



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”



Instituto de Biociências de Botucatu
Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia)

Vocalização dos cuidadores de ninho e os riscos de sobrevivência da prole em *Malurus lamberti*

Aluno: Rafael Gustavo Capinzaiki Ottonicar
Orientador: Reginaldo José Donatelli
Co-orientador: Derrick James Thrasher

Botucatu - SP
2021

RAFAEL GUSTAVO CAPINZAIKI OTTONICAR

VOCALIZAÇÃO DOS CUIDADORES DE NINHO E OS RISCOS DE SOBREVIVÊNCIA DA
PROLE EM *MALURUS LAMBERTI*

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências de Botucatu, da Universidade Estadual
Paulista (UNESP), para a obtenção do título de
Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia).

Orientador: Prof. Dr. Reginaldo José Donatelli.

Co-orientador: Derrick James Thrasher (phD).

Botucatu - SP

2021

O91v

Otonicar, Rafael Gustavo Capinzaiki

Vocalização dos cuidadores de ninho e os riscos de sobrevivência da prole em *Malurus lamberti* / Rafael Gustavo Capinzaiki Otonicar. -- Botucatu, 2021
34 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Botucatu

Orientador: Reginaldo José Donatelli

Coorientador: Derrick James Thrasher

1. Ornitologia. 2. Som produzido por animais. 3. Animais Comportamento. 4. Animais Comportamento paternal. 5. Animais Comportamento altruísta. I. Título.

OTTONICAR, Rafael Gustavo Capinzaiki. **Vocalização dos cuidadores de ninho e os riscos de sobrevivência da prole em *Malurus lamberti***. 2021. 34 f. Dissertação (Mestrado Acadêmico em Zoologia). Universidade Estadual Paulista (UNESP). Instituto de Biociências, Botucatu, 2021.

RESUMO

A comunicação vocal está presente por toda a vida de uma ave, especialmente durante a reprodução. Neste período aves podem empregar a voz para atração de parceiros sexuais, demarcação de territórios, alerta sobre a presença de predadores e troca de informações com os filhotes. Este fenômeno se torna ainda mais proeminente em espécies que se reproduzem cooperativamente, dado que organização e sincronia são necessárias quando mais de dois adultos cuidam de um ninho, e a voz é utilizada como mediador dessa cooperatividade. Mas essa estratégia tem um preço: a comunicação vocal pode aumentar o risco de predação, indicando ao potencial predador a origem da fonte sonora. Estudos abordando essa temática têm geralmente considerado a vocalização dos filhotes, mas não dos adultos, no contexto da criação da prole. Com isso, a proposta do presente trabalho foi avaliar se em *Malurus lamberti* há relação entre o índice de vocalização dos cuidadores cooperativos e o risco de predação de ninhos. Foi constatado que a vocalização dos adultos não afeta diretamente o risco de predação dos ninhegos, mas, ao contrário, é um elemento que pode estar sendo afetado pelo risco de predação. Adultos de ninhos predados produziram mais vocalizações por visita do que ninhos não-predados, mas esse dado aparenta ser uma decorrência do elevado tempo de permanência desses adultos em cada visita que, por sua vez, pode ser um bom indicador do índice de predação de ninhos.

Palavras-chave: *Malurus lamberti*, cuidado parental, vocalização.

OTTONICAR, Rafael Gustavo Capinzaiki. **Caring adults vocalization and offspring survival in *Malurus lamberti***. 2021. 34 p. Dissertation (Masters Degree in Zoology). São Paulo State University (UNESP). Biosciences Institute, Botucatu, 2021.

ABSTRACT

Communication through sound is constant throughout the life of a bird, especially in breeding season when they use vocalizations to attract sexual partners, establish the boundaries of territories, alert of the presence of predators and assess nestling condition. This phenomenon becomes even more prominent in species that reproduce cooperatively, since organization and synchronization are necessary when more than two adults take care of a nest, and the voice is used as a mediator of this behavior. But this strategy has a cost: sound emission can increase adults and nest predation risk. Studies addressing this aspect have generally considered the vocalization produced by the young inside the nest, but not by the adults, in the context of caring for the offspring. The purpose of this study was, therefore, to identify the coexistent relationship between the degree of vocalization of adults of reproductive groups of the cooperatively breeding bird *Malurus lamberti*, and features of parental care such as length of permanence in the nest and rate of visits. Ultimately, we intended to evaluate the effects of this relationship on nest predation risk. We found that parental vocalizations do not affect nest predation risk. It is however, affected by predation risk. Depredated nests caring adults produced higher vocalization rates per visit in comparison to successful nests, which appears to be an outcome of the increased nest permanence time. This alone could be an indicator for nest predation risk.

Keywords: *Malurus lamberti*, parental care, vocalization.

SUMÁRIO

LISTA DE DEFINIÇÕES SIMPLIFICADAS-----	5
1 INTRODUÇÃO E JUSTIFICATIVA-----	6
1.1 Objetivo -----	9
2.1 Descrição da espécie-modelo-----	9
2.2 Descrição dos grupos de estudo -----	11
2.3 Amostragem -----	13
2.4 Análise dos resultados-----	15
3.1 Índice de vocalização -----	16
3.2 Taxa de atendimento-----	16
3.2.1 Taxa de provisão -----	20
4 DISCUSSÃO -----	23
5 CONCLUSÃO-----	26
6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS-----	27

LISTA DE DEFINIÇÕES SIMPLIFICADAS

Reprodução cooperativa: estratégia reprodutiva na qual mais de dois adultos cuidam dos filhotes de um ou mais ninhos.

Adultos auxiliares: adultos cuidadores de proles não sendo, assumidamente, seus progenitores.

Grupo reprodutivo: conjunto de adultos que cuidam de um ninho em particular.

Risco de predação: probabilidade de um indivíduo ou ninho sofrer predação.

Atendimento: evento no qual um adulto visita um ninho.

Provisão: evento no qual um adulto alimenta um filhote. Ocorre dentro de um evento de atendimento.

Ninhegos: filhotes de aves que se encontram dentro de ninhos e que, devido à imaturidade, são incapazes de voar, dependendo exclusivamente dos adultos para alimentação.

Altricial: espécie cujos filhotes recém-eclodidos são geralmente desprovidos de penas e inteiramente dependentes dos adultos para se alimentar ou termorregular, permanecendo assim no ninho por um determinado período.

Precocial: espécie cujos filhotes eclodem já emplumados e capazes de deixar o ninho poucas horas após a eclosão. Podem ou não depender dos adultos para alimentar-se.

Parasitismo de ninhos: comportamento de transferir o cuidado da prole biológica para outros indivíduos, comumente de outras espécies.

Vocalização: ato de produzir ondas sonoras por órgãos fonadores, no caso das aves, pela siringe.

Espécie socialmente monogâmica: espécie cujo sistema de acasalamento envolve um mesmo casal, por pelo menos uma estação reprodutiva.

Poligamia: sistema de acasalamento no qual um indivíduo copula com mais de um par reprodutivo, subdividido em **poliginia** (um macho que se acasala com várias fêmeas) e **poliandria** (uma fêmea que se acasala com vários machos).

1 INTRODUÇÃO E JUSTIFICATIVA

O ciclo de vida das aves é geralmente descrito como uniforme quando comparado à outros animais, ainda que diversos aspectos dele sejam altamente variáveis entre as espécies (BENNET; OWENS, 2002). Dentre esses aspectos pode-se destacar os sistemas de acasalamento, que são definidos como as escolhas reprodutivas de cada espécie baseadas nos interesses de cada sexo e influenciadas pelas condições ambientais (WITTENBERGER; TILSON, 1980). De acordo com Gill (2007), os sistemas de acasalamento são um dos principais fatores dentro da reprodução de aves, e pode variar desde breves encontros sexuais até associações mútuas permanentes.

Sendo um momento crucial do ciclo de vida das aves (TOWNSEND et al., 2006), a reprodução impõe o equilíbrio entre demandas energéticas conflitantes: a produção de descendentes viáveis e a sobrevivência (BENNETT; OWENS, 2002). Algumas das estratégias exibidas pelas aves para contornar esse desafio incluem: produção de filhotes precociais (ou nidífugos), parasitismo de ninhos ou o compartilhamento das tarefas parentais (GILL, 2007). Esta última estratégia pode ser empregada apenas pelo casal reprodutor ou por mais indivíduos, compreendendo a reprodução cooperativa, definida como sendo a situação na qual mais de um casal de adultos exibem comportamento parental à um ninho ou conjunto de ninhos (JENNIONS; MACDONALD, 1994).

A reprodução cooperativa em aves é geralmente retratada como a consequência de duas decisões feitas por aves jovens (BROWN, 1987; EMLEN et al., 1991): (i) adiar a dispersão e permanecer no território de seus pais, mesmo após atingir a maturidade reprodutiva e (ii) auxiliar os pais a criar uma ou mais ninhadas subsequentes (HEINSOHN; COCKBURN, 1994). Essas decisões estão relacionadas à saturação de territórios (EMLEN, 1982) e ao grau de parentesco dos organismos (WRIGHT et al., 2010). Neste contexto, esses indivíduos são chamados de machos ou fêmeas auxiliares, e a totalidade de aves cuidando de um mesmo ninho recebe o nome de grupo reprodutivo. Uma das formas pelas quais essa

cooperação acontece é por meio da observação que cada membro do grupo realiza sobre os demais membros e, assim, eles podem ajustar o próprio esforço dedicado à cuidar da prole de acordo com: (a) o número de indivíduos cuidadores (SAVAGE et al., 2015) ou (b) o empenho dedicado pelos demais membros do grupo (WRIGHT, 1998). O aumento ou diminuição do investimento energético individual conforme necessário é denominado “efeito compensatório” (HATCHWELL, 1999). Esse efeito proporciona, em última instância, maior tempo disponível para cada indivíduo adulto cuidar de si (MACLEOD; BROUWER, 2018).

