x ajudante) e 6) interação entre idade e ajudante (idade x ajudante). Modelamos os dados em etapas, nas quais adicionamos as variáveis de interesse. Inicialmente, criamos um modelo sem covariáveis (constante). Posteriormente, incluímos as variáveis temporais T e T², para ajustar as TSDs ao longo da estação. Nos melhores modelos ($\Delta AIC_c \leq 2$) dessa etapa, incluímos a variável idade, para ajustar a TSD ao longo do desenvolvimento do ninho. Na etapa seguinte, incluímos nos melhores modelos a variável ano, para verificar sua influência sobre as TSDs. Finalmente, incluímos a variável ajudante e as interações de ajudante com idade e ano. Estimamos todos os modelos que incluíram covariáveis utilizando uma função de ligação logit, e o modelo sem covariáveis utilizando uma função de ligação seno. Para estimar as TSDs dos ninhos, calculamos uma média da estimativa considerando todos os modelos (*model averaging*), na qual são levados em conta o peso de AIC de cada modelo (Burnham & Anderson 2002). Nesse cálculo, variamos apenas a variável de interesse e mantivemos um valor constante para as demais. O cálculo da TSD baseado nessa média é indicado quando o modelo com menor valor de AIC tem peso de AIC menor que 0,90 (Burnham & Anderson 2002). Para calcular a probabilidade de sobrevivência de um ninho no período de incubação, de ninhego e total de exposição, multiplicamos a média das TSDs de todos os modelos ao longo de 13 dias para incubação, 9 dias para ninhego e 22 dias para o período total de exposição.

Calculamos a probabilidade de sobrevivência dos ninhos utilizando, também, o protocolo de Mayfield (1961, 1975), considerando as modificações sugeridas por Hensler & Nichols (1981), para possíveis comparações posteriores com outras espécies. Nessa análise, consideramos 13 dias de incubação e 11,7 dias de ninhego, equivalentes às médias dos períodos estimadas para a espécie (Duca 2007). Consideramos a data de início da inatividade do ninho como sendo a data média entre a última checagem do ninho ativo e a última

checagem no ninho. Calculamos a TSDs dos ninhos subtraindo de um a taxa de mortalidade (número de ninhos com insucesso dividido pelo número total de dias de monitoramento de todos os ninhos). Calculamos a TSD seguindo esse protocolo de ninhos com e sem ajudantes nos anos de 2006 e 2007 e nos dois anos juntos. Calculamos o sucesso de Mayfield, pela multiplicação das TSDs ao longo de todo o período de exposição do ninho (24,7 dias).

RESULTADOS

Monitoramos 16 pares reprodutores de *N. fasciata* com ajudantes (Anexo 1) e 37 sem ajudantes, nos dois anos de estudo. Em 2006, monitoramos nove e 24 pares reprodutores com e sem ajudantes, respectivamente e, em 2007, sete e 13 pares reprodutores com ajudantes e sem ajudantes, respectivamente. Um par reprodutor com ajudante, dois pares sem ajudantes e nove indivíduos em 2007 eram os mesmos de 2006 (Anexo 1). O tamanho dos grupos variou de três a cinco indivíduos (3,2, DP = 0,5). Encontramos 71 ninhos de *N. fasciata*, sendo 41 em 2006 e 30 em 2007. Vinte e três ninhos (32,4%) pertenciam a pares reprodutores com ajudantes e 48 (67,6 %) a pares sem ajudantes. Dentre os ninhos de pares reprodutores com ajudantes que atingiram o período de ninhego (n = 13), 11 apresentaram a cooperação de todos os indivíduos do grupo na alimentação dos filhotes. Os ajudantes de ninho eram machos adultos (n = 9), macho subadulto (n = 1), jovens (n = 8) e um não identificado (Anexo 1).

Tamanho da ninhada e taxa de eclosão

Dentre todos os ninhos que encontramos, determinamos o tamanho da ninhada em 45 deles, que variaram de dois (n = 28) a três (n = 17) ovos. Em ninhos com ajudantes, o tamanho médio da ninhada foi $2,36 \pm 0,49$ ovos e, em ninhos sem ajudantes, $2,41 \pm 0,51$ ovos, sendo que ambos não diferiram significativamente entre si ($W = 187,5$, $p = 0,79$). A taxa de

eclosão média em ninhos com ajudantes foi $0,73 \pm 0,40$ e em ninhos sem ajudantes $0,50 \pm 0,52$ ovos, e também não foi diferente significativamente ($W = 240, p = 0,22$).

Taxa de entrega de alimento

Observamos as entregas de alimento em 10 ninhos com ajudantes e em 19 ninhos sem ajudantes, num esforço total de 33,27 h e 52,28 h de observação, respectivamente (Tabela 2). As taxas de entrega de alimento total (TEA_T), realizada pelos machos (TEA_M) e pelas fêmeas (TEA_F) não diferiram entre os anos (LME total: $F_{1,26} = 2,48, p = 0,13$; LME machos: $F_{1,25} < 0,01, p = 0,99$; LME fêmeas: $F_{1,26} = 0,98, p = 0,33$), portanto excluímos essa variável dos modelos.

Tabela 2. Tempo total de observação (horas) e número de observações, em parênteses, da taxa de entrega de alimento em ninhos de *Neothraupis fasciata* com ajudantes e sem ajudantes em cada classe de idade dos filhotes na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF, entre setembro e novembro de 2006 e outubro e dezembro de 2007.

Tratamento/Ano	Idade (dias)		
	0 a 2	4 a 6	8 a 10
Com ajudantes			
2006	5,75 (3)	6,00 (3)	0,00 (0)
2007	6,24 (4)	7,35 (5)	7,93 (6)
Total	11,99 (7)	13,35 (8)	7,93 (6)
Sem ajudantes			
2006	11,43 (7)	11,72 (6)	7,00 (4)
2007	10,22 (7)	8,83 (6)	3,08 (2)
Total	21,65 (14)	20,55 (12)	10,08 (6)
Total	33,64 (21)	33,90 (20)	18,01 (12)

A TEA_T aumentou ao longo da idade dos filhotes e na presença de ajudantes (Tabela 3, Figura 5). A diferença nas TEA_T s entre ninhos com e sem ajudantes ocorreu apenas nas

idades entre 4 e 6 dias dos filhotes ($t = 2,27$, g.l. = 18, $p = 0,03$, Figura 5). A TEA_M aumentou ao longo da idade dos filhotes, na presença de ajudantes de ninho e na interação entre esses dois fatores (Tabela 3, Figura 5). O efeito da presença de ajudantes sobre a TEA_M ocorreu devido à redução do esforço dos machos apenas nas idades entre 8 e 10 dias dos filhotes ($t = 4,55$, g.l. = 10, $p = 0,001$, Figura 5). A TEA_F diferiu apenas entre as idades dos filhotes (Tabela 3, Figura 5).

Tabela 3. Significâncias dos fatores do modelo linear misto (LME) sobre as taxas de entrega de alimento total, dos machos e das fêmeas em ninhos de *Neothraupis fasciata* na na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF, entre setembro e novembro de 2006 e outubro e dezembro de 2007.

