
CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

RENAN NASSER MEDEIROS HADDAD

**DIVISÃO DO TRABALHO ENTRE OS
SEXOS NO CUIDADO PARENTAL DO
SABIÁ-BARRANCO (*Turdus leucomelas*)**



Rio Claro
2017

RENAN NASSER MEDEIROS HADDAD

DIVISÃO DO TRABALHO ENTRE OS SEXOS NO CUIDADO PARENTAL
DO SABIÁ-BARRANCO (*Turdus leucomelas*)

Orientador: Prof. Dr. Marco Aurélio Pizo Ferreira

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

Rio Claro
2017

598.2 Haddad, Renan Nasser Medeiros
H126d Divisão do trabalho entre os sexos no cuidado parental do
sabiá-barranco (*Turdus leucomelas*) / Renan Nasser Medeiros
Haddad. - Rio Claro, 2017
50 f. : il., figs., gráfs., fots.

Trabalho de conclusão de curso (bacharelado - Ciências
Biológicas) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de
Biociências de Rio Claro
Orientador: Marco Aurélio Pizo Ferreira

1. Ave. 2. Ornitologia. 3. Cuidado parental. 4. *Turdus*
leucomelas. 5. Sabiá-barranco. I. Título.

AGRADECIMENTOS

Estes agradecimentos vão a todos que me apoiaram e fizeram valer todos estes anos, durante os quais fraquejei diversas vezes, mas que com as suas contribuições consegui chegar até aqui.

Aos meus pais, Edison e Sirlei, que me deram tanto apoio desde sempre. A minha irmã, Ana Carolina, com quem compartilhei momentos de alegria, ao mesmo tempo dores e dificuldades similares, nas quais apoiamos um ao outro. Aos meus primos, que sempre estiveram juntos comigo nas horas de lazer e de descontração.

Aos meus colegas da universidade. Aos amigos que compartilharam das mesmas moradias. Aos veteranos que me ajudaram e me deram tantos conselhos desde o primeiro ano. A turma de 2011, que fizeram destes últimos longos sete anos inesquecíveis.

A todas as minhas amizades.

Aos professores que me ajudaram, me guiaram e me deram oportunidades.

Um obrigado especial a todos que contribuíram e ainda contribuem nos anilhamentos das aves da UNESP de Rio Claro, sem o esforço de vocês este trabalho não seria possível.

Finalmente, a Marco Aurélio Pizo, por tudo que me ensinou e guiou como orientador. Obrigado pelos ensinamentos e pela paciência.

RESUMO

Estudos sobre Passeriformes na região tropical são normalmente escassos em comparação aos extensos trabalhos feitos nas regiões temperadas, e isto inclui hábitos de cuidado parental. Com desenvolvimento das pesquisas relacionadas ao cuidado parental nas últimas décadas (esclarecendo estratégias evolutivas, competição entre os sexos, entre pais e ninhinhos) há também a necessidade de mais trabalhos fornecendo dados básicos sobre o comportamento nas regiões tropicais. O comportamento de limpeza do ninho de aves altriciais, por exemplo, continua sendo negligenciado. Neste trabalho descreve-se a divisão do cuidado parental entre machos e fêmeas, durante o período de ninhego dos filhotes, na espécie tropical de Passeriforme monomórfico e socialmente monogâmico, *Turdus leucomelas* (Turdidae). O fato de haver representantes do gênero *Turdus* no hemisfério norte serve como base comparativa entre as diferenças no cuidado parental nas regiões temperadas das tropicais. As informações de cuidado parental desta espécie foram obtidas por meio da observação e filmagem de 25 ninhos no campus Bela Vista da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP) de Rio Claro em São Paulo, totalizando 118,6 horas de filmagem, durante as épocas reprodutivas (setembro a dezembro) de 2015 e 2016. Ambos os sexos alimentam os ninhinhos e removem os sacos fecais do ninho de modo similar em proles de apenas 1 filhote, mas apenas os machos aumentam suas taxas de alimentação e limpeza em relação ao aumento da prole. Apenas as fêmeas realizaram *brooding*. As fêmeas possivelmente estão limitadas a quanto investimento parental podem oferecer resultante dos gastos energéticos com os períodos de ovoposição e incubação. Conclui-se que para o sucesso reprodutivo em proles maiores o investimento em cuidado parental do macho é essencial.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	7
1.1 Cuidado parental e sistemas de acasalamento em Aves.....	7
1.2 Alimentação dos filhotes.....	10
1.3 Limpeza do ninho	11
1.4 <i>Turdus leucomelas</i> e seus hábitos de nidificação.....	13
2. OBJETIVOS	18
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	19
3.1 Área de estudo.....	19
3.2 Localização e monitoramento dos ninhos.....	19
3.3 Filmagem dos ninhos	21
3.4 Registro e Análise dos Dados	21
4. RESULTADOS	25
4.1 Alimentação e dieta dos ninhegos.....	25
4.2 Limpeza do ninho	30
4.3 Brooding	33
5. DISCUSSÃO	35
5.1 Alimentação e dieta dos ninhegos.....	35
5.2 Limpeza do ninho	38
5.3 Brooding	40
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	42

1. INTRODUÇÃO

1.1 Cuidado parental e sistemas de acasalamento em Aves

Cuidado parental é normalmente descrito como qualquer estratégia ou aspecto intrínseco proveniente dos adultos que promova a sobrevivência ou a qualidade de uma prole (WALTERS, 1984), e em ecologia comportamental das aves, o cuidado parental é um grande foco de pesquisas (GOWATY, 1996). As ações que se definem como comportamentos de cuidado parental são aquelas que, de alguma maneira, ajudam a assegurar a sobrevivência e qualidade dos filhotes (CLUTTON-BROCK, 1991; VERNER E WILSON, 1969; SILVER ET AL., 1985). Exemplos de atividades de cuidado parental são abrangentes por definição, desde os mais básicos como provisão energética para os gametas e a escolha do local de ovoposição, até comportamentos mais complexos como a alimentação da fêmea pelo macho antes e depois da ovoposição, e durante a incubação, defesa do território, construção do ninho, incubação dos ovos, ‘brooding’ (i. e. termorregulação do ninhegos por meio dos pais posicionando-se em cima dos ninhegos), alimentação dos ninhegos e jovens (‘fledgelings’), escoltar os jovens para locais de forrageamento ou refúgio de predadores, e proteção dos ninhegos e jovens de predadores. Estudando-os, torna-se possível compreender a dinâmica social de grupos familiares, de conflitos sexuais, conflito entre prole e genitores, rivalidade entre a própria prole, e cooperação reprodutiva (GOWATY, 1996). O enfoque deste trabalho está na alimentação dos filhotes, limpeza do ninho pela retirada das fezes produzidas pelos filhotes e *brooding*.

Os cuidados oferecidos pelas aves e mamíferos a sua prole são os exemplos mais comuns para a maioria das pessoas, mas o cuidado parental existe também nas formas mais simples como, por exemplo, proteção contra predadores providenciada pelos pais em alguns peixes (GOWATY, 1996). Este investimento dos pais no cuidado aos filhotes é chamado de investimento parental, que beneficia a prole e aumenta a taxa de sobrevivência dela levando a um maior sucesso reprodutivo, ao custo da possibilidade dos pais investirem em outras proles, concomitantes ou futuras (TRIVERS, 1972). Dentre outros potenciais custos associados o investimento parental e esforços envolvidos no cuidado parental, destacam-se uma menor taxa de sobrevivência, diminuição do ‘fitness’ (saúde do indivíduo), redução da fecundidade e a diminuição das chances de acasalamento dos adultos (GROSS AND SARGENT, 1985;

TRIVERS, 1972). Um dos meios de se compreender as vantagens e desvantagens sistemas de acasalamento e de cuidado parental é estudar táxons com uma grande variação destas estratégias como peixes ciclídeos e aves Charadriiformes (GOWATY, 1996). As aves são conhecidas pela dedicação ao cuidado de seus filhotes, quase sempre feito pelos esforços de pelo menos um dos indivíduos do casal (BALSHINE, 2012, COCKBURN, 2006). Apenas algumas espécies não realizam forma alguma de cuidado parental, as parasitas, que ovipõem em ninhos de outras espécies, em que o cuidado parental dos hospedeiros é utilizado para assegurar o crescimento de seus descendentes e do próprio sucesso reprodutivo, e as da família Megapodidae da Oceania, cujos ovos são incubados em aterros aquecidos por fontes externas (COCKBURN, 2006; FRITH, 1956; SILVER ET AL., 1985). No caso das aves que realmente cuidam de suas próprias proles, o cuidado pode ser apresentado das seguintes maneiras: de forma uniparental, em que apenas um dos sexos cuida dos filhotes (ou o macho ou a fêmea), biparental, em que o casal cuida em conjunto de sua prole, e, por fim, os filhotes podem receber cuidados de indivíduos “ajudantes” no caso da reprodução cooperativa. Biparentalismo parece ser a norma para a grande maioria (75-81% das espécies de aves), o uniparentalismo pela fêmea é uma forma mais comum de cuidado por um único adulto e é bem considerável (4-8% das espécies de aves), com o uniparentalismo do macho tendo uma proporção bem reduzida (~1% das espécies de aves), e a reprodução cooperativa é bem representada hoje em dia com publicações recentes chegando a ter quadruplicado em comparação com seus números anteriores (~9% das espécies de aves), (BALSHINE, 2012, COCKBURN, 2006, SILVER ET AL., 1985).

Pela difundida presença do cuidado biparental entre as aves, alguns cientistas assumiam esta como uma característica basal do grupo (SILVER ET AL., 1985). Em decorrência disso, diversas pesquisas tentaram explicar como o uniparentalismo do macho e da fêmea poderia se originar a partir do aspecto ancestral de biparentalismo (GOWATY, 1996). Nos últimos anos, no entanto, houve um crescimento na credibilidade da hipótese que estabelece o uniparentalismo pelo macho como a forma ancestral, incentivado por novas descobertas paleontológicas, moleculares e taxonômicas, propondo então que as outras formas derivaram a partir desta. O biparentalismo teria sido selecionado pelas pressões evolutivas de um ambiente mais hostil, que teria favorecido a presença de pelo menos um dos pais para a incubação e proteção, e a partir desta forma mais simples, as estratégias mais complexas, especializadas e com divisões dos cuidados no ninho entre os sexos para o biparentalismo surgiram (VARRICHIO ET AL., 2008, WESOLOWSKI, 2004). Isto também significaria que a forma de uniparentalismo da fêmea seria a mais derivada dentre as outras, o que poderia

alterar como interpretamos os conflitos de sexo para o cuidado parental entre as aves (GOWATY, 1996).

Levando em conta que o cuidado biparental é o mais disseminado entre as aves atualmente, poderia se esperar que as divisões das tarefas pudessem ser próximas de igualitárias, já que o macho pode realizar quase todas as tarefas que a fêmea realiza, com exceção de botar os ovos. No entanto, a recente teoria de conflito sexual e as idéias sobre variação na atratividade dos parceiros, levaram a compreensão de que alocação de recursos pelo casal é raramente feita em completa igualdade (GOWATY, 1996).

O investimento parental de cada sexo pode variar em função de diversos fatores dependendo da espécie e táxon pertencente, latitude, bioma, sistema de reprodução (monogamia ou poligamia), sincronia de fertilidade e acasalamento na população, dinâmicas entre o macho e a fêmea (conflitos, investimento de cada sexo, prioridade do indivíduo em um harém), experiência de nidificação de cada indivíduo, presença de ajudantes em sistemas cooperativos, baixa confiabilidade na paternidade da prole resultante de cópulas extra-par, abundância de recursos, tamanho e idade da prole, e variação individual (personalidade e plasticidade) (e. g. ALATALO ET AL., 1988, BEBBINGTON E HATCHWELL, 2015, BÉDARD E MEUNIER, 1983, BIERMANN E SEALY, 1982, BOLOPO ET AL., 2015, BREITWISCH ET AL., 1986, CARERE E ALLEVA, 1998, DUNN E COCKBURN, 1996, GREENBERG E GRADWOHL, 1983, GRUNDEL, 1987, LOW ET AL., 2011, MÄND ET AL, 2013, MCCARTY E WINKLER, 1999, MCGILLIVRAY, 1983, WESTNEAT ET AL., 2011, YASUKAWA ET AL., 1990).

Nos trópicos as latitudes baixas resultam em baixa sazonalidade e criam padrões diferentes nas nidificações nas espécies, ao contrário das espécies em regiões temperadas as das regiões tropicais não são sempre limitadas a uma única curta época de reprodução, nos trópicos existem épocas de reprodução mais longas e que podem ocorrer durante muitos períodos do ano variando para cada espécie (STUCHBURY E MORTON, 2000). As épocas de reprodução nas aves tropicais são diversas, sendo que determinados fatores, por exemplo, a disponibilidade de alimento, taxa de predação e pluviosidade, podem influenciar de maneira inesperada estes períodos, que podem ocorrer durante o ano inteiro (e. g. GREENBERG E GRADWOHL, 1983) ou em apenas alguns meses (STUCHBURY E MORTON, 2000). Em geral, também são observadas algumas tendências na região tropical, em comparação com regiões temperadas do hemisfério norte, que influenciam outros aspectos da vida destas aves: Épocas de reprodução maiores, ninhadas com menor número de filhotes, tempo de nidificação maior, e menor variação de investimento parental entre macho e fêmea, frequentemente

existindo uma convergência nos papéis dos sexos (GREENBERG E GRADWOHL, 1983, STUCHBURY E MORTON, 2000).

