

ASPECTOS EVOLUTIVOS E ECOLÓGICOS DO CUIDADO PARENTAL EM AVES: PUBLICAÇÕES EM AMBIENTES TEMPERADOS E TROPICAIS

Cristiane Medeiros^{1,2} & Maria Alice S. Alves²*

¹ Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), Instituto de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Ilha do Fundão, Rio de Janeiro, RJ.

² Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Laboratório de Ecologia de Aves, Departamento de Ecologia, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Rua São Francisco Xavier, 524. CEP: 20550-011. Rio de Janeiro, RJ.

E-mails: crismedeiros21@yahoo.com.br*, masaal@globo.com

RESUMO

O investimento na reprodução ocorre de maneira desproporcional entre os sexos, sendo geralmente a fêmea o sexo com menor potencial reprodutivo e com maior propensão ao cuidado parental. A seleção natural favorece o surgimento de comportamentos altamente especializados de competição de esperma e guarda da paternidade nas populações, com influências diretas sobre o investimento dos progenitores na prole. As diferenças entre sexos no cuidado parental têm reflexo no desenvolvimento dos caracteres sexuais secundários, afetando o dimorfismo sexual nas espécies. No presente trabalho, apresentamos o estado do conhecimento das principais abordagens ecológicas e evolutivas relacionadas ao cuidado parental em aves, evidenciando a carência de estudos nessa área em ambientes tropicais.

Palavras-chave: Seleção sexual; fertilização extrapair; estratégia evolutivamente estável; conflito entre pais e prole.

ABSTRACT

EVOLUTIONARY AND ECOLOGICAL ASPECTS OF PARENTAL CARE IN BIRDS: PUBLICATIONS IN TEMPERATE AND TROPICAL ENVIRONMENTS. Reproductive efforts occur disproportionately between males and females, and female is generally the gender with the least reproductive potential and willingness to parental care. Sexual selection favors extremely specialized behaviors of sperm competition and mate guarding in populations, with direct influences in parental investment on the offspring. Differences in parental care have influence in secondary sexual characters, affecting species' sexual dimorphism. In the present work we present the available knowledge on ecology and evolutionary approaches related to parental care in birds, evidencing the lack of these studies in tropical environments.

Keywords: Sexual selection; extrapair fertilization; stable evolutionary strategy; conflicts between parents and offspring.

RESUMEN

ASPECTOS EVOLUTIVOS Y ECOLÓGICOS DEL CUIDADO PARENTAL EN AVES: PUBLICACIONES EN AMBIENTES TEMPLADOS Y TROPICALES. La inversión en reproducción ocurre de manera desproporcionada entre los sexos, siendo generalmente la hembra quien tiene menos potencial reproductivo y mayor propensión al cuidado parental. La selección natural favoreció el surgimiento de comportamientos altamente especializados de competencia de esperma y guardia de la paternidad en las poblaciones, con influencias directas sobre la inversión de los progenitores en la prole. Las diferencias entre sexos en el cuidado parental tiene reflejo en el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios, afectando el dimorfismo sexual en las especies. En el presente trabajo, presentamos el estado del conocimiento de los

principales enfoques ecológicos y evolutivos relacionados con el cuidado parental en aves, mostrando la carencia de estudios en esta área en ambientes tropicales.

Palabras clave: Selección sexual; fertilización extra-pareja; estrategia evolutivamente estable; conflicto entre padres y prole.

INTRODUÇÃO

O conceito de seleção natural preconiza que indivíduos com maior valor adaptativo (*fitness*) são aqueles capazes de transmitir suas características a um maior número de descendentes. A seleção natural atua sobre os organismos selecionando características adaptativas que conferem a um indivíduo a capacidade de sobrevivência em um determinado ambiente. Como resposta a intensas pressões seletivas impostas pelo meio, as adaptações garantem a sobrevivência de um grupo em uma dada região conforme as particularidades do ambiente, incluindo a sua capacidade em adquirir parceiros sexuais (Futuyma 2002).

Darwin propôs que, em muitos grupos de seres vivos, determinados indivíduos apresentam vantagens sobre outros de mesma espécie quanto à sua capacidade reprodutiva, caracterizando-se no que denominou seleção sexual. Esta seria decorrente da escolha das fêmeas por machos com características acentuadas, como plumagens mais exuberantes. Assim, de acordo com suas observações, a seleção sexual parecia afetar muito mais os machos do que as fêmeas, que se tornam um importante recurso a ser disputado (Krebs & Davies 1997).

Dessa maneira, a disputa por fêmeas exerce grande pressão seletiva sobre os machos, e a seleção sexual emerge como resposta a essa disputa por acesso às fêmeas ou por áreas favoráveis ao acasalamento (Krebs & Davies 1997, Stockley 1997, Tori *et al.* 2008). Ao longo da história evolutiva das espécies, características morfológicas tornaram-se mais acentuadas e marcantes. Em muitos casos, as fêmeas tendem a preferir parceiros de colorações vibrantes porque indicariam bons genes e boa saúde, corroborando a noção de seleção sexual proposta por Darwin. Da mesma maneira, machos que reúnam um maior número de qualidades desejáveis também podem adquirir fêmeas de melhor qualidade, como revisto por Moller & Thornhill (1998).

Em certo grau, os atributos fenotípicos que tornam os machos mais atraentes às fêmeas diferem

nas populações. O esforço da fêmea, nesse caso, é compensado com o sucesso dos filhotes, que são gerados na população com qualidades genéticas positivas (Cunningham & Russel 2000). Os benefícios obtidos pelas fêmeas a partir da competição entre os seus potenciais parceiros podem ser: a) diretos: quando estas conseguem melhores territórios, sítios de reprodução e cuidado parental, e b) indiretos: quando os descendentes recebem melhores genes para atração sexual e sobrevivência (Searcy 1982).

