
CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

RAFAELA VITTI FERNEDA

**INFLUÊNCIA DO NIDOPARASITISMO POR
CHUPIM (*Molothrus bonariensis*) SOBRE A
ALIMENTAÇÃO DE FILHOTES EM NINHOS DE
SABIÁ-BARRANCO (*Turdus leucomelas*)**

RAFAELA VITTI FERNEDA

INFLUÊNCIA DO NIDOPARASITISMO POR CHUPIM (*Molothrus bonariensis*) SOBRE A ALIMENTAÇÃO DE FILHOTES EM NINHOS DE SABIÁ-BARRANCO (*Turdus leucomelas*)

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto de Biociências – Câmpus de Rio Claro, da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, para obtenção do grau de Bacharela em Ciências Biológicas

Orientador: Marco Aurélio Pizo Ferreira

Coorientador: Augusto Florisvaldo Batisteli

Rio Claro - SP
2022

F364i

Ferneda, Rafaela Vitti

Influência do nidoparasitismo por chupim (*Molothrus bonariensis*) sobre a alimentação de filhotes em ninhos de sabiá-barranco (*Turdus leucomelas*) /

Rafaela Vitti Ferneda. -- Rio Claro, 2022

27 f. : tabs., fotos

Trabalho de conclusão de curso (Bacharelado - Ciências Biológicas) -
Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro

Orientador: Marco Aurélio Pizo Ferreira

Coorientador: Augusto Florisvaldo Batisteli

1. Aves. 2. Aves Comportamento. 3. Parasitismo. 4. *Turdus leucomelas*. 5.
Molothrus bonariensis. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

RAFAELA VITTI FERNEDA

INFLUÊNCIA DO NIDOPARASITISMO POR CHUPIM (*Molothrus bonariensis*) SOBRE A ALIMENTAÇÃO DE FILHOTES EM NINHOS DE SABIÁ-BARRANCO (*Turdus leucomelas*)

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto de Biociências – Câmpus de Rio Claro, da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, para obtenção do grau de Bacharela em Ciências Biológicas

BANCA EXAMINADORA:

Prof. Dr. Marco Aurélio Pizo Ferreira

Dr. Augusto Florisvaldo Batisteli

Dr. Vinicius Rodrigues Tonetti

Dra. Karlla Vanessa de Camargo Barbosa

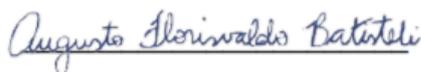
Aprovado em: 13 de janeiro de 2022



Assinatura do discente



Assinatura do orientador



Assinatura do coorientador

Agradecimentos

Dedico estes agradecimentos a todas as pessoas que, de alguma forma, trilharam comigo meu destino como bióloga, contribuíram para a minha formação profissional e pessoal, e fizeram com que a jornada fosse possível e prazerosa.

Primeiramente, aos meus pais, Edir e Renata, que sempre me deram apoio e condições para chegar até aqui, presenciaram momentos de conquistas e frustrações nos últimos anos, e me incentivaram a persistir. A toda a minha família, que tenho a sorte de ver sempre unida e buscando a felicidade de cada um.

A todas as minhas amigas, sem as quais não seria possível viver e conquistar tantas coisas, especialmente Raphaela, que há 8 anos segue ao meu lado, vivenciando momentos bons e ruins, e me ajudando a construir meu sonho a cada passo.

Às amigas que fiz na universidade, especialmente as que me fizeram me encontrar na Ornitologia: Carlos, Priscila e André. E à Juliana, a maior amizade que poderia ter feito nesse processo, com quem compartilhei todos os momentos de minha formação e da vida.

Aos professores da Unesp, que contribuíram com seus conhecimentos e abertura de portas.

Por fim, a Marco Aurélio Pizo e Augusto Batisteli, que tornaram possível a escrita desse trabalho e plantaram em mim sementes de conhecimento em cada parte desse processo, além de Renan Haddad, que coletou e disponibilizou o conjunto de dados utilizados nesse trabalho.

Resumo

Cerca de 1% das espécies de aves do mundo são consideradas parasitas de ninhos, uma vez que depositam seus ovos em ninhos de coespecíficos ou de outras espécies de aves, dependendo do cuidado parental dos hospedeiros para o sucesso de sua prole. Como resposta evolutiva às perdas causadas pelos parasitas, algumas espécies de hospedeiros apresentam estratégias antiparasitismo, que envolvem a detecção e rejeição dos ovos ou filhotes parasitas. No entanto, pouco se sabe sobre a complexa capacidade de detecção e rejeição dos filhotes de espécies parasitas por parte dos hospedeiros em aves neotropicais. O objetivo deste estudo foi identificar uma possível discriminação dos filhotes de chupim (*Molothrus bonariensis*), um nidoparasita, em eventos de alimentação dos filhotes pelo sabiá-barranco (*Turdus leucomelas*). Mais especificamente, testei as hipóteses: (1) o comportamento dos filhotes antes de serem alimentados difere entre as espécies; (2) os filhotes de sabiá-barranco são alimentados mais frequentemente que o filhote do parasita; (3) o tempo que o adulto leva para selecionar o filhote a ser alimentado é maior para o filhote parasita; (4) a frequência com que o filhote de sabiá-barranco pedincha por alimento é maior em ninhos parasitados. Os dados foram coletados a partir de um banco de gravações realizadas entre 2015 e 2017 de ninhos encontrados no campus Bela Vista da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), em Rio Claro-SP. Os chupins foram alimentados mais rapidamente e frequentemente que os filhotes hospedeiros e induziram um aumento na frequência de visitas de alimentação, que foi maior em ninhos parasitados. Além disso, houve diferenças no comportamento das duas espécies antes de serem alimentados: os chupins pedincharam mais que os sabiás-barranco, nos quais predominou o comportamento de erguer a cabeça. Não houve diferença no comportamento dos sabiás em ninhos parasitados e não-parasitados. Os resultados desse estudo sugerem que não há uma distinção clara dos filhotes parasitas por parte dos pais de sabiá-barranco.

Palavras-chave: comportamento parental; discriminação parental; parasitismo de ninho; Turdidae.

Abstract

About 1% of bird species are considered brood parasites. As an evolutionary response to losses caused by parasites, host species present antiparasitism strategies, which involve the detection and rejection of parasitic eggs and nestlings or the abandonment of the parasitized nest. However, little is known about the complex capacity of detection and rejection of offspring of parasitic species by hosts in Neotropical birds. The aim of this study was to identify a possible discrimination of the nestlings of the brood parasite shiny cowbird (*Molothrus bonariensis*) in feeding events by the thrush (*Turdus leucomelas*). More specifically, I tested the hypotheses that (1) the behavior of nestlings before being fed differs between the cowbird and the thrush species; (2) thrush nestlings are fed more often than cowbird nestlings; (3) the time it takes the adult to select the nestling to be fed is longer for the cowbird nestlings; and (4) the frequency with which thrush nestlings begs for food is higher in parasitized nests. Data were collected from video recordings made between 2015 and 2017 of nests found in the campus of the São Paulo State University “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), in Rio Claro-SP. Cowbirds were fed faster and more frequently than thrush nestlings, and induced an increase in the frequency of feeding visits by the parents, which was higher in parasitized nests. In addition, there were differences in the behavior of the two species before being fed: cowbirds begged more than thrush nestlings, in which the head-raising behavior predominated. There was no difference in the behavior of the thrush in parasitized and non-parasitized nests. Results suggest that there is no clear distinction between the parasitic and their own nestlings by the parent thrushes.