O menor tamanho das ninhadas e o período de nidificação longo podem estar relacionados à disponibilidade de alimento nos trópicos e menores tempos de forrageamento pelos dias serem mais curtos (STUCHBURY E MORTON, 2000). Na região tropical não há picos de oferta de alimento tão grandes e tempo de luz diária extensa quanto nas regiões temperadas em épocas reprodutivas, que resultam em taxas menores de eventos de alimentação (STUCHBURY E MORTON, 2000). Porém, estas menores taxas de alimentação são compensadas pelo fato das proles de Passeriformes nas regiões tropicais serem menores em comparação as regiões temperadas, sendo que em muitos casos a taxa de alimentação por filhote nas regiões tropicais é similar ou maior (MARTIN ET AL., 2000; MARTIN ET AL., 2011, MARTIN ET AL., 2015).

1.2 Alimentação dos filhotes

A alimentação dos filhotes das aves é quase sempre dependente da ajuda dos adultos, especialmente nas espécies de desenvolvimento altricial, em que os adultos têm que assegurar toda alimentação da prole, trazendo o alimento ao ninho e o oferecendo diretamente aos filhotes, além de ajudar, por vezes, na ingestão. Assim como outras formas de cuidado parental, considera-se que as chances de sobrevivência da ninhada aumentam em relação ao esforço total dos pais para prover sua nutrição (TRIVERS, 1972, BREITWISCH, 1986). Em muitas espécies de aves monogâmicas, tanto os machos, quanto as fêmeas realizam a tarefa de alimentação da prole, no entanto, há diferenças detectáveis em diferentes casos, sobre a composição, quantidade e volume de alimento fornecido (ALATALO ET AL., 1988, BREITWISCH ET AL., 1986, GREENBERG E GRADWOHL, 1983, GRUNDEL, 1987, MCCARTY E WINKLER, 1999, MCGILLIVRAY, 1984). É esperado que o tipo de alimento oferecido pelos adultos a sua prole seja um reflexo da suas próprias dietas, mas pode haver modificações necessárias para promover o desenvolvimento dos filhotes (BREITWISCH ET AL., 1986, MCCARTY ET AL., 1999).

A divisão de entre os sexos na função de alimentação dos filhotes tem sido estudada sob a ótica da competição e conflito entre os indivíduos adultos no ninho (ALATALO ET AL., 1988, GOWATY, 1996, LOW ET AL., 2011, WESTNEAT ET AL., 2011). A

sustentação da prole é uma atividade intensa e desgastante, portanto, os indivíduos do casal se esforçarão e gastarão mais energia na ninhada apenas se for de real benefício para eles ou quando tiverem um parceiro de qualidades atraentes (BURLEY, 1986). Há diferentes situações em que a taxa de alimentação dos filhotes pode se alterar, tanto por parte do macho, quanto da fêmea, pássaros machos poligâmicos podem muitas vezes dividir seus esforços entre diferentes ninhos (ALATALO ET AL., 1988, GOWATY, 1996), cópulas extra-par dos machos e das fêmeas podem alterar o investimento parental de ambos os sexos (e. g. pode haver uma redução no esforço de alimentação do macho em uma ninhada no qual tenha baixa confiabilidade na paternidade) (ALATALO ET AL., 1988; DUNN E COCKBURN, 1996, HARTLEY ET AL., 1995, KEMPENAERS E DHONDT, 1993). Mudanças na taxa de alimentação dos filhotes também podem ocorrer por conta de crescimento acelerado dos ninhegos, períodos escassez de alimento, e pelo tamanho e desenvolvimento da ninhada (ALATALO ET AL., 1988; GRUNDEL, 1987; LOW ET AL., 2011, PINKOWSKI, 1978). Alternativamente, em condições mais adversas como o abandono ou morte de um dos membros do casal, o indivíduo consegue compensar os esforços do outro aumentando em até 90% o seu fornecimento de alimento (ALATALO ET AL., 1988, DUNN E COCKBURN, 1996).

1.3 Limpeza do ninho

A limpeza do ninho é crucial para a manutenção de sua estrutura, para a conservação da saúde dos ovos, filhotes e dos adultos que vivem nele. Nesta atividade se encaixam diversas ações dos pais e até dos ninhegos, que garantem que a limpeza seja realizada (BLAIR E TUCKER, 1941, BOLOPO ET AL., 2015, GUIGUENO E SEALY, 2011). As aves altriciais são aquelas cujos filhotes são incapazes de moverem ou deixarem o ninho após o nascimento, portanto, a integralidade da estrutura é essencial para a sobrevivência dos ninhegos destas espécies e não é de se surpreender que a evolução das adaptações na limpeza do ninho tenha evoluído neste grupo (BLAIR E TUCKER, 1941). A limpeza do ninho das aves envolve normalmente a remoção de qualquer objeto estranho, qualquer coisa que não faça parte da estrutura e não seja um ovo não-chocado ou filhote (GUIGUENO E SEALY, 2009). Alguns exemplos sobre itens retirados do ninho são remoção de invertebrados – como

artrópodes – de material vegetal indesejado, ovos não-chocados, cascas de ovos, filhotes mortos e dos sacos fecais (GUIGUENO E SEALY, 2009).

A remoção das fezes e excreta dos filhotes pela ação dos pais é mais comumente observada nos Passeriformes e em Piciformes (TUCKER, 1941), enquanto que no restante das aves altriciais é comum dos filhotes contribuírem em grande parte para manter o ninho limpo, lançando suas fezes e excreta de forma que elas sejam jogadas para fora do ninho (BLAIR E TUCKER, 1941). O saco fecal é uma forma de defecação limitada aos filhotes, descrito como bolsa, recoberta por muco viscoso que mantém isolado dentro de si o conteúdo intestinal escuro e urina semi-sólida branca (ácido úrico) (BLAIR E TUCKER, 1941, GUIGUENO E SEALY, 2011). A remoção de sacos fecais é a mais mencionada e descrita atividade de limpeza do ninho, já que o saco fecal é uma adaptação justamente para a remoção das fezes pelos genitores, considerada uma facilitadora da atividade da limpeza das fezes dos ninhegos (GUIGUENO E SEALY, 2011).

Há algumas variações de como as espécies preferem dispensar os sacos fecais, logo diversos autores formaram teorias sobre os benefícios e malefícios de cada estratégia (BLAIR E TUCKER, 1941, IBÁÑEZ-ÁLAMO ET AL., 2016, LANG ET AL., 2002, MCGOWAN, 1995, WEATHERHEAD, 1984), qual seria o comportamento esperado em cada espécie e momento do desenvolvimento dos ninhegos (BLAIR E TUCKER, 1941). As aves adultas podem se livrar dos sacos fecais de duas principais maneiras: carregando-os para longe do ninho ou ingerindo os sacos fecais no momento em que os pegam dos ninhegos (BLAIR E TUCKER, 1941). Algumas aves, no entanto, podem simplesmente manter uma borda do ninho como uma espécie de depósito para os sacos fecais, porém estas são exceções (BLAIR E TUCKER, 1941). Apesar das diferenças existentes, uma regra se mantém como a mais consistente e com pouquíssimas exceções: a região do ninho que abriga os ovos e os filhotes se mantém inviolada (BLAIR E TUCKER, 1941). Há uma proposta para as tendências ao longo do desenvolvimento dos ninhegos, mencionado por Blair e Tucker (1941), que propuseram três estágios para a limpeza do ninho ao longo do desenvolvimento dos filhotes: no primeiro estágio (até 3 dias de idade dos filhotes), a ingestão dos sacos fecais pelos pais é regra, no segundo estágio, leves toques ou estímulos dos adultos incentivam os ninhegos a defecarem, sacos fecais são ingeridos ou carregados para fora do ninho, no terceiro estágio, os filhotes estão velhos o suficiente para cooperar ativamente com os pais para auxiliá-los a manter o ninho imaculado. Já foi observado também que o momento da alimentação dos filhotes é um estímulo para a sua defecação, sincronizando ela com a presença dos pais no ninho (QUAN ET AL., 2015). Comumente nos estágios mais avançados da vida dos

ninhegos, eles ativamente ajudam os pais a pegarem as fezes (BLAIR E TUCKER, 1941), e em outros raros casos os filhotes tomam a maior parte da responsabilidade da limpeza ou manejo dos sacos fecais, por exemplo, ao defecarem em lugares específicos no ninho, ou mesmo ao se posicionarem para defecar para fora, e ainda ao ajudar uns aos outros nestas tarefas. Esses comportamentos são mais raros em comparação a maior parte das ocorrências (BLAIR E TUCKER, 1941).

Apesar de ainda não ser completamente claro, já que sempre haverá variações interespecíficas, acredita-se que há diversas pressões seletivas para que as aves estejam dispostas a dispensarem tanta energia no processo de limpeza de seus ninhos (IBÁÑEZ-ÁLAMO ET AL., 2016). Essas pressões seletivas seriam dadas por, principalmente, três razões: evitar a atração de predadores ao ninho, ectoparasitas, que podem ser ainda vetores de outras doenças, e a exposição à patógenos contidos nas fezes (IBÁÑEZ-ÁLAMO ET AL., 2016, LANG ET AL. 2002, PETIT ET AL., 1989, WEATHERHEAD, 1984). De acordo com o primeiro e segundo caso, ambas as cascas de ovos e os sacos fecais chamariam a atenção mais facilmente dos predadores e parasitas (IBÁÑEZ-ÁLAMO ET AL., 2016), tanto visualmente quanto olfativamente, facilitando assim a localização do ninho e aumentando a taxa de parasitismo e predação dos filhotes. Em trabalhos mais atuais, a rejeição de ovos de espécies de aves de hábito parasita tem sido ligada ao comportamento de limpeza do ninho (GUIGUENO E SEALY, 2011), como o registro de alguns hospedeiros de ovos de *Molothrus ater*, neste caso *Dendroica petechia*, enterrando os ovos dos parasitas (GUIGUENO E SEALY, 2009).

Frequentemente a manutenção da estrutura do ninho é delegada à fêmea, que costuma passar mais tempo em vigília e termorregulação do ninho. A tarefa de remoção dos sacos fecais pode ser dividida entre os casais em diferentes proporções (GUIGUENO E SEALY, 2011), e em aves que vivem em colônias e nidificam juntas, como na gralha-preta (*Corvus corone corone*), os outros membros do grupo podem ajudar também (BOLOPO ET AL., 2015).

1.4 *Turdus leucomelas* e seus hábitos de nidificação

O gênero *Turdus* é um dos mais diversos da família Turdidae, com aproximadamente 65 espécies, de ocorrência cosmopolita. Este estudo foi realizado com *Turdus leucomelas*

(Vieillot, 1818), também conhecido como sabiá-barranco, que tem uma ampla distribuição na América do Sul, com ocorrência do norte da Colômbia, Venezuela, das Guianas até o Brasil, onde está presente em quase todos os estados, chegando até o Paraguai e norte da Argentina (SICK, 1997, HAVERSCHMIDT, 1959). A subespécie que ocorre na região do estudo é *T. leucomelas leucomelas*.

Os indivíduos de *T. leucomelas* têm em média 22 cm, e são reconhecidos pela cor ferrugínea das asas em contraste com o cinzento oliváceo da cabeça, a garganta esbranquiçada com estrias pardacentas, as coberteiras inferiores das asas são ferrugíneas de cor mais intensa, coberteiras da cauda branca com centros pardacentos e bico escuro acinzentado. A espécie não apresenta dimorfismo sexual (Figura 1) (SICK, 1997). Ocorre em áreas semi-abertas, como bordas de mata, clareiras, savanas, florestas de galeria, e diversos ambientes antrópicos urbanos e rurais (SICK, 1997, RIDGELY E TUDOR, 1989).



Figura 1: Um indivíduo de *T. leucomelas*, de sexo indeterminado e sem anilha no campus da UNESP de Rio Claro.

A dieta de *T. leucomelas* é composta principalmente de invertebrados e frutos, ocasionalmente predam répteis como lagartixas (*Hemidactylus mabouia*) e serpentes (*Typhlophis* sp.) (GUZMÁN, 2014, SAZIMA E ANGELO, 2011). A proporção de

invertebrados na dieta se torna levemente predominante durante o período reprodutivo (GUZMÁN, 2014). O hábito de forrageamento da espécie também varia dependendo do alimento que é buscado: os alimentos obtidos no chão são em sua maioria artrópodos e uma pequena porcentagem de frutos, enquanto na vegetação o *T. leucomelas* apenas obtém frutos (GUZMÁN, 2014).

Semelhante a algumas espécies do gênero, como *Turdus migratorius* (American Robin) e *Turdus merula* (Common Blackbird), *T. leucomelas* são socialmente monogâmicos e compartilha muitas características de nidificação similares (DAVANÇO, 2013, HAVERSCHMIDT, 1959, HOWELL, 1942, SICK, 1997, SNOW, 1958). Constroem ninhos em forma de tigela funda de paredes grossas, feito de raízes, ramos, folhas, outros materiais vegetais e barro (RIDGELY E TUDOR, 1989), que posicionam em galhos, bifurcações de árvores, galhos grossos, tocos, às vezes sobre barrancos, mas também em edifícios e outras estruturas antrópicas (Figura 2) (DAVANÇO, 2013, SICK, 1997). Sua época reprodutiva varia muito com a latitude, podendo ocorrer durante os meses de agosto a janeiro no sudeste brasileiro (DAVANÇO, 2013, GUZMÁN, 2014), e de janeiro até abril no nordeste brasileiro (RUIZ, 2015), e possivelmente da metade de novembro até a metade de fevereiro no Suriname (HAVERSCHMIDT, 1959).