Fatores	g.l.	F	p
Total			
Idade	2, 20	73,98	< 0,01
Ajudante	1, 27	5,25	0,03
Idade x ajudante	2, 20	1,30	0,29
Machos			
Idade	2, 20	14,84	< 0,01
Ajudante	1, 26	10,57	< 0,01
Idade x ajudante	2, 20	1,94	< 0,01
Fêmeas			
Idade	2, 20	159,04	< 0,01
Ajudante	1, 27	1,03	0,32
Idade x ajudante	2, 20	1,02	0,38

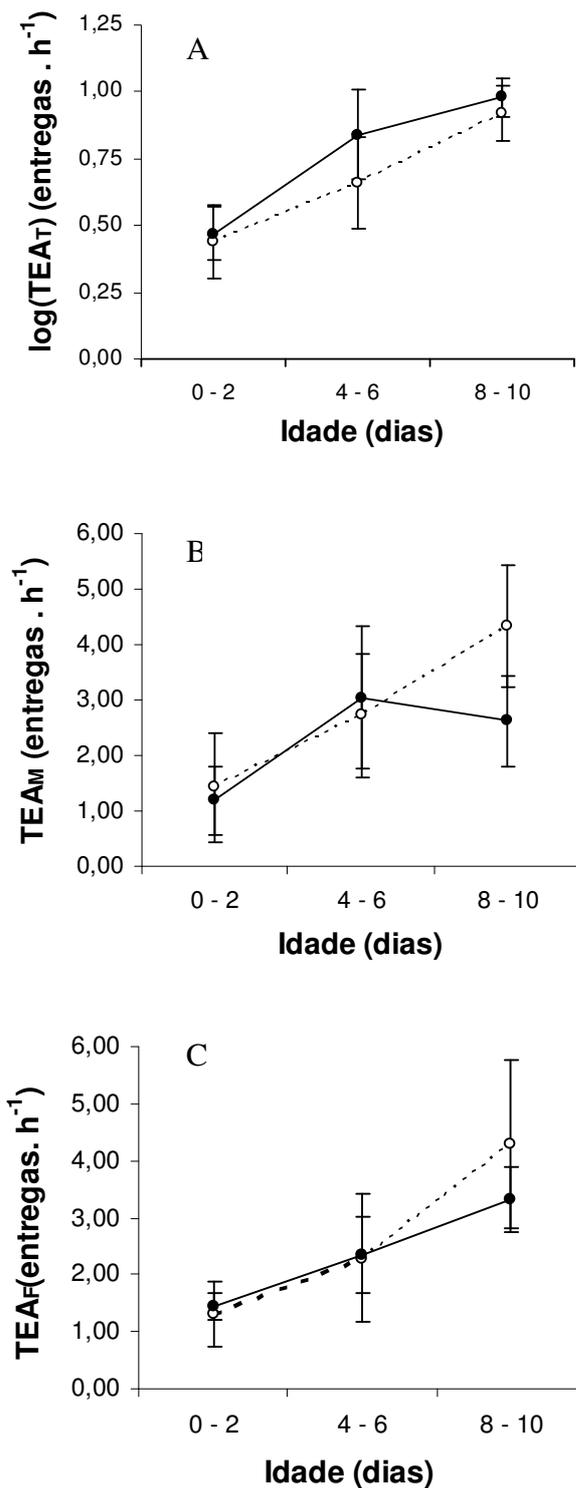


Figura 5. Relação entre: A) o logaritmo da taxa de entrega de alimento total ($\log(\text{TEA}_T)$), B) a taxa de entrega de alimento dos machos (TEA_M) e C) a taxa de entrega de alimento das fêmeas (TEA_F) e a idade dos filhotes em ninhos de *Neothraupis fasciata* com ajudantes (linha contínua) e sem ajudantes (linha pontilhada) na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF entre setembro e novembro de 2006 e outubro e dezembro de 2007. Os valores representam as médias \pm desvios padrão. Tamanhos de amostra de acordo com a Tabela 2.

Taxa de crescimento e período de permanência dos ninhego no ninho

A presença dos ajudantes no ninho não influenciou a taxa de crescimento dos filhotes (com ajudantes = $2,5 \pm 0,1$ g.dia⁻¹, n = 5 e sem ajudantes = $2,6 \pm 0,3$ g.dia⁻¹, n = 6; $t = 1,18$, g.l. = 9, $p = 0,87$) e o período de permanência dos ninhegos no ninho (com ajudantes = $10,4 \pm 1,0$ dias, n = 8 e sem ajudantes = $10,4 \pm 0,8$ dias, n = 19; $t = 0,04$, g.l. = 25, $p = 0,96$).

Tentativas sucessivas de reprodução e produção de filhotes por ninho

Dentre o total de pares reprodutores com e sem ajudantes que encontramos nos dois anos de estudo, 6 (37,5%) e 10 (27%), respectivamente, fizeram mais de uma tentativa reprodutiva na mesma estação. Essas proporções não foram significativamente diferentes ($\chi^2_y = 0,19$, g.l. = 1, $p = 0,66$).

Ninhos com ajudantes produziram ninhadas bem-sucedidas de dois filhotes apenas, enquanto que ninhos sem ajudantes produziram ninhadas bem-sucedidas de um, dois e três filhotes (Figura 6). A presença de ajudantes de ninho não influenciou o a produção de filhotes por ninho (com ajudantes = $0,70 \pm 0,97$ filhotes/ninho, n = 23 e sem ajudantes = $0,83 \pm 1,08$ filhotes/ninho, n = 48; $W = 593,5$, $p = 0,59$).

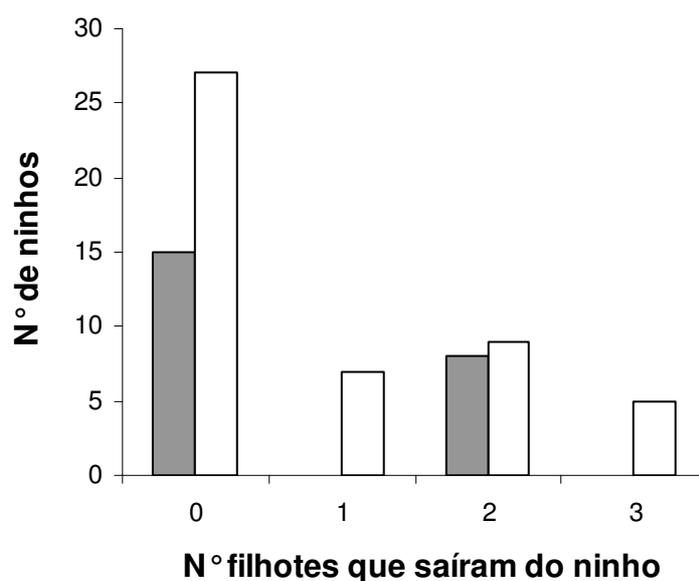


Figura 6. Produção de filhotes em ninhos com ajudantes (área em cinza) e sem ajudantes (área em branco) de *Neothraupis fasciata*, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF entre setembro e novembro de 2006 e setembro e dezembro de 2007.