A formação de grupos reprodutivos em animais está também relacionada ao risco de predação imposto pelo habitat onde uma população se encontra (GROENEWOUD et al., 2016). Segundo Samia e colaboradores (2015), quanto maior o número de indivíduos em um grupo, menor risco de predação seus integrantes sofrem. Em aves, o risco de predação de uma espécie em particular promove efeitos modeladores em uma série de atributos ecológicos (MCCABE; OLSEN, 2015; MARTÍNEZ et al., 2016) e comportamentais (SAMIA et al., 2015; GROENEWOUD et al., 2016) e, dentre eles, destaca-se a atividade reprodutiva (EGGERS et al., 2006; FONTAINE; MARTIN, 2006; DILLON; CONWAY, 2018). Um dos exemplos disso é a modificação do tempo de permanência no ninho por adultos e da frequência com que eles atendem seus filhotes (MATYSIOKOVA; REMEŠ, 2018), uma vez que a elevada atividade parental é chamariz para predadores visualmente orientados (SCHAAF et al., 2018). Adicionalmente, o risco de predação de ninhos está associado, entre outros fatores, ao grau de vocalização dos filhotes em seu interior (HAFF; MAGRATH, 2011), sendo que este comportamento também modela a frequência de visita dos adultos (MACLEOD; BROUWER, 2018). Com efeito, predação de ninhos é a maior causa de insucesso reprodutivo de aves, sendo responsável por cerca de 80% das perdas de ninhos nas espécies de pequeno porte (RICKLEFS, 1969). Os adultos têm, portanto, de equilibrar as taxas de visita de forma a suprir as necessidades dos juvenis, mas sem atrair a atenção dos predadores (MAGRATH et al., 2010). De fato, a maioria dos estudos que tratam sobre o risco de predação de ninhos e vocalização enfatiza os chamados dos ninhegos ao invés dos adultos. (MAGRATH et al.,

2010). Por meio de um experimento, Krams (2001) verificou que chamados emitidos por adultos também podem aumentar a incidência de predação de adultos em chapins-de-roupa (*Lophophanes cristatus*), porém esse estudo foi realizado durante a época não reprodutiva. De modo geral, essa abordagem é pouco recorrente dentro dessa temática (MAGRATH et al., 2010).

Vocalizações são, porém, uma das principais formas de comunicação entre pais e filhotes. A requisição de alimento por filhotes é percebida pelos adultos cuidadores por meio de emissões vocais (do inglês, “begging calls” GILL, 2007), as quais influenciam a regularidade com que os adultos alimentam os filhotes (MACLEOD; BROUWER, 2018). Este comportamento é típico de passeriformes altriciais, cuja prole permanece no ninho por até 30 dias (dependendo da espécie), onde é alimentada e protegida até que adquira condições físicas para voar (MARLER; SLABBEKOORN, 2004). Aves adultas, por sua vez, também vocalizam para se comunicar com os juvenis. É por meio desse canal de comunicação que os pais localizam seus filhotes, além de informar-lhes que estão próximos para que possam se preparar para receber o alimento (MARLER; SLABBEKOORN, 2004).

A comunicação vocal também é essencial nas espécies cujo sistema de acasalamento é poligâmico e promíscuo, tendo em vista a necessidade dos indivíduos de reconhecer os diferentes parceiros reprodutivos (ROWLEY; RUSSEL, 2007). Semelhantemente, esse comportamento reflete no processo de cuidado parental, uma vez que os adultos vocalizam durante a incubação e alimentação dos filhotes. Nessas circunstâncias, as aves produzem vocalizações de baixa amplitude sonora direcionadas a membros do grupo fisicamente próximos - o “chamado de contato”, cuja natureza e contexto são pouco conhecidos para muitas espécies (ROWLEY; RUSSEL, 2007).

A maioria dos estudos que tratam da comunicação vocal de aves levam em conta o papel das vocalizações em situações como: a presença de predadores (GREIG; WEBSTER, 2014; GREIG; PRUETT-JONES, 2010), a atividade sexual (CARDOSO; HU, 2011; GREIG et al., 2013) e a defesa do território (COONEY; COCKBURN, 1995; HALL; PETERS, 2008;

COLOMBELLI-NÉGREL, 2016). Além disso, pesquisas tratando de produções vocais em aves enquanto no ninho têm os filhotes como centro da investigação (LEONARD; HORN, 2001; MATHEVON; CHARRIER, 2004; HASKELL, 1994; ROULIN, 2001). Entretanto, estudos que abordam vocalizações de aves adultas no contexto da criação da prole são escassos, ainda que o conhecimento de tais aspectos reprodutivos das aves seja de particular interesse para o entendimento da história evolutiva dentro desta classe (BOYCE, 1992). Tornam-se, assim, necessários estudos que avaliem os efeitos das vocalizações dos adultos sobre o risco de predação de filhotes.

1.1 Objetivo

O intuito do presente estudo foi avaliar se o índice de vocalização de adultos cuidadores prediz risco de predação de juvenis de *Malurus lamberti* durante o período reprodutivo.

2 MATERIAL E MÉTODO

2.1 Descrição da espécie-modelo

Malurus lamberti (VIGOR; HORSFIELD, 1827) é uma espécie de ave pertencente à família Maluridae, endêmica à Austrália e que habita vegetação arbustiva densa de até 2m de altura, bem como conglomerados de gramíneas tipicamente dos gêneros *Triodia* e *Plectrachne*. Distribui-se desde a costa central leste de Queensland até o litoral sul de New South Wales (PIZZEY; KNIGHT, 2012) (Figuras 1.1 e 1.2). Alimenta-se principalmente de insetos e aracnídeos, os quais são utilizados também na alimentação dos filhotes, e sementes em menor proporção. Forrageia geralmente em pares ou em grupos, capturando alimento dos arbustos e em áreas abertas (ROWLEY; RUSSEL, 2007). Se reproduz de julho a dezembro, sendo socialmente monogâmica porém com a ocorrência facultativa de cópula extra-par, praticada por ambos sexos (ALCOCK, 2011). Assim, a monogamia social pode coexistir com poligamia feminina (poliandria), como presente na espécie estudada. Os ninhos são abobadados e



Figura 1.1. Fotografia de casal de *Malurus lamberti* (imagem por Ken Jones). Macho à direita.



Figura 1.2. Mapa da distribuição da espécie (The IUCN Red List of Threatened Species 2017).

cavitários, construídos exclusivamente pela fêmea e geralmente posicionados nos arbustos em alturas baixas. Cada fêmea põe de 2 a 4 ovos por ninhada, e tanto macho quanto fêmea

participam na criação da prole (PIZZEY; KNIGHT, 2012; ROWLEY; RUSSEL, 2007). Indivíduos adultos medem de 11,5 a 14,5 cm e chegam a viver por mais de dez anos, formando grupos sociais com forte territorialismo e mantendo áreas de até 200 m² sob seu domínio por anos a fio (PERRINS; MIDDLETON, 1985; ROWLEY; RUSSEL, 2007).

Dentre todas as aves, as inseridas no gênero *Malurus* destacam-se por exibir reprodução cooperativa frequente, porém facultativa (COCKBURN, 2006). Além disso, fêmeas de *M. lamberti*, assim como os 7% das outras aves altriciais (GILL, 1990), praticam cópula extra-par e apresentam extrema seletividade sexual que, juntamente com a relativa facilidade de ser estudada, torna a espécie um excelente modelo para o estudo de seleção interssexual em aves (COCKBURN et al., 2013).

2.2 Descrição dos grupos de estudo

Os grupos sociais de *M. lamberti* utilizados neste estudo eram habitantes de áreas povoadas por arbustos baixos, tipicamente *Lantana* sp., às margens do lago Samsonvale, em Brisbane, capital de Queensland, Austrália (Figura 2). A cidade está situada na costa leste do continente, entre 27° 26' 57"S e 153° 01' 53"E, com uma elevação aproximada de 29m, e apresenta clima Cfa de acordo com a classificação de Köpen (CLIMATE-DATA.ORG, 2016). Durante a estação reprodutiva de *M. lamberti* (julho-dezembro) (ROWLEY; RUSSEL, 2007), a pluviosidade média é de 104mm e a temperatura média, de 22,2 °C (CLIMATE-DATA.ORG, 2016).

Os estudos sobre os grupos sociais de *M. lamberti* especificados neste trabalho tiveram início em 2014 pela iniciativa de pesquisadores vinculados à Universidade Cornell da cidade de Ithaca, NY, Estados Unidos. A partir disso, gerou-se uma base de dados de arquivos audiovisuais dos quais informações acerca do comportamento da espécie foram obtidas e utilizadas para pesquisa. Todos os materiais utilizados no presente estudo são propriedade do Cornell Lab of Ornithology (Cornell University, Ithaca NY), sob licença e autorização de Dr. Michael Webster (Macaulay Library Director). Eles foram adquiridos pelo autor desse trabalho

por meio de estágio acadêmico voluntário realizado na Universidade Cornell entre maio e agosto de 2016, durante o programa de graduação sanduíche financiado pela CAPES (Ciências sem Fronteiras, agosto 2015 - agosto 2016).