Os animais podem apresentar múltiplos padrões de cuidado parental, que são convenientemente agrupados em quatro categorias: a) cuidado biparental; b) cuidado uniparental por fêmeas; c) cuidado uniparental por machos; ou d) nenhum cuidado (Webb *et al.* 1999). Durante uma mesma estação reprodutiva, as espécies podem manifestar um ou mais desses padrões (Webb *et al.* 1999).

Em geral, o cuidado uniparental por fêmeas de diversos grupos está associado a períodos reprodutivos curtos, com o objetivo de reduzir os custos com a guarda dos ovos (Clutton-Brock & Parker 1992). A seleção natural favorece o cuidado biparental (ambos os sexos cuidam da prole) quando apenas um membro do par reprodutor não é capaz de suprir todas as necessidades dos filhotes sem ajuda (Lack 1968, Trivers 1972, Maynard-Smith 1977, Reynolds & Székely 1997, Alcock 2001, Bijleveld & Mullers 2009). Para Bruton (1988), o investimento biparental surge principalmente quando: a) a confiança da paternidade é alta para os dois sexos; b) o cuidado biparental aumenta significativamente o sucesso reprodutivo de ambos os sexos; c) a oportunidade de cruzamentos adicionais é limitada. Sob altas taxas de predação, além de garantir a proteção da ninhada, o cuidado biparental também parece ser uma forma de manter o parceiro por perto caso a ninhada não sobreviva (revisto em Reynolds & Székely 1997).

Em 1977, Maynard-Smith propôs que o cuidado parental fosse interpretado como uma Estratégia Evolutivamente Estável (EEE), modelo da Teoria dos Jogos que consiste em ajustamentos comportamentais regulados pela seleção natural. O conceito central

desta teoria preconiza que uma estratégia pode ser considerada evolutivamente estável se nenhuma outra estratégia alternativa substituí-la sob influência da seleção natural. Os modelos ótimos de EEE dependentes da frequência são aqueles nos quais o fenótipo de um indivíduo depende das estratégias adotadas por outros na população. Desse modo, um comportamento pode evoluir através da vantagem individual (Futuyma 2002). Baseando-se nesse modelo de EEE, Werren *et al.* (1980) utilizaram padrões genéticos populacionais para investigar a evolução desse comportamento a partir de diferentes níveis de paternidade. O modelo indicou que altas taxas de paternidade realmente favorecem a evolução do cuidado parental. Em contrapartida, quando a fertilização extrapar ocorre com alguma frequência, os machos geralmente não se predispõem ao investimento na prole (Maynard-Smith 1978).

Embora as aves sejam excelentes modelos para estudos em ecologia comportamental, o cuidado parental é um tema pouco abordado em ambientes tropicais (Stuchbury & Morton 2001, Hau *et al.* 2008, Macedo *et al.* 2008). Como as condições ecológicas de ambientes tropicais e temperados são muito distintas, as comparações entre as espécies dos dois ambientes podem estar equivocadas.

Para analisar a produção de publicações científicas disponível sobre o cuidado parental em aves tropicais e de ambientes temperados, utilizamos a ferramenta de busca *Web of Science* da base de dados *Thompson ISI* (*Thompson Institute for Scientific Information*) a partir do ano de 1968 até 2010. No universo dos 1146 artigos da produção científica mundial encontrados com enfoque em “biologia reprodutiva” de aves, somente 164 investigaram “cuidado parental” em uma ou mais espécies. Dentre esses, apenas 40 trabalhos foram desenvolvidos com espécies tropicais, evidenciados pela combinação dos termos “cuidado parental”, “aves” e “tropical” em inglês, totalizando cerca de 24% dos artigos originais de experimentação e testes de hipóteses excetuando-se os artigos de opinião e revisões bibliográficas (Figura 1).

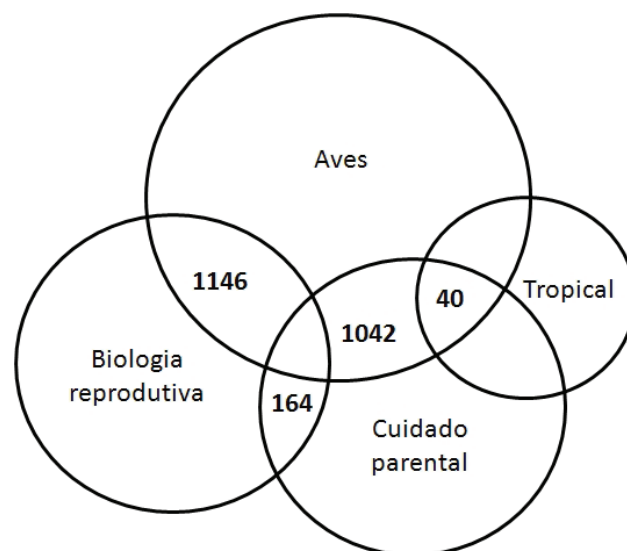


Figura 1. Diagrama representativo da produção de publicações mundial sobre o cuidado parental em aves até 2010 encontrados na base de dados Thompson ISI (<http://www.isiwebofknowledge.com/>).

Figure 1. Representative diagram of the World publication production about parental care in birds until 2010 found on Thompson ISI database (<http://www.isiwebofknowledge.com/>).

Os trabalhos desenvolvidos em ambientes tropicais abordaram estudos de comportamento, ecologia de populações e comunidades ou de fisiologia e metabolismo. Dentre as localidades utilizadas como áreas de estudo, Austrália, Panamá, Quênia, Colômbia, Havaí e Tailândia foram as cinco mais frequentemente citadas nos artigos (Apêndice).

No presente trabalho apresentamos o estado do conhecimento sobre cuidado parental em aves, reunindo informações sobre a ecologia e a evolução do comportamento parental em aves, utilizando publicações disponíveis sobre o tema.