Sobrevivência dos ninhos

Dentre os 71 ninhos encontrados, 40,8% foram bem-sucedidos (Tabela 4). A principal causa da perda de ninhada foi a predação (80,9%), seguida pelo abandono (14,3%) e inanição (4,8%) (Tabela 4). Em 2006, a proporção de ninhos bem-sucedidos com ajudantes foi maior que a proporção de ninhos bem-sucedidos sem ajudantes e, em 2007, o padrão foi inverso (Tabela 4). Seguindo o protocolo de Mayfield, o sucesso de ninhos sem ajudantes foi maior do que em ninhos com ajudantes, exceto quando consideramos apenas o período de ninhego em 2007 (Tabela 5).

Tabela 4. Destinos dos ninhos de *Neothraupis fasciata* com e sem ajudantes monitorados nas estações reprodutivas de 2006 e 2007, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF. Os valores representam o número de ninhos e, em parênteses, as porcentagens.

Ano/Destino do ninho	Com ajudantes	Sem ajudantes
2006		
Sucesso	2 (16,7)	14 (48,3)
Predado	8 (66,7)	11 (37,9)
Abandonado	1 (8,3)	4 (13,8)
Inanição	1 (8,3)	0 (0,0)
Total	12 (100,0)	29 (100,0)
2007		
Sucesso	6 (54,5)	7 (36,8)
Predado	4 (36,4)	11 (57,9)
Abandonado	1 (9,1)	0 (0,0)
Inanição	0 (0,0)	1 (5,3)
Total	11 (100,0)	19 (100,0)

Tabela 5. Sucesso de Mayfield, em porcentagem, de ninhos de *Neothraupis fasciata* com e sem ajudantes monitorados nas estações reprodutivas de 2006 e 2007, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF.

Ano/Período do ninho	Com ajudante	Sem ajudante
2006		
Incubação	36,3	54,7
Ninhego	36,7	69,0
Total	21,8	47,2
2007		
Incubação	42,0	76,8
Ninhego	60,6	39,4
Total	34,9	36,4

Utilizamos na análise da taxa de sobrevivência diária (TSD) no programa MARK, dados de 51 ninhos no período de incubação, 45 no período de ninhego e 61 no período total de exposição (Tabela 6). A principal causa de insucesso desses ninhos foi a predação (94,1%) seguida pela inanição (5,9%). Não consideramos ninhos com abandonos nessa análise (ver Métodos). Nos períodos de incubação, ninhego e total de exposição, 68,6%, 60,0% e 44,3% dos ninhos, respectivamente, foram bem-sucedidos. Dentre os ninhos bem-sucedidos no período de incubação, 20,0% dos ninhos tinham ajudantes, e dentre os ninhos bem-sucedidos no período de ninhego e no período total de exposição, 29,6% tinham ajudantes.

Tabela 6. Destinos dos ninhos de *Neothraupis fasciata* com e sem ajudantes utilizados nas análises das taxas de sobrevivência diária (programa MARK) no período de incubação, ninhego e no período total de exposição monitorados nas estações reprodutivas de 2006 e 2007, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF. Os valores representam o número de ninhos e, em parênteses, as porcentagens.

Período/Destino do ninho	Com ajudantes	Sem ajudantes
Incubação		
Sucesso	7 (53,8)	28 (73,7)
Insucesso	6 (46,2)	10 (26,3)
Total	13 (100,0)	38 (100,0)
Ninhego		
Sucesso	8 (61,5)	19 (59,4)
Insucesso	5 (38,5)	13 (40,6)
Total	13 (100,0)	32 (100,0)
Total		
Sucesso	8 (38,1)	19 (47,5)
Insucesso	13 (61,9)	21 (52,5)
Total	21 (100,0)	40 (100,0)

O modelo com menor valor de AIC que ajustou a TSD no período de incubação incluiu as variáveis tendência quadrática, idade e ajudante (Tabela 7). Porém, a evidência de que esse

modelo é o melhor é fraca (15%), sendo um modelo tão importante quanto o segundo modelo com menor valor de AIC, que não inclui nenhuma variável (constante) (Tabela 7). Considerando a contribuição individual de cada variável presente nos melhores modelos, nenhuma foi boa preditora dos dados em relação às demais, pois todas tiveram baixas importâncias relativas (Tabela 10). Esses resultados indicam que nenhum modelo considerado e nenhuma das variáveis tiveram importância na explicação da variação da TSD. Assim, a presença de ajudantes no ninho apresentou uma fraca tendência a influenciar negativamente a TSD na incubação (Tabela 10). A probabilidade de sobrevivência no período de incubação (13 dias) de um ninho com e sem ajudantes em 2006 foi de 61,8% (IC = 26,4, 84,1%) e 70,7% (IC = 38,2, 88,1%), respectivamente, e em 2007 foi de 65,4% (IC = 24,7, 88,1%) e 73,7% (IC = 39,3, 90,3%), respectivamente.

O modelo constante foi o modelo com menor valor de AIC que ajustou a TSD no período de ninhego, com 24% de evidência favorecendo sua seleção como melhor modelo. Outros modelos também apresentaram suporte na explicação dos dados, os quais incluíram as variáveis tendência linear (T) ao longo da estação, idade e ano (Tabela 8). Em relação ao modelo com menor valor de AIC, esses modelos tiveram menores evidências favorecendo sua seleção como melhor modelo. Além disso, nenhuma das variáveis desses modelos foi boa preditora para explicar a variação na TSD nesse período, pois todas tiveram baixas importâncias relativas (Tabela 10). Sendo assim, não ocorreu uma tendência à influência da presença de ajudantes de ninho sobre a TSD no período de ninhego, pois nenhum modelo com suporte para ajustar os dados incluiu esta variável. A probabilidade de sobrevivência no período de ninhego (nove dias) de um ninho com e sem ajudantes em 2006 foi de 57,5% (IC = 26,5, 79,2%) e 60,2% (IC = 38,4, 76,6%), respectivamente, e em 2007, foi de 56,9% (IC = 30,9, 76,7%) e 55,9% (IC = 32,7, 74,3%), respectivamente.

O modelo com menor valor de AIC que explicou a variação da TSD no período total de exposição dos ninhos incluiu as variáveis: tendência quadrática, idade e ajudante, com 24% de evidência favorecendo sua escolha como o melhor modelo (Tabela 9). Os outros modelos, que também apresentaram suporte para explicar os dados e tiveram evidências semelhantes ao modelo anterior, incluíram o ano, a interação entre ano e ajudante e a interação entre idade e ajudante (Tabela 9). A tendência quadrática ao longo da estação teve grande importância (90%) na variação da TSD, considerando as demais variáveis. Considerando a média das TSDs de todos os modelos (*model averaging*), verificamos que há uma tendência ao aumento na TSD no meio da estação reprodutiva (TSD \pm erro padrão: início = $0,95 \pm 0,03$, meio = $0,98 \pm 0,01$ e fim = $0,97 \pm 0,07$). A idade do ninho também foi uma variável importante na predição da variação dos dados e influenciou negativamente as TSDs (Tabela 10). As demais variáveis tiveram pouco suporte na influência sobre a TSD, pois tiveram baixas importâncias relativas (Tabela 10). Assim, a presença de ajudantes no ninho apresentou uma fraca tendência a influenciar negativamente a TSD (Tabela 10). A probabilidade de sobrevivência no período total de exposição (22 dias) de um ninho com e sem ajudantes em 2006 foi de 32,1% (IC = 6,1, 64,3%) e 52,3% (IC = 20,1, 75,5%), respectivamente, e em 2007, foi de 38,7% (IC = 8,3, 69,2%) e 50,9% (IC = 19,9, 73,9%), respectivamente. A TSD não foi influenciada pela presença dos ajudantes quando consideramos os anos e a idade do ninho, pois as interações dessas duas variáveis com a variável ajudante tiveram pouca importância relativa (Tabela 10).