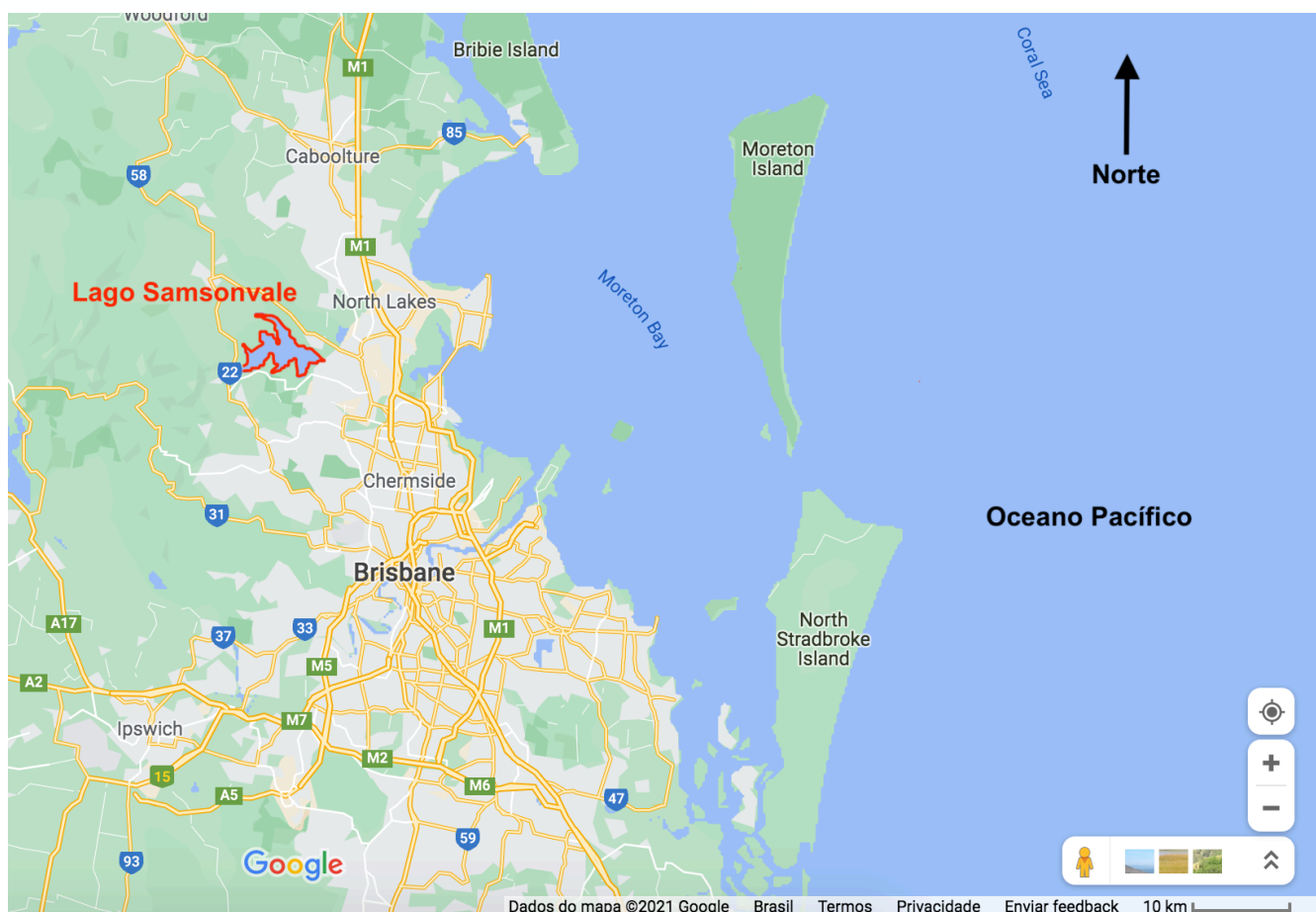


Figura 2. Imagem de satélite destacando em vermelho a área de estudo, às margens do lago Samsonvale (Google Maps).

A maior parte dos indivíduos da população estudada foi, na estação reprodutiva anterior (2014), marcada com uma combinação única de anilhas coloridas para posterior identificação individual (Figura 3). A partir de observações diárias das atividades dessas aves, os grupos sociais foram identificados. Características reprodutivas foram mensuradas e registradas em uma base de dados contendo informações como: composição individual de cada grupo, grau de parentesco entre os indivíduos, idade dos componentes dos grupos, quantidade de ninhos construídos por par reprodutivo e destino de cada ninho (se foi predado, parasitado, abandonado, bem-sucedido ou indeterminado); além disso, também foram registrados o número de descendentes produzidos, o comprimento dos tarsos e o peso dos filhotes como



Figura 3. Exemplo de indivíduos com anilhas coloridas para identificação individual (foto por Derrick Thrasher).

medida de tamanho corporal. Define-se ninho predado aquele que apresentou indícios de atividade predatória (desaparecimento precoce dos ninhegos com deslocamentos e deformidades nos ninhos, rastros de sangue ou predação registrada por câmera); ninho bem-sucedido aquele cujos filhotes, anilhados e com mais de 10 dias, foram observados fora do ninho alcançando voo. Ninhos com predação parcial (no qual apenas parte dos ninhegos foram devorados) não foram registrados.

2.3 Amostragem

Durante as estações reprodutivas de 2014 e 2015 (de setembro a dezembro), câmeras Sony Handycams (modelo HDR-CX405) foram instaladas em frente a 51 e 83 ninhos, respectivamente, dos grupos reprodutivos de *M. lamberti*, previamente anilhados, por um, dois ou três dias não-consecutivos a partir da eclosão dos ovos (usualmente o segundo, sexto e décimo dia). Nos períodos da manhã de cada dia (entre 05 e 08h), as câmeras eram manualmente posicionadas já ligadas a uma distância padronizada de cinco metros dos ninhos, onde permaneciam gravando por duas horas ininterruptamente, de modo que os cinco minutos iniciais e finais de cada gravação foram desprezados da análise, a fim de desconsiderar os

períodos de perturbação pela presença dos técnicos. Em cada um dos dias, realizaram-se gravações de vídeo de, aproximadamente, duas horas de duração cada, totalizando cerca de 700 horas de gravação. A variação no número de dias de gravação é decorrente de fatores como predação ou abandono durante a amostragem. De maneira comum para a espécie, os ninhos encontravam-se bem próximos ao solo, o que simplificou a instalação das câmeras. Para o registro das vocalizações, não foram utilizados microfones individuais além daqueles embutidos nas próprias câmeras. É importante ressaltar também que o foco das câmeras foi configurado para restringir o campo de visão para o ninho apenas, impossibilitando a captura de comportamentos das aves que não estivessem dentro ou imediatamente próximas aos ninhos (distância aproximada: 30 - 40cm). Além disso, foi considerada uma distância de 7 metros para o alcance de captura de sons a partir do local das câmeras.

Do total de ninhos considerados, 35 dos que foram bem-sucedidos (total de 210 horas de registro) e 22 dos que sofreram predação (total de 86 horas de registro) apresentaram condições para as análises (ou seja, não havia nenhuma obstrução do campo de visão ou ruído que impedisse o registro das vocalizações), por meio das quais os diversos comportamentos da espécie, bem como as emissões de sinais vocais por indivíduos adultos enquanto ativos próximos ao ninho, foram registrados utilizando-se o Behavioral Observation Research Interactive Software (BORIS, v. 3.60, FRIARD; GAMBA, 2016). O uso de vídeos para análise do comportamento animal é amplamente difundido no ramo da etologia (ANDERSON; PERONA, 2014).

A análise dos vídeos foi dividida em duas etapas: 1ª - determinação dos períodos de atividade das aves e codificação dos comportamentos (ou seja, evento: atendimento, provisão, incubação, remoção do saco fecal, defesa contra intrusos e tremulação de asas); 2ª - registro, expresso em segundos, da duração das vocalizações emitidas apenas pelos adultos durante os períodos de atividade. Tais registros envolveram dez segundos antes do início do evento, estendendo-se até o final da emissão vocal. Foram consideradas vocalizações distintas apenas aquelas com intervalo maior que um segundo entre uma e outra.

2.4 Análise dos resultados

A análise do risco de predação proposta no objetivo foi realizada observando-se as variáveis ocorridas nos ninhos predados e comparando-as com os ninhos não-predados, tais como a frequência de visitas, a duração média de cada visita e a duração das emissões vocais (total e relativa). A frequência e duração das visitas parentais no ninho foram analisadas em função da comunicação vocal parental, quantitativamente. É importante ressaltar que os chamados emitidos pelos filhotes não foram considerados no presente trabalho. Os valores absolutos de duração das vocalizações emitidas por cada grupo reprodutivo, em segundos, foram utilizados para ordenar os ninhos em categorias vocais para algumas das análises. Foram aplicados testes t de Student para avaliação das diferenças entre valores médios de variáveis dos ninhos predados e bem-sucedidos (GOTELLI, 2004). Para todos os testes estatísticos foi utilizado o programa PAST (Paleontological Statistics Software). Definem-se: provisão - ato de um adulto alimentar o filhote; atendimento - o tempo despendido por um adulto em um ninho; adulto cuidador - membro adulto do grupo reprodutivo que visita o ninho para limpá-lo, alimentar os filhotes, aquecê-los, remover saco fecal ou outras atividades; auxiliares - adultos presentes no grupo reprodutivo que não são, assumidamente, os parentais da prole; ninhos bem-sucedidos: ninhos cujos filhotes cresceram o suficiente para abandoná-lo. Para os dados utilizados para as análises não descartou-se a hipótese de terem uma distribuição normal, de acordo com o teste de normalidade Shapiro-Wilk ($p > 0,05$) (SHAPIRO; WILK, 1965). Os resultados foram apresentados com os valores do teste (t), graus de liberdade (df) e índice de confiança (p).

3 RESULTADOS

3.1 Índice de vocalização

O índice de vocalização refere-se à quantidade, em segundos, de emissões vocais produzidas pelo conjunto de adultos cuidadores de um ninho, a qual apresentou ampla variação. Dentre os ninhos predados, o menor índice de vocalização foi 72% inferior ao ninho bem-sucedido com o menor índice de vocalização. Semelhantemente, o ninho predado com o maior índice de vocalização teve 35% menos emissões vocais que o ninho bem sucedido com o maior índice de vocalização. Entretanto, não houve diferença estatística significativa entre a vocalização total dos ninhos predados em relação aos ninhos bem-sucedidos ($p > 0,05$). Visto que os ninhos predados tiveram, em média, menor tempo de amostragem que os ninhos bem-sucedidos, considerou-se avaliar a vocalização em relação a outros parâmetros, como vocalização por visita ao ninho (evento de atendimento) ou vocalização por dia de gravação.

Foi constatada diferença estatisticamente significativa entre as vocalizações por evento de atendimento ($t = 4,9$; $df = 21$; $p < 0,05$). Os adultos de ninhos predados vocalizaram, em média, 10 segundos a mais em cada visita do que os adultos de ninhos não predados (Figura 4).