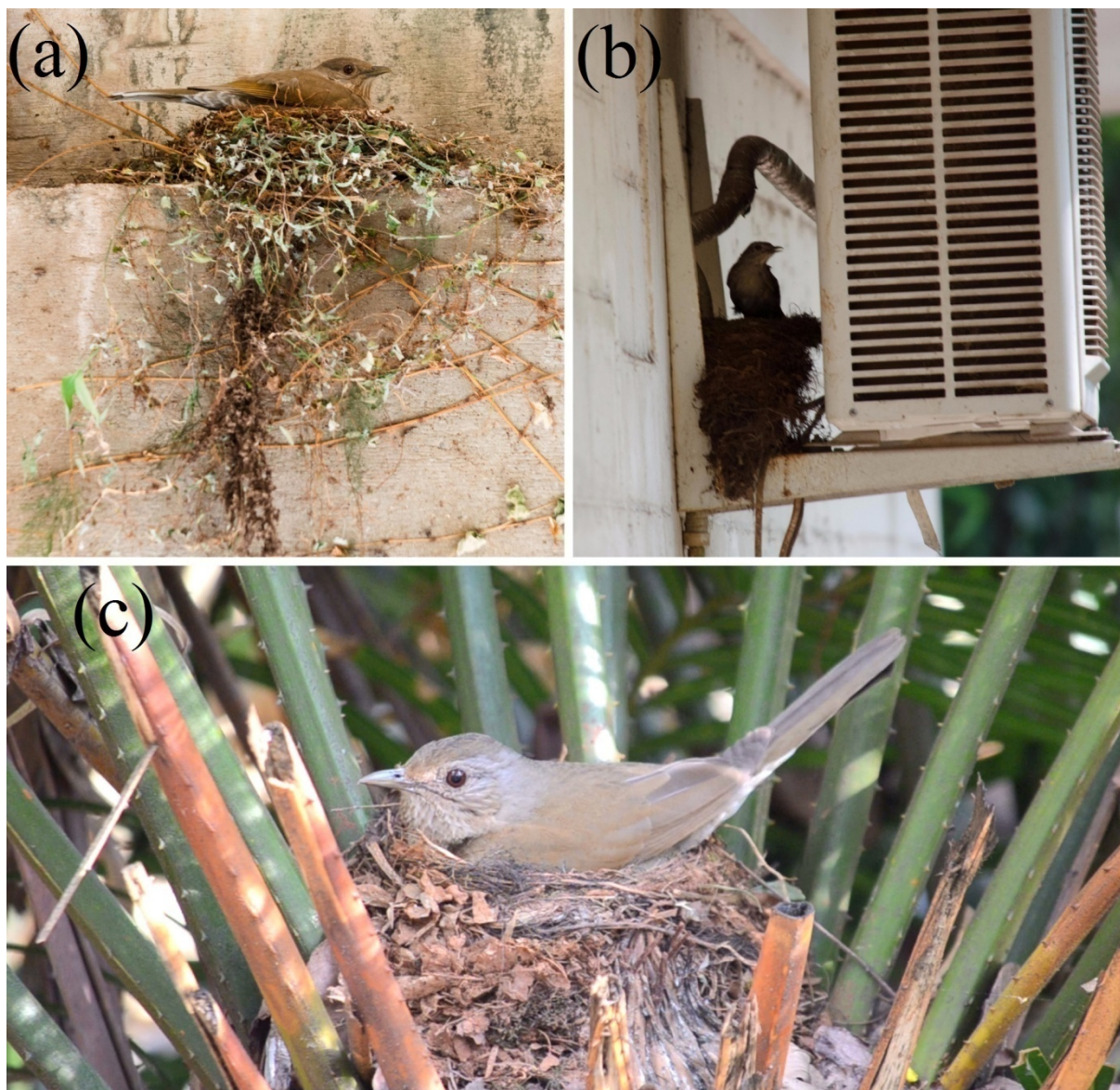


Figura 2: Variedade sítios de nidificação do *Turdus leucomelas* no campus da UNESP de Rio Claro: (a) em viga de concreto. (b) atrás de um aparelho de ar condicionado e (c) a pouca altura, sobre cicadácea.

A fêmea bota de 1 a 4 ovos verde-azulados com manchas e pontos amarronzados, sendo de 2 a 3 ovos por postura a ocorrência mais comum (DAVANÇO, 2013), que é então um pouco menor em comparação com espécies do hemisfério norte, como *T. migratorius* e *T. merula*, que chegam a ter ninhadas de até 5 ovos, com ninhos de 3 a 4 ovos ocorrendo mais frequentemente (HOWELL, 1942, MORNEAU ET AL., 1995, SNOW, 1958). A espécie frequentemente tem dupla nidificação durante seu período reprodutivo, com ocorrência eventual de até três posturas (DAVANÇO, 2013).

Haverschmidt (1959), no Suriname, foi um dos únicos que publicou um período de incubação e cuidado dos ninhegos da espécie, mais especificamente da subespécie *T. leucomelas albiventer*. Em seu trabalho, registrou apenas um casal em 4 posturas seguidas, ou

que pelo menos alegou ser o mesmo casal, o que é incerto e potencialmente impreciso, pois Haverschmidt não observou indivíduos anilhados. Pelas suas observações, apenas um indivíduo ficou no ninho incubando os ovos, que afirma ter sido a fêmea. O autor não registrou a fêmea sendo alimentada pelo macho durante este período, semelhante ao que ocorre em *T. migratorius* (HOWELL, 1942).

Após o nascimento dos filhotes, Haverschmidt (1959) registrou os seguintes casos de cuidado parental: ambos os pais alimentando os ninhegos quase exclusivamente com alimento de origem animal, apenas uma vez observou um fruto sendo oferecido aos ninhegos. Em relação à limpeza do ninho, os sacos fecais foram apenas carregados para longe, nenhuma vez os sacos fecais foram ingeridos. Durante os primeiros dias dos ninhegos foi registrado por Haverschmidt (1959) que após serem alimentados eram “cobertos” pelo adulto que os havia alimentado, o que corresponde a um registro de ‘brooding’ (i. e. regular a temperatura corporal dos filhotes posicionando-se acima destes); ficou incerto se apenas um sexo ou ambos realizaram esta ação. O período de permanência no ninho dos ninhegos registrado por Haverschmidt foi de 17 dias, condizente com o que Davanço (2013) registrou no sudeste do Brasil, que foi entre 13 a 18 dias. O próximo estágio de ‘fledgeling’, quando os filhotes saem do ninho e são escoltados pelos pais, parece ter duração de aproximadamente 26 dias (DAVANÇO, 2013).

Com o cuidado parental de *T. leucomelas* precariamente registrado, a comparação a uma espécie filogeneticamente próxima, o *T. migratorius*, de comportamento detalhadamente descrito é pertinente. Fazendo assim um paralelo entre estas duas espécies as expectativas para o cuidado parental de *T. leucomelas* podem ser mais bem esclarecidas (HOWELL, 1942, VOELKER ET AL., 2009). Em *T. migratorius* ocorre a alimentação dos filhotes tanto pelo macho quanto pela fêmea, no entanto, os sacos fecais são frequentemente ingeridos na primeira semana de vida dos ninhegos, para apenas mais tarde serem removidos para longe. A fêmea parece passar boa parte dos primeiros dias dos ninhegos em ‘brooding’ no ninho, mas não há registro deste comportamento realizado pelo macho nesta espécie (HOWELL, 1942).

2. OBJETIVOS

Este trabalho buscou comparar machos e fêmeas de *Turdus leucomelas* quanto às atividades de cuidado parental. Três aspectos do cuidado parental foram considerados, a saber: (a) a alimentação dos filhotes, mais especificamente as frequências de alimentação, quantidade de alimentos em cada evento de alimentação e a composição da dieta oferecida aos ninhegos; (b) a limpeza do ninho em relação à remoção dos sacos fecais, mais especificamente a frequência de remoção das fezes e o método usado na remoção; e (c) o tempo em 'brooding'.

Esta pesquisa representa uma contribuição para a compreensão do cuidado parental e da divisão de investimento parental em Passeriformes tropicais monomórficos e monogâmicos.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Área de estudo

O trabalho foi realizado 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, no centro-leste do Estado de São Paulo, região sudeste do Brasil. O clima da região é Tropical e com duas estações: uma seca (180-200 mm de pluviosidade), de abril a setembro, e uma chuvosa de outubro a março (por volta de 1200 mm de pluviosidade) (TROPPMAIR, 1978). Em Rio Claro, florestas estacionais semidecíduais e diversas formas de cerrado compunham a vegetação nativa, que agora se encontram alteradas pela ação antrópica, para ocupá-las com áreas de pastagem, canaviais e monoculturas florestais (MATIAS, 1989). O campus tem uma área de 111,46 ha, com bosques de vegetação arbórea e diversas áreas de gramados com algumas árvores esparsas (NODARI, 2003). Poucas espécies da vegetação do campus são pertencentes àquela original, sendo que em maior parte foi plantada segundo um projeto paisagístico e também pela dispersão natural de sementes (POTASCHEFF, 2007). Há 196 espécies de angiospermas no campus, predominantemente são espécies nativas, mas aproximadamente 37,7% delas são exóticas (POTASCHEFF, 2007).

3.2 Localização e monitoramento dos ninhos

O monitoramento e as filmagens dos ninhegos de *T. leucomelas* foram realizados em 2015 e 2016 durante os meses da época reprodutiva com maior atividade na região, que vão de Setembro até Dezembro (DAVANÇO, 2013). Em três dias de cada semana os ninhos eram monitorados, quando então os números de ovos e ninhegos eram registrados. A maioria dos ninhos de *T. leucomelas* foram encontrados entre as calhas, parapeitos, atrás de condicionadores de ar e outras estruturas, por vezes, também na vegetação, de um até quatro metros do chão. Todos os ninhos foram enumerados.

O estudo foi realizado com a ajuda das informações disponibilizadas no banco de dados das aves anilhadas no campus. Muitos indivíduos de *Turdus leucomelas* já foram e

continuam sendo anilhados por meio de captura com rede de neblina ou anilhamento no ninho enquanto são ninhegos. Aqueles que têm alguma anilha têm ao menos uma anilha metálica, com código de identificação para recaptura e registro, e possivelmente um par de anilhas coloridas para o reconhecimento à distância (Figura 3). Só foram escolhidos para observação, monitoramento e análises aqueles casais nos quais pelo menos um dos indivíduos tinha uma anilha metálica ou o par colorido, para que assim fosse possível diferenciá-los. Todos os indivíduos anilhados haviam sido previamente sexados por meio da coleta de uma gota de sangue obtida do corte da unha e posterior análise pela técnica de Polymerase Chain Reaction (P.C.R.) para a amplificação e identificação de marcadores de DNA específicos para cada gênero sexual.



Figura 3: Anilhamento de *Turdus leucomelas*, (a) antes do anilhamento e (b) ave com anilha metálica com registro e par de anilhas coloridas para identificação à distância.

3.3 Filmagem dos ninhos

Foram realizadas as filmagens com câmeras GoPro Hero 2, com uma exceção (Ninho 59 em 2016) em que foi utilizada uma câmera DSLR D5100 da Nikon com uma lente 55-300mm. As câmeras GoPro foram posicionadas a aproximadamente meio metro do ninho, evitando ao máximo não interromper quaisquer atividades do casal. Como os ninhos no campus geralmente estão localizados em locais com passagem de um grande número de pessoas, consideramos que a presença das câmeras não alteraria o comportamento dos indivíduos.

Após a ovoposição em um ninho, esperava-se até que os ovos eclodissem para que então começasse a observação e filmagem dos ninhos. A partir do momento em que um dos filhotes nascesse, ou que fosse descoberto, a primeira filmagem começava. Os registros se limitaram à fase de ninhegos ('nestlings') dos filhotes até pouco antes de deixarem o ninho ('fledgelings') por volta dos 14 a 15 dias de vida. As sessões de filmagens foram realizadas em intervalos de 2 dias, com exceção de alguns finais de semana, entre os horários das 07:00 às 12:30 e 14:00 às 18:30. Cada ninho foi filmado em 1 a 6 sessões, que tiveram a duração média de $1,48 \pm 0,016$ horas, variando de 0,87 horas a de 2 horas. Este tempo foi considerado representativo das atividades diárias dos casais (MURPHY ET AL., 2005). Não foram realizadas filmagens em dias chuvosos para que os dados não fossem alterados por condições de forrageamento adversas.

Nas épocas reprodutivas de 2015 e 2016, foram registradas as atividades de 12 e 13 ninhos respectivamente, totalizando 118,63 horas de filmagens.

3.4 Registro e Análise dos Dados

Todas as filmagens viáveis foram assistidas e então analisadas manualmente, com a ajuda dos registros do observador presente durante as filmagens para auxiliar na identificação dos indivíduos e suas ações. As seguintes atividades de cuidado parental foram registradas: eventos de alimentação, o conteúdo alimentar e sua quantidade, os eventos de limpeza de ninho, que aqui se limitaram à retirada dos sacos fecais e o método de remoção dos sacos

fecais, por meio de ingestão ou retirada do ninho, e comportamento de ‘brooding’ dos pais para os filhotes.

Depois de formar um banco de dados a partir das filmagens, os dados foram analisados por meio de diversas relações destes registros, principalmente como as atividades registradas se estabeleceram em relação ao tempo observado, número de filhotes da ninhada e idade dos filhotes. Além disso, proporções da composição da alimentação dos ninhegos, dos métodos de limpeza do ninho e do nível de investimento parental dos pais nestas atividades foram feitas.