Tabela 7. Resultado da seleção de modelos, utilizando o Critério de Informação de Akaike com correção para pequenos tamanhos de amostras (AIC_c), da taxa de sobrevivência diária de ninhos de *Neothraupis fasciata* no período de incubação em função da presença de ajudantes e de variáveis temporais, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF, entre setembro e novembro de 2006 e setembro e dezembro de 2007.

Modelo	AICc	$\Delta AICc$	Peso de AIC	Número de parâmetros	Desvio
T ² + idade + ajudante	114,05	0,00	0,15	5	103,91
constante	114,34	0,29	0,13	1	112,33
ajudante	115,06	1,01	0,09	2	111,03
T ² + idade	115,33	1,28	0,08	4	107,24
T ² + ajudante	115,43	1,38	0,08	4	107,34
ano	115,69	1,64	0,07	2	111,66
T ² + idade + ano + ajudante	115,79	1,74	0,06	6	103,59
T ²	116,09	2,05	0,05	3	110,04
idade	116,21	2,17	0,05	2	112,18
T ² + idade + ano	116,25	2,20	0,05	5	106,11
T	116,35	2,31	0,05	2	112,33
T ² + ano	116,77	2,72	0,04	4	108,68
ano + ajudante	116,81	2,76	0,04	3	110,75
idade + ajudante	116,81	2,76	0,04	3	110,76
idade + ano	117,69	3,65	0,02	3	111,64

$\Delta AICc$ = Diferença entre o AICc e o AICc mínimo encontrado para os modelos comparados.

Tabela 8. Resultado da seleção de modelos, utilizando o Critério de Informação de Akaike com correção para pequenos tamanhos de amostras (AIC_c), da taxa de sobrevivência diária de ninhos de *Neothraupis fasciata* no período de ninhego em função da presença de ajudantes e de variáveis temporais, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF, entre setembro e novembro de 2006 e setembro e dezembro de 2007.

Modelo	AICc	$\Delta AICc$	Peso de AIC	Número de parâmetros	Desvio
constante	119,73	0,00	0,24	1	117,71
ano	121,27	1,54	0,11	2	117,22
idade	121,71	1,98	0,09	2	117,67
T	121,72	1,99	0,09	2	117,68
ajudante	121,74	2,01	0,09	2	117,69
T ²	121,83	2,10	0,09	3	115,74
ano + ajudante + (ano x ajudante)	122,54	2,81	0,06	4	114,40
idade + ano	123,11	3,38	0,05	3	117,02
T + ano	123,22	3,49	0,04	3	117,14
ano + ajudante	123,31	3,58	0,04	3	117,22
idade + ajudante	123,70	3,97	0,03	3	117,61
T + ajudante	123,72	3,99	0,03	3	117,63
T + idade	123,74	4,01	0,03	3	117,65

$\Delta AICc$ = Diferença entre o AICc e o AICc mínimo encontrado para os modelos comparados.

Tabela 9. Resultado da seleção de modelos, utilizando o Critério de Informação de Akaike com correção para pequenos tamanhos de amostras (AIC_c), da taxa de sobrevivência diária de ninhos de *Neothraupis fasciata* no período total de exposição em função da presença de ajudantes e de variáveis temporais, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF, entre setembro e novembro de 2006 e setembro e dezembro de 2007.

Modelo	AICc	ΔAICc	Peso de AIC	Número de parâmetros	Desvio
T ² + idade + ajudante	228,30	0,00	0,24	5	218,22
T ² + idade + ano + ajudante + (ano x ajudante)	229,10	0,79	0,16	7	214,94
T ² + idade + ajudante + (idade x ajudante)	229,10	0,80	0,16	6	216,98
T ² + idade	229,25	0,95	0,15	4	221,19
T ² + idade + ano + ajudante	230,28	1,98	0,09	6	218,16
T ² + idade + ano	231,23	2,93	0,06	5	221,14
T ²	232,38	4,08	0,03	3	226,35
constante	232,68	4,38	0,03	1	230,68
ajudante	232,93	4,63	0,02	2	228,91
idade + ajudante	234,27	5,97	0,01	3	228,24
T ² + ano	234,35	6,05	0,01	4	226,29
idade	234,39	6,09	0,01	2	230,38
T	234,62	6,32	0,01	2	230,61
ano	234,66	6,36	0,01	2	230,64
ano + ajudante	234,90	6,60	0,01	3	228,87
idade + ajudante + (idade x ajudante)	236,29	7,99	< 0,01	4	228,24
ano + ajudante + (ano x ajudante)	236,29	7,99	< 0,01	4	228,24
ano + idade	236,30	7,99	< 0,01	3	230,26

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

Tabela 10. Coeficientes parciais de regressão \pm erro padrão ($\beta \pm EP$) e seus respectivos intervalos de confiança e importância relativa das variáveis dos modelos da taxa de sobrevivência diária de ninhos de *Neothraupis fasciata* nos períodos de incubação, ninhego e total de exposição, na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF, entre setembro e novembro de 2006 e setembro e dezembro de 2007.

Período/Variável	$\beta^* \pm EP$	Intervalo de confiança	Importância relativa
Incubação			
T ²	-0,0010 \pm 0,0006	-0,0020 < β < 0,0002	0,51
idade do ninho	-0,14 \pm 0,08	-0,29 < β < 0,01	0,46
ajudante	-1,11 \pm 0,60	-2,28 < β < 0,06	0,46
ano	0,46 \pm 0,59	-0,69 < β < 1,61	0,28
Ninhegos			
ano	-0,34 \pm 0,49	-1,30 < β < 0,62	0,30
idade do ninho	-0,0029 \pm 0,0100	-0,03 < β < 0,02	0,20
T	0,0026 \pm 0,0100	-0,02 < β < 0,03	0,20
Total			
T ²	-0,0007 \pm 0,0004	-0,001400 < β < 0,000007	0,90
idade do ninho	-0,08 \pm 0,03	-0,14 < β < -0,01	0,88
ajudante	-0,68 \pm 0,39	-1,45 < β < 0,08	0,69
ano	-0,43 \pm 0,49	-1,39 < β < 0,52	0,34
(ano x ajudante)	1,43 \pm 0,82	-0,17 < β < 3,05	0,16
(idade x ajudante)	-0,03 \pm 0,02	-0,07 < β < 0,02	0,16

* Obtivemos as estimativas de β , em escala logit, a partir do melhor modelo que inclui cada variável.

DISCUSSÃO

O efeito positivo dos ajudantes ficou limitado apenas à alimentação dos filhotes no ninho. Na presença dos ajudantes as taxas de entrega de alimento no ninho foram maiores e o esforço parental dos machos reprodutores reduzido. Entretanto, a taxa de crescimento dos filhotes não aumentou e os filhotes não saíram mais cedo em ninhos com ajudantes. Os pares reprodutivos associados a ajudantes não fizeram um maior número de tentativas reprodutivas, em relação aos pares sem ajudantes e, além disso, a presença dos ajudantes não aumentou o tamanho da ninhada, a taxa de eclosão dos ovos, o número de filhotes produzidos por ninho e a probabilidade de sobrevivência diária dos ninhos.