O índice de vocalização diário também foi estatisticamente diferente entre os dois grupos de ninhos ($t = 2,2$; $df = 21$; $p < 0,05$), tendo os ninhos predados produzido em média 79% mais vocalizações por dia (Figura 5).

3.2 Taxa de atendimento

A taxa de atendimento refere-se ao número de vezes em que cada adulto cuidador visitou o ninho de seu grupo reprodutivo, independentemente do objetivo da visita (alimentar, remover saco fecal, aquecer os filhotes, limpar o ninho, observar). O número total de visitas realizadas por adultos de ninhos predados foi 64% inferior ao de adultos de ninhos não-predados (Figura 6). Dado que o tempo de amostragem dos ninhos predados foi

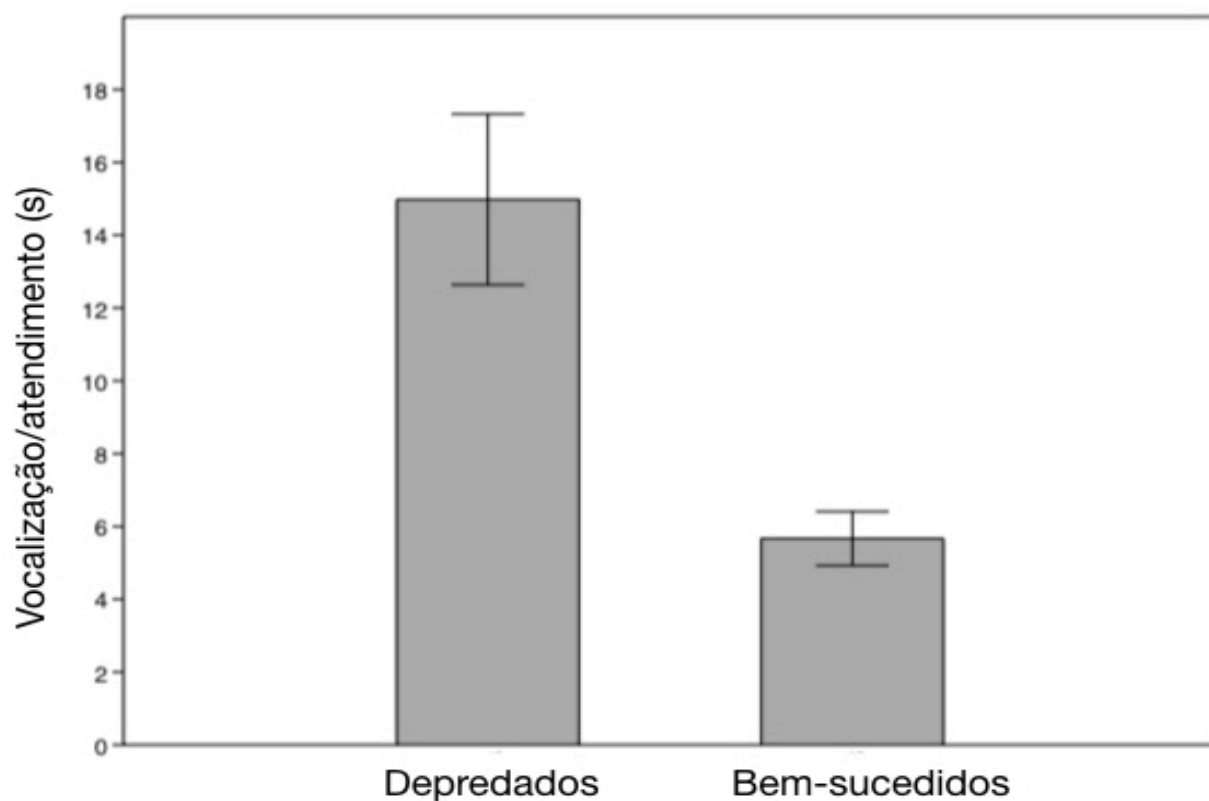


Figura 4. Índice de vocalização por atendimento dos ninhos predados e dos ninhos bem-sucedidos ($t = 4,9$; $df = 21$; $p < 0,05$). A figura mostra duração das vocalizações em segundos $\pm$ erro padrão.

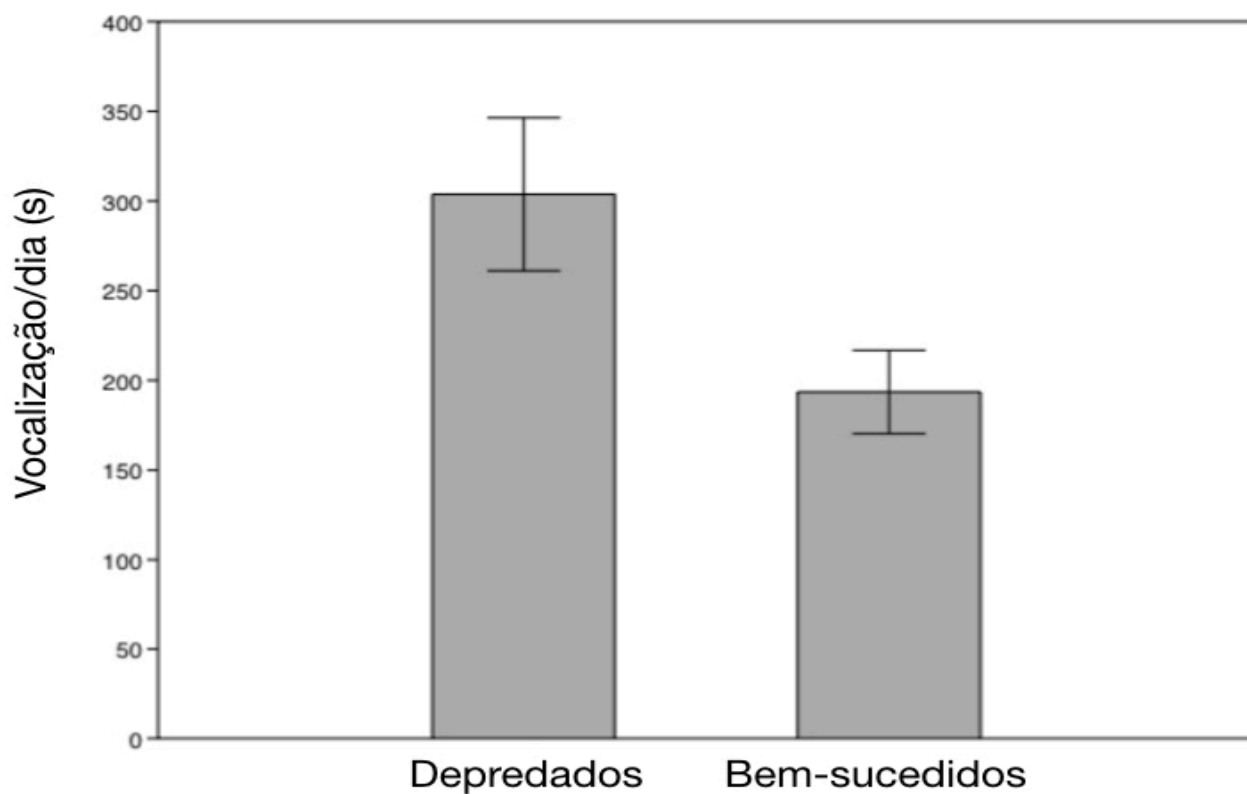


Figura 5. Índice de vocalização diária dos ninhos predados e dos ninhos bem-sucedidos ($t = 2,2$; $df = 21$; $p < 0,05$). A figura mostra duração das vocalizações em segundos $\pm$ erro padrão.

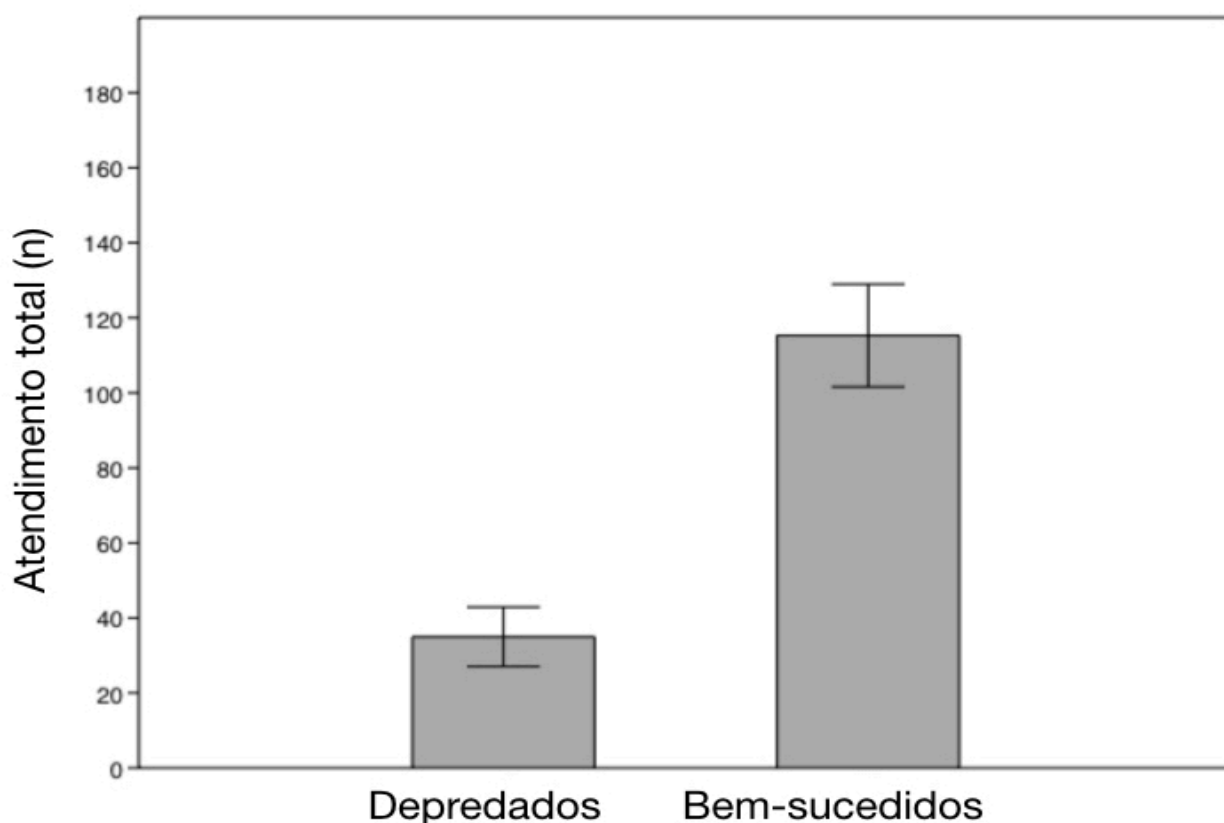


Figura 6. Número total de atendimentos aos ninhos predados e aos ninhos bem-sucedidos ($t = 5,2$; $df = 21$; $p < 0,05$). A figura mostra número total de visitas $\pm$ erro padrão.

substancialmente inferior, tornou-se necessário avaliar essa variável em relação à outras, como a seguir.