Nas análises da alimentação houve dois principais parâmetros, os eventos de alimentação, isto é, o número de visitas ao ninho com o propósito de alimentar os ninhegos, e os itens alimentares, correspondendo ao número de alimentos trazidos em cada visita (Figura 4A). De forma similar, a limpeza do ninho foi medida em eventos, correspondendo a cada visita ao ninho em que a limpeza foi realizada, e o número de sacos fecais retirados em cada evento (Figura 4B). Foram então obtidas taxas absolutas e ponderadas de alimentação dos filhotes e limpeza dos ninhos. As taxas absolutas refletem o esforço total de alimentação (no. de eventos de alimentação/h) e limpeza do ninho (no. de eventos de limpeza/h), enquanto as taxas ponderadas representam o esforço despendido por filhote no ninho para a alimentação (no. de eventos de alimentação/hora/número de filhotes) ou limpeza do ninho (no. de eventos de limpeza/hora/número de filhotes). Estas taxas, foram usadas para estabelecer relações ao longo desenvolvimento dos filhotes (feita em intervalos de 2 dias, com exceção do último período em que foi agrupado mais um dia, 13 a 15 dias de vida dos filhotes) e pelo número de filhotes. Proporções entre os itens (número de alimentos ou sacos fecais) e eventos (alimentação e limpeza) em relação com o número de filhotes foram criadas para ilustrar como o cuidado parental se intensifica com o tamanho da prole. Outras informações criadas foram proporções do tamanho total da amostragem, método de remoção do saco fecal, composição da alimentação e tempo de ‘brooding’.



Figura 4: Comportamentos de cuidado parental essenciais registrados nos ninhos: (a) Alimentação dos ninhegos e (b) remoção de saco fecal.

Em todas as análises comparativas entre as atividades dos sexos foram removidos os ninhos 16 e 32 de 2015, nos quais foram apenas registrados atividades do macho, já que houve uma ausência completa das fêmeas, levando a amostragem nestas comparações a 23 ninhos com 106,26 horas de filmagens.

Análises usando o tamanho da prole como parâmetro foram realizadas com ninhadas de 1 a 3 filhotes, que caracterizaram a maioria dos casos e com maior número de observações (número de sessões de filmagens: $f_1=19$, $f_2=28$, $f_3=22$), já que ninhadas com 4 filhotes ou com um filhote parasita de chopim (*Molothrus bonariensis*) eram a exceção ($f_4=4$, $f_{1+1}=7$).

Para analisar a composição da dieta dos ninhegos os alimentos fornecidos aos ninhegos foram classificados em quatro principais grupos: ‘artrópodes’ (na maioria insetos), ‘minhocas’ (Oligoquetas), ‘frutos’ (e. g. pitanga, amora, acerola) e ‘outros’ (principalmente alimentos não identificados).

A coleta de dados em 2016 teve como informação adicional o registro do tempo em que os pais gastavam dentro do ninho em duas situações: tempo em *brooding* (Figura 5C)(i. e. termorregulação do ninhegos por meio dos pais posicionando-se sobre os mesmos) e tempo de permanência (Figura 5A e B) (i. e. quando um indivíduo se encontrava dentro do ninho, porém não em contato com os filhotes, ou seja, sem realizar *brooding*).



Figura 5: (a) Considerado como tempo de permanência do indivíduo no ninho, (b) indivíduo eriça as penas e se prepara para o *brooding*, (c) *brooding*.

4. RESULTADOS

4.1 Alimentação e dieta dos ninhegos

Considerando os dois períodos reprodutivos (2015 e 2016) em conjunto foram registrados 549 eventos de alimentação dos ninhegos, dos quais 318 eventos feitos pelos machos e 228 pelas fêmeas, com 653 itens alimentares oferecidos aos filhotes, 396 pelos machos e 254 pelas fêmeas. A cada evento alimentar os machos trouxeram em média $1,27 \pm 0,06$ itens, enquanto as fêmeas trouxeram $1,11 \pm 0,03$ itens. A taxa de alimentação por filhote (macho e fêmea em conjunto) aumentou gradativamente durante o desenvolvimento dos filhotes (Figura 6A). Os machos tiveram taxas de alimentação predominantes pela maior parte dos dias (Figura 6B).

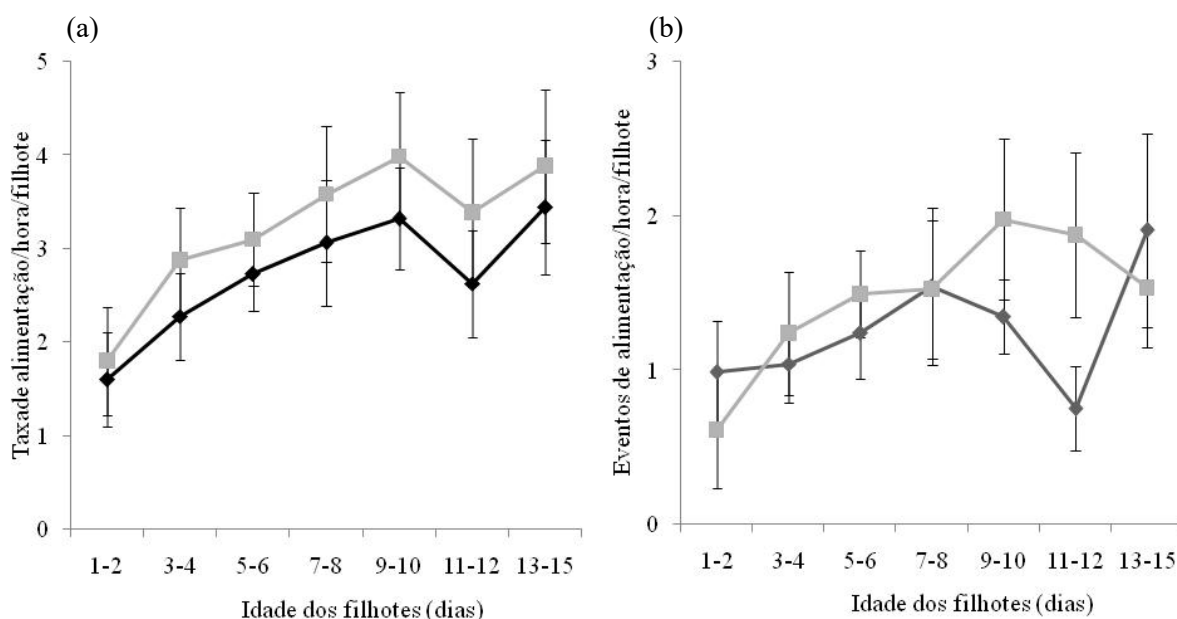


Figura 6: Taxas de alimentação em relação à idade dos filhotes. (a) Taxa dos eventos de alimentação (linha preta) e itens de alimentação (linha cinza) das fêmeas e machos somados. (b) Taxa de eventos de alimentação das fêmeas (linha preta) e machos (linha cinza). Estão representados média $\pm$ erro padrão.

Uma grande diferença entre os sexos nas taxas de alimentação absoluta foi constatada em relação ao tamanho da ninhada. A taxa de alimentação foi similar para fêmeas e machos em ninhos com um filhote, havendo uma leve predominância da fêmea tanto em taxas de alimentação quanto em itens alimentares. No entanto, a partir de 2 filhotes o macho passa a

alimentar mais frequentemente, e com 3 filhotes a taxa de alimentação do macho é 2,07 vezes maior que da fêmea e o número de itens de alimentação que trazem é 2,7 vezes maior do que a da fêmea. Tanto em eventos quanto em itens de alimentação, as fêmeas se mantiveram relativamente constante em ninhadas maiores (2 a 3 filhotes) em comparação ao macho, apenas diminuindo levemente suas taxas (Figura 7A e B).

A taxa de alimentação por filhote demonstra que o macho se mantém mais constante com 2 ou 3 filhotes no ninho, enquanto a fêmea tem uma diminuição no seu esforço de alimentação por filhote (Figura 7C e D). Para alimentar uma ninhada maior os machos realizam um maior número de eventos de alimentação e com uma quantidade maior de alimentos por evento, enquanto a carga de alimento levada pela fêmea aos filhotes permanece constante independentemente do número de filhotes (Figura 8).

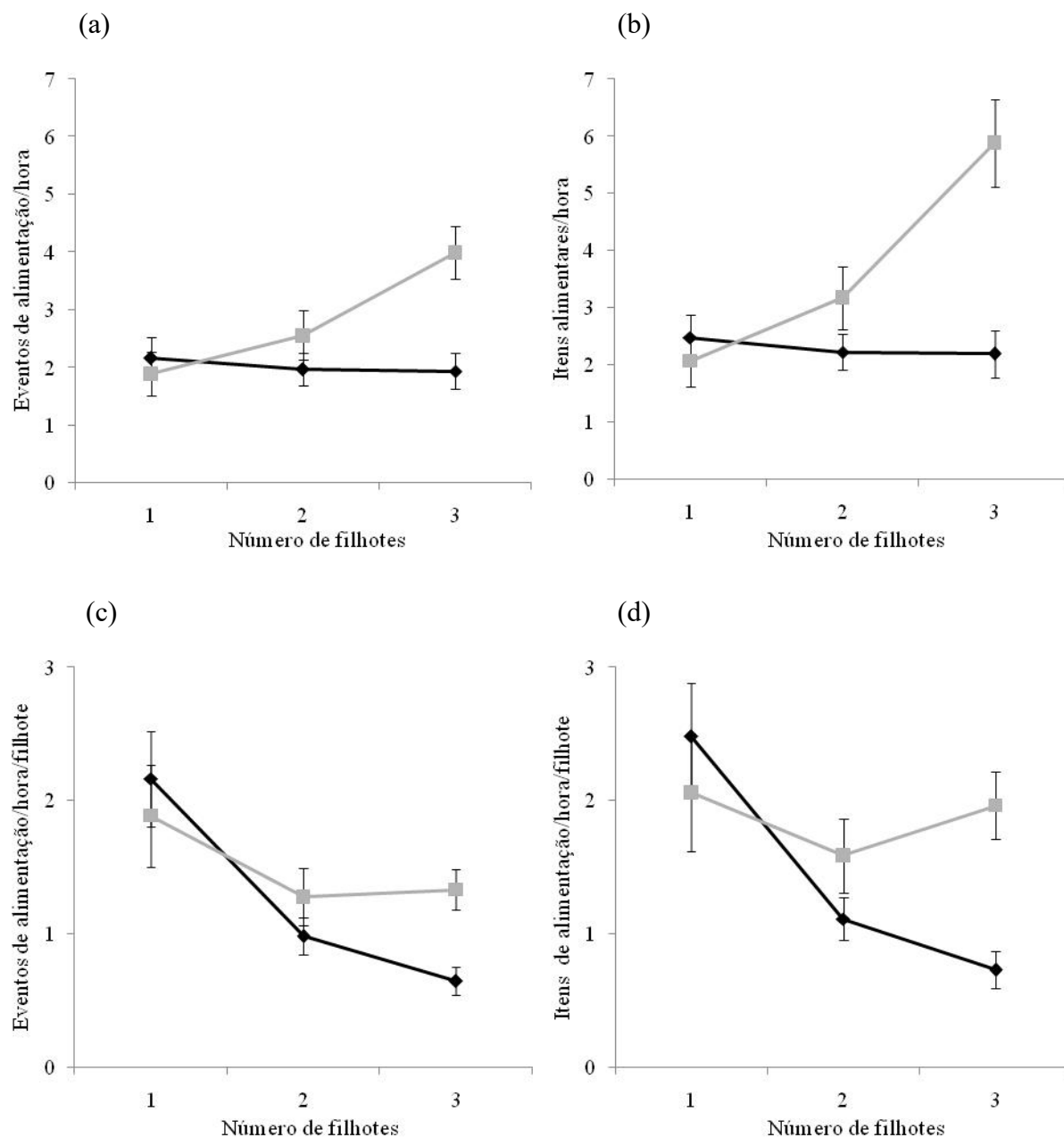


Figura 7: Taxa de alimentação dos filhotes (média $\pm$ erro padrão) pelas fêmeas (linhas pretas) e machos (linhas cinza). As viagens ao ninho para alimentação são representadas em (a) e (c), enquanto que a quantidade de alimento em (b) e (d). Os gráficos (a) e (b) representam o esforço de alimentação total em relação ao tamanho da ninhada, enquanto que os (c) e (d) demonstram o esforço por filhote.

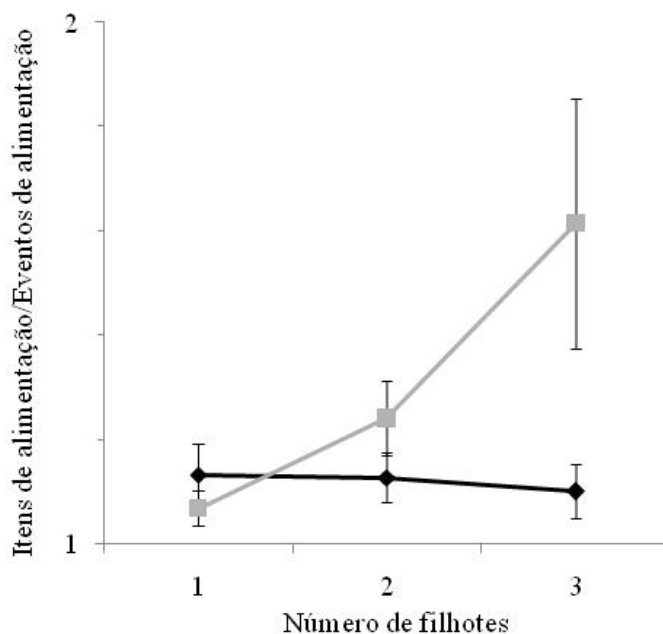


Figura 8: Quantidade de alimentos levados aos filhotes por evento de alimentação em relação ao tamanho da ninhada. Fêmeas são representadas pela linha preta e machos pela linha cinza. Estão representados média $\pm$ erro padrão.

Dos 727 itens alimentares oferecidos aos filhotes registramos 499 artrópodes (68,64%), 99 minhocas (13,62%), 66 frutos (9,08%) e 63 ‘outros’ (8,67%), enquanto 61 foram alimentos não identificados e os outros 2 foram uma lagartixa e um pedaço de massa de salgado. Não houve diferença entre machos e fêmeas na proporção dos vários tipos de alimentos oferecidos aos filhotes ($X^2=2,61$, $gl=2$, $P=0,27$).