EVOLUÇÃO DO CUIDADO PARENTAL

O investimento na reprodução geralmente ocorre de maneira desproporcional entre os sexos. Enquanto os machos produzem dezenas de milhares de células reprodutivas, as fêmeas produzem poucos grandes gametas com enorme quantidade de material nutritivo. Como resultado, as fêmeas tendem a gastar muito mais tempo com o cuidado da prole para assegurar a sobrevivência de seus descendentes e seu próprio sucesso reprodutivo (Maynard-Smith 1977, Krebs & Davies 1997).

Neste contexto, a seleção natural atuou sobre as espécies e fixou o cuidado parental, comportamento que contribuiu para o aumento do sucesso reprodutivo dos indivíduos (Maynard-Smith 1976, 1977, Krebs & Davies 1997). Trivers (1972) definiu como investimento parental qualquer ação realizada pelos genitores para aumentar as chances de sobrevivência da prole ao custo da sua própria capacidade de gerar novos descendentes. Consequentemente, essa característica tem importante participação no ajuste do valor adaptativo dos progenitores.

A evolução do cuidado parental depende da razão entre os custos e benefícios (Trivers 1972), e deve superar os custos de uma possível deserção (Maynard-Smith 1977, Eldegar & Sorenud 2009). Isto é, o cuidado parental é favorecido quando os benefícios obtidos com a sobrevivência da prole são superiores ao abandono dos filhotes pelos pais. Todos os organismos têm, assim, dois importantes desafios: a) decidir quanto dos recursos devem ser gastos na reprodução ao custo de seu próprio crescimento e sobrevivência; e b) decidir como partilhar esses recursos entre os seus descendentes (Alcock 2001).

De acordo com Payne (1984), as fêmeas encontram como limitações à reprodução as quantidades máximas de ovos que conseguem chocar e de filhotes que conseguem prover. Enquanto o investimento das fêmeas em aves está basicamente concentrado nos filhotes, os machos conseguem maior incremento de seu sucesso reprodutivo aumentando o número de cópulas. Contudo, se a sobrevivência da prole estiver ameaçada, o macho também será favorecido evolutivamente a ignorar outras possibilidades de acasalamento e passar a investir também em cuidado parental (Maynard-Smith 1977).

É bastante razoável supor que investimentos com a prole ofereçam grandes recompensas aos progenitores, pois esta é uma estratégia altamente custosa em termos energéticos, como revisto por Angelier & Chastel (2009). O cuidado com a prole gera nos indivíduos um estresse fisiológico considerável (Krebs & Davies 1997, Tulp *et al.* 2009), pois durante o período logo após o nascimento dos filhotes, enquanto estes são nutridos, a quantidade de energia despendida pelos pais em diferentes grupos excede àquela de produção de ovos, incubação ou gestação (Trivers 1972, Tulp *et al.* 2009). Este gasto adicional de energia com os filhotes indiretamente torna machos e fêmeas mais

vulneráveis e expostos a predadores (Krebs & Davies 1997).

O padrão de distribuição populacional no espaço influencia a capacidade individual de exploração dos recursos, encontro com parceiros sexuais, suscetibilidade a doenças e fuga de predadores (Lack 1968, Brown & Orians 1970, Maher & Lott 1995). Nas aves, a área de vida, ou uma parcela desta, emerge como território, espaço de uso exclusivo, defendido especialmente na estação reprodutiva contra a invasão de outros de mesma espécie e sexo. Seus limites podem ser definidos através de vocalizações, de encontros agressivos ou exhibições (*displays*) (Brown & Orians 1970, Payne 1984, Moller 1991a, Maher & Lott 1995). Cada fêmea visita vários territórios e machos para selecionar aquele que potencialmente a ajude a maximizar o seu próprio valor adaptativo (Searcy 1982, Birkhead 1998, Moller 2000); em geral, opta por machos com territórios definidos e rejeita os que não os têm (Moller 1991a). Por vezes, machos pouco atrativos podem invadir territórios alheios, com maior qualidade de recursos, para copular com a fêmea residente. Estas se envolvem com um novo parceiro porque são forçadas a copular por meio de coerção ou porque voluntariamente aceitam esperma de vários outros machos (Krebs & Davies 1997, Moller 2000, Griffith & Montgomerie 2003).

Na competição de esperma, uma das estratégias adotadas por machos é introduzir uma enorme quantidade de esperma no trato reprodutivo de suas parceiras, por meio de repetidas copulações, o que aumentaria suas chances de fertilização ou de diluição do esperma de machos rivais (Stockley 1997). Em certos casos, como ocorre na ave *Prunella modularis*, o macho bica a cloaca da fêmea após esta ter sido observada com outro macho, e em resposta, ela ejeta o esperma armazenado (Davies 1992). A seleção natural selecionou adaptações morfológicas que viabilizaram este padrão comportamental em determinadas espécies, incluindo maior protuberância cloacal para armazenar os espermatozoides (Tuttle & Pruett-Jones 2004, Rowe *et al.* 2008).

A presença constante do macho próximo à parceira - uma das maneiras de guarda da paternidade - reduz a chance copulação com outros indivíduos. Embora este seja um importante mecanismo para prevenir ou retardar cópulas extras, reduzindo a competição de esperma, não é de todo eficiente. Isso porque a fêmea

pode ficar temporariamente sem ser acompanhada pelo parceiro, permitindo que outros machos se aproximem e consigam copular, enquanto o macho residente estabelece um embate com os invasores (Moller 1991b, 2000, Griffith & Montgomerie 2003). Na verdade, muitas vezes as fêmeas buscam ativamente copulações extrapar, e apesar de todo o esforço do parceiro para afastar concorrentes, as fêmeas conseguem “driblar” a vigilância dos machos com os quais estão pareadas e estabelecem encontros furtivos com machos vizinhos (Stuchbury & Morton 2001).