Keywords: nest parasitism; parental behavior; parental discrimination; Turdidae.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	6
OBJETIVOS	8
MATERIAL E MÉTODOS	8
Espécies estudadas	8
Coleta de dados	10
Análises estatísticas	11
RESULTADOS	12
Alimentação dos filhotes	12
Comportamento dos filhotes	15
DISCUSSÃO	17
CONCLUSÃO	21
REFERÊNCIAS	22

INTRODUÇÃO

Cuidado parental é uma estratégia evolutiva que pode promover maior qualidade e sobrevivência à prole (WALTERS, 1984) através de comportamentos que envolvem a proteção do ninho e dos filhotes, como defesa de território, construção de ninhos, além de suprir necessidades fisiológicas como incubar e alimentar os filhotes (SILVER; ANDREWS; BALL, 1985; GOWATY, 1996). As tarefas desempenhadas pelos pais são especialmente custosas nas aves altriciais, nas quais, diferentemente de aves precociais, os filhotes nascem incapazes de se mover ou deixar o ninho e alimentar-se sozinhos, dependendo totalmente do cuidado dos pais para alimentar-se e aquecer-se, por exemplo (RICKLEFS, 1984).

O parasitismo de ninho (nidoparasitismo) é uma estratégia reprodutiva presente em apenas 1% das espécies de aves (FIORINI *et al.*, 2019). Espécies nidoparasitas não constroem ninhos nem apresentam cuidados parentais (FIORINI *et al.*, 2019). Essas espécies depositam seus ovos no ninho de outros indivíduos para que estas realizem todo o trabalho parental com os filhotes (ROTHSTEIN, 1990), podendo ser interespecífico (quando ocorre entre espécies diferentes) ou intraespecífico (quando ocorre entre indivíduos de uma mesma espécie) (LOWTHER, 2013). Espécies parasitas apresentam estratégias como oviposição rápida (normalmente anterior às espécies hospedeiras), desenvolvimento rápido dos filhotes e até destruição dos ovos do hospedeiro (FIORINI *et al.*, 2019).

O nidoparasitismo acarreta uma diminuição no sucesso reprodutivo da espécie hospedeira (GRANFORS; PIETZ; JOYAL, 2001), que pode ocorrer de três maneiras: na fase de ninhego, quando o filhote do parasita eclode e logo ejeta os ovos da espécie hospedeira ou mata os demais filhotes presentes no ninho (LACK, 1968), quando o filhote do parasita não tem participação ativa na diminuição do número da prole, ou seja, ele eclode antes dos outros filhotes e é favorecido por ser maior e ser alimentado mais frequentemente (DAVIES, 2010), ou quando o próprio indivíduo parasita ejeta ou fura os ovos da espécie hospedeira ao colocar seus ovos (DAVIES, 2010). Ao mesmo tempo, a grande pressão provocada pelos parasitas no sucesso reprodutivo de suas vítimas levou ao desenvolvimento, por parte de algumas espécies hospedeiras, de comportamentos associados à diminuição dos custos causados pelo parasita, como destruição de ovos pelas fêmeas da espécie hospedeira e aumento do cuidado parental com os seus filhotes (FIORINI *et al.*, 2019).

Além das respostas posteriores ao parasitismo, os indivíduos da espécie hospedeira também podem prevenir que ele aconteça ao detectar a presença do parasita adulto em seu território. Em resposta a essa presença, podem demonstrar comportamentos agressivos e impedir o acesso ao ninho, sentando sobre ele (RANDS, 2012). Com isso, diz-se que o nível de vulnerabilidade do hospedeiro depende não somente de como a espécie parasita seleciona seus hospedeiros, mas também como estes conseguem se defender (HAHN; HATFIELD, 2000). Nem sempre os hospedeiros conseguem evitar que seus ninhos sejam parasitados. Algumas estratégias antiparasitismo mais tardias são também mais sofisticadas, incluindo a detecção e a remoção de ovos do parasita, a rejeição de filhotes desconhecidos ao hospedeiro (ASTIÉ; REBOREDA, 2006) ou simplesmente o abandono do ninho parasitado (em caso de grande probabilidade de sucesso na construção de um novo ninho) (ASTIÉ; REBOREDA, 2005).

Para evitar o reconhecimento dos ovos e filhotes por parte dos hospedeiros, algumas espécies parasitas desenvolveram estratégias de mimetismo de ovos (DE L. BROOKE; DAVIES, 1988), plumagem (LANGMORE; HUNT; KILNER, 2003) e até chamados para pedir alimento (DE MÁRSICO; GANTCHOFF; REBOREDA, 2012). Por outro lado, existem parasitas generalistas, como o chupim (*Molothrus bonariensis*), que parasita mais de 260 espécies na região Neotropical (LOWTHER, 2013) que variam em relação à massa corporal, o que pode afetar seu desenvolvimento e sobrevivência.

Detectar e rejeitar ovos e filhotes dos parasitas, além de requerer a existência de um sofisticado sistema cognitivo, também pode fazer com que um indivíduo elimine sua própria prole em casos de erros de reconhecimento. Por isso, muitas das vítimas do chupim assumem os custos de ser um hospedeiro, criando os filhotes do parasita com sucesso (LOWTHER, 2013). Apesar disso, há evidências de que haja ao menos algum grau de distinção por parte dos hospedeiros em relação aos seus próprios filhotes e aos de parasitas, como comportar-se de maneira diferente em ninhos parasitados e não-parasitados, ou alimentar os filhotes parasitas em menor frequência e quantidade de alimento (LICHTENSTEIN, 2001). No entanto, a possibilidade de diferenciação dos filhotes de parasitas por parte do hospedeiro ainda permanece pouco estudada, especialmente em espécies Neotropicais.

OBJETIVOS

O objetivo deste estudo foi investigar características e comportamentos em relação à alimentação dos filhotes de sabiá-barranco (*Turdus leucomelas*) para identificar uma possível discriminação de filhotes de chupim. Mais especificamente, foram testadas as seguintes hipóteses:

- 1) o comportamento dos filhotes antes de serem alimentados difere entre as espécies,
- 2) os filhotes de sabiá-barranco são alimentados mais frequentemente que os filhotes de chupim,
- 3) o tempo que o adulto leva para selecionar o filhote a ser alimentado será maior para o filhote parasita;
- 4) a frequência com que o filhote de sabiá-barranco pedincha por alimento será maior em ninhos parasitados.