O efeito dos ajudantes na taxa de entrega de alimento no ninho foi aditivo, assim como esperado para espécies com reprodução cooperativa (Magrath & Yezerinac 1997, MacColl & Hatchwell 2003, Valencia *et al.* 2006). O aumento foi significativo no período intermediário do desenvolvimento dos filhotes no ninho (quatro a seis dias). O efeito aditivo ocorre, geralmente, quando o risco de mortalidade dos filhotes por inanição é alto (Emlen & Wrege 1991, Hatchwell 1999). Diante desse risco, os adultos não diminuem seus esforços na presença de ajudantes e, assim, garantem um suprimento alimentar suficiente para a sobrevivência dos mesmos. De fato, o auxílio foi significativo no período de maior crescimento dos filhotes (Winkler 2001) e, provavelmente, o mais crítico no desenvolvimento. Entretanto, aparentemente, o risco de inanição é baixo nessa população. Dentre todos os ninhos que encontramos, a inanição foi responsável por apenas 4,8% da perda de ninhadas, sendo a predação a principal causa (80,9%). Esse padrão também foi encontrado em *N. fasciata* em anos anteriores na mesma área de estudo (Duca 2007) e em outra área de cerrado no Distrito Federal (Alves & Cavalcanti 1990). Portanto, o efeito aditivo não parece estar associado ao risco de mortalidade dos filhotes.

A cooperação no ninho não influenciou a taxa de crescimento dos filhotes e o período de permanência dos ninhegos no ninho. Esse resultado, aparentemente, contradiz o efeito aditivo dos ajudantes na alimentação dos filhotes, pois o aumento nas taxas de entrega não resultou em um crescimento mais rápido ou na redução do número de dias do período de ninhego. Essa resposta é encontrada em algumas espécies, nas quais o efeito aditivo dos ajudantes no ninho contribui com a redução do risco de inanição (Emlen & Wrege 1991, Hatchwell *et al.* 2004). Filhotes bem nutridos e que ficam menos tempo expostos ao risco da predação têm maiores chances de sobrevivência. No entanto, não encontramos evidências dessas vantagens em ninhos de *N. fasciata* com ajudantes. Deste modo, outras respostas podem estar associadas ao aumento das taxas de entrega. As fêmeas podem ter reduzido o investimento na produção dos ovos (Russell *et al.* 2007), já que os ajudantes que a acompanham durante o período de postura e incubação geralmente auxiliam na alimentação dos ninhegos (Stacey & Koenig 1990 e presente estudo). Por outro lado, fêmeas reprodutoras associadas a grupos podem aumentar o investimento na produção dos ovos, considerando que podem estar em condições reprodutivas mais favoráveis, como, por exemplo, por ocuparem territórios maiores e de melhor qualidade (Cockburn 1998). Além disso, é possível que os adultos tenham reduzido o volume do alimento entregue em cada visita ao ninho ou, ainda, que os ajudantes não tenham sido funcionalmente significativos no desenvolvimento dos filhotes. Sugerimos que essas questões sejam investigadas em estudos posteriores.

Machos e fêmeas reprodutores responderam diferentemente no esforço de alimentação do ninhego na presença dos ajudantes no ninho. O efeito foi compensativo para os machos, pois estes reduziram o número de entregas de alimento aos ninhegos, enquanto que as fêmeas mantiveram o mesmo nível de esforço. A diferença entre os sexos no investimento parental está, geralmente, associada à relação custo-benefício para cada sexo (Hatchwell 1999, Heinsohn 2004). Em grupos sociais, machos podem ter menor confiança no parentesco, já que

cópulas extra par são comuns (Cockburn 1998). Aproximadamente metade (52,6%) dos ajudantes de ninho nesse estudo eram machos adultos que poderiam, eventualmente, copular com a fêmea reprodutora. Apesar de não conhecermos o sexo dos ajudantes jovens, sabemos que há uma maior tendência de dispersão entre as fêmeas (Duca 2007) sugerindo uma predominância de machos entre esses indivíduos. A incerteza no parentesco, portanto, poderia explicar a redução compensativa dos machos reprodutores no cuidado parental que, dessa maneira, evitam o gasto energético e favorecem a própria sobrevivência. Além disso, há uma tendência entre os machos na redução dos seus esforços quando têm baixas taxas de sobrevivência (Hatchwell 1999). Por outro lado, as fêmeas não respondem da mesma maneira (Hatchwell 1999) e tendem a investir na sobrevivência da ninhada, pois certamente irão beneficiar seu valor adaptativo já que têm certeza no parentesco. Em *N. fasciata*, as fêmeas têm um alto custo reprodutivo, pois são totalmente responsáveis pela incubação dos ovos, termorregulação dos filhotes e construção do ninho (Alves 1990, Duca 2007) o que poderia explicar seu maior investimento para obter sucesso reprodutivo.

As taxas de entrega de alimento total e o esforço dos pares reprodutores aumentaram com a idade do ninhego, apesar da redução do esforço dos machos reprodutores em ninhos com ajudantes. Isso pode ser devido ao aumento na demanda energética para a termorregulação e crescimento dos filhotes ao longo do desenvolvimento (Johnson & Best 1982). Os adultos mantêm o nível ideal de nutrição dos filhotes tanto pelo aumento no número de visitas, como pelo aumento no volume e na qualidade do item alimentar (Walsh 1978, Johnson & Best 1982). Esse padrão também é encontrado em outras espécies (Wilkinson & Brown 1984, MacColl & Hatchwell 2003), porém em alguns casos, o aumento da participação das fêmeas é mais rápido que o dos machos (MacColl & Hatchwell 2003, Valencia *et al.* 2006).

Ninhos com ajudantes não apresentaram uma tendência a maiores taxas de sobrevivência diária em nenhum dos períodos do desenvolvimento (incubação e ninhego) e no período total de exposição. Conseqüentemente, não houve uma tendência ao aumento na probabilidade de sobrevivência ao final de cada período (incubação, ninhego e total). Diferente do que esperávamos, na presença de ajudantes, a sobrevivência diária do ninho no período total de exposição apresentou uma tendência à redução, embora seja fracamente suportada nas análises. Isso sugere que os ajudantes podem ter contribuído para a detecção por predadores devido ao aumento da movimentação no ninho (Skutch 1949). Nosso estudo, assim como outros (Magrath & Yezerinac 1997, Caffrey 1999, Legge 2000, Eguchi *et al.* 2002, Hatchwell *et al.* 2004, Blackmore & Heinsohn 2007), não corroborou a hipótese de que a cooperação no ninho aumenta o sucesso reprodutivo dos pares. Apesar de ajudantes atuarem como sentinelas juntamente com os machos enquanto as fêmeas incubam os ovos (Alves 1990), esse comportamento não contribuiu para o aumento do sucesso reprodutivo. Uma vez que a predação foi a principal causa da perda de ninhadas, postulamos que a cooperação no ninho nessa espécie não está relacionada com a defesa contra predadores.