A seleção sexual, portanto, não cessa com a escolha de parceiros, mas se estende após a cópula, como afirmou Parker (1970) ao analisar estratégias reprodutivas em insetos, estudo que evidenciou um padrão comportamental presente em distintos grupos de animais. Durante um único ciclo reprodutivo, cada fêmea pode acasalar com mais de um macho e, neste caso, os espermatozoides de dois ou mais machos competem entre si no interior do aparato reprodutivo feminino para fertilizar os óvulos, caracterizando o processo referido como competição de esperma. A competição de esperma é parte da seleção sexual e constitui-se em uma importante força evolutiva, frequentemente resultando em paternidade extrapar (Birkhead 1998, Rowe *et al.* 2008, Kleven *et al.* 2009).

Assim, a guarda da paternidade ocorre intensamente quando a fêmea encontra-se no seu período fértil e é mais acentuada entre espécies sociais, porque há maior probabilidade interações entre vários machos e uma mesma fêmea (Krebs & Davies 1997, Alcock 2001). Podem ocorrer lutas entre os machos, o que se caracteriza como um custo adicional na obtenção de novas cópulas devido à probabilidade ocorrerem lesões físicas (Maynard-Smith 1997, Stockley 1997, Alcock 2001).

Em aves, a monogamia tem sido considerada o sistema de acasalamento predominante nas populações, no qual a fêmea geralmente permanece com um único parceiro durante mesmo período reprodutivo e com ele divide a tarefa de cuidar da prole (Alcock 2001). Entretanto, estudos comportamentais têm indicado que, mesmo fêmeas de espécies monogâmicas, tornam-se também receptivas a vários outros machos em um mesmo período reprodutivo (Moller 2000). Com o surgimento da técnica de *DNA-*

fingerprinting para testes de paternidade, em meados dos anos 80, descobriu-se que a paternidade extrapar em aves não era algo raro, especialmente entre espécies coloniais (Alves & Bryant 1998). No entanto, o que se tem detectado por meio dessas técnicas moleculares é que muitas espécies podem apresentar estratégias mistas de reprodução (Alves & Bryant 1998), apresentando gradações entre a monogomia e a poligamia. Neste contexto, a competição de esperma e a guarda da paternidade aparecem como respostas adaptativas dos machos para assegurar a legitimidade da paternidade (Krebs & Davies 1997, Stockley 1997, Cunningham & Birkhead 1998).

O modelo de investimento parental ótimo prediz que os machos devem diminuir o investimento com a prole em resposta à menor certeza da paternidade, pois este é intimamente relacionado com a probabilidade de relação genética entre pais e filhos (Trivers 1972, Kempeneers *et al.* 1998). Nas espécies em que a paternidade extrapar ocorre muito frequentemente, observam-se machos menos propensos ao cuidado parental (Moller & Thornhill 1998). Assim, a guarda da paternidade minimiza o risco de um macho ser trapaceado e acabar sustentando uma ninhada que não é sua (Birkhead 1998, Cunningham & Birkhead 1998).

Mas o que será que leva as fêmeas a se envolverem em copulações extrapar? Ainda que as fêmeas sejam as responsáveis pela escolha dos parceiros, nem todas conseguem o macho ideal, pois em certos casos, restam-lhes apenas aqueles de qualidade genética inferior (Stuchbury & Morton 2001). Estas espontaneamente envolvem-se em relações promíscuas com machos de territórios vizinhos originando alguma fração de paternidade extrapar na população (Westneat & Stewart 2003, Dias *et al.* 2009).

Contudo, as fêmeas devem contrabalançar as vantagens obtidas com a cooperação dos machos (benefícios diretos), com as conseguidas através da aquisição de genes melhores para a prole (benefícios indiretos), ajustando o seu próprio valor adaptativo (Moller 2000). A copulação extrapar, portanto, seria um poderoso recurso para aumentar a diversidade genética da ninhada ou obter cuidado adicional para a prole (Moller 2000). Para os machos, o benefício direto óbvio é obter o maior número de cópulas possíveis (Westneat & Stewart 2003). Desse modo, Stuchbury

& Morton (2001) acreditam que a fertilização extrapar não se trata de evento randômico ou oportunístico que acomete a população, mas sim, de um comportamento resultante de intensa seleção sexual porque envolve estratégias muito especializadas por ambos os sexos (ver também Kempnaers *et al.* 1998, Kleven *et al.* 2009).

E por que os machos de algumas espécies oferecem muito cuidado parental ao passo que os de outras espécies não o fazem? O investimento na prole pelos machos pode estar diretamente relacionado com a frequência de paternidade extrapar na população (Birkhead & Biggins 1987, Davies 1992, Moller 1997, 2000). As relações sexuais entre uma fêmea e outros machos que não os seus parceiros sexuais são mais comuns entre as espécies nas quais os machos têm um papel pequeno no cuidado com seus descendentes; e as fêmeas tendem a evitá-las quando a participação do parceiro é essencial, visto que correm o risco de perda do cuidado parental por parte do machos com os quais estão pareadas (Moller & Birkhead 1994). Assim, quando as fêmeas saem em busca de parceiros com melhores genes para a prole, mesmo após terem estabelecido uma relação socialmente monogâmica, podem pagar um alto preço: assumir totalmente, ou pelo menos a maior parcela, do investimento parental (Gross & Shine 1981, Moller 2000).