MATERIAL E MÉTODOS

Espécies estudadas

O sabiá-barranco é um passeriforme da família Turdidae que apresenta distribuição ampla na América do Sul, ocorrendo em todo o território brasileiro. Ocupa espaços de mata semiaberta, como bordas de florestas, clareiras, florestas de galeria, além de ambientes urbanos. Espécie sem dimorfismo sexual, é reconhecido pela sua cor ferrugínea nas asas, garganta esbranquiçada com estrias pardas e bico acinzentado. Constrói ninhos em forma de tigela em galhos, forquilhas, às vezes em barrancos e em construções urbanas como edifícios e casas. Sua época reprodutiva na região ocorre de agosto a janeiro, com maior concentração entre setembro e dezembro (DAVANÇO *et al.*, 2013).



Figura 1. Um adulto (à esquerda) e um filhote anilhado (à direita) de sabiá-barranco (*Turdus leucomelas*). Imagem à esquerda cedida por Augusto Batisteli.

O chupim é um passeriforme da família Icteridae de ampla distribuição nas Américas. Apresenta dimorfismo sexual que permite diferenciar o macho pela coloração preto-azulado cujo brilho depende da iluminação do ambiente, enquanto a fêmea tem plumagem marrom-escura. Parasita de ninho, o chupim deposita seus ovos em ninhos de outras aves e tem seu sucesso reprodutivo determinado por diversas estratégias como postura dos ovos anterior à postura do hospedeiro e desenvolvimento rápido do filhote (ROTHSTEIN, 1990).



Figura 2. Filhotes de sabiá-barranco (à frente) e chupim (atrás) em um ninho de sabiá-barranco (*Turdus leucomelas*). Imagem cedida por Augusto Batisteli.

Coleta de dados

Os dados utilizados neste estudo foram obtidos em sua totalidade a partir de um banco de dados de filmagens realizadas entre os anos de 2015 e 2017 no campus Bela Vista da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP) (22°23’45,7”S 47°32’38,3”W), localizado no Município de Rio Claro, Estado de São Paulo (HADDAD, 2020).

O campus da Unesp de Rio Claro ocupa uma área de 111,46 ha e apresenta vasta vegetação arbórea e áreas de gramado com árvores esparsas. As espécies vegetais nativas são maioria no local, mas compõem a vegetação do campus juntamente com espécies exóticas que formam parte de um projeto paisagístico e outras provenientes da dispersão natural de sementes (POTASCHEFF, 2007).

Os ninhos filmados foram encontrados em calhas, parapeitos, atrás de condicionadores de ar e outras estruturas urbanas. Após a identificação dos ninhos, os mesmos foram numerados e monitorados em três dias da semana, quando ocorria a contagem dos ovos e ninhegos. As filmagens foram realizadas com câmeras GoPro Hero2, que foram posicionadas a aproximadamente 0,5 m do ninho, evitando interromper ou perturbar atividades do casal, e realizadas entre o 2º e o 12º dias de vida dos filhotes (média de 6,29 dias) As sessões de filmagem ocorreram entre os horários das 7:00 às 12:30 h e 14:00 às 18:30 h, com duração variando de 52,2 minutos a 2 horas As filmagens não foram realizadas em dias chuvosos, para que não houvesse interferência do mau tempo no comportamento parental.

Para a coleta de dados referente a este projeto, foram assistidos 100 vídeos de 14 ninhadas diferentes, com duração total de 103,73 horas, variando de 9,43 minutos a 3,88 horas, gravados em 32 dias. A partir desses vídeos, foram analisados os eventos de alimentação dos filhotes em 7 ninhadas parasitadas e 7 ninhadas não parasitadas. A quantidade de filhotes de cada espécie nos ninhos variou de 0 a 3 para *T. leucomelas* e de 0 a 1 para *M. bonariensis*. Foram quantificados ou categorizados os seguintes aspectos: a quantidade de visitas ao ninho para alimentação dos filhotes durante cada vídeo; o tempo antes de alimentar o primeiro filhote em cada visita dos pais ao ninho, bem como a espécie do filhote que primeiro recebia o alimento; o comportamento do filhote que antecedeu o evento de alimentação (categorias “erguer a cabeça”, “erguer a cabeça e pedinchar”).



Figura 3. Imagem de um ninho de sabiá-barranco (*Turdus leucomelas*) parasitado por chupim (*Molothrus bonariensis*) retirada das gravações utilizadas nesse estudo.

Análises estatísticas

A idade do ninho pode interferir na frequência de alimentação (HADDAD, 2020). Portanto, usei um teste t de Student para comparar a idade dos ninhos nas filmagens de ninhos parasitados e não parasitados, com o intuito de checar a existência de viés de amostragem.

O tempo decorrido entre a chegada do adulto no ninho e a alimentação do primeiro filhote teve distribuição não-normal (teste de Shapiro-Wilk, $W = 0.897$, $p < 0.001$). Sendo assim, utilizei o teste de Wilcoxon para investigar se há diferença no tempo que os adultos levam para alimentar os filhotes de acordo com a espécie.

Para estimar o impacto da presença do chupim na frequência de alimentação da ninhada como um todo, criei um modelo linear generalizado (GLM) com distribuição de Poisson da variável resposta (número de viagens de alimentação durante cada vídeo). Tal abordagem permitiu lidar com a não-normalidade dessa variável (teste de Shapiro-Wilk, $W = 0.892$, $p = 0.003$) e ainda incorporar possíveis fatores de confusão. Foram utilizados como variáveis no modelo a duração de cada vídeo (variável *offset*), o tamanho da ninhada, expresso pelo número de filhotes, e uma variável binária sobre a presença ou não de um filhote de chupim na ninhada.

De forma semelhante, utilizei um GLM para testar se os filhotes de chupim foram alimentados mais frequentemente que os de sabiá. Nesse modelo, utilizei apenas os dados de seis ninhos com um filhote de cada espécie, uma vez que outros sete ninhos não continham chupim, ou continham mais de um filhote de sabiá. Nesse modelo, a frequência de alimentação

foi colocada como variável resposta (com distribuição de Poisson), o tempo de gravação de cada sessão como variável *offset*, e a espécie do filhote como variável explanatória.

Para testar se a frequência dos comportamentos “erguer a cabeça” e “erguer a cabeça e pedinchar” difere entre os filhotes das duas espécies, criei modelos generalizados mistos. No primeiro modelo, testei se há diferença no comportamento entre as espécies, utilizando como variável resposta binária (codificando “erguer a cabeça” = 0, “erguer a cabeça e pedinchar” = 1) e como variável explanatória a espécie do filhote. No segundo modelo, testei se o comportamento dos filhotes de sabiá varia em ninhos parasitados e não parasitados, utilizando a mesma variável resposta do modelo anterior, desta vez com a presença de chupim (codificando não-parasitado = 0, parasitado = 1) como variável explanatória. Em ambos os modelos, o ninho foi empregado como fator randômico. Todos os testes e gráficos foram elaborados no software R (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2020).