A taxa de atendimento médio (tempo médio gasto por um adulto no ninho em cada evento de atendimento) também apresentou diferença. Adultos de ninhos predados gastaram, em cada visita, um tempo médio cerca de três vezes maior que adultos de ninhos bem-sucedidos ($t = 2,1$; $df = 21$; $p < 0,05$, Figura 7).

A taxa de atendimento por dia de amostragem também apresentou variação entre os grupos. Os adultos de ninhos predados gastaram um tempo 50% inferior aos adultos de ninhos bem-sucedidos em visitas diárias (Figura 8).

Não houve, entretanto, diferença estatisticamente significativa entre atendimento médio (tempo médio gasto no ninho em cada evento de atendimento) dos ninhos com baixo grau de vocalização (vocalização total entre 22,6s - 326,6s) e dos ninhos com alto grau de vocalização (vocalização total entre 331,6s - 1831,8s) ($p > 0,05$). Para essa análise foram utilizados ninhos

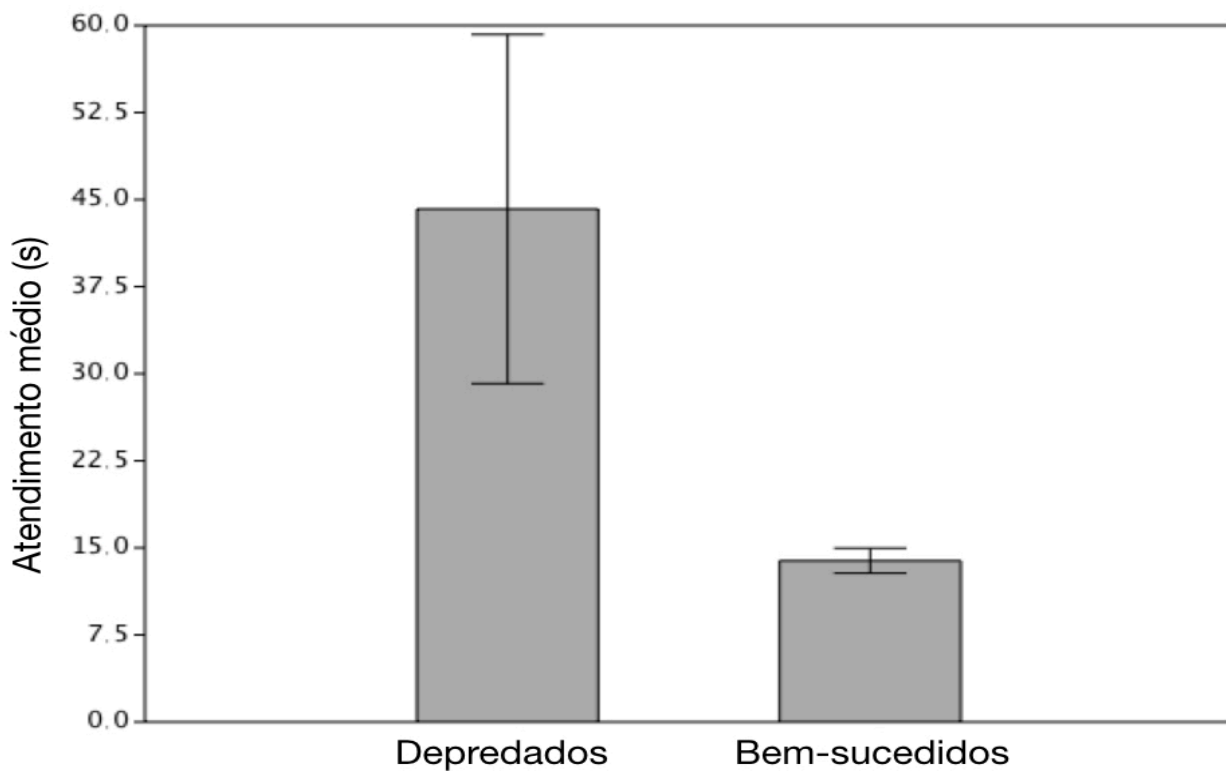


Figura 7. Duração média dos atendimentos dos ninhos predados e dos ninhos bem-sucedidos ($t = 2,1$; $df = 21$; $p < 0,05$). A figura mostra duração média das visitas em segundos $\pm$ erro padrão.

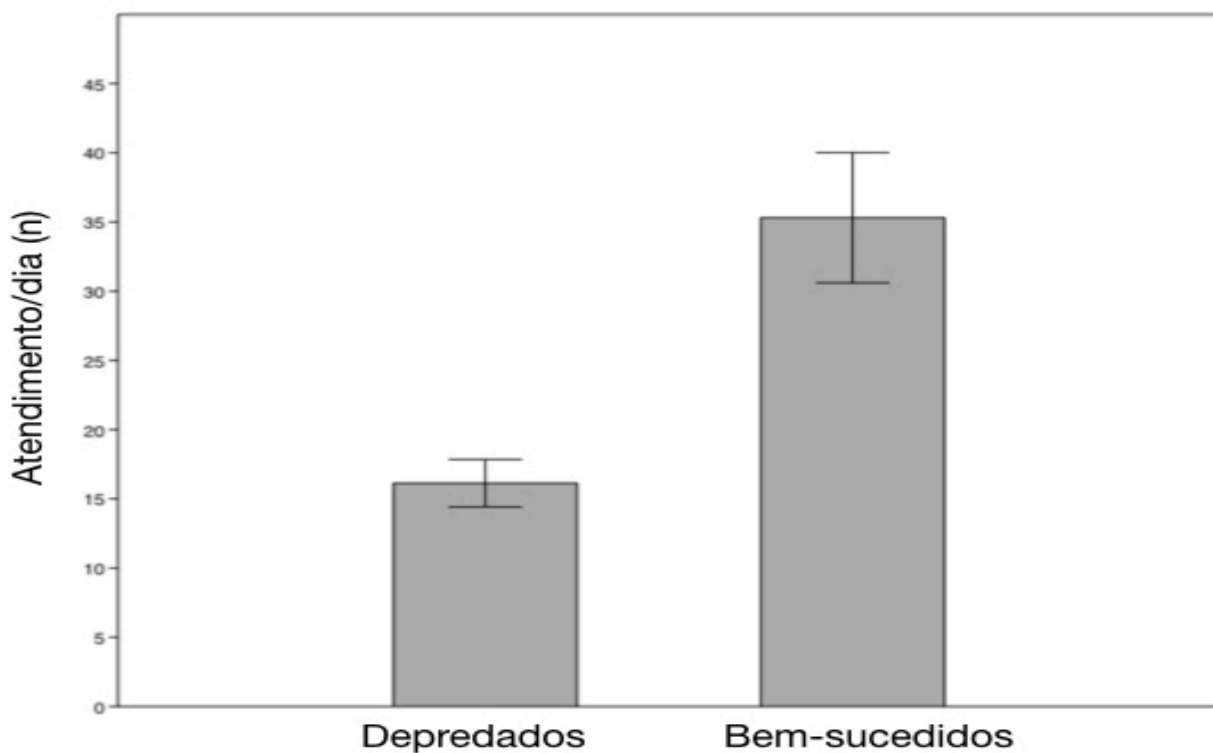


Figura 8. Número de atendimentos por dia dos ninhos predados e dos ninhos bem-sucedidos ($t = 3,8$; $df = 21$; $p < 0,05$). A figura mostra número de visitas/dia $\pm$ erro padrão.

predados e bem-sucedidos sem distinção, com o intuito de observar se o índice de vocalização possuía correlação com a medida.

3.2.1 Taxa de provisão

A taxa de provisão se refere ao número de vezes em que os adultos cuidadores de um ninhos trouxeram alimento (insetos) para os filhotes, e está inclusa na taxa de atendimento, pois um evento de provisão só pode ocorrer dentro de um evento de atendimento. Esse valor pode ser expresso em números absolutos ou em relação à algum outro parâmetro de interesse. Por exemplo, o número total de provisões dos ninhos predados foi 67% inferior ao dos ninhos bem-sucedidos. A taxa de provisão diária também foi inferior para os ninhos predados: 50% menos provisões por dia que os ninhos bem-sucedidos (Figura 9).