A influência dos ajudantes na sobrevivência dos ninhos não diferiu entre os anos. Apesar de apresentar uma tendência à interação com o ano de estudo, a presença dos ajudantes não dependeu dessa variável para influenciar a taxa de sobrevivência diária. Em anos anteriores, o tamanho do grupo influenciou o sucesso reprodutivo de *N. fasciata* na ESECAE em apenas um dos anos amostrados (Duca 2007). Esse resultado sugere que variações nas condições ecológicas ou ambientais de cada estação reprodutiva podem determinar a significância da presença dos ajudantes de ninhos sobre o sucesso reprodutivo dos pares reprodutores (Blackmore & Heinsohn 2007). Em anos com condições mais severas e desfavoráveis, a ajuda pode ser mais significativa e freqüente, pois a reprodução de alguns indivíduos é limitada devido à escassez de recursos e condições (Emlen 1982, Blackmore &

Heinsohn 2007). No Cerrado, a imprevisibilidade e a estacionalidade são marcantes e poderiam favorecer esse comportamento entre os indivíduos em períodos mais severos, e existem evidências de um possível efeito desses fatores nas taxas de sobrevivência devido a variações entre anos (Duca 2007).

As principais fontes de variação na taxa de sobrevivência diária dos ninhos foram a variação ao longo da estação e a idade do ninho. Houve uma tendência ao aumento das taxas no meio da estação reprodutiva e uma redução ao longo da idade do ninho. Variações temporais no clima ou na disponibilidade de alimento, por exemplo, podem explicar padrões de variação na sobrevivência dos ninhos ao longo da estação reprodutiva (Stutchbury & Morton 2001). A redução da sobrevivência ao longo da idade do ninho pode ser explicada pelo aumento da atividade dos pais na fase de ninhego, que pode atrair a atenção de predadores (Skutch 1949, Martin *et al.* 2000). Porém, apesar de terem maiores importâncias relativas na seleção dos modelos da TSD segundo o critério de informação de Akaike, a larga amplitude do intervalo de confiança das variáveis tendência quadrática e idade do ninho reduz a confiança nessas tendências. Esse resultado indica que outras variáveis, que não incluímos nos modelos da TSD selecionados podem ser importantes na variação da sobrevivência de ninhos de *N. fasciata*.

Outros benefícios para o par reprodutor podem estar associados à cooperação no ninho, como o aumento no tamanho da ninhada, na taxa de eclosão dos ovos e no número de filhotes bem-sucedidos por ninho (Woolfenden & Fitzpatrick 1984, Emlen & Wrege 1991, Magrath & Yezerinac 1997, Eguchi *et al.* 2002, Blackmore & Heinsohn 2007). A chance de conquista dos melhores territórios e a otimização no forrageamento em grupos sociais podem favorecer a produção de ovos pelas fêmeas, os esforços relacionados à incubação e a produção de filhotes (Emlen & Wrege 1991, Russell *et al.* 2007). Porém, em nosso estudo, não encontramos efeitos significativos sobre essas variáveis em ninhos com ajudantes. A

sobrevivência de filhotes fora do ninho poderia ser, portanto, outra consequência positiva da cooperação dos ajudantes sobre a aptidão dos pais (Hatchwell *et al.* 2004). Ninhegos de *N. fasciata* têm períodos de desenvolvimento relativamente mais curtos e taxas de crescimento mais altas em comparação com outras espécies altriciais neotropicais (Alves & Cavalcanti 1990). Assim, após saírem do ninho, os filhotes dessa espécie são totalmente dependentes do cuidado parental e esse período, portanto, pode ser crítico na sobrevivência dos filhotes fora do ninho. Dessa maneira, se ajudantes de ninho em *N. fasciata* realmente influenciam a aptidão do par reprodutor, as respostas podem estar refletidas na sobrevivência dos filhotes nessas fases do desenvolvimento.

A ausência de influência dos ajudantes na sobrevivência do ninho e no número de filhotes produzidos por ninho contesta a hipótese de que a seleção de parentesco (Hamilton 1964) é um importante fator evolutivo do comportamento cooperativo em *N. fasciata*. Nossos resultados indicam que os ajudantes não foram beneficiados, mesmo que indiretamente, pela sobrevivência de ninhegos, caso sejam com eles aparentados. Não sabemos exatamente se todos os grupos estudados são realmente familiares, apesar de ser esta a tendência apresentada em outros estudos (Alves 1990, Duca 2007). Comprovamos a filopatria em apenas um grupo e temos evidências que alguns ajudantes em 2007 não pertenciam ao grupo no ano anterior, sugerindo que esse grupo não era familiar. No entanto, apenas com análises genéticas poderíamos ter certeza sobre a relação de parentesco entre os indivíduos do grupo. Por outro lado, é importante ressaltar que a sobrevivência dos filhotes fora do ninho, como discutido acima, pode conferir outras vantagens da cooperação e sugerir a importância da seleção de parentesco nessa espécie.

A evidência de saturação do hábitat é uma explicação plausível para a existência de reprodução cooperativa em *N. fasciata*. A saturação deve ocorrer uma vez que o tamanho populacional dessa espécie na ESECAE foi estimado em valores próximos da capacidade de

suporte (Duca 2007). Além disso, a ausência de territórios vagos na grade de amostragem do presente estudo, verificada em anos anteriores, também favorece essa evidência (Duca 2007). Por ser uma espécie residente, territorialista e por apresentar altas taxas de sobrevivência dos adultos (76,6%, Duca 2007) é possível que ocorra um adensamento de indivíduos levando à superpopulação e, conseqüentemente, à saturação do habitat. Considerando essas características, a disponibilidade de recursos e condições ideais para a reprodução pode ficar limitada a poucos indivíduos, levando outros a adiarem a dispersão e a própria reprodução (Woolfenden & Fitzpatrick 1984). A cooperação pode surgir, portanto, como uma alternativa de indivíduos que, impedidos de se reproduzirem e de conquistarem seus próprios territórios, permaneceram em território alheio auxiliando no cuidado parental de indivíduos com eles aparentados ou não. Esses possíveis benefícios são suportados pela evidência de que em *N. fasciata* todos os indivíduos do grupo auxiliam na defesa do território contra co-específicos e que o tamanho do território aumenta com o número de indivíduos no grupo (Duca 2007). Dessa maneira, os ajudantes de ninho adquirem benefícios diretos, aumentando a própria chance de sobrevivência e a chance de aquisição de território por herança ou pela desocupação de territórios vizinhos.

Alguns estudos indicam que em espécies filopátricas, o tamanho do grupo é uma conseqüência e não uma causa do aumento no sucesso reprodutivo (Eguchi *et al.* 2002). Quando o efeito dos ajudantes é testado utilizando-se os mesmos pares reprodutores – com e sem ajudantes, controlando-se possíveis variações devido à habilidade do grupo ou indivíduo, a importância desse fator deixa de ser significativa (Eguchi *et al.* 2002). Isso mostra que o sucesso reprodutivo assim como variáveis comportamentais, como o esforço na alimentação dos filhotes, podem ser determinados por outros fatores, que não a presença de ajudantes. Nossas análises de taxa de entrega de alimento consideraram os possíveis desvios devido à repetição da observação em um mesmo ninho e, portanto, controlamos este fator nesses

resultados. Por outro lado, não controlamos esse desvio para as análises de taxa de sobrevivência dos ninhos, pois o programa MARK não permite a inclusão de um fator randômico nos modelos (Rotella *et al.* 2004). Nessa análise, 29,5% dos ninhos eram tentativas sucessivas de pares reprodutores em uma mesma estação reprodutiva. Mesmo assim, essa análise é ideal para testar a influência de variáveis na sobrevivência de ninhos já que permite a inclusão de covariáveis no modelo, diferentemente dos métodos tradicionais utilizados até recentemente (e.g. Mayfield 1961). Além disso, outros estudos sustentam que, mesmo considerando o efeito do par ou grupo no sucesso reprodutivo, a influência dos ajudantes é significativa (Brown *et al.* 1982, Blackmore & Heinsohn 2007).