Apesar de existirem poucos estudos desenvolvidos sobre comportamento reprodutivo com espécies tropicais, observa-se que o cuidado biparental é mais comum nos trópicos, onde a fertilização extrapar é um fenômeno relativamente raro se comparado ao que ocorre em ambientes temperados (Stuchbury & Morton 2001, Macedo *et al.* 2008). Um dos raros trabalhos quantificando paternidade extrapar com espécie de ave no Brasil foi com o tiziu (*Volatina jacarina*), para o qual foi registrado 63% dos 11 ninhos amostrados com fertilizações extrapar, envolvendo 50% dos filhotes registrados (Carvalho *et al.* 2006). Apesar do pequeno número amostral, essa foi uma das taxas mais elevadas de paternidade extrapar encontrado para aves na literatura, embora a espécie, de acordo com esses autores, seja socialmente monogâmica. Ressalta-se ainda que esse resultado foi decorrente de diversos comportamentos, além da copulação extrapar, incluindo parasitismo e quasi-parasitismo. No caso deste último, outras fêmeas fertilizadas pelo macho residente parasitam a fêmea

residente, um comportamento raramente descrito na literatura, também encontrado para uma andorinha *Riparia riparia* (Alves & Bryant 1998).

De acordo com Lack (1954), o sucesso reprodutivo dos indivíduos é relacionado com a disponibilidade de recursos alimentares, principal fator limitante na reprodução, com impactos diretos sobre o tamanho de território, data da postura, tamanho da ninhada e peso dos filhotes, por exemplo, como revisto em Dias (2009). Nas regiões temperadas, há sazonalidade na oferta de recursos alimentares, cuja disponibilidade é totalmente concentrada em uma determinada época, e durante a qual as espécies se reproduzem. As espécies tropicais, entretanto, enfrentam maior instabilidade em relação ao recurso alimentar por não existir um período exclusivo para frutificação, diminuindo a probabilidade de encontrar alimento (Dias 2009). Neste universo, o cuidado parental por fêmeas e machos é uma estratégia evolutiva que favoreceria a manutenção dos filhotes nos primeiros estágios de desenvolvimento, aumentando consideravelmente o sucesso reprodutivo dos pais.

Nas aves, as fêmeas geralmente escolhem como parceiros sexuais aqueles com alguma experiência em reprodução, embora considerem jovens experientes melhores do que os velhos (Searcy 1979, 1982). A escolha dos parceiros sexuais pelas fêmeas afeta diretamente a qualidade do cuidado parental, pois estas tendem a preferir machos que ofereçam maior investimento na prole, maior variação genética ou melhor defesa imunológica aos filhotes (Moller 2000).

O cuidado parental deve ser esperado em espécies cujos jovens se desenvolvam em condições ambientais severas, sob elevada taxa de predação ou intensa competição intraespecífica (Alcock 2001). Assim, o cuidado parental está relacionado às seguintes condições ecológicas, como revisto por Martins & Dias (2003): a) habitats saturados exigem que os jovens machos sejam capazes de estabelecer um território numa alta densidade populacional porque estes devem ser também socialmente experientes e hábeis na exploração de recursos; b) em ambientes físicos estressantes, os filhotes têm poucas condições de enfrentar situações adversas e baixa probabilidade de sobrevivência; c) espécies com dietas especializadas precisam de um longo período de aprendizagem para localizar alimento e capturar suas presas, por isso,

precisam passar maior tempo com os pais até que suas habilidades estejam parcialmente desenvolvidas; d) em ambientes com elevada pressão de predação, a ninhada fica desprotegida sem a presença dos pais potenciais.

Em certos casos, ocorre o parasitismo interespecífico de ninhada, no qual uma espécie parasita deposita os seus ovos no ninho de outras espécies hospedeiras, que passam a realizar todo o cuidado parental. Essa estratégia reprodutiva foi observada no chopim-picumã (*Molothrus rufoaxillaris*), apresentando três espécies hospedeiras conhecidas (D'Ângelo Neto *et al.* 2006).

ESFORÇO REPRODUTIVO E CONFLITOS EM FAMÍLIA

Conforme os filhotes se desenvolvem, os indivíduos dos pares reprodutores tendem a dedicar-lhes menos cuidados até que sejam suficientemente capazes de sobreviver por si próprios. Por vezes, os filhotes recusam-se a abandonar o ninho mesmo que já estejam completamente formados, embora prolonguem sua aparência juvenil e o comportamento dependente. Em resposta, os pais manifestam comportamento agressivo, que em geral resulta no abandono do ninho ou grupo, como observado também em mamíferos (Krebs & Davies 1997). Do ponto de vista dos pares reprodutores, o cuidado parental prolongado não é o ideal porque retarda o nascimento de filhotes subsequentes (Trivers 1974), o que coloca a sua sobrevivência em risco e compromete reproduções futuras.

Vários outros conflitos podem aparecer entre pares reprodutores e prole, especialmente quando os jovens requisitam muito mais recursos do que os reprodutores podem suprir (Alcock 2001). Em certas situações, ocorre um conflito sexual quando os interesses do macho e da fêmea na família diferem (Lessells 2002). Nesse caso, os progenitores exibem um comportamento parcial a favor de um ou outro filhote, em vez de suprir homoganeamente as necessidades de toda a ninhada. De acordo com a revisão de Lessells (2002), esse comportamento denomina-se favoritismo no cuidado parental, e pode ser evidenciado sob as seguintes circunstâncias: 1) os pares reprodutores alimentam diferentemente os filhotes de acordo com o seu tamanho corporal:

filhotes menores recebem maior quantidade de alimento do que os maiores; 2) a alimentação é relacionada ao gênero: em muitas espécies, as fêmeas tendem a alimentar machos mais frequentemente; 3) cada filhote recebe quantidades variadas de alimento ao longo do dia: como muitos casais escolhem uma posição favorita no ninho, uns indivíduos recebem mais alimento do que outros porque o provimento alimentar pelo macho e pela fêmea ocorre de maneira diferenciada, e cada qual tende a alimentar sempre o mesmo filhote, dependendo da posição que este ocupe; 4) progenitores adotam regras diferenciadas: a resposta à solicitação de alimentação varia conforme a idade e o sexo dos pares reprodutores, pois as fêmeas tendem a oferecer-lhes menor atenção à medida que estes crescem, em contraposição aos machos, que lhes oferecem igual cuidado até que abandonem o ninho.