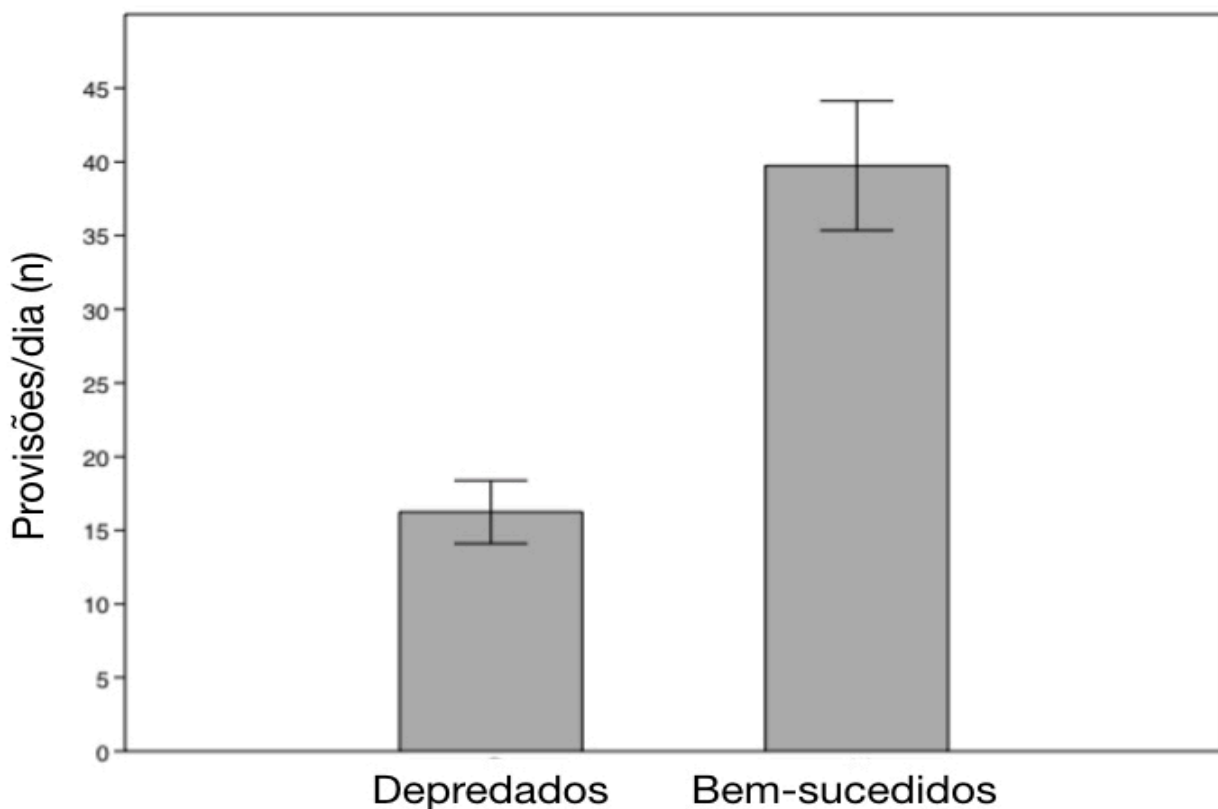


Figura 9. Número de provisões por dia dos ninhos predados e dos ninhos bem-sucedidos ($t = 4,8$; $df = 21$; $p < 0,05$). A figura mostra número de provisões $\pm$ erro padrão.

Outro valor de interesse é o número de provisões por evento de atendimento, que também sofreu variação: os cuidadores dos ninhos predados trouxeram alimento aos seus

filhotes 80% das vezes em que visitaram seus ninhos, enquanto que os bem-sucedidos trouxeram alimento em pelo menos 99% das vezes. Isso significa dizer que ninhos predados alimentaram seus filhotes com uma frequência 19% inferior aos ninhos bem-sucedidos nas vezes em que visitavam seus ninhos (Tabelas 1 e 2).

Tabela 1. Números totais de atendimentos e de provisões efetuados pelos ninhos predados. ID: identificação do ninho; Prov./att (n): número de provisões por atendimentos realizadas.

ID	Atendimentos totais (n)	Provisões totais (n)	Prov./att (n)
029_WGI	27,0	25,0	0,9
040_YIC	17,0	17,0	1,0
050_YCW	22,0	19,0	0,9
055_VGH	12,0	11,0	0,9
061_YRV	12,0	10,0	0,8
064_IHC	38,0	38,0	1,0
071_CHY	32,0	27,0	0,8
082_WIG	36,0	35,0	1,0
083_GBR	55,0	35,0	0,6
095_YZC	18,0	4,0	0,2
101_VYV	62,0	58,0	0,9
110_COO	18,0	15,0	0,8
122_WWW	84,0	80,0	1,0
126_LVH	20,0	20,0	1,0
134_GWC	36,0	34,0	0,9
136_RCY	52,0	46,0	0,9
139_RRL	12,0	10,0	0,8
141_HGB	7,0	5,0	0,7
142_WHI	4,0	1,0	0,3
145_BGG	31,0	28,0	0,9
154_BBY	174,0	172,0	1,0
159_III	1,0	1,0	1,0
MÉDIA	35,0	31,4	0,8

Tabela 2. Números totais de atendimentos e de provisões efetuados pelos ninhos bem-sucedidos. ID: identificação do ninho; Prov./att (n): número de provisões por atendimentos realizadas.

ID	Atendimentos totais (n)	Provisões totais (n)	Prov./att (n)
BV16_198	66,0	66,0	1,0
BV16_199	58,0	58,0	1,0
BV16_003	45,0	45,0	1,0
BV16_207	58,0	58,0	1,0
BV16_196	42,0	42,0	1,0
BV16_192	23,0	23,0	1,0
BV16_209	57,0	56,0	1,0
BV16_208	79,0	78,0	1,0
BV16_152	67,0	67,0	1,0
BV16_055	136,0	136,0	1,0
BV16_125	130,0	128,0	1,0
BV16_163	177,0	177,0	1,0
BV16_149	117,0	117,0	1,0
BV16_008	114,0	111,0	1,0
BV16_051	239,0	237,0	1,0
BV16_135	130,0	130,0	1,0
BV16_130	102,0	101,0	1,0
BV16_048	302,0	302,0	1,0
BV16_197	58,0	58,0	1,0
BV16_193	88,0	88,0	1,0
BV16_019	146,0	146,0	1,0
BV16_006	76,0	73,0	1,0
BV16_020	133,0	133,0	1,0
BV16_025	139,0	139,0	1,0
BV16_028	123,0	123,0	1,0
BV16_052	138,0	138,0	1,0
BV16_068	157,0	157,0	1,0
BV16_069	89,0	85,0	1,0
BV16_190	89,0	89,0	1,0
BV16_210	47,0	47,0	1,0
BV16_222	29,0	29,0	1,0
BV16_225	76,0	76,0	1,0
BV16_231	21,0	21,0	1,0
BV16_238	22,0	21,0	1,0
BV16_239	44,0	44,0	1,0
MÉDIA	97,6	97,1	1,0

4 DISCUSSÃO

Segundo a hipótese de Skutch (1985), a atividade parental no ninho é um dos fatores determinantes para o risco de predação dos filhotes, de modo que ninhos que recebem maior número de visitas dos adultos tenderiam mais a serem predados do que ninhos que recebem menos visitas. Neste cenário, cuidadores de ninhos sob elevado risco de predação tenderiam a reduzir a frequência de visitas e a prolongar a duração de cada uma delas, como observado para os ninhos predados (AUER; MARTIN, 2017), e como observado por Matysiokova e Remes (2018) em um experimento para espécies tropicais. Entretanto, foi observado no presente estudo que os ninhos com as maiores frequências e as menores durações de visitas foram aqueles que não sofreram predação. Esse resultado está em concordância com o encontrado por Roper e Goldstein (1997), que verificaram que a atividade parental não modifica o risco de predação para ninhos de espécies tropicais, e que, portanto, ninhos mais ativos não são necessariamente predados com maior frequência por conta da quantidade de visitas. Esse dado relaciona-se, principalmente, com as categorias de predadores. Young (1996) afirma que, em ambientes tropicais, a presença de predadores noturnos de ninhos é preponderante sobre os diurnos, e que estes são geralmente mamíferos que se orientam primariamente pelo olfato, e não pela visão. Sendo a maioria das aves de hábitos diurnos (incluindo a espécie-foco do presente estudo), o grau de atividade no ninho teria pouca influência sobre o risco de predação dos filhotes (WARD et al., 2014).

A menor proporção de provisões realizadas pelos cuidadores de ninhos predados também pode estar relacionada ao risco de predação dos ninhos. Apesar das adaptações comportamentais dos cuidadores de ninhos sob elevado risco de predação, a teoria do histórico de vida (SHERIFF; LOVE, 2013) prediz que espécies mais longevas tendem a intensificar os cuidados com os filhotes se o risco de predação é elevado, de modo a maximizar as chances de sobrevivência da prole. A mesma teoria afirma que espécies menos longevas tendem a reduzir o investimento energético com a cria se o risco de predação for elevado, de modo a maximizar as chances de sobrevivências dos pais, que podem se reproduzir

novamente no futuro (SHERIFF; LOVE, 2013). Considerada uma espécie de vida relativamente longa dentro do espectro das aves passeriformes (média de 10 anos, PERRINS; MIDDLETON, 1985; ROWLEY; RUSSEL, 2007), os cuidadores dos ninhos predados de *M. lamberti* poderiam estar reduzindo a intensidade dos cuidados com suas proles com o intuito de minimizar seus próprios riscos de serem predados (MOUTON; MARTIN, 2019). Isso pode ser observado pela reduzida frequência relativa de visitas e pela redução do número de provisões realizadas em cada uma dos ninhos predados.

De acordo com De Marchi e colaboradores (2017), ninhos em locais com elevado risco de predação tendem a receber visitas mais curtas dos adultos cuidadores do que ninhos com risco de predação reduzido. Isso pode indicar que os ninhos do presente estudo situavam-se em locais com elevado risco de predação, uma vez que os não-predados foram aqueles que tiveram a menor média de permanência por visita. Adicionalmente, os ninhos que apresentaram a maior média de permanência por visita (e, conseqüentemente, o menor número de visitas) foram os predados, indicando que estes também estavam em locais com elevado risco de predação (IBÁÑEZ-ÁLAMO et al., 2015). Com isso, entende-se que o risco de predação na localidade do presente estudo e para a espécie estudada influenciou tanto a quantidade de vezes em que os cuidadores visitaram seus ninhos quanto a duração de cada visita (SAMIA et al., 2015; GROENEWOUD et al., 2016). Assim, os cuidadores de cada ninho teriam adotado diferentes estratégias para minimizar os riscos e obtido diferentes resultados.