Concluimos que os ajudantes de ninho de *N. fasciata* contribuem apenas na alimentação dos ninhos e não influenciam o sucesso reprodutivo dos pares reprodutores. Apenas os machos reduziram seu esforço no final do desenvolvimento dos ninhos, enquanto que as fêmeas não foram beneficiadas diretamente pela cooperação. Ninhos com ajudantes não tiveram maiores taxas de crescimento dos filhotes, nem redução no período de permanência do ninho no ninho, apesar do aumento nas taxas de entrega de alimento. O efeito aditivo na alimentação dos filhotes deve estar associado, portanto, a outras respostas compensativas dos pares reprodutores, como a redução no investimento na produção dos ovos ou no volume de alimento entregue por visita ao ninho. Assim, ao contrário do esperado para espécies com reprodução cooperativa, em *N. fasciata* o sucesso reprodutivo e a produção de descendentes não devem ser os principais fatores responsáveis pelo aumento na aptidão do par reprodutor ou na aptidão inclusiva dos ajudantes. Na população estudada, a limitação do habitat devido à saturação deve atuar em favor da permanência de indivíduos em territórios alheios, que se tornam ajudantes dos pares reprodutores. Portanto, a reprodução cooperativa pode estar mais associada a benefícios diretos para esses indivíduos, como o aumento na chance da própria sobrevivência, do que a benefícios para o próprio par reprodutor.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- 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: Emberizidae). *Ararajuba*, **2**, 25-29.
- Alves, M. A. S. & Cavalcanti, R. B. 1990. Ninhos, ovos e crescimento de filhotes de *Neothraupis fasciata*. *Ararajuba*, **1**, 91-94.
- Alves, M. A. S. & Cavalcanti, R. B. 1996. Sentinel behavior, seasonality, and the structure of bird flocks in a Brazilian savanna. *Ornitologia Neotropical*, **7**, 43-51.
- Anava, A., Kam, M., Shkolnik, A. & Degen, A.A. 2001. Does group size affect field metabolic rate of Arabian Babbler (*Turdoides squamiceps*) nestlings? *Auk*, **118**, 525-528.
- Arnold, K. E. & Owens, I. P. F. 1998. Cooperative breeding in birds: a comparative test of the life history hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **265**, 739-745.
- Arnold, K. E. & Owens, I. P. F. 1999. Cooperative breeding in birds: the role of ecology. *Behavioral Ecology*, **10**, 465-471.
- Bagno, M. A. 1998. As Aves da Estação Ecológica de Águas Emendadas. In: *Vertebrados da Estação Ecológica de Águas Emendadas: História Natural e Ecologia em um Fragmento de Cerrado do Brasil Central* (Ed. por J. Marinho-Filho, F. Rodrigues & M. Guimarães), pp. 495-528. Brasília: SEMATEC, IEMA e IBAMA.
- Bagno, M. A. & Marinho-Filho, J. 2001. A avifauna do Distrito Federal: uso de ambientes abertos e florestais e ameaças. In: *Cerrado: Caracterização e Recuperação de Matas de*

Galeria (Ed. por J. F. Ribeiro, C. E. L. Fonseca & J. C. Sousa-Silva), pp. 495-528.
Planaltina: EMBRAPA.

- Blackmore, C. J. & Heinsohn, R.** 2007. Reproductive success and helper effects in the cooperatively breeding Grey-crowned Babbler. *Journal of Zoology*, **273**, 326-332.
- Brown, J. L.** 1987. *Helping and Communal Breeding in Birds*. Ecology and Evolution. Princeton: Princeton University Press.
- Brown, J. L., Brown, E. R., Brown, S. D. & Dow, D. D.** 1982. Helpers: effects of experimental removal on reproductive success. *Science*, **215**, 421-422.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R.** 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. New York: Springer-Verlag.
- Caffrey, C.** 1999. Feeding rates and individual contributions to feeding at nests in cooperatively breeding Western American Crows. *Auk*, **116**, 836-841.
- Cockburn, A.** 1998. Evolution of helping behavior in cooperatively breeding birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **29**, 141-177.
- Cockburn, A.** 2003. Cooperative breeding in oscine passerines: does sociality inhibit speciation? *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **270**, 2207-2214.
- Cockburn, A.** 2004. Mating systems and sexual conflict. In: *Ecology and Evolution of Cooperative Breeding in Birds* (Ed. by W. D. Koenig & J. L. Dickinson), pp. 67-80. Cambridge: Cambridge University Press.
- Cockburn, A.** 2006. Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **273**, 1375-1383.
- Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos** 2007. *Listas das aves do Brasil. Versão 16/8/2007*. Disponível em www.cbro.org.br. Acesso em 16/02/2008.
- Dinsmore, S. J. & Dinsmore, J. J.** 2007. Modeling avian nest survival in program MARK. *Studies in Avian Biology*, **34**, 73-83.

- Duca, C. G. D.** 2007. *Biologia reprodutiva conservação de Neothraupis fasciata (Aves: Thraupidae) no cerrado do Brasil Central*. Tese de Doutorado, Brasília: Universidade de Brasília.
- Eguchi, K., Yamagishi, S., Asai, S., Nagata, H. & Hino, T.** 2002. Helping does not enhance reproductive success of cooperatively breeding rufous vanga in Madagascar. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 123-130.
- Emlen, S. T.** 1982. The evolution of helping. I. An ecological constraints model. *American Naturalist*, **119**, 29-39.
- Emlen, S. T. & Wrege, P. H.** 1991. Breeding biology of White-fronted Bee-eaters at Nakuru: the influence of helpers on breeder fitness. *Journal of Animal Ecology*, **60**, 309-326.
- Gaston, A. J.** 1978. The evolution of group territorial behavior and cooperative breeding. *American Naturalist*, **112**, 1091-1100.
- Hamilton, W. D.** 1964. The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, **7**, 1-16.
- Hatchwell, B. J.** 1999. Investment strategies of breeders in avian cooperative breeding systems. *American Naturalist*, **154**, 205-219.
- Hatchwell, B. J., Russell, A. F., MacColl, A. D. C., Ross, D. J. & Fowle, M. K.** 2004. Helpers increase long-term but not short-term productivity in cooperatively breeding long-tailed tits. *Behavioral Ecology*, **15**, 1-10.
- Heinsohn, R. G.** 2004. Parental care, load-lightening, and costs. In: *Ecology and Evolution of Cooperative Breeding in Birds* (Ed. by W. D. Koenig & J. L. Dickinson), pp. 67-80. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hensler, G. L. & Nichols, J. D.** 1981. The Mayfield methods of estimating nesting success: a model, estimators and simulation result. *Wilson Bulletin*, **93**, 42-53.