A seleção também pode fixar diferenças sexuais que evoluíram por seleção sexual se os sexos divergirem na utilização dos recursos (Power 1980). O cuidado parental, portanto, também é relacionado com o desenvolvimento de caracteres sexuais secundários (Trivers 1972). Qualquer disparidade entre os sexos no esforço parental irá afetar aquele que menos investe, conduzindo-o à evolução das diferenças sexuais (Trivers 1972). Em geral, se machos e fêmeas têm igual participação no cuidado com a prole, não há grande variação nos caracteres sexuais secundários, e as espécies exibem pouco ou nenhum dimorfismo sexual (Trivers 1972). Nesses casos, nem sempre é possível distinguir machos de fêmeas por suas características morfológicas, pois o plano básico corporal é o mesmo, sem variações de coloração da plumagem ou tamanho corpóreo. Em contrapartida, quando as fêmeas têm a maior participação parental, os machos competem mais intensamente entre si, e a seleção favorece características cada vez mais marcantes como ornamentos e comportamentos de corte (Stutchbury & Morton 2001). A hipótese da divisão de trabalho afirma que machos e fêmeas têm funções diversas no cuidado parental, e que a seleção natural atua diferentemente em cada sexo produzindo um tamanho corporal ótimo (Guerra & Drummond 1995). O dimorfismo sexual no tamanho em aves, portanto, parece ser correlacionado com aspectos do esforço reprodutivo (Ross 1979, Martins & Dias 2003). Segundo Mueller & Myer (1985), algumas espécies de aves podem apresentar dimorfismo sexual

invertido no tamanho corporal, nas quais as fêmeas são maiores do que os machos (Martins & Dias 2003, Lomree *et al.* 2005).

Em muitas espécies, o investimento na prole não é a estratégia evolutiva mais adequada. A deserção pode ser uma resposta favorecida pela seleção natural quando os custos com a ninhada são extremamente elevados e os lucros são baixos (Maynard-Smith 1997). As vantagens da deserção aparecem quando o impacto da ausência dos cuidados de um dos membros do par reprodutor sobre o desenvolvimento dos filhotes é nulo ou muito baixo ou quando o parceiro que permanece tem pouca probabilidade de também abandoná-los em resposta ao desamparo do outro (Krebs & Davies 1997, Owens & Bennett 1997). As fêmeas abandonam o ninho se os ovos forem relativamente muito grandes ou se o tamanho da ninhada exceder às suas condições (Lack 1968, Maynard-Smith 1977). Sob altas taxas de densidade populacional, existe maior facilidade para encontrar um novo parceiro. Nesse caso, torna-se mais lucrativo abandonar os filhotes precocemente, deixando que o parceiro sozinho assuma esta responsabilidade (Maynard Smith 1977, Davies 1992, Reynolds & Székely 1997). Eldegard & Sonnerud (2009) apontaram que a deserção de fêmeas e o cuidado uniparental por machos aumentam consideravelmente quando os recursos são abundantes e as fêmeas se encontram em boas condições de saúde. Indivíduos que apresentam altas taxas de reservas energéticas durante a reprodução também tendem à deserção porque podem formar novos pares e acasalar novamente (Webb *et al.* 2002).

Em certas situações, um ou mais indivíduos além do par reprodutor, ajudam no cuidado parental dos ninhegos, contribuindo com alimento, limpeza e proteção. Esse comportamento é denominado reprodução cooperativa, a qual ocorre quando alguns indivíduos retardam sua maturação sexual, chegando até mesmo a abdicar de sua própria reprodução, para ajudar os pares reprodutores no desenvolvimento dos filhotes mais novos (Arnold & Owens 1998, Kokko *et al.* 2003, Covas *et al.* 2004).

O que ocorre, de fato, é que os jovens permanecem com os pais no ninho em vez de os abandonarem e estabelecerem o seu próprio território, passando então a atuar como ajudantes na reprodução de seus coespecíficos (Arnold & Owens 1998). No

trabalho de biologia reprodutiva de skuas antárticas, Costa & Alves (2007) relataram a ocorrência de trios reprodutores, nos quais dois machos podem copular com a fêmea, estabelecendo um sistema de revezamento durante a incubação dos ovos e o cuidado com a prole. O conceito geral, proposto por Emlen (1994), também pode ser aplicado em muitas espécies de insetos e mamíferos.

Pergunta-se: por que os subordinados aceitam cooperar na reprodução alheia em vez da própria? Diversos estudos comportamentais discutem diferentes hipóteses para entender por que essa característica parece ocorrer mais intensamente em certas Famílias, e para saber qual foi o mecanismo pelo qual esta evoluiu (para aprofundamento sobre o tema, consulte Emlen 1982, 1994, Arnold & Owens 1998, Kokko *et al.* 2003, Covas *et al.* 2004).

De acordo com a revisão apresentada por Pen & Weissing (2000), existem três hipóteses para a evolução da reprodução cooperativa:

(1) Hipótese da Restrição Ecológica (Emlen 1982): defende a idéia de que os jovens optam por permanecer junto aos pares reprodutores porque o ambiente encontra-se saturado sob altas densidades, e não há condições físicas no ambiente para que todos se estabeleçam;

(2) Hipótese da História de Vida (Arnold & Owens 1998): características da história de vida das espécies limitam a reprodução individual; a reprodução cooperativa é favorecida sob baixas taxas de mortalidade anual em ambientes populosos porque a substituição de territórios é baixa;

(3) Hipótese dos Benefícios-da-filopatria (Stacey & Ligon 1987): destaca os benefícios diretos conseguidos em longo prazo pelos jovens que permanecem com os pares reprodutores. Durante um longo período de aprendizagem, os jovens aprimorariam suas técnicas de defesa ou de obtenção de alimento, capacitando-se para a realização dessas tarefas quando eles mesmos tiverem sua própria prole. Os benefícios incluem o incremento de sua própria sobrevivência enquanto aguardam um aumento das oportunidades ambientais para reprodução, e a possibilidade de herança do território natal com a morte dos pais.