As maiores taxas de vocalização tanto por dia de amostragem quanto por evento de atendimento observadas para os ninhos predados podem ser explicadas pela hipótese de Skutch (1985), que prevê também que ninhos com alta produção de ruído por parte de seus habitantes são mais propensos a sofrerem predação. Segundo essa interpretação, os predadores deveriam ser animais que utilizassem pistas auditivas da localização dos ninhos, considerando-se que o fator visual exerça pouca influência. Esse raciocínio vai na contramão daquele proposto por Young (1996), que afirma que os predadores mais comuns da espécie, que seriam noturnos, se orientariam pelo olfato, desprezando assim os sinais vocais,

considerando-se que suas emissões sejam feitas exclusivamente durante o dia. De modo geral, os sinais sonoros percebidos por predadores concentram-se naqueles produzidos pelos filhotes em si, e não pelos adultos cuidadores, e isso indica que a vocalização destes pouco influencia o risco de predação do ninho (DEARBORN, 1999; FONTAINE; MARTIN, 2006; HAFF; MAGRATH, 2011; HUSBY, 2019). Em contrapartida, as vocalizações dos adultos podem ser influenciadas pela percepção de risco de predação elevado. Na presença de potenciais predadores, os adultos passam a emitir alarmes, vocalizações acusticamente distintas do canto e dos chamados de contato (ABBEY-LEE et al., 2016). Estas emissões vocais são úteis não apenas aos adultos da espécie emissora, mas também à outras espécies e aos seus próprios filhotes, os quais, ao reconhecerem os alarmes produzidos pelos adultos, suprimem seus próprios chamados (BARATI; MCDONALD, 2017).

Outro elemento que contribui para o risco de predação de filhotes é a localização do ninho. Nesse conceito incluem-se variantes como altura e ocultação, que afetam a detectabilidade e a acessibilidade por predadores orientados por diferentes sentidos (visão, olfato, audição). Ninhos com cobertura superior estão mais protegidos contra ataques de predadores aéreos (REMEŠ, 2005), enquanto que coberturas inferiores fornecem proteção contra ataques de animais terrestres (KLEINDORFER et al., 2003). Contra predadores que se utilizam do olfato, entretanto, essas camuflagens são pouco eficientes (FOLGARTI et al., 2017). Desse modo, ninhos construídos com um conjunto particular de características pode reduzir o risco de predação por um tipo de predador, mas elevar o de outro (COLOMBELLI-NÉGREL; KLEINDORFER, 2009). Essa abordagem agrega à interpretação das taxas de predação dos ninhos do presente estudo, uma vez que o posicionamento e formato abobadado/cavitário do ninho, combinado com os demais elementos já apresentados, podem influenciar no destino da prole (SAAVEDRA; AMO, 2019).

5 CONCLUSÃO

Com base nos objetivos estabelecidos, pode-se concluir que o índice de vocalização de adultos cuidadores não prediz risco de predação de juvenis de *Malurus lamberti* durante o período reprodutivo, mas que o sucesso de uma prole está associado à flexibilidade parental mediante o risco de predação.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABBEY-LEE, R. N.; KAISER, A.; MOUCHET, A.; DINGEMANSE, N. J. Immediate and carry-over effects of perceived predation risk on communication behavior in wild birds. **Behavioral ecology**, v. 27, p. 708–716, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1093/beheco/arv210>.
- ALCOCK, J. **Comportamento animal: uma abordagem evolutiva**. 9. ed. Porto Alegre: Artmed, 2011. 606 p.
- ANDERSON, D. J.; PERONA, P. Toward a Science of Computational Ethology. **Neuron**, v. 84, p. 18-31, 2014. DOI: [10.1016/j.neuron.2014.09.005](https://doi.org/10.1016/j.neuron.2014.09.005).
- AUER, S. K.; MARTIN, T. E. Parental care mitigates carry-over effects of poor early conditions on offspring growth. **Behavioral Ecology**, v. 28, p. 1176–1182, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1093/beheco/arx082>.
- BARATI, A.; MCDONALD, P. G. Nestlings reduce their predation risk by attending to predator-information encoded within conspecific alarm calls. **Sci Rep**, v. 7, p. 11736, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-017-11528-y>.
- BENNETT, P. M.; OWENS, I. P. F. **Evolutionary ecology of birds: life history, mating system and extinction**. New York: Oxford University Press, 2002. 278 p.
- BOYCE, M. S. Population viability analysis. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 23, p. 481-506, 1992. DOI: [10.1146/annurev.ecolsys.23.1.481](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.23.1.481).
- BROWN, J. L. **Helping and communal breeding in birds: ecology and evolution**. v. 3. Princeton: Princeton University Press, 1987. 354 p. DOI: [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(88\)90029-8](https://doi.org/10.1016/0169-5347(88)90029-8).
- CARDOSO, G. C.; HU, Y. Birdsong performance and the evolution of simple (rather than elaborate) sexual signals. **American Naturalist**, v. 178, p. 679–686, 2011. DOI: [10.1086/662160](https://doi.org/10.1086/662160).
- CHENG, Y. R.; RUBENSTEIN, D. R.; SHEN, S. F. Nest predation predicts infanticide in a cooperatively breeding bird. **Biology Letters**, v. 15, p. 20190314, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0314>.

CLIMATE-DATA.ORG. **Climate: Brisbane**. Disponível em <<http://en.climate-data.org/location/6171/>>. Acesso em 29 nov 2018.

COCKBURN, A. Prevalence of different modes of parental care in birds. **Proceedings of the Royal Society of London – B: Biological Sciences**, v. 273, p. 1375–1383, 2006. DOI: 10.1098/rspb.2005.3458.

COCKBURN, A.; BROUWER, L.; DOUBLE, M. C.; MARGRAF, N.; VAN DE POL, M. Evolutionary origins and persistence of infidelity in *Malurus*: the least faithful birds. **Emu**, v. 113, p. 208–217, 2013. DOI: 10.1071/MU12094.

COLOMBELLI-NÉGREL, D.; KLEINDORFER, S. Nest height, nest concealment, and predator type predict nest predation in superb fairy-wrens (*Malurus cyaneus*). **Ecological Research**, v. 24, p. 921–928, 2009. DOI: 10.1007/s11284-008-0569-y.

COLOMBELLI-NÉGREL, D. Female splendid and variegated fairy-wrens display different strategies during territory defence. **Animal Behaviour**, v. 119, p. 99–110, 2016. DOI: 10.1016/j.anbehav.2016.07.001.

COONEY, R.; COCKBURN, A. Territorial defence is the major function of female song in the Superb Fairy-wren, *Malurus cyaneus*. **Animal Behaviour**, v. 49, p. 1635–1647, 1995. DOI: 10.1016/0003-3472(95)90086-1.

DEARBORN, D. C. Brown-headed cowbird nestling vocalizations and risk of nest predation. **The Auk**, v. 116, p. 448–457, 1999. DOI: <https://doi.org/10.2307/4089378>.

DE MARCHI, G.; CHIOZZI, G.; FASOLA, M. Predatory risk favours intermittent incubation of a colonial burrowing shorebird, the Crab Plover *Dromas ardeola*. **Journal of Ornithology**, v. 158, n. 4, p. 1081–1090, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10336-017-1469-0>.

DILLON, K. G.; CONWAY, C. J. Nest predation risk explains variation in avian clutch size. **Behavioral Ecology**, v. 29, p. 301–311, 2018. DOI: 10.1093/beheco/arx130.

EGGERS, S.; GRIESSER, M.; NYSTRAND, M.; EKMAN, J. Predation risk induces changes in nest-site selection and clutch size in the siberian jay. **Proceedings of the Royal Society of London – B.**, v. 273, p. 701–706, 2006. DOI: 10.1098/rspb.2005.3373.

EMLEN, S. T.; REEVE, H. K.; SHERMAN, P. W.; WREGE, P. H.; RATNIEKS, F. L. W.; SHELLMAN-REEVE, J. Adaptive versus nonadaptive explanations of behavior: the case of alloparental helping. **American Naturalist**, v. 138, p. 259–270, 1991. DOI: <https://www.jstor.org/stable/2462544>.

EMLEN, S. T. The evolution of helping: I. An ecological constraints model. **American Naturalist**, v. 119, p. 29–39, 1982. DOI: <http://www.jstor.org/stable/2460654>.

FLEGELTAUB, M.; BIRO, P. A.; BECKMANN, C.. Avian nest abandonment prior to laying—a strategy to minimize predation risk?. **Journal of ornithology**, v. 158, p. 1091–1098, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10336-017-1470-7>.

FOGARTY, D. T.; ELMORE, R. D.; FUHLENDORF S. D.; LOSS, S. R.. Influence of olfactory and visual cover on nest site selection and nest success for grassland–nesting birds. **Ecology and Evolution**, v. 7, p. 6247–6258, 2017. DOI: 10.1002/ece3.3195.

FONTAINE, J. J.; MARTIN, T. E. Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. **Ecology Letters**, v. 9, p. 428–434, 2006. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.00892.x.

FRIARD, O.; GAMBA, M. BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 7, p. 1325–1330, 2016. DOI: 10.1111/2041-210X.12584.

GILL, F. B. **Ornithology**. New York: W. H. Freeman, 1990. 723 p.

GILL, F. B. **Ornithology**. 3. ed. New York: W. H. Freeman, 2007. 758 p.

GOTELLI, N. J.; ELLISON, A. M. **Princípios de estatística em ecologia**. Sunderland: Sinauer Associates, 2004. 527 p.

GREIG, E. I.; PRUETT-JONES, S. Danger may enhance communication: predator calls alert females to male displays. **Behavioral Ecology**, v. 21, p. 1360–1366, 2010. DOI: 10.1093/beheco/arq155.

GREIG, E. I.; PRICE, J. J.; PRUETT-JONES, S. Song evolution in Maluridae: influences of natural and sexual selection on acoustic structure. **Emu**, v. 113, p. 270–281, 2013. DOI: 10.1071/MU12078.