RESULTADOS

Alimentação dos filhotes

O tempo entre a chegada do adulto no ninho e a alimentação do primeiro filhote em geral foi de $2,49 \pm 2,82$ segundos (média \pm desvio padrão), variando de 0 a 21 segundos. Foi observada uma diferença na velocidade com que os filhotes de cada espécie foram alimentados (teste Wilcoxon, $w = 4716$, $p = 0,001$), sendo que os filhotes de chupim foram alimentados 33% mais rapidamente em comparação aos filhotes de sabiá (Figura 4).

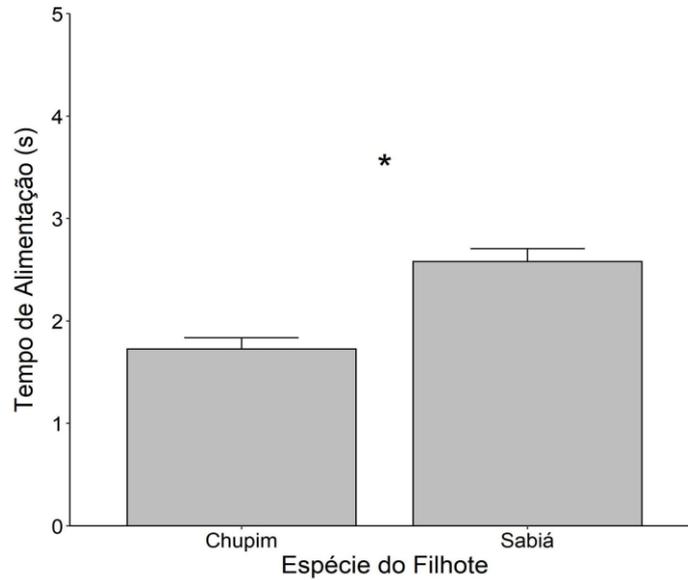


Figura 4. Tempo (em segundos) entre a chegada do adulto ao ninho e a alimentação do primeiro filhote em ninhos de sabiá-barranco (*Turdus leucomelas*) parasitados pelo chupim (*Molothrus bonariensis*). O asterisco indica a diferença estatisticamente significativa, com $\alpha=0,5$.

Não houve viés na amostragem dos ninhos parasitados e não parasitados, portanto, a mesma pode ser considerada homogênea quanto à idade (teste t de Student, $p=0.9638$). A taxa de alimentação variou entre os ninhos parasitados e não parasitados: ninhos com parasitas receberam números consideravelmente maiores de visitas (Tabela 1, Figura 5).

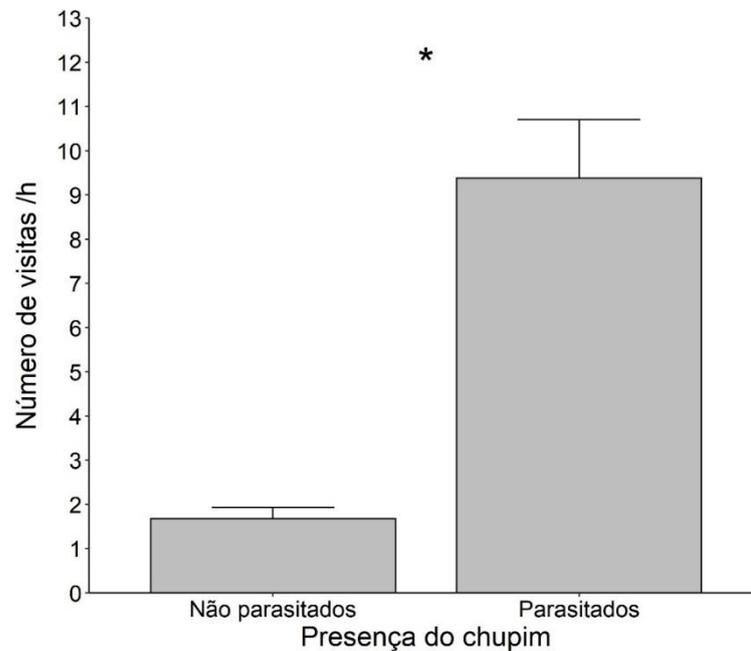


Figura 5. Número de visitas de alimentação por filhote por hora em ninhos de sabiá-barranco (*Turdus leucomelas*) parasitados e não parasitados por chupim (*Molothrus bonariensis*). O asterisco indica a diferença estatisticamente significativa, com $\alpha=0,5$.

Tabela 1. Resultado dos modelos lineares generalizados testando o efeito da presença do chupim (*Molothrus bonariensis*) na frequência de alimentação pelos pais em ninhos de sabiá-barranco (*Turdus leucomelas*), com a variável tamanho da ninhada referindo-se ao número de filhotes em cada ninho.

	Estimativa	Erro Padrão	z	P
<i>Frequência de visitas de alimentação</i>				
Intercepto	-8.161	0.435	-18.740	<0.001
Tamanho da ninhada	0.536	0.157	3.416	<0.001
Presença de chupim	1.714	0.229	7.487	<0.001
<i>Frequência de alimentação por filhote</i>				
Intercepto	-6.352	0.087	-72.989	<0.001
Espécie	-0.459	0.140	-3.266	0.001

Registrei 295 eventos de alimentação dos filhotes. Em ninhos parasitados, foram registrados 237 eventos, sendo 88 (37,13%) de sabiá e 149 (62,86%) de chupim. Os dados de frequência de alimentação dos filhotes mostraram uma diferença entre as espécies: os filhotes de chupim são alimentados mais frequentemente que os filhotes de sabiá (Figura 6, Tabela 1).

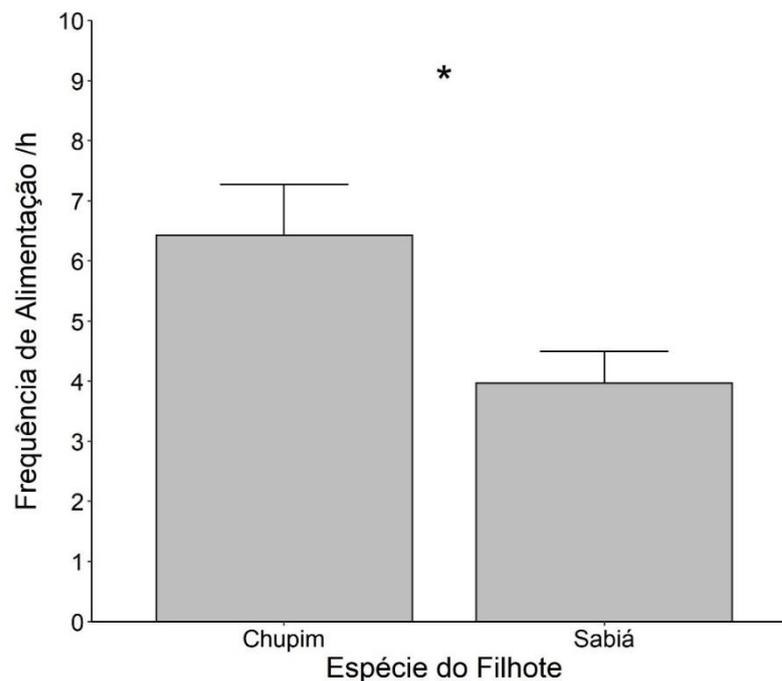


Figura 6: Frequência de alimentação (número de eventos por hora) de acordo com a espécie do filhote em ninhos de sabiá-barranco (*Turdus leucomelas*) parasitados por chupim (*Molothrus bonariensis*). O asterisco indica a diferença estatisticamente significativa, com $\alpha=0,5$.