O cuidado parental é uma forma de seleção de parentesco, que consiste no aumento da frequência de determinada característica se “o custo do caráter ao

seu portador em termos de valor adaptativo individual for menor do que o benefício em valor adaptativo dispensado aos parentes” (Futuyma 2002). Um alelo que traga alguma desvantagem ao indivíduo pode ser selecionado se conferir vantagens aos seus parentes. Portanto, se os descendentes têm baixa probabilidade de sucesso reprodutivo, eles podem indiretamente propagar os seus genes ajudando seus pais a criar os irmãos (Futuyma 2002).

O que se sabe até o presente momento é que certas famílias são estatisticamente mais propensas à reprodução cooperativa do que outras devido a uma pré-disposição genética (Arnold & Owens 1998). Em geral, este tipo de reprodução é favorecido em ambientes de menor qualidade (Covas *et al.* 2004) e entre populações com baixas taxas de mortalidade anual (Arnold & Owens 1998). Nesses casos, ambientes muito populosos oferecem pouca possibilidade de substituição de territórios, impedindo que grande parte dos jovens possam se estabelecer. Talvez por essa razão, o evento seja mais comum nas espécies dos trópicos, onde a sobrevivência é maior e a fecundidade é relativamente baixa (Arnold & Owens 1998). Como o ambiente é menos inconstante, a sobrevivência da prole é maior, considerando um universo com oportunidades reduzidas para jovens residentes (Lack 1968). Embora haja muito poucos estudos sobre esse aspecto nas regiões tropicais, a taxa de mortalidade populacional parece mesmo ter um papel essencial na seleção da reprodução cooperativa (Arnold & Owens 1998). No entanto, ainda não se sabe ao certo se menor mortalidade é causa ou consequência desse comportamento. Um exemplo de ave com reprodução cooperativa facultativa no Brasil é *Neothraupis fasciata* (Alves 1990), ave típica de cerrado, que tem elevada taxa de predação nos ninhos (Duca 2007).

Para averiguar a influência das condições ambientais e da disponibilidade de recursos sobre a reprodução cooperativa, Covas *et al.* (2004) realizaram um experimento no qual quantidades ilimitadas de alimentos eram alocadas próximas aos sítios de reprodução da espécie colonial *Philetairus socius*. Após duas estações reprodutivas, constataram que a suplementação alimentar reduziu o número de ajudantes na população e antecipou a atividade reprodutiva dos jovens. Dessa forma, os autores concluíram que esse tipo de reprodução tornou-se

dispensável na população porque as condições para sobrevivência tornaram-se maiores.

De acordo com Macedo *et al.* (2008), muitas comparações entre o comportamento reprodutivo de espécies tropicais e temperadas são prematuras e carecem de investigações mais aprofundadas para a compreensão das causas ecológicas e consequências evolutivas presentes. Generalizações nesse sentido são precipitadas e devem ser interpretadas com cautela. Para maiores detalhes e esclarecimentos, recomenda-se a leitura de Trivers (1972), Birkhead & Biggins (1987), Thiollay (1994), Ketterson & Nolan (1994), Stutchbury (1998), Stutchbury & Morton (2001), Burley & Johnson (2002).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O grupo aves é um excelente modelo para compreender aspectos evolutivos do comportamento animal. Com o aprimoramento das técnicas de observação, captura e coleta, obtivemos respostas para vários questionamentos, e abrimos espaço para novas indagações a respeito da ação da seleção natural sobre os seres vivos. Embora muitos conceitos já estejam bastante solidificados no âmbito da ecologia comportamental, pouca informação é encontrada na literatura a respeito de espécies de ambientes tropicais.

A grande maioria dos trabalhos em ecologia comportamental foram desenvolvidos com espécies de regiões do hemisfério norte do planeta, que abrigam menos de 25% de toda a diversidade da avifauna global (Stutchbury & Morton 2001). Dessa forma, muitas particularidades comportamentais de espécies dos trópicos continuam desconhecidas, inviabilizando análises comparativas entre os grupos. A carência de estudos com aves tropicais, portanto, pode nos levar a generalizações grosseiras.

Para compreender eventos comportamentais, é necessária uma articulação entre diferentes campos da ciência – como ecologia, fisiologia, genética, taxonomia – corroborando resultados obtidos com a observação da espécie em seu ambiente natural. É importante a conexão entre teoria e prática através da utilização de experimentos e modelagem para testes de hipóteses e comparação entre os organismos. Por meio de uma extensa revisão da literatura, podemos direcionar novos estudos para áreas

ainda carentes de informação, como por exemplo, estudos de comportamento reprodutivo e sistemas de acasalamento, associados a cuidado parental nas regiões tropicais.

AGRADECIMENTOS: Agradecemos aos revisores anônimos pelas críticas e valiosas contribuições, a Vanessa C. Tomaz pela revisão do texto e ajuda com referências bibliográficas e ao CNPq pela Bolsa de Produtividade em Pesquisa com *grant* de pesquisador associado para Maria Alice S. Alves (Processo N° 302718/03-6).

Apêndice. Lista de trabalhos sobre cuidado parental em aves encontrados na base de dados *Web of Science* de publicações científicas do *Thompson ISI* até 2010. **Appendix.** *List of avian parental care researches from Web of Science index of Thompson ISI's scientific publications until 2010.* Temas: C – Comportamento, EPC - Ecologia de populações e comunidades, FM – Fisiologia e Metabolismo.