Durante todo o desenvolvimento dos ninhegos o grupo de alimentos mais frequente foi artrópodes, seguido de minhocas. Frutos só se tornaram frequentes após 5 a 6 dias de idade dos filhotes, quando se tornam tão frequentes quanto minhocas na alimentação dos ninhegos (Figura 9).

A proporção dos diferentes itens alimentares varia com o passar do período reprodutivo ($X^2= 22,47$, $gl=6$, $P=0,001$), com destaque para o notável aumento na quantidade de minhocas fornecidas aos ninhegos, que em setembro corresponderam a apenas 13,73% dos alimentos registrados e em dezembro compuseram 28,57% da dieta dos ninhegos (Figura 10).

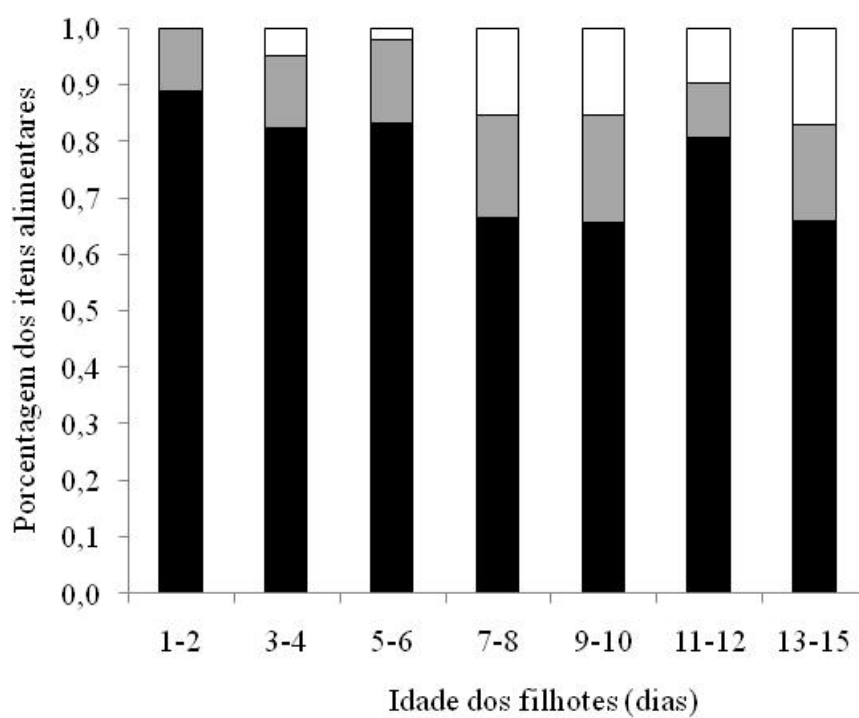


Figura 9: A composição da alimentação oferecida pelos pais aos filhotes dividida em três grupos: artrópodes (preto), minhocas (cinza) e frutos (branco).

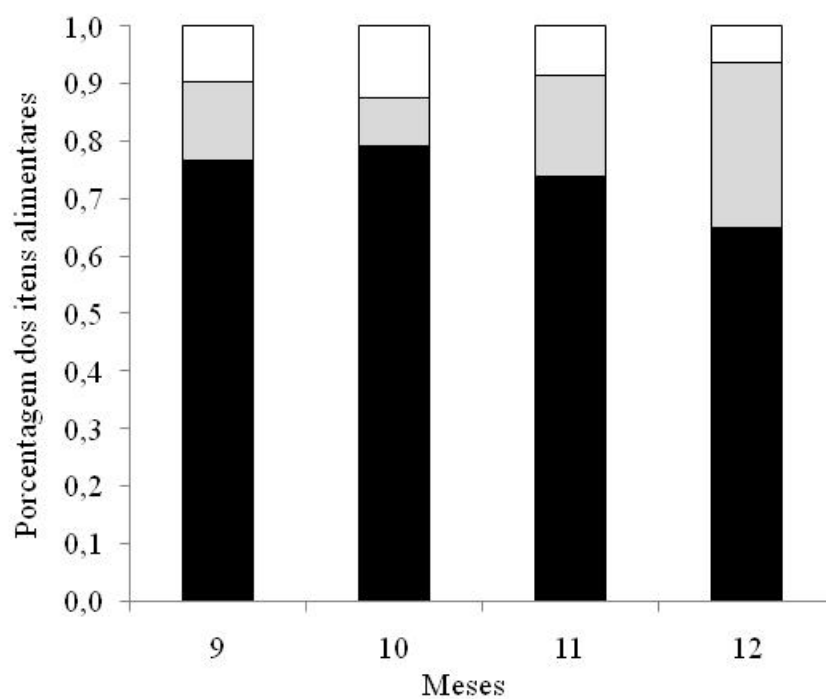


Figura 10: A composição da alimentação oferecida pelos pais aos filhotes dividida em três grupos: artrópodes (preto), minhocas (cinza) e frutos (branco). Representado em porcentagem relativa ao total de itens alimentares registrados nos meses setembro (n=102), outubro (n=240), novembro (n=245) e dezembro (n=77).

4.2 Limpeza do ninho

De modo semelhante à alimentação dos ninhegos, a limpeza do ninho teve predominância da fêmea em ninhadas com apenas 1 filhote, enquanto o macho se tornou predominante na limpeza dos ninhos com 2 a 3 filhotes. Nestes ninhos, a fêmea teve redução taxa absoluta da limpeza com o aumento da ninhada (Figura 11A e B). A taxa ponderada de limpeza da fêmea reduziu para quase um terço de 1 para 2 filhotes e um quarto de 1 para 3 filhotes (Figura 11A e B). Em comparação o macho teve um aumento constante de 1 a 3 filhotes em relação a taxa absoluta de limpeza (Figura 11A e B), resultando em uma taxa ponderada com o aumento do tamanho da prole (Figura 11C e D).

Foi registrada a remoção de 318 sacos fecais durante 2015 e 2016. O método principal de remoção dos sacos fecais foi sempre ingestão pelos adultos (88,68% dos sacos removidos), enquanto levar os sacos fecais para fora do ninho foi um método secundário (11,32% dos sacos removidos) que tornou mais comum ao longo do desenvolvimento dos filhotes e teve o maior aumento de frequência quando os filhotes tinham de 11 a 12 dias de idade (30,23%) (Figura 12). Embora a ingestão dos sacos fecais predomine durante todo o período de desenvolvimento dos filhotes, os machos têm uma tendência a levar para fora do ninho mais frequentemente os sacos fecais (17,3%, n=133) do que as fêmeas (7,8%, n=103) ($X^2=3,8$, gl=1, P=0,05) (Figura 12).

O número de sacos fecais retirados a cada evento de limpeza do ninho foi de $1,11 \pm 0,04$ para as fêmeas e $1,16 \pm 0,07$ para os machos que, ao contrário das fêmeas, apresentaram tendência a aumentar o número de sacos fecais removidos à medida que aumentou o número de filhotes no ninho (Figura 13).

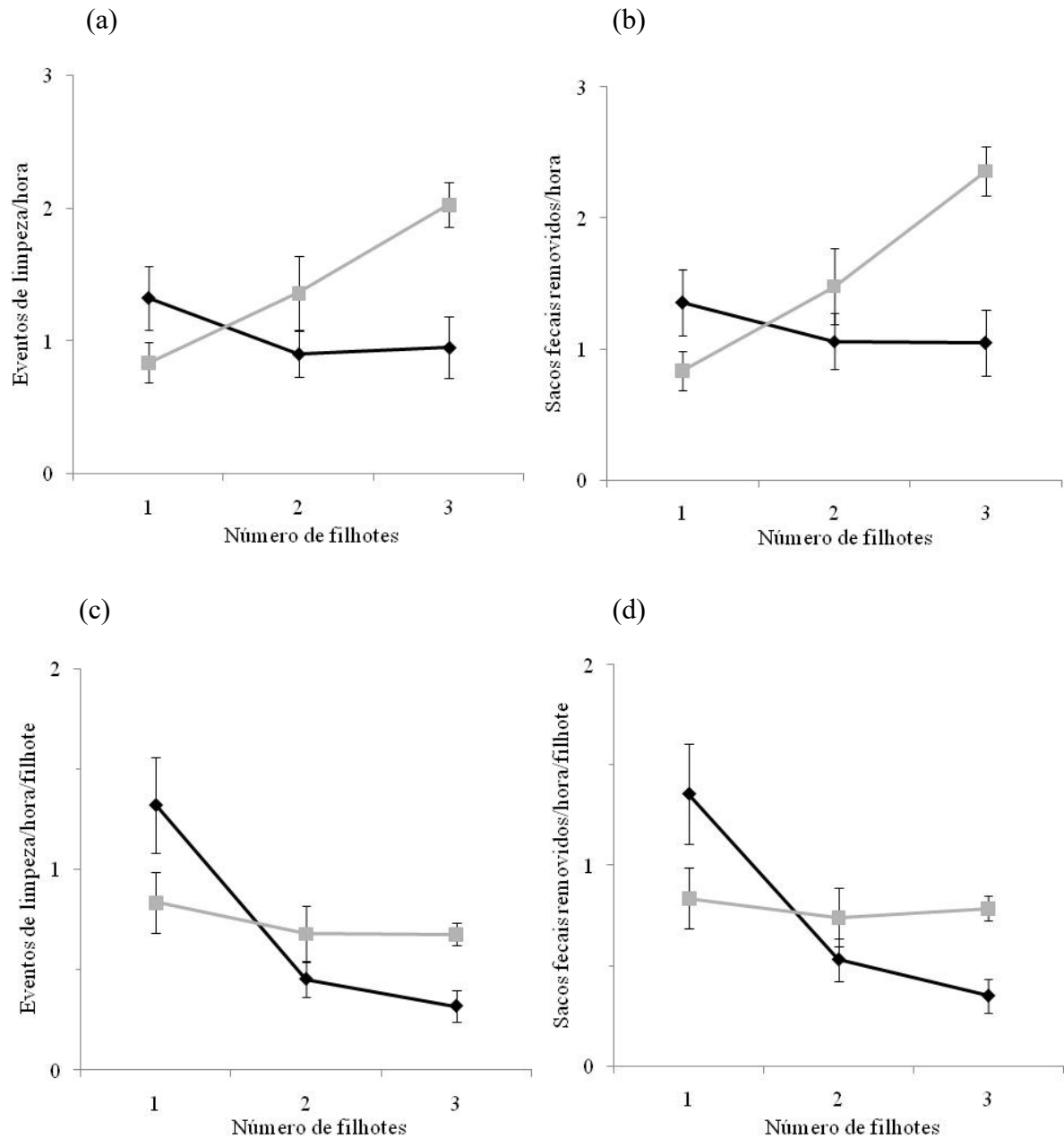


Figura 11: Taxa de limpeza do ninho (média $\pm$ erro padrão) pelas fêmeas (linhas pretas) e machos (linhas cinza). As viagens ao ninho para limpeza são representadas em (a) e (c), enquanto que a quantidade de alimento em (b) e (d). Os gráficos (a) e (b) representam o esforço de remoção de sacos fecais totais em relação ao tamanho da ninhada, enquanto que os (c) e (d) demonstram o esforço por filhote.

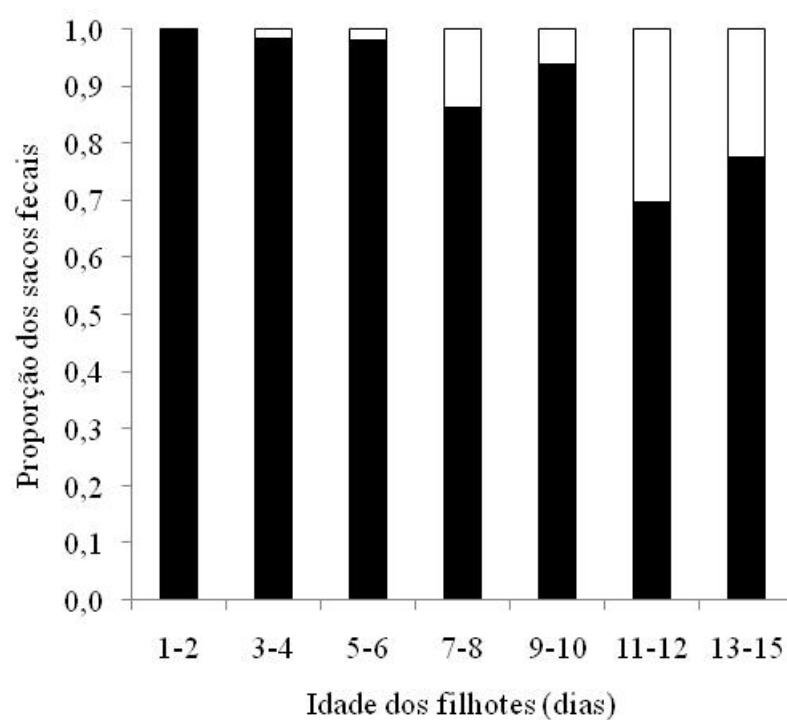


Figura 12: Proporção de dois métodos de remoção de sacos fecais: por meio da ingestão (preto) ou levando-o(s) para longe do ninho (branco).