Comportamento dos filhotes

Durante os eventos de alimentação, o comportamento de “erguer a cabeça e pedinchar” foi observado 20 vezes para *T. leucomelas* e 80 para *M. bonariensis*. Já o comportamento de somente “erguer a cabeça” foi observado 100 vezes para *T. leucomelas* e 66 vezes para *M. bonariensis*. Uma variação no comportamento entre as duas espécies foi observada, segundo a qual os filhotes de chupim apresentaram majoritariamente o comportamento de “erguer a cabeça e pedinchar”, enquanto os filhotes de sabiá apenas “erguiam a cabeça” na maioria das vezes (Tabela 2, figura 7). Porém, os filhotes de chupim apresentaram uma taxa considerável de “erguer a cabeça”. Outra diferença observada foi no comportamento de pedinchar, onde os filhotes de chupim pedinçam em 55,1% das vezes, enquanto os filhotes de sabiá pedinçam em 28,7% das vezes

Tabela 2. Resultado dos modelos generalizados mistos avaliando se o comportamento dos filhotes de “erguer a cabeça (E)” e “erguer a cabeça e pedinchar (EP)” difere entre o chupim (*Molothrus bonariensis*) e o sabiá-barranco (*Turdus leucomelas*), e se sabiás se comportam de forma diferente em ninhos parasitados. O número do ninho foi utilizado como fator randômico em ambos os modelos.

	Estimativa	Erro Padrão	z	P
<i>Ambas as espécies</i>				
Intercepto	0.074	0.522	0.142	0.887
Espécie	-1.722	0.352	-4.880	<0.001
<i>Sabiás</i>				
Intercepto	-1.6787	1.081	-1.553	0.120
Presença de chupim	-0.170	1.391	-0.123	0.902

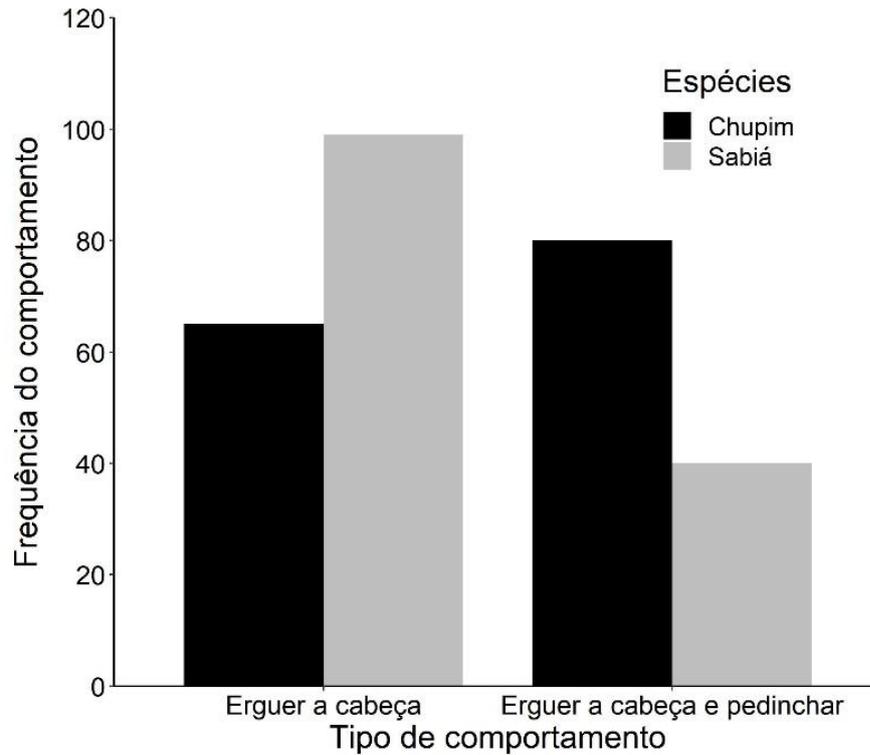


Figura 7: Frequência dos comportamentos de “erguer a cabeça” e “erguer a cabeça e pedinchar” por espécie do filhote em ninhos de sabiá-barranco (*Turdus leucomelas*) parasitados por chupim (*Molothrus bonariensis*).

Quando analisados os comportamentos somente dos filhotes de sabiás, observou-se uma variação entre ninhos parasitados e não parasitados: o comportamento de “erguer a cabeça e pedinchar” foi observado 20 vezes em ambos os ninhos, porém, o comportamento de “erguer a cabeça” foi observado 39 vezes em ninhos não parasitados e 61 vezes em ninhos parasitados. No entanto, essas diferenças não foram significativas, indicando que o comportamento do filhote de sabiá antes de receber alimento não se altera em ninhos parasitados (Tabela 2, figura 8).

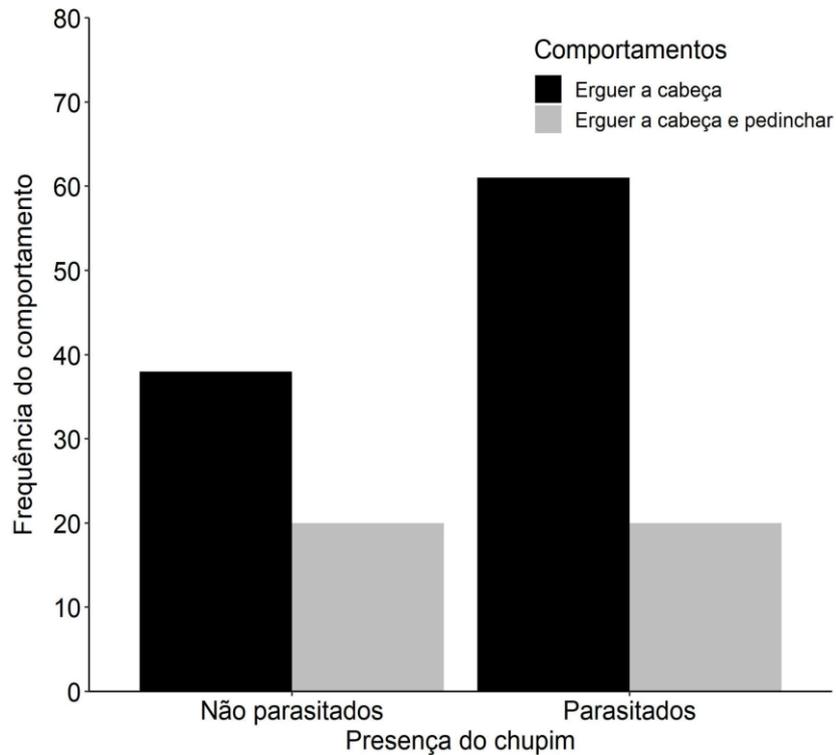


Figura 8: Frequência dos comportamentos de “erguer a cabeça” e “erguer a cabeça e pedinchar” pelos filhotes de sabiá-barranco (*Turdus leucomelas*) em ninhos parasitados por chupim (*Molothrus bonariensis*) e não parasitados.