- GREIG, E. I.; WEBSTER, M. S. How do novel signals originate? The evolution of fairy-wren songs from predator to display contexts. **Animal Behaviour**, v. 88, p. 57–65, 2014. DOI: 10.1016/j.anbehav.2013.11.013.
- GROENEWOUD, F.; FROMMEN, J. G.; JOSIA, D.; TANAKAC, H.; JUNGWIRTHA, A.; TABORSKYA, M. Predation risk drives social complexity in cooperative breeders. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 113, p. 4104–4109, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1524178113>.
- HAFF, T. M.; MAGRATH, R. D. Calling at a cost: elevated nestling calling attracts predators to active nests. **Biology Letters**, v. 7, p. 493–495, 2011. DOI: 10.1098/rsbl.2010.1125.
- HALL, M. L.; PETERS, A. Coordination between the sexes for territorial defence in a duetting fairy-wren. **Animal Behaviour**, v. 76, p. 65–73, 2008. DOI: 10.1016/j.anbehav.2008.01.010.
- HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. **Palaeontologia Electronica**, v. 4, p. 1–9, 2001.
- HASKELL, D. Experimental Evidence that nestling begging behaviour incurs a cost due to nest predation. **Proceedings of the Royal Society of London – B**, v. 257, p. 161–164, 1994. DOI: 10.1098/rspb.1994.0110.
- HATCHWELL, B. J. Investment strategies of breeders in avian cooperative breeding systems. **American Naturalist**, v. 154, p. 205–219, 1999. DOI: <http://doi.org/10.1086/303227>.
- HEINSOHN, R.; COCKBURN, A. Helping is costly to young birds in cooperatively breeding white-winged choughs. **Proceedings of the Royal Society of London – B: Biological Sciences**, v. 256, p. 293–298, 1994. DOI: 10.1098/rspb.1994.0083.
- HUSBY, M. Nestling begging calls increase predation risk by corvids. **Animal Biology**, v. 69, p. 137–155, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1163/15707563-20181058>.
- IBÁÑEZ-ÁLAMO, J. D.; MAGRATH, R. D.; OTEYZA, J. C.; CHALFOUN, A. D.; HAFF, T. M.; SCHMIDT, K. A.; THOMSON, R. L.; MARTIN, T. E. Nest predation research: recent findings and future perspectives. **J. Ornithology**, v. 156, p. S247–S262, 2015. doi: 10.1007/s10336-015-1207-4.

- JENNIONS, M. D.; MACDONALD, D. W. Cooperative breeding in mammals. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 9, p. 89–93, 1994. DOI: [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90202-X](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90202-X).
- KLEINDORFER, S.; FESSL, B.; HOI, H.. The role of nest site cover for parental nest defence and fledging success in two *Acrocephalus* warblers. **Avian Science**, v. 3, p. 21–30, 2003.
- KRAMS, I. Communication in crested tits and the risk of predation . **Animal Behaviour**, v. 61, p. 1065–1068, 2001. DOI: 10.1006/anbe.2001.1702.
- KRAMS, I.; BĒRZIŅŠ, A.; WHEATCROFT, D.; IGAUNE, K.; RANTALA, M. The increased risk of predation enhances cooperation. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 277, p. 513–518, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1614>.
- LEONARD, M. L.; HORN, A. G. Acoustic signaling of hunger and thermal state by nestling tree swallows. **Animal Behaviour**, v. 61, p. 87–93, 2001. DOI: 10.1006/anbe.2000.1575.
- MACLEOD, K. J.; BROUWER, L. Social context-dependent provisioning rules in red-winged fairy-wrens do not vary with signals of increased chick need. **Animal Behaviour**, v. 143, p. 105–111, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.07.010>.
- MAGRATH, R. D.; HAFF, T. M.; HORN, A. G.; LEONARD, M. L. Calling in the face of danger: predation risk and acoustic communication by parent birds and their offspring. **Elsevier**, v. 41, p. 187–253, 2010. DOI: 10.1016/S0065-3454(10)41006-2.
- MARLER, P.; SLABBEKOORN, H. **Nature's Music: The Science of Birdsong**. San Diego: Elsevier, 2004. 504 p.
- MARTÍNEZ, A. E.; GOMEZ, J. P.; PONCIANO, J. M.; ROBINSON, S. K. Functional traits, flocking propensity, and perceived predation risk in an amazonian understory bird community. **The American Naturalist**, v. 187, p. 1–20, 2016. DOI: <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.18v4b>.
- MATHEVON, N.; CHARRIER, I. Parent–offspring conflict and the coordination of siblings in gulls. **Proceedings of the Royal Society of London – B. (Suppl.)**, v. 271, p. 145–147, 2004. DOI: 10.1098/rsbl.2003.0117.

MATYSIOKOVA, B.; REMEŠ, V. Evolution of parental activity at the nest is shaped by the risk of nest predation and ambient temperature across bird species. **Evolution**, v. 72, p. 2214–2224, 2018. DOI: 10.1111/evo.13580.

MCCABE, J. D.; OLSEN, B. J. Tradeoffs between predation risk and fruit resources shape habitat use of landbirds during autumn migration. **The Auk**, v. 132, p. 903–913, 2015. DOI: 10.1642/AUK-14-213.1.

MOUTON, J. C.; MARTIN, T. E. **Parental responses to offspring predation risk are influenced by adult survival rates across species. Developmental, ecological, and life history influences on predator-induced plasticity in songbirds**. 2019. 135 f. Tese (Doutorado em Organismal Biology, Ecology & Evolution) - The University of Montana. Montana-MT, v. 1001, p. 32, 2019.

PIZZEY, G; KNIGHT, F. **The Field Guide to the Birds Of Australia**. 9. ed. Sydney: Harper Collins, 2012. 624 p.

REMEŠ, V. Birds and rodents destroy different nests: a study of Blackcap *Sylvia atricapilla* using the removal of nest concealment. **Ibis**, v. 147, p. 213–216, 2005.

RICKLEFS, R. E. An analysis of nesting mortality in birds. **Smithson. Contrib. Zool.**, v. 9, p. 1–48, 1969. DOI: <https://doi.org/10.5479/si.00810282.9>.

ROPER, J. J.; GOLDSTEIN, R. R. A test of the Skutch hypothesis: does activity at nests increase nest predation risk?. **Journal of Avian biology**, v. 28, p. 111–116, 1997. DOI: 10.2307/3677304

ROULIN, A. Screaming as a strategy to reduce the predation risk incurred by begging? **Behaviour**, v. 138, p. 615–627, 2001. DOI: 10.1163/156853901316924502.

ROWLEY, I.; RUSSEL, E. Family Maluridae (Fairy-Wrens). Pp. 490–532 in: DEL HOYO, J.; ELLIOT, A.; CHRISTIE, D. A. (Ed.). **Handbook of the Birds of the World**. Vol.12. Picathartes to Tits and Chickadees. Barcelona: Lynx Edicions, 2007. 815 p.

SAAVEDRA, I.; AMO, L. Egg concealment is an antipredatory strategy in a cavity-nesting bird. **Ethology**, v. 125, p. 785–790, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1111/eth.12932>.

- SAMIA, D. S. M.; NAKAGAWA, S.; NOMURA, F.; RANGEL, T. F.; BLUMSTEIN, D. T. Increased tolerance to humans among disturbed wildlife. **Nature Communications**, v. 6, p. 1–8, 2015. DOI: 10.1038/ncomms9877.
- SAVAGE, J. L.; RUSSELL, A. F.; JOHNSTONE, R. A. Maternal allocation in cooperative breeders: should mothers match or compensate for expected helper contributions? **Animal Behaviour**, v. 102, p. 189–197, 2015. DOI: <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.01.015>.
- SCHAAF, A. A.; VERGARA-TABARES, D. L.; PERALTA, G.; DÍAZ, A.; PELUC, S. Timing of nest predation events during incubation for six passerine species in the austral Chaco. **Emu - Austral Ornithology**, v. 118, p. 363–368, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1080/01584197.2018.1450636>.
- SHAPIRO, S. S.; WILK, M.B. An Analysis of Variance Test for Normality (Complete Samples). **Biometrika**, v. 52, p. 591–611, 1965. DOI: 10.2307/2333709.
- SHERIFF, M. J.; LOVE, O. P. Determining the adaptive potential of maternal stress. **Ecology letters**, v. 16, p. 271–280, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.12042>.
- SKUTCH, A. F. Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds, reviewed. **Ornithological monographs**, v. 36, p. 575–594, 1985. DOI: 10.2307/40168306.
- TOWNSEND, C. R.; BEGON, M.; HARPER, J. L. **Fundamentos em ecologia**. 2. ed. Porto Alegre: Editora Artmed, 2006. 592 p.
- WARD, M. P.; ALESSI, M.; BENSON, t. J.; CHIAVACCI, S. J. The active nightlife of diurnal birds: extraterritorial forays and nocturnal activity patterns. **Animal Behaviour**, v. 88, p. 175–184, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.11.024>.
- WITTENBERGER, J. F.; TILSON, R. L. The evolution of monogamy: hypotheses and evidence. **Annual review of ecology and systematics**, v. 11, p. 197–232, 1980. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.11.110180.001213>.
- WRIGHT, J. Helpers-at-the-nest have the same provisioning rule as parents: experimental evidence from play-backs of chick begging. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 42, p. 423–429, 1998. DOI: <http://doi.org/10.1007/s002650050456>.

WRIGHT, J.; MCDONALD, P. G.; TE MARVELDE, L.; KAZEM, A. J. N.; BISHOP, C. M. Helping effort increases with relatedness in bell miners, but “unrelated” helpers of both sexes still provide substantial care. **Proceedings of the Royal Society of London – B**. v. 277, p. 437–45, 2010. DOI: 10.1098/rspb.2009.1360.

YOUNG, B. E. An experimental analysis of small clutch size in tropical house wrens. **Ecology**, v. 77, p. 472–488, 1996. DOI: <https://doi.org/10.2307/2265623>.