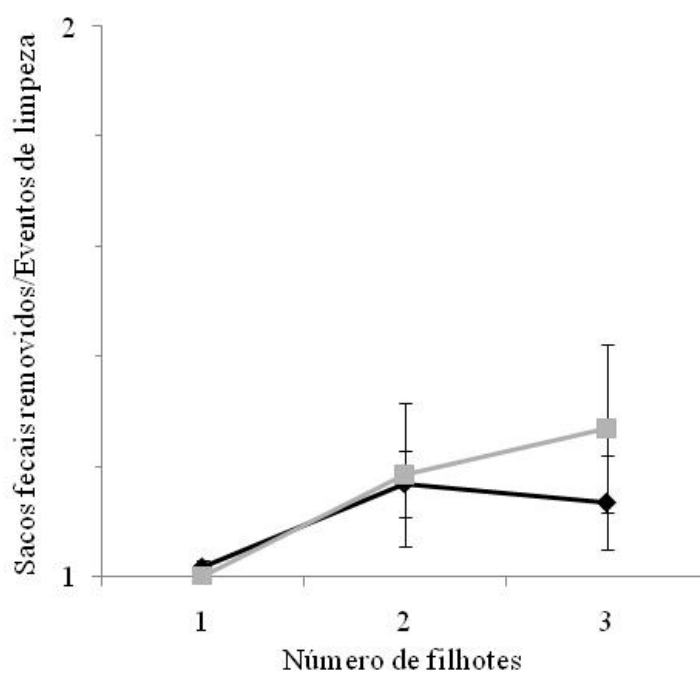


Figura 13: Número de sacos fecais levados por evento de limpeza do ninho em relação ao tamanho da ninhada. Fêmeas são representadas pela linha de cor preta e os machos pela linha de cor cinza. Estão representados média $\pm$ erro padrão

Outro comportamento interessante observado foi a contribuição dos ninhegos a limpeza do ninho. Mesmo nos primeiros dias de idade, quando os filhotes têm pouca mobilidade, eles sinalizam aos pais quando irão defecar movimentando suas retrizes (Figura 14A). Após adquirirem mais mobilidade os ninhegos continuam a movimentar suas retrizes como forma de sinalizar que irão defecar e se posicionam para que os pais possam retirar os sacos fecais (Figura 14B). Após um evento de alimentação frequentemente o pai que a realizou observa com atenção os filhotes esperando pelas fezes ou algum sinal de defecação (GUIGUENO E SEALY, 2012), e nos primeiros dias de vida até os tocavam levemente com o bico para tentar estimular uma defecação (BLAIR E TUCKER, 1941).

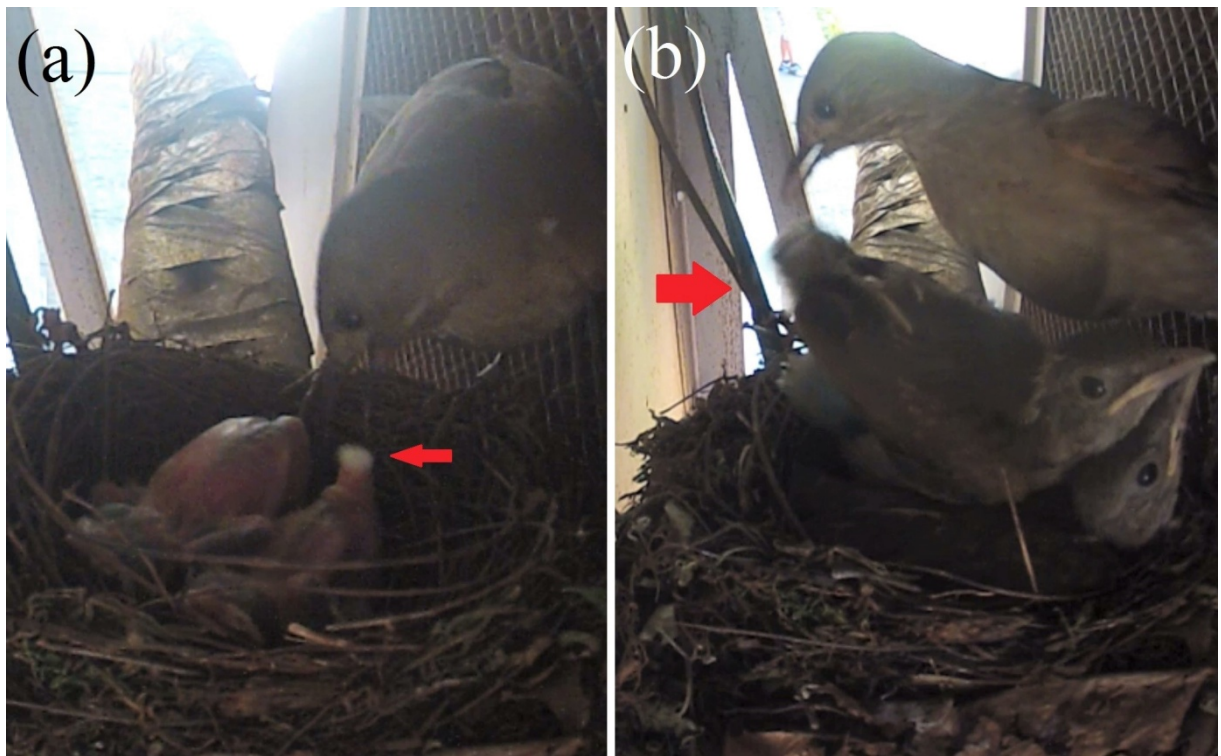


Figura 14: (a) Dois ninhegos com 5 dias de idade sinalizando a um dos pais com um leve movimento da retriz que irão defecar, a seta indica o saco fecal que será retirado. (b) Um ninhego com 15 dias de idade sinalizando que irá defecar a um dos pais; a seta indica a retriz que aparece tremida na imagem por conta do movimento em uma situação de baixa luminosidade.

4.3 Brooding

Apenas as fêmeas durante todas as observações realizaram *brooding*. Do tempo de observação médio, as fêmeas permaneceram no ninho 44,69% e realizaram *brooding* em 32,83%. O tempo que a fêmea passou em *brooding* diminuiu gradativamente durante o

desenvolvimento dos filhotes (Figura 15) e o tempo total médio em *brooding* diminuiu com o aumento do tamanho da prole (Figura 16).

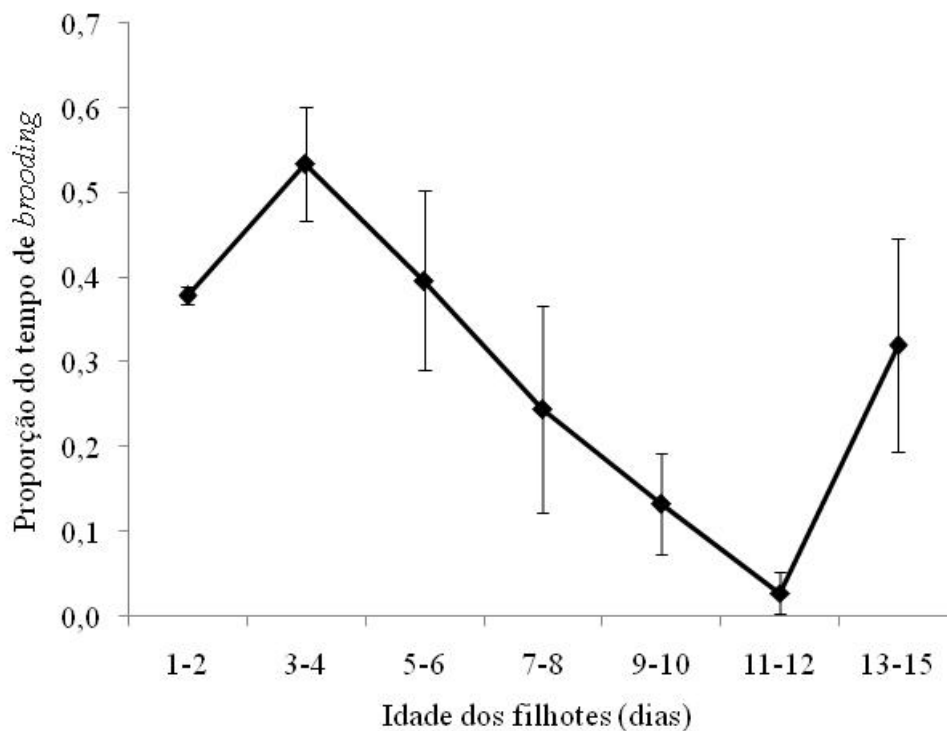


Figura 15: Proporção do tempo de *brooding* realizado pela fêmea em relação ao tempo total observado nos intervalos de idade dos filhotes. Estão representados média $\pm$ erro padrão.

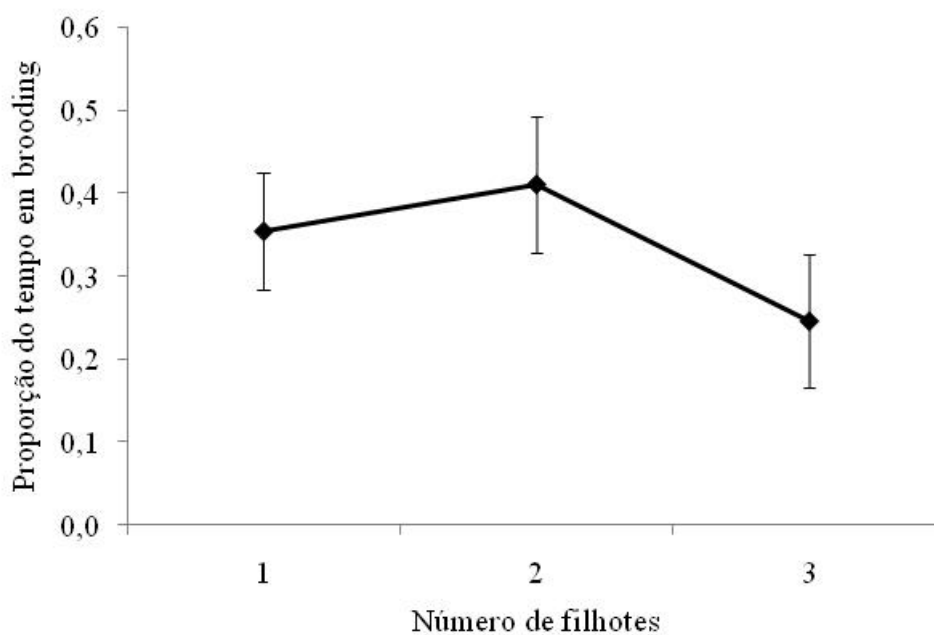


Figura 16: Proporção do tempo de *brooding* realizado pela fêmea em relação ao tamanho da prole. Estão representados média $\pm$ erro padrão.

5. DISCUSSÃO

5.1 Alimentação e dieta dos ninhegos

Como ressaltado previamente, a disponibilidade de alimento é um dos fatores limitantes das taxas de alimentação dos filhotes no ninho. Em caso de oferta de comida abundante, os pais conseguem se alimentar mais facilmente e assim poder realocar mais tempo e energia para alimentação dos filhotes (LOW, 2011; PINKOWSKI, 1978). Apesar de haver picos de disponibilidade de alimento nas regiões tropicais, eles não são tão pronunciados quanto aqueles que ocorrem nas regiões temperadas, já que a abundância de alimento na região tropical tende a ser menor, mas constante ao longo do ano (STUTCHBURY E MORTON, 2000). A maior taxa de eventos de alimentação ponderada conjunta dos dois sexos durante o desenvolvimento dos filhotes foi $3,44 \pm 0,72$ (Figura 6A).

Dentre os fatores que afetam as taxas de alimentação dos pais, este estudo focou em dois: o tamanho da prole e a idade dos filhotes. O desenvolvimento dos filhotes foi um dos fatores que aumentou a taxa de alimentação ponderada para ambos os sexos, no entanto os machos foram predominantes na alimentação da prole. Os machos também foram os maiores contribuintes na alimentação de ninhadas de 2 a 3 filhotes, e em ninhadas de 1 filhote tiveram taxas de alimentação absolutas semelhantes às das fêmeas. Os machos aumentaram as taxas de alimentação absolutas de acordo com o aumento da prole, e assim mantiveram uma taxa ponderada constante. As fêmeas mantiveram taxas absolutas de alimentação constantes, ou seja, não foram afetadas nas taxas de alimentação por conta do tamanho da prole. Alterações nas taxas de alimentação absoluta com o aumento do tamanho da prole ocorrem frequentemente (BIERMANN E SEALY, 1982; BOWERS ET AL., 2014; CARERE E ALLEVA, 1998, WESTNEAT, 2011), apesar de haver casos em que o tamanho da ninhada não afeta a taxa de alimentação dos pais (PINKOWSKI, 1978), mas é surpreendente um aumento tão grande na taxa de alimentação absoluta apenas para os machos, enquanto as fêmeas se mantêm indiferentes ao tamanho da prole. A consequência disto para a prole é que quanto maior o seu tamanho (2, 3, 4 filhotes), as taxas de alimentação ponderadas totais, macho e fêmea somados, são gradativamente reduzidas. Isto quer dizer que quanto maior o tamanho da prole menos alimento cada filhote receberá, potencialmente prejudicando as chances de sobrevivência dos ninhegos ao sair do ninho ('fledgeling') (MAGRATH, 1991).

Assumindo que o investimento parental, o gasto de tempo e energia em prol da sobrevivência dos filhotes, é realizado eficientemente considerando o risco ao próprio *fitness*, chances de acasalamento futuras e chances de sobrevivência (TRIVERS, 1972), o fato da fêmea não alterar sua taxa de alimentação absoluta com o aumento da prole é interessante e poderia indicar algum fator de limitação (e. g. escassez de alimento, baixo *fitness*) ou *trade-offs* (e. g. redução de um cuidado parental em favor do próprio *fitness*, chances de acasalamento, chances de sobrevivência) (ALATALO ET AL., 1988; GRUNDEL, 1987; LOW, 2011, PINKOWSKI, 1978; STUTCHBURY, 2000). Possivelmente a atividade de *brooding*, que apenas a fêmea realizou, a impediria de investir mais energia na alimentação dos ninhegos. No entanto, o aumento da prole foi relacionado a uma redução no tempo de *brooding*, mas não houve aumento das taxas de alimentação absoluta da fêmea em consequência disto (CARERE E ALEVA, 1998). Além disso, a redução da intensidade do comportamento de *brooding* ao longo do desenvolvimento dos ninhegos deveria resultar em um aumento da taxa de alimentação absoluta da fêmea, o que não foi observado (CARERE E ALEVA, 1998). Alternativamente, a taxa de alimentação da fêmea pode estar relacionada com o investimento maior que a fêmea realizou previamente ao nascimento dos ninhegos, isto é, a ovoposição e a incubação, portanto, possivelmente o investimento parental é limitado por estes fatores (NILSSON E RÅBERG, 2001; HAVERSCHMIDT, 1959; HOWELL, 1942; SNOW, 1958; VISSER E LESSELS, 2001).