DISCUSSÃO

Não encontrei indícios de que os adultos de sabiá-barranco discriminam os filhotes de chupim em seu ninho durante a provisão de alimento. Pelo contrário, os filhotes de chupim foram alimentados mais vezes e mais rapidamente que os filhotes de sabiá-barranco. Foi observado ainda que os ninhos parasitados receberam um número maior de visitas de alimentação.

Hospedeiros maiores que o parasita, como o sabiá-barranco, geram uma competição por alimento mais intensa, além de provocar um desenvolvimento mais lento nos filhotes parasitas (ASTIÉ; REBOREDA, 2009; FIORINI; TUERO; REBOREDA, 2005; GLOAG *et al.* 2012). Filhotes de sabiá-laranjeira (*Turdus rufiventris*), por exemplo, em ninhos parasitados por chupim, foram mais alimentados do que os filhotes parasitas, o que culminou na morte por inanição de 68,7% dos últimos (LICHTENSTEIN, 2001). Rivers (2007) mostra

que o filhote parasita recebe mais alimento quando é maior em relação ao filhote hospedeiro, mas nossos resultados mostram o contrário. Diferentemente do que acontece com o chupim quando ele parasita o sabiá-laranjeira (LICHTENSTEIN, 2001), o maior problema para o chupim não seria o comportamento dos pais hospedeiros, porque os sabiás-barranco parecem bem empenhados em alimentá-lo. Então, provavelmente, a maior barreira para o desenvolvimento do chupim no ninho de sabiá-barranco seja a competição com os filhotes do hospedeiro.

Quando se trata de competição por alimento, nossos resultados indicam que os filhotes de chupim são alimentados mais rapidamente e frequentemente que os filhotes de sabiá. Tal resultado pode estar relacionado à grande intensidade de pedinchamento por parte dos parasitas, que têm como característica chamados longos e trêmulos, os quais estimulam a alimentação pelos pais (GLOAG; KACELNIK, 2013). A duração dos chamados, juntamente de sílabas mais altas, podem elevar o estímulo causado nos pais hospedeiros, o que favorece não apenas o chupim, pois há um aumento na taxa de alimentação em ninhos parasitados (GLOAG; KACELNIK, 2013). Isso se repete nos ninhos analisados nesse trabalho, pois foi possível observar um aumento no número de visitas de alimentação em ninhos parasitados.

O comportamento de intenso pedinchamento pelo filhote de chupim pode ter evoluído como alternativa à ausência de estratégias para imitar a aparência ou os chamados da maioria de seus hospedeiros (GLOAG; FIORINI; REBOREDA, 2013; TUERO; GLOAG; REBOREDA, 2016), o que possibilita o parasitismo em um grande número de espécies com morfologia e vocalizações radicalmente distintas (LOWTHER, 2013). Além disso, esse mecanismo os faz capazes de dosar a intensidade de pedinchamento de acordo com o nível de competitividade com seus companheiros de ninho, a despeito do grau de saciação do parasita no momento (RIVERS, 2007; TUERO; GLOAG; REBOREDA, 2016). Tal afirmação justificaria a alta intensidade de pedinchamento por parte dos chupins em ninhos de sabiá-barranco, porém, nosso estudo não testou como se dá a variação dessa intensidade em ninhos de outras espécies.

Ninhos parasitados receberam mais visitas de alimentação do que ninhos não parasitados, o que indica que a presença do chupim no ninho desencadeia no sabiá-barranco um maior esforço de provisão de alimento, assim como em ninhos de mariquita-protonária *Protonotaria citrea* parasitados pelo chupim-mulato *Molothrus ater* (HOOVER; REETZ, 2006). Um provável mecanismo por trás disso é a grande intensidade de pedinchamento do

filhote de chupim, uma vez que um aumento nas “begging calls” pode afetar a taxa de alimentação por parte dos pais, como observado no estorninho *Sturnus vulgaris* (COTTON *et al.*, 1996), no bobo-grande *Calonectris diomedea* (GRANADEIRO *et al.*, 2000), na andorinha-das-árvores *Tachycineta bicolor* (LEONARD; HORN, 2001) e no mandarim *Taeniopygia guttata* (GILBY; MAINWARING; GRIFFITH, 2011). No entanto, em algumas outras espécies essa relação não acontece, como no painho-de-cauda-furcada *Oceanodroma leucorhoa* (RICKLEFS, 1992) e no sargento-d’asa-vermelha *Agelaius phoeniceus* (CLARK; LEE, 1998). Essas evidências sugerem que o mecanismo de estímulo positivo do pedinçamento na taxa de alimentação varia de acordo com a espécie. Os dados obtidos indicam que, no sabiá-barranco esse mecanismo provavelmente está presente, e que a vocalização do chupim é provavelmente tão eficaz quanto a do próprio sabiá em promover um maior número de visitas dos pais ao ninho.

A frequência de entrega de alimento aos ninhegos por parte dos pais é um fenômeno complexo, que depende de diversos fatores. Perez *et al.* (2016) explica que a maioria dos estudos avaliou apenas a resposta alimentar dos pais ao comportamento de pedinçamento no ninho e não avaliou a resposta de forrageamento dos pais, deixando de levar em conta as restrições de disponibilidade de recursos e capacidade de forrageamento dos pais, que têm bastante influência na taxa de alimentação (LOW; MAKAN; CASTRO, 2011). Além disso, um aumento na intensidade do comportamento de pedinchar pode não ser o único parâmetro que impulsiona as respostas de cuidado parental, que também pode ser afetada pela postura corporal do filhote (LICHTENSTEIN, 2001).

A presença do chupim no ninho não influenciou o comportamento dos filhotes de sabiá-barranco de erguer a cabeça para solicitar alimento. Isso indica que o chupim não afeta o esforço de filhotes de sabiá-barranco, embora o comportamento de erguer a cabeça tenha apresentado uma certa variação. Esse padrão difere do que ocorre em ninhos de cardeal-azul (*Passerina cyanea*), onde a presença de filhotes de chupim-mulato (*Molothrus ater*) influencia a taxa de pedinçamento dos filhotes hospedeiros, que é maior em ninhos parasitados (DEARBORN, 1998). Uma maior frequência de pedinçamento por parte dos filhotes parasitas não faria, necessariamente, com que ele recebesse mais alimento (PRICE; YDENBERG, 1995). Porém, nossos resultados mostram uma taxa de alimentação maior para os filhotes de chupim (de acordo com a frequência e velocidade com que são alimentados), o

que indica que a estratégia adotada pela espécie de pedinchar excessivamente é eficiente para que os filhotes recebam mais alimento.