Revista	Tema	Espécie	Local	Referências
<i>Animal Behaviour</i>	C	<i>Prinia maculosa</i>	África do Sul	Chalfoun & Martin 2007
<i>Acta Zoologica</i>	FM	<i>Molothrus bonariensis</i>	Colômbia	Rueda-Cediel <i>et al.</i> 2008
<i>Animal Behaviour</i>	C	<i>Mimus gilvus</i>	Colômbia	Botero <i>et al.</i> 2009
<i>Ardea</i>	EPC	<i>Falco peregrinus, Falco biarmicus</i>	África do Sul	Jenkins 2000
<i>Auk</i>	EPC	<i>Dendroica petechia bryanti</i>	México	Slagado-Ortiz <i>et al.</i> 2008
<i>Auk</i>	C	<i>Loxops coccineus</i>	Havai	Medeiros & Freed 2009
<i>Auk</i>	C	<i>Anas bahamensis bahamensis</i>	Bahamas	Soreson 1992
<i>Behavioral Ecology and Sociobiology</i>	C	<i>Myrmeciza longipes</i>	Panamá	Fedy & Stuchbury 2005
<i>Behavioral Ecology and Sociobiology</i>	C	<i>Thamnophilus atrinucha</i>	Panamá	Tarwater & Brown 2008
<i>Biological Journal of The Linnean Society</i>	C	<i>Nectarinia johnstoni</i>	Quênia	Evans 2003
<i>Condor</i>	C	<i>Alophoixus pallidus</i>	Tailândia	Ankamethawee <i>et al.</i> 2009

Continuação Apêndice

	Revista	Tema	Espécie	Local	Referências
Condor		FM	<i>Sula sula</i>	Oceano Índico	Chastel & Lormee 2002
Condor		C	<i>Ramphocelus costaricensis</i>	Costa Rica	Krueger <i>et al.</i> 2008
Condor		FM	várias	Panamá	Wikelski <i>et al.</i> 2005
Condor		EPC	<i>Aphrastura spinicauda</i>	Chile	Moreno <i>et al.</i> 2005
Condor		C	<i>Volatinia jacarina</i>	Brasil	Carvalho <i>et al.</i> 2006
Ecology		EPC	<i>Hylophylax naeviooides</i>	Panamá	Styrsky <i>et al.</i> 2005
Ecology		EPC	<i>Margarops fuscatus</i>	Porto Rico	Beissinger <i>et al.</i> 2005
Emu		EPC	<i>Pitta iris</i>	Austrália	Zimmermann & Noske 2003
Emu		EPC	<i>Parus palustris</i>	Austrália	Russel 2000
Emu		C	<i>Prionodura newtoniana</i>	Austrália	Frith & Frith 1998
Emu		C	<i>Scenopoeetes dentirostris</i>	Austrália	Frith & Frith 1995a
Emu		C	<i>Ptiloris victoriae</i>	Austrália	Frith & Frith 1995b

Continuação - Apêndice

Revista	Tema	Espécie	Local	Referências
<i>Ethology</i>	C	<i>Centropus phasianinus</i>	Austrália	Maurer 2008
<i>Evolution</i>	FM	várias	EUA, Argentina, Venezuela e África do Sul	Martin <i>et al.</i> 2007
<i>Evolution</i>	EPC	várias	Eua, Argentina, Venezuela e África do Sul	Martin <i>et al.</i> 2006
<i>Evolutionary Ecology Research</i>	FM	<i>Loxops coccineus coccineus</i>	Havai	Freed <i>et al.</i> 2007
<i>General And Comparative Endocrinology</i>	FM	<i>Fregata magnificens</i>	Guiana Francesa	Chastel <i>et al.</i> 2005
<i>Hormones And Behavior</i>	C	<i>Manacus vitellinus</i>	Panamá	Fusani <i>et al.</i> 2007
<i>Hormones And Behavior</i>	FM	<i>Manacus vitellinus</i>	Panamá	Day <i>et al.</i> 2006
<i>Ibis</i>	C	<i>Sula sula</i>	Oriente Médio	Lormee <i>et al.</i> 2005
<i>Ibis</i>	EPC	<i>Sylvia boehmi, Sylvia lugens</i>	Quênia	Schaefer <i>et al.</i> 2004
<i>Ibis</i>	EPC	<i>Sylvia boehmi, Sylvia lugens</i>	Quênia	Schaefer <i>et al.</i> 2006
<i>Journal of Avian Biology</i>	FM	<i>Dromas ardeola</i>	Eritreia	De Marchi <i>et al.</i> 2008
<i>Journal of Field Ornithology</i>	FM	<i>Liocichla steerii</i>	Taiwan	Mays <i>et al.</i> 2006

Continuação Apêndice

Revista	Tema	Espécie	Local	Referências
<i>Journal of Ornithology</i>	C	<i>Sylvia boehmi</i> , <i>Sylvia lugens</i>	Quênia	Schaefer <i>et al.</i> 2005
<i>Journal of Ornithology</i>	FM	<i>Melospiza melodia</i>	-	Hasselquist 2007
<i>Oecologia</i>	EPC	<i>Sula dactylatra</i>	América Central	Weimerskirch <i>et al.</i> 2009
<i>Philosophical Transactions of The Royal Society</i>	FM	várias	Eua, Argentina, Venezuela	Martin & Schwabl 2008
<i>Proceedings of The Royal Society of London Series</i>	FM	<i>Saxicola torquata</i>	Tanzânia	Scheuerlein <i>et al.</i> 2001
<i>Science</i>	EPC	várias	Eua, Argentina	Martin <i>et al.</i> 2000
<i>Wilson Bulletin</i>	EPC	<i>Malacocincla abbotti</i>	Tailândia	