Levando estas considerações sobre a fêmea em conta, as razões dos machos aumentarem as suas taxas de alimentação absolutas em proles maiores podem ser várias. Se a fêmea é limitada em prol de seu próprio *fitness*, o macho pode estar em uma condição melhor para realizar um maior investimento parental, já que os machos não incubam, e também não tem o gasto energético envolvido no processo de ovoposição. Portanto, os machos podem atender à demanda energética de proles maiores, e responderem melhor aos pedidos de comida dos filhotes ('*begging*') (BÉDARD E MEUNIER, 1983; BOWERS ET AL., 2004; CARERE E ALLEVA, 1998). Enquanto a taxa de alimentação absoluta constante da fêmea e a taxa absoluta do macho podem ser o suficiente para satisfazer uma prole de um filhote, em ninhadas maiores os machos podem ser obrigados a aumentarem seu investimento parental para assegurarem o sucesso reprodutivo, que pode ser dependente deste maior investimento (BART E TORNES, 1989). O benefício para o macho assegurar o sucesso reprodutivo de ninhadas maiores também pode estar relacionado à possibilidade de aumentar as chances de uma nidificação consecutiva com a mesma fêmea antes do final da época reprodutiva, como

ocorreu nos ninhos 15 (2015) e 60 (2016) onde o mesmo casal fez posturas consecutivas (BOWERS, 2014).

Outra razão adicional poderia ser o fato de o aumento da prole ajudar a assegurar a paternidade, que podem resultar em um aumento do investimento parental dos machos especialmente em espécies que realizam fertilizações extra-par (GOWATY, 2006; STUTCHBURY ET AL., 2000). Normalmente fertilizações extra-par são menos frequentes em espécies tropicais, mas isto é por conta de muitas espécies terem épocas reprodutivas assincrônicas. Porém, *T. leucomelas* tem uma época reprodutiva relativamente sincrônica, que potencialmente poderia resultar em fertilizações extra-par. Adicionalmente, fertilizações extra-par já foram registradas em *T. grayi*, que também é uma espécie tropical, portanto, é também uma possibilidade em *T. leucomelas* (STUTCHBURY ET AL., 1998; STUTCHBURY ET AL., 2000).

A situação registrada nos ninhos 16 e 32 demonstra como é notável o investimento parental dos machos às ninhadas de 2 a 3 filhotes. Nestes ninhos houve a ausência das fêmeas e apenas os machos foram registrados oferecendo cuidado parental aos filhotes. Ambas as proles tinham 3 filhotes e até períodos bem avançados do desenvolvimento os ninhegos foram cuidado somente pelos machos (registramos até 14 dias no ninho 16 e 11 dias no ninho 32). Este aumento do investimento parental dos machos em proles maiores também poderia indicar que eles são os mais afetados pelo parasitismo dos ninhos pelos filhotes de *M. bonariensis*.

Não foi constatada diferença na composição da alimentação fornecida aos ninhegos entre os machos e fêmeas, que indica uma semelhança qualitativa na alimentação entre os sexos. No entanto, foi constatada uma diferença na composição da dieta dos ninhegos ao longo do desenvolvimento deles: a proporção de frutos fornecidos foi baixa até os 5 a 6 dias de idade, para apenas mais tarde serem fornecidos em maior quantidade. Em muitas espécies no desenvolvimento inicial dos ninhegos há uma grande necessidade de proteína para a produção de tecidos e crescimento, uma prioridade refletida pelos nossos resultados, já que principalmente artrópodes e minhocas foram fornecidos nos primeiros dias de vida (BÉDARD E MEUNIER, 1983). Possivelmente frutos podem não ser oferecidos aos ninhegos até que tenham uma capacidade termo regulatória mais desenvolvida, que é atingida durante a metade do desenvolvimento dos ninhegos em muitas espécies de pássaros altriciais (BREITWISCH, ET AL., 1984). Outra razão para a baixa quantidade de frutos registrados inicialmente é a possibilidade de que o sistema digestivo dos ninhegos não tenha capacidade para digerir frutos nos primeiros dias de desenvolvimento (GLÜCK, 1988; MORTON, 2000).

Outro resultado sobre a composição da alimentação dos ninhegos foi o fato de que nos meses finais da época reprodutiva, novembro e dezembro, houve um aumento na proporção de minhocas (Oligoquetas) que foram fornecidas aos ninhegos. Isto é explicado pelo aumento da pluviosidade da estação, que deve ter facilitado a captura das minhocas. Potencialmente a alimentação com minhocas pode beneficiar o desenvolvimento da prole em comparação com a alimentação composta de mais artrópodes, pois o exoesqueleto quitinoso dos artrópodes pode torná-los mais difíceis de serem digeridos do que as minhocas (BIERMANN E SEALY, 1982; SNOW, 1957).

5.2 Limpeza do ninho

Comparativamente entre os dois sexos, as taxas de limpeza absoluta e ponderada tiveram resultados similares às taxas de alimentação. Em ninhadas menores (1 filhote) o macho e a fêmea tiveram taxas de limpeza absolutas semelhantes, mas em ninhadas maiores (2 a 3 filhotes) os machos compensaram o aumento do número de filhotes com um aumento na taxa de limpeza absoluta. De modo impressionante os machos mantiveram taxas de limpeza ponderadas constantes, ou seja, triplicaram a taxa de limpeza absoluta em ninhadas com 3 filhotes. Este é mais um indicador de como os machos são essenciais no sucesso reprodutivo e o quão alto é o nível de investimento parental apresentado por eles no cuidado dos ninhegos. Por outro lado, a taxa de limpeza absoluta das fêmeas diminuiu com o aumento do tamanho da prole, que resultou na redução da taxa de limpeza ponderada para um terço, comparativamente em proles de 1 filhote para 3 filhotes. Mais um indicador da incapacidade ou recusa de aumentar o investimento parental por parte da fêmea.

O método mais comum de remoção de sacos fecais durante todo o desenvolvimento dos ninhegos foi a ingestão. Isto é surpreendente, pois frequentemente outros trabalhos registraram e assumiram que a ingestão dos sacos fecais era uma estratégia temporária e de baixa ocorrência, que após os primeiros dias de idade dos ninhegos é considerado um método de remoção ineficiente (BLAIR E TUCKER, 1941; HURT ET AL., 1991 MCGOWAN, 1995), mas neste caso a ingestão nunca deixou de ser o método primário de remoção. O método de levar os sacos fecais para fora do ninho se tornou um pouco mais frequente apenas nos últimos 5 dias do desenvolvimento dos ninhegos. Nota-se também que não houve um único caso de dois sacos fecais serem levados para fora do ninho pelos pais num mesmo

evento de limpeza, no entanto, houve ingestão de até 4 sacos fecais num mesmo evento de limpeza.

A remoção por meio da ingestão é a mais frequente, então deve haver alguma razão: pode ser a forma mais energeticamente eficiente de remoção (HURT ET AL., 1991), ou pode haver algum benefício nutricional na ingestão dos sacos fecais (GLÜCK, 1988; MCGOWAN, 1995; MORTON, 1979). Se houver algum benefício nutricional na ingestão dos sacos fecais dos ninhegos (BLAIR E TUCKER, 1941; GLÜCK, 1988; MORTON, 1979) isto pode ajudar a manter o *fitness* dos pais, já que a abundância de alimentos na região tropical pode ser um limitante (LOW, 2011; PINKOWSKI, 1978; STUTCHBURY E MORTON, 2000). Porém, esta hipótese foi criada com base no benefício dos sacos fecais durante os primeiros dias de idade dos ninhegos, pois ao longo do desenvolvimento dos ninhegos nutrientes nos sacos fecais se tornam mais escassos com o aumento da eficiência de seus sistemas digestivos (GLÜCK, 1988; MCGOWAN, 1995; MORTON, 2000). Outra hipótese é que a ingestão dos sacos fecais seria um meio rápido e eficiente de remoção, dando tempo para os pais realizarem outras atividades que os beneficiem (HURT ET AL., 1991). No entanto, esta hipótese também apenas levava em conta os primeiros dias de vida dos ninhegos, quando os sacos fecais ainda são pequenos (HURD, 1991). Alternativamente, da mesma forma que baixas taxas de alimentação na região tropical já foram interpretadas como uma forma de evitar a atração de predadores por meio da alta atividade parental no ninho, pois nos trópicos as taxas de predação dos ninhegos são altas (MARTIN ET AL., 2011; STUTCHBURY E MORTON, 2000), então porque não estender esta hipótese para atividade realizada por conta dos eventos de limpeza para a retirada de sacos fecais do ninho?

Foi também constatado que os machos levam para fora do ninho os sacos fecais mais frequentemente do que as fêmeas. Como ambos ainda predominantemente ingerem os sacos fecais para removê-los e em muitas situações quem retira a maior quantidade de sacos fecais é o macho, qualquer benefício em nutrientes de ingestão também deve ser aproveitado por ambos os sexos, então não há porque concluir que a fêmea é mais carente destes nutrientes que o macho. Pode haver duas possibilidades para explicar o porquê os machos levarem proporcionalmente mais sacos para fora do ninho nos nossos registros. Assumindo que os sacos fecais trazem algum benefício, pode ser que como os machos retiram mais sacos fecais, eles podem atingir suas necessidades, energéticas ou de nutrientes, com sacos fecais mais rapidamente do que as fêmeas, por ingerirem mais frequentemente. Portanto, alternariam para outro método de retirada dos sacos fecais, levando-os para fora do ninho. Outra possibilidade, assumindo que a ingestão é o método mais eficiente para *T. leucomelas* na maior parte das

situações, seria a oportunidade frequente para os machos em levarem os sacos fecais em comparação com as fêmeas. Registramos permanências curtas dos machos nos ninhos após a alimentação, logo, eles podem aproveitar estas curtas permanências no ninho após a alimentação como uma oportunidade para levar um saco fecal com eles para fora do ninho em caso de defecação. Em comparação, a fêmea frequentemente permanecia no ninho mesmo após a alimentação, com o propósito de realizar *brooding* ou de vigília dos ninhegos, então retirar os sacos fecais desta forma talvez não seja igualmente eficiente.

A limpeza do ninho esteve temporalmente associada à alimentação dos filhotes, frequentemente uma defecação foi estimulada após uma alimentação (LANG ET AL., 2002; QUAN ET AL., 2015). Raras vezes foi observado um saco fecal chegar a tocar a estrutura do ninho, e mais raro ainda foi um saco fecal permanecer no ninho sem ser retirado em poucos minutos, pois frequentemente um dos pais estava presente no momento da defecação, logo após ter alimentado o ninhego. Isto também poderia explicar o porquê das fêmeas não terem uma maior taxa de remoção dos sacos fecais do que os machos, apesar de permanecerem no ninho por muito mais tempo, pois justamente quando a defecação ocorre, elas não estão presentes uma vez que são os machos que alimentam mais frequentemente os filhotes.

5.3 *Brooding*

O trabalho de Haverschmidt (1959), mencionado previamente na introdução (1.4), criou uma dúvida sobre se o comportamento de *brooding* dos ninhegos era realizado por ambos os sexos, por conta de uma falta de esclarecimento no texto e identificação dos indivíduos. Em outros *Turdus*, o comportamento de *brooding* não havia sido registrado no macho (HOWELL, 1942; SNOW, 1958). No nosso estudo, deixamos esclarecido então que na subespécie *T.leucomelas leucomelas* apenas a fêmea realiza *brooding* dos ninhegos.

Como em outras espécies de Passeriformes, em *Turdus* é necessário a termo-regulação dos ninhegos que ainda não têm capacidade para isso (CARERE E ALLEVA, 1998; HAVERSCHMIDT, 1959; HOWELL, 1942; SNOW, 1958). Se o comportamento de *brooding* em *T. leucomelas* é realizado com eficiência, isto é assumindo que não é realizado sem haver necessidade, então os ninhegos devem atingir uma capacidade de termo regulação própria completa por volta dos 9 a 12 dias de idade, quando registramos que a fêmea realizou o mínimo de *brooding*. Não ficou claro o porquê do aumento de *brooding* dos 13 a 15 dias de

idade, talvez tenha sido resultado de uma baixa amostragem ou a identificação errada do comportamento por parte do observador (i.e. apesar da fêmea se posicionar acima dos filhotes, poderia não haver necessidade de termo regulação, portanto não seria *brooding*) (Figura 17). As atividades de *brooding* também não parecem ter sido um fator limitante para as taxas de alimentação e limpeza da fêmea, já que não houve aumento da taxa de alimentação da fêmea em relação à redução do *brooding*.



Figura 17: Fêmea realizando *brooding* em dois filhotes com 15 dias de idade.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALATALO, R. V.; GOTTLANDER, K.; LUNDBERG, A. Conflict or Cooperation between Parents in Feeding Nestlings in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scandinavica*, v. 19, n. 1, p. 31–34, mar. 1988.

BALSHINE, S. Patterns of parental care in vertebrates. In: Nick J. Royle, Per T. Smiseth and Mathias Kölliker (Eds.). *The Evolution of Parental Care*. Oxford: Oxford University Press, 2012, p. 62-80.