Era esperado que o comportamento dos filhotes de sabiá variasse entre ninhos parasitados e não parasitados, uma vez que os filhotes de chupim seriam seus competidores por alimento. No entanto, não houve alteração significativa no comportamento dos filhotes de sabiá em ninhos parasitados, o que pode indicar que a competição gerada pelo filhote de chupim não é relevante, mesmo que os filhotes de sabiá tenham apresentado um pouco mais frequentemente o comportamento de erguer a cabeça em ninhos parasitados. Rivers, Loughin e Rothstein (2010) sugerem que a competição gerada pelo chupim em hospedeiros maiores que ele próprio leva a um menor esforço dos filhotes hospedeiros quando se trata de pedinchamento. Porém, nossos resultados mostram que não houve variação do comportamento predominante nos filhotes de sabiá em ninhos parasitados. Isso indica que a presença do chupim não é suficiente para exigir um esforço maior dos ninhegos de sabiá, mesmo que esse esforço não seja evidenciado pelo pedinchamento, mas por outro comportamento ao pedir alimento. Por outro lado, a diferença de massa corpórea entre as duas espécies parece não ser grande o suficiente para que o sabiá diminua seu comportamento de pedinchar em ninhos parasitados. Alternativamente, o padrão encontrado pode indicar apenas um reflexo dos filhotes de sabiá em relação aos comportamentos do chupim, mesmo que as observações mostrem diversas vezes onde os sabiás não apresentavam movimentação alguma enquanto os chupins pediam alimento. Independentemente da causa, o fato de não haver diferença no padrão de comportamentos indica que não há um gasto adicional de energia aos sabiás em ninhos parasitados.

Entre as adaptações morfológicas e comportamentais adquiridas pelo chupim para torná-los capazes de manipular o esforço dos pais adotivos está a modificação na frequência da vocalização e intensidade de pedinchamento por parte dos filhotes (MADDEN; DAVIES, 2006). Os filhotes de chupim apresentaram uma frequência maior de pedinchamento em relação aos filhotes hospedeiros, que tiveram o comportamento de erguer a cabeça como mais comum. Essa adaptação vocal baseada na amplificação do estímulo sonoro pode ter sido pressionada pelo comportamento dos pais hospedeiros de emitir sons específicos para reconhecer seus próprios filhotes, diferenciando-os dos parasitas (LANGMORE; HUNT; KILNER, 2003). Este comportamento foi observado em diversos vídeos nesse estudo, nos quais os pais emitiram um chamado curto, que fazia com que os filhotes de sabiá levantassem

a cabeça e abrissem o bico para receber alimento. Assim, os chupins parecem investir em um grande esforço na vocalização ao invés de imitar com mais perfeição a comunicação dos ninhegos de sabiá-barranco.

Até os primeiros 5 a 6 dias de vida dos filhotes de sabiá, os principais alimentos fornecidos pelos pais são artrópodes e minhocas, e somente após esse tempo os frutos se tornam mais frequentes (HADDAD, 2017). Dois eventos observados nos vídeos incluíam tentativas de alimentação dos filhotes de chupim com alimentos aparentemente maiores do que eles poderiam engolir, e, quando não havia sucesso, a tentativa passava para outro filhote, possibilitando a alimentação de um filhote de sabiá, por exemplo. Isso sugere que, apesar de serem alimentados sem discriminação, mais rapidamente e mais vezes que os filhotes de sabiá, os chupins podem ter dificuldades para consumir certos alimentos trazidos, como frutos, por exemplo. Tal fato também foi observado em ninhos de sabiá-laranjeira, onde apenas 35,6% das tentativas de alimentação foram bem sucedidas (LICHTENSTEIN, 2001). No entanto, não foi possível avaliar a frequência em que isso ocorre e se gera desvantagens aos filhotes de chupim quando competem por alimento com os sabiás.

CONCLUSÃO

Os adultos de sabiá-barranco não distinguem os filhotes parasitas em seus ninhos durante a provisão de alimento, uma vez que os filhotes de chupim foram alimentados mais vezes e mais rapidamente em comparação com os filhotes da espécie hospedeira. A presença dos parasitas causa, ainda, um aumento no esforço dos pais nesse processo, que realizaram um número maior de visitas em ninhos parasitados. O comportamento do filhote de sabiá, no entanto, se mantém inalterado na presença do parasita, o que sugere que o esforço dos filhotes de sabiá-barranco é equivalente em ninhos parasitados e não parasitados. É provável que os chamados frequentes e intensos dos filhotes de chupim tenham influenciado o comportamento dos pais adotivos, apesar de não terem afetado seus companheiros de ninho.

REFERÊNCIAS

- ASTIE, A. A.; REBOREDA, J. C. Creamy-Bellied Thrush Defenses Against Shiny Cowbird Brood Parasitism. *The Condor*, v. 107, n. 4, p. 788–796, 1 nov. 2005.
- ASTIE, A. A.; REBOREDA, J. C. Function of egg punctures by Shiny Cowbirds in parasitized and nonparasitized Creamy-bellied Thrush nests. *Journal of Field Ornithology*, v. 80, n. 4, p. 336–343, dez. 2009.
- ASTIÉ, A. A.; REBOREDA, J. C. Costs of Egg Punctures and Parasitism by Shiny Cowbirds (*Molothrus Bonariensis*) at Creamy-Bellied Thrush (*Turdus Amaurochalinus*) Nests. *The Auk*, v. 123, n. 1, p. 23–32, 1 jan. 2006.
- CLARK, A. B.; LEE, W.-H. Red-winged blackbird females fail to increase feeding in response to begging call playbacks. *Animal Behaviour*, v. 56, n. 3, p. 563–570, 1 set. 1998.
- DAVANÇO, P. et al. Breeding life-history traits of the Pale-breasted Thrush (*Turdus leucomelas*) in southeastern Brazil. *Ornitologia Neotropical*, v. 24, p. 401–411, 2013.
- DAVIES, N. *Cuckoos, Cowbirds and Other Cheats*. [s.l.] A&C Black, 2010.
- DE L. BROOKE, M.; DAVIES, N. B. Egg mimicry by cuckoos *Cuculus canorus* in relation to discrimination by hosts. *Nature*, v. 335, n. 6191, p. 630–632, out. 1988.
- DE MÁRSICO, M. C.; GANTCHOFF, M. G.; REBOREDA, J. C. Host–parasite coevolution beyond the nestling stage? Mimicry of host fledglings by the specialist screaming cowbird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 279, n. 1742, p. 3401–3408, 30 maio 2012.
- DEARBORN, D. C. Begging behavior and food acquisition by brown-headed cowbird nestlings. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 43, n. 4-5, p. 259–270, 24 ago. 1998.
- FIORINI, V. et al. Éxito reproductivo del tordo renegrado (*Molothrus bonariensis*) en hospedadores de distinto tamaño corporal. 2005. [s.l.: s.n.]. Disponível em: <<http://server.ege.fcen.uba.ar/leyca/documents/papers/05-fiorini-et-al.pdf>>.
- FIORINI, V. D. et al. Obligate Brood Parasitism on Neotropical Birds. *Behavioral Ecology of Neotropical Birds*, p. 103–131, 2019.