International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN) 2007.

2007 IUCN Red List of Threatened Species. Disponível em www.iucnredlist.org. Acesso em 02/03/08.

Johnson, E. J. & Best, L. B. 1982. Factors affecting feeding and brooding of Gray Catbird nestlings. *Auk*, **99**, 148-156.

Komdeur, J. 1994. Experimental evidence for helping and hindering by previous offspring in the cooperative-breeding Seychelles Warbler *Acrocephalus sechellensis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **34**, 175-186.

Legge, S. 2000. The effect of helpers on reproductive success in the laughing kookaburra. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 714-724.

Lingon, J. D. & Burt, D. B. 2004. Evolutionary origins. In: *Ecology and Evolution of Cooperative Breeding in Birds* (Ed. by W. D. Koenig & J. L. Dickinson), pp. 67–80. Cambridge: Cambridge University Press.

MacColl, A. D. C. & Hatchwell, B. J. 2003. Sharing of caring: nestling provisioning behaviour of long-tailed tit, *Aegithalos caudatus*, parents and helpers. *Animal Behaviour*, **66**, 955-964.

Magrath, R. D. & Yezerinac, S. M. 1997. Facultative helping does not influence reproductive success or survival in cooperatively breeding white-browed scrubwrens. *Journal of Animal Ecology*, **66**, 658-670.

Martin, T. E., Scott, J. & Menge, C. 2000. Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **267**, 2287–2293.

Mayfield, H. F. 1961. Nesting success calculated from exposure. *Wilson Bulletin*, **73**, 255-261.

Mayfield, H. F. 1975. Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bulletin*, **87**, 456-466.

- Nimer, E.** 1979. *Climatologia no Brasil*. Série Recursos Naturais e Meio Ambiente n. 4. Rio de Janeiro: IBGE, SUPREN.
- Pinheiro, J. & Bates, D.** 2000. *Mixed-effects Models in S and S-Plus*. New York: Springer-Verlag.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S. & Sarkar, D.** 2007. *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-86.
- R Development Core Team** 2007. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Disponível em www.R-project.org.
- Ribeiro, J. F. & Walter, B. M. T.** 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: *Cerrado: Ambiente e Flora* (Ed. por S. M. Sano & S. P. Almeida), pp. 89-166. Planaltina: EMBRAPA.
- Ridgely, R. S. & Tudor, G.** 1989. *The birds of South America. The oscine passerines*, v. 1. Austin: University of Texas Press.
- Rotella, J. J., Dinsmore, S. J. & Shafer, T. L.** 2004. Modeling nest-survival data: a comparison of recently developed methods that can be implemented in MARK and SAS. *Animal Biodiversity and Conservation*, **27**, 187-205.
- Russell, E. M.** 1989. Cooperative breeding – a Gondwanan perspective. *Emu*, **89**, 61-62.
- Russell, A. F., Langmore, N. E., Cockburn, A., Astheimer, L.B. & Kilner, R. M.** 2007. Reduced egg investment can conceal helper effects in cooperatively breeding birds. *Science*, **317**, 941-944.
- Shy, M. M.** 1982. Interspecific feeding among birds: a review. *Journal of Field Ornithology*, **53**, 370-393.
- Sick, H.** 1997. *Ornitologia Brasileira*. Rio de Janeiro: Nova Fronteira.
- Silva Jr., M. C. & Felfili, J. M.** 1996. *A Vegetação da Estação Ecológica de Águas Emendadas*. Brasília: SEMATEC, IEMA.

- Skutch, A. F.** 1935. Helpers at the nest. *Auk*, **52**, 257-273.
- Skutch, A.F.** 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis*, **91**, 430-455.
- Skutch, A. F.** 1961. Helpers among birds. *Condor*, **63**, 198-226.
- Smith, J. N. M.** 1990. Summary. In: *Cooperative Breeding in Birds: Long-Term Studies of Ecology and Behavior* (Ed. por P. B. Stacey & W. D. Koenig), pp. 593-611. Cambridge: Cambridge University Press.
- Stacey, P. B. & Koenig, W. D.** 1990. *Cooperative Breeding in Birds: Long-Term Studies of Ecology and Behavior*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Stutchbury, B. J. M. & Morton, E. S.** 2001. *Behavioral Ecology of Tropical Birds*, San Diego: Academic Press.
- Traylor, J. J., Alisaukas, R. T. & Kehoe, F. P.** 2004. Nesting ecology of White-winged Scoters (*Melanitta fusca deglandi*) at redberry lake, Saskatchewan. *Auk*, **121**, 950–962.
- Valencia, J., De La Cruz, C., Carranza, J. & Mateos, C.** 2006. Parents increase their parental effort when aided by helpers in a cooperatively breeding bird. *Animal Behaviour*, **71**, 1021-1028.
- Walsh, H.** 1978. Food of nestling Purple Martins. *Wilson Bulletin*, **90**, 248-260.
- Wilkinson, R. & Brown, A. E.** 1984. Effects of helpers on the feeding rates of nestlings in the Chestnut-bellied Starling *Spreo pulcher*. *Journal of Animal Ecology*, **53**, 301-310.
- Winkler, D. W.** 2001. Nests, eggs, and young: Breeding biology of birds, p. 8.1-8.152. In: *Handbook of Bird Biology* (Ed. por S. Podulka, R. Rohrbaugh Jr. & R. Bonney), pp 8.1-8.152. New York: Princeton University Press.
- White, G. C. & Burnham, K. P.** 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, **46**, S120-S139.

Wolfenden, G. E. & Fitzpatrick, J. W. 1984. *The Florida Scrub Jay: Demography of a Cooperative-Breeding Bird*. Princeton: Princeton University Press.

Zar, J.L. 1999. *Biostatistical analysis*, 4^a ed. Englewood Cliffs: Prentice Hall.

Anexo 1. Composição dos grupos de *Neothraupis fasciata* formados por pares reprodutores associados ou não a ajudantes de ninho na Estação Ecológica de Águas Emendadas, DF, entre agosto e dezembro de 2006 e 2007.

Grupo	2006					2007			
	Par reprodutor		Ajudante			Par reprodutor		Ajudante	
	M	F	M	J	I	M	F	M	J
1	1	1	-	1	-	1 ^a	1 ^a	1 ^{a,c}	-
2	1	1	-	-	-	1	1 ^a	-	1
3	1	1	-	-	-	1 ^a	1 ^a	1 ^d	-
4	1	1	-	-	-	1 ^a	1 ^a	-	-
5	1	1	-	1	-				
6	1	1	-	1	-				
7	1	1	-	1	-				
8	1	1	-	1	-				
9	1	1	-	-	1				
10	1	1	1	-	-				
11	1	1	1	-	-				
12	1	1	1, 1 ^b	1	-				
13						1	1	-	1
14						1	1	1 ^b	-
15						1	1	1	-
16						1	1	2	-

M: macho

F: fêmea

J: jovem

I: sexo e idade indeterminados

^a indivíduos encontrados no mesmo grupo em 2006

^b indivíduo encontrado como ajudante em um grupo em 2006 e em outro grupo em 2007

^c indivíduo era jovem em 2006

^d subadulto