BART, J.; TORNES, A. Importance of monogamous male birds in determining reproductive success. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 24, n.2, p. 106-116, out. 1988.

BEBBINGTON, K.; HATCHWELL, B. J. Coordinated parental provisioning is related to feeding rate and reproductive success in a songbird. *Behavioral Ecology*, v. 27, n. 2, p. 652-659, out. 2015.

BÉDARD, J.; MEUNIER, M. Parental care in savannah sparrow. *Canadian Journal of Zoology*, v. 61, p. 2836-2843, abr. 1983.

BIERMANN, G. C.; SEALY, S. G. Parental feeding of nestling yellow warblers in relation to brood size and prey availability. *The Auk*, v. 99, n.2, p. 332-341, abr. 1982.

BLAIR, R. H.; TUCKER, B. W. Nest-sanitation. *British Birds*, v. 34, n. 206, p. 206–215, 1941.

BOLOPO, D; ET AL. Nest sanitation in cooperatively breeding Carrion Crows. *The Auk*, v. 132, n. 3, p. 604–612, mai. 2015.

BREITWISCH, R.; MERITT, P. G.; WHITESIDES, G. H. Why do northern Mockingbirds feed fruit to their nestlings? *The Condor*, v.86, n.3, p. 281-287, ago. 1984.

BREITWISCH, R.; MERRITT, P. G.; WHITESIDES, G. H. Parental Investment By The Northern Mockingbird: Male and Female Roles in Feeding Nestlings. *The Auk*, v. 103, n. 1, p. 152–159, jan. 1986.

BURLEY, N. Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *The American Naturalist*, v. 127, n. 4, p. 416-445, ago. 1986.

CARERE, C.; ALLEVA, E. Sex differences in parental care in the common swift (*Apus apus*): Effect of brood size and nestling age. *Canadian Journal of Zoology*, v. 76, p. 1382-1387, mar. 1998.

COCKBURN, A. Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings Biological sciences of the Royal Society B*, v. 273, n. 1592, p. 1375–83, fev. 2006.

CLUTTON-BROCK, T. H. *The evolution of parental care*. Princeton University Press, p. 352, 1991.

DAVANÇO, P. V; ET AL. Breeding life-history traits of the Pale-Breasted Thrush (*Turdus Leucomelas*) in Southeastern Brazil. *Ornitologia Neotropical*, v. 72, n. 24, p. 401–411, 2013.

DUNN, P. O.; COCKBURN, A. Evolution of male parental care in a bird with almost complete cuckoldry. *Evolution*, v. 50, n. 6, p. 2542–2548, dez. 1996.

FRITH, H. J. Breeding habits in the family Megapodiidae. *Ibis*, v. 98, n. 4, p. 620-640, out. 1956.

GOWATY, P. A. Field Studies of Parental Care in Birds: New Data Focus Questions on Variation among Females. In: Charles T. Snowdon (Ed.). *Parental Care: Evolution, Mechanisms, and Adaptive Significance*. San Diego: Academic Press, Inc., 1996 p. 477-531.

GLÜCK, E. Why do parent birds swallow the feces of their nestlings? *Experientia*, v.44, n.6, p. 537-539, feb. 1988.

GREENBERG, R.; GRADWOHL, J. Sexual roles the Dot-Winger Antwren (*Microrhophias quixensis*), a tropical forest passerine. *The Auk*, v. 100, n. 4, p. 920-925, out. 1983.

GROSS, M. R.; SARGENT, R. C. The Evolution of Male and Female Parental Care in Fishes. *American zoologist*, v. 25, n. 1985, p. 807–822, ago. 1985.

GRUNDEL, R. Determinants of Nestling Feeding Rates and Parental Investment in the Mountain Chickadee. *The Condor*, v. 89, n. 2, p. 319–328, mai. 1987.

GUIGUENO, M. F.; SEALY, S. G. Nest sanitation plays a role in egg burial by yellow warblers. *Ethology*, v. 115, n. 3, p. 247–256, out. 2009.

GUIGUENO, M. F.; SEALY, S. G. Nest sanitation in passerine birds: Implications for egg rejection in hosts of brood parasites. *Journal of Ornithology*, v. 153, n. 1, p. 35–52, jun. 2011.

GUZMÁN, M. B. Dieta de *Turdus leucomelas* (Aves: Turdidae) em área urbanizada, com ênfase no consumo de frutos. 2014. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas (Zoolologia)) – Universidade Estadual “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de Rio Claro, 2014.

HARTLEY, I. R.; ET AL. The polygynandrous mating system of the alpine accentor, *Prunella collaris*. II. Multiple paternity and parental effort. *Animal behavior*, v. 49, n.3, p. 789-803, mar. 1995.

HAVERSCHMIDT, F. Notes on the nesting of *Turdus leucomelas* in Surinam. *The Wilson Bulletin*, v. 71, n. 2, p. 175–177, jun.1959.

HOWELL, J. C. Notes on the Nesting Habits of the American Robin (*Turdus migratorius* L.). *American Midland Naturalist*, v. 28, n. 3, p. 529-603, nov. 1942.

IBÁÑEZ-ÁLAMO, J. D.; RUBIO, E., SOLER, J. J. Evolution of nestling faeces removal in avian phylogeny. *Animal Behaviour*, v. 124, p. 1–5, nov. 2017.

IBÁÑEZ-ÁLAMO, J. D.; ET AL. Fecal sacs attract insects to the nest and provoke an activation of the immune system of nestlings. *Frontiers in zoology*, v. 13, n. 1, p. 3, jan. 2016.

LANG, J. D.; STRAIGHT, C. A.; GOWATY, P. A. Observations of Fecal Sac Disposal By Eastern Bluebirds. *The Condor*, v. 104, n. 1, p. 205–207, fev. 2002.

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, aug. 2011.

KEMPENAERS, B.; DHONDT, A. A. Why do females engage in extra-pair copulations? A review of hypothesis and their predictions. *Belgium Journal of Zoology*, v. 123, n. 1, p. 93-103, mar. 1993.

MAGRATH, R. D. Nestling weight and juvenile survival in the blackbird, *Turdus merula*. *The Journal of Animal Ecology*, v. 60, n. 1, p. 335–351, fev. 1991.

MÄND, R.; RASMANN, E.; MÄGI, M. When a male changes his ways: sex differences in feeding behavior in the pied flycatcher. *Behavioral ecology*, v. 24, n. 4, p. 853-858, abr. 2013.

MARTIN, T. E.; ET AL. Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science*, v. 287, p. 1482–1485, fev. 2000.

MARTIN, T. E.; ET AL. Growth rate variation among passerine species in tropical and temperate sites: an antagonistic interaction between parental food provisioning and nest predation risk. *Evolution*, v.65, n.6, p. 1607-1622, jun. 2011.

MARTIN, T. E.; ET AL. Age-related mortality explains life history strategies of tropical and temperate songbirds. *Science*, v. 349, s. 6251, p. 966-970, ago. 2015.

MATIAS, L. F. Transformações no uso do solo urbano e rural no município de Rio Claro (1962-1986). *Monografia*, Rio Claro, Brasil: Instituto de Geociências e Ciências exatas, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de Rio Claro, 1989.

MCCARTY, J. P.; WINKLER, D. W. Foraging ecology and diet selectivity of tree swallows feeding Nestlings. *The Condor*, v. 101, n. 2, p. 246–254, mai. 1999.

MCGILLIVRAY, W. B. Nestling feeding rates and body size of adult house sparrows. *Canadian Journal of Zoology*, v. 62, n. 3, p. 381–385, nov. 1984.

MCGOWAN, K. J. A Test of whether economy or nutrition determines fecal sac ingestion in nesting corvids. *The Condor*, v. 97, n. 1, p. 50–56, fev. 1995.

MORNEAU, F.; ET AL. Reproduction of American robin (*Turdus migratorius*) in a suburban environment. *Landscape and Urban Planning*, v. 32, n. 1, p. 55–62, 1995.

MORTON, M. L. Fecal sac ingestion in the Mountain White-Crowned Sparrow. *The Condor*, v.81, n.1, p. 72-77, fev. 1979.

MURPHY, M. T.; CHUTTER, C. M.; REDMOND, L. J. Quantification of avian parental behavior: What are the minimum necessary sample times? *Journal of Field Ornithology*, v. 86, n. 1, p. 41–50, mar. 2015.

NODARI, F. Levantamento da Avifauna do campus de Rio Claro da Universidade Estadual Paulista. *Trabalho de Conclusão de Curso, Instituto de Biociências (Licenciatura Ciências Biológicas)*, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de Rio Claro, 2003.

NILSSON, J. Å.; RÅBERG, L. The resting metabolic cost of egg laying and nestling feeding in great tits. *Oecologia*, v. 128, n. 2, p. 187–192, jul. 2001.

PETIT, K. E.; PETIT, L. J.; PETIT, D. R. Fecal Sac Removal: Do the Pattern and Distance Dispersal Affect the Change of Nest Predation? *The Condor*, v. 91, p. 479–482, jan. 1986.

PINKOWSKI, B. C. Feeding of nestling and fledgling eastern bluebirds. *The Wiston Bulletin*, v.90, n.1, p. 84-98, mar. 1978.

POTASCHEFF, C. M. Identificação das Angiospermas do Campus da UNESP-Rio Claro/SP. *Trabalho de Conclusão de Curso, Instituto de Biociências (Graduação em Ecologia)*, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de Rio Claro, 2007.

QUAN, R. C.; ET AL. The relationship between defecation and feeding in nestling birds: observational and experimental evidence. *Frontiers in zoology*, v. 12, n. 1, p. 21, set. 2015.

RIDGELY, R. S.; TUDOR, G. The birds of South America: The oscine passerines. Austin, Texas, *University of Texas Press*, USA, 1989. 596 p.

RUIZ, N. L. Biologia reprodutiva e demografia do sabiá-barranco *Turdus leucomelas* (Aves: Turdidae) no extremo norte da mata atlântica. Abril, 2015. 61 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas)– Universidade Federal de Rio Grande do Norte. Natal, Rio Grande do Norte, abril de 2015.

RUSSELL, E. M. Avian life histories: Is extended parental care the southern secret? *Emu*, v. 100, n. 5 suppl., p. 377–399, jan. 2000.

SAZIMA, I.; D'ANGELO, G. B. The Pale-breasted Thrush (*Turdus leucomelas*) preys on a gekkonid lizard and an anomalepidid snake. *Revista Brasileira de Ornitologia*, v.19, n. 3, set. 2011.

SICK, HELMUT. *Ornitologia Brasileira*. 3ª Impressão. Rio de Janeiro: Editora Nova Fronteira S.A., 1997. 912p.

SILVER, R.; ANDREWS, H., BALL, G. F. Parental Care in an Ecological Perspective: A Quantitative Analysis of Avian Subfamilies. *Integrative and Comparative Biology*, v. 25, n. 3, p. 823–840, ago. 1985.

SKUTCH, A. F. Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds, reviewed. *Ornithological Monographs*, n. 36, p. 575–594, jan. 1985.

SNOW, D. W. The breeding of the Blackbird, *Turdus merula* at Oxford. *Edwards Grey Institute of Field Ornithology*, Oxford University, v. 100, n. 1, jan. 1958.

STUTCHBURY, J. M.; MORTON, E. S. *Behavioral ecology of tropical birds*. London, UK. Academic Press, 2000, p. 165.

STUTCHBURY, B. J. M.; MORTON, E. S.; PIPER, W. H. Extra-pair mating system of a synchronously breeding tropical songbird. *Journal of Avian Biology*, v.29, n.1, p. 72-78, mar. 1998.

TRIVERS, R. L. Parental investment and sexual selection. In: Campbell, B. (Ed.). *Sexual selection and the descent of man*. Chicago: Aldine Press, p 136-179, 1972.

TROPPEMAIR, H. Aspectos geográficos: o quadro natural de Rio Claro. In: MACHADO, I. L. *Rio Claro sesquicentenária*. Rio Claro: Museu Histórico e Pedagógico Amador Bueno da Veiga, p. 75-87, 1978.

TUCKER, B. W. Further data on nest-sanitation. *British Birds*, v. 35, p. 66–72, 1941.

VARRICCHIO, D. J.; ET AL. Avian Parental Care Had Dinosaur Origin. *Science*, v. 322, n. December 2008, p. 1826–1829, ago. 2008.

VERNER, J. E; WILSON, M. F. Mating Systems, sexual dimorphism and the role of the male North American passerine birds in the nesting cycle. *Ornithology Monographs*, n.9, p. 1-76, 1969.

VISSER, M. E.; LESSELS, C. M. The costs of egg production and incubation in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society B*, v. 268, n. 1473, p. 1271-1277, jun. 2001.

VOELKER, G.; ET AL. Repeated trans-atlantic dispersal catalysed a global songbird radiation. *Global Ecology and Biogeography*, v. 18, p. 41-49.

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.

WEATHERHEAD, P. J. Fecal Sac Removal by Tree Swallows: The Cost of Cleanliness. *The Condor*, v. 86, n. 2, p. 187–191, mai. 1984.

WEATHERHEAD, P. J; MCRAE, S. B. Brood care in American robins: Implications for mixed reproductive strategies by females. *Animal Behaviour*, v. 39, n. 6, p. 1179–1188, jun. 1990.

WESOLOWSKI, T. The origin of parental care in birds: a reassessment. *Behavioural Ecology*, v. 15, n. 3, p. 520-523, mai. 2004.

WESTNEAT, D. F.; ET AL. Individual variation in parental care reaction norms: Integration of personality and plasticity. *The American Naturalist*, v. 178, n. 5, p. 652-667, nov. 2011.

YASUKAWA, K.; ET AL. Provisioning of nestlings by male and female Red-Winged Blackbirds, *Agelaius phoeniceus*. *Animal behavior*, v. 40, n. 1, p. 153-166, jul. 1990.