- FIORINI, V. D.; TUERO, D. T.; REBOREDA, J. C. Shiny cowbirds synchronize parasitism with host laying and puncture host eggs according to host characteristics. *Animal Behaviour*, v. 77, n. 3, p. 561–568, mar. 2009.
- GILBY, A. J.; MAINWARING, M. C.; GRIFFITH, S. C. The adaptive benefit of hatching asynchrony in wild zebra finches. *Animal Behaviour*, v. 82, n. 3, p. 479–484, 1 set. 2011.
- GLOAG, R. et al. The economics of nestmate killing in avian brood parasites: a provisions trade-off. *Behavioral Ecology*, v. 23, n. 1, p. 132–140, 29 set. 2011.
- GLOAG, R. et al. The wages of violence: mobbing by mockingbirds as a frontline defence against brood-parasitic cowbirds. *Animal Behaviour*, v. 86, n. 5, p. 1023–1029, nov. 2013.
- GLOAG, R.; KACELNIK, A. Host manipulation via begging call structure in the brood-parasitic shiny cowbird. *Animal Behaviour*, v. 86, n. 1, p. 101–109, jul. 2013.
- GRANADEIRO, J. P. et al. Responses of breeding Cory's shearwater *Calonectris diomedea* to experimental manipulation of chick condition. *Behavioral Ecology*, v. 11, n. 3, p. 274–281, maio 2000.
- GRANFORS, D. A.; PIETZ, P. J.; JOYAL, L. A. Frequency of Egg and Nestling Destruction by Female Brown-headed Cowbirds at Grassland Nests. *The Auk*, v. 118, n. 3, p. 765–769, 1 jul. 2001.
- HADDAD, R. N. M. Divisão do trabalho entre os sexos no cuidado parental do sabiá-barranco (*Turdus leucomelas*). Trabalho de conclusão de curso (bacharelado - Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Instituto de Biociências (Campus de Rio Claro), 2017. Disponível em: <<http://hdl.handle.net/11449/156467>>.
- HADDAD, R. N. M. Divisão parental do cuidado à prole no sabiá-barranco (*Turdus leucomelas*). Dissertação de mestrado - Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Instituto de Biociências (Campus de Rio Claro), 2020. Disponível em: <<http://hdl.handle.net/11449/156467>>.
- HAHN, D. C.; HATFIELD, J. S. Host selection in the forest interior: cowbirds target ground-nesting species. *pubs.er.usgs.gov*, p. 120–127, 2000.

HOOVER, J. P.; REETZ, M. J. Brood parasitism increases provisioning rate, and reduces offspring recruitment and adult return rates, in a cowbird host. *Oecologia*, v. 149, n. 1, p. 165–173, 26 abr. 2006.

LACK, D. Bird Migration and Natural Selection. *Oikos*, v. 19, n. 1, p. 1, 1968.

LANGMORE, N. E.; HUNT, S.; KILNER, R. M. Escalation of a coevolutionary arms race through host rejection of brood parasitic young. *Nature*, v. 422, n. 6928, p. 157–160, mar. 2003.

LEONARD, M. L.; HORN, A. G. Begging calls and parental feeding decisions in tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 49, n. 2-3, p. 170–175, 26 jan. 2001.

LICHTENSTEIN, G. Low success of shiny cowbird chicks parasitizing rufous-bellied thrushes: chick–chick competition or parental discrimination? *Animal Behaviour*, v. 61, n. 2, p. 401–413, fev. 2001.

LOW, M.; MAKAN, T.; CASTRO, I. Food availability and offspring demand influence sex-specific patterns and repeatability of parental provisioning. *Behavioral Ecology*, v. 23, n. 1, p. 25–34, 18 ago. 2011.

LOWTHER, P. E. Lists of victims and hosts of the parasitic cowbirds (*Molothrus*). Version Aug, v. 26, p. 2013, 2013.

MADDEN, J. R.; DAVIES, N. B. A host-race difference in begging calls of nestling cuckoos *Cuculus canorus* develops through experience and increases host provisioning. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 273, n. 1599, p. 2343–2351, 20 jun. 2006.

PEREZ, E. C. et al. Corticosterone triggers high-pitched nestlings' begging calls and affects parental behavior in the wild zebra finch. *Behavioral Ecology*, p. arw069, 22 jun. 2016.

PRICE, K.; YDENBERG, R. Begging and provisioning in broods of asynchronously-hatched yellow-headed blackbird nestlings. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 37, n. 3, p. 201–208, set. 1995.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- RANDS, S. A. Mobbing and sitting tight at the nest as methods of avoiding brood parasitism. *Interface Focus*, v. 2, n. 2, p. 217–225, 18 jan. 2012.
- RICKLEFS, R. E. The Optimization of Growth Rate in Altricial Birds. *Ecology*, v. 65, n. 5, p. 1602–1616, out. 1984.
- RICKLEFS, R. E. The roles of parent and chick in determining feeding rates in Leach's storm-petrel. *Animal Behaviour*, v. 43, n. 6, p. 895–906, 1 jun. 1992.
- RIVERS, J. W. Nest mate size, but not short-term need, influences begging behavior of a generalist brood parasite. *Behavioral Ecology*, v. 18, n. 1, p. 222–230, 2 nov. 2006.
- RIVERS, J. W.; LOUGHIN, T. M.; ROTHSTEIN, S. I. Brown-headed cowbird nestlings influence nestmate begging, but not parental feeding, in hosts of three distinct sizes. *Animal Behaviour*, v. 79, n. 1, p. 107–116, jan. 2010.
- ROTHSTEIN, S. I. A Model System for Coevolution: Avian Brood Parasitism. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 21, n. 1, p. 481–508, nov. 1990.
- SILVER, R.; ANDREWS, H.; BALL, G. F. Parental Care in an Ecological Perspective: A Quantitative Analysis of Avian Subfamilies. *American Zoologist*, v. 25, n. 3, p. 823–840, ago. 1985.
- TUERO, D. T.; GLOAG, R.; REBOREDA, J. C. Nest environment modulates begging behavior of a generalist brood parasite. *Behavioral Ecology*, v. 27, n. 1, p. 204–210, 26 ago. 2015.
- WALTERS, J. R. The evolution of parental behavior and clutch size in shorebirds. In: BURGER, J. OLLA, B. L (Eds.). *Shorebirds: Breeding behavior and populations*. Plenum Press, New York, 1984, p. 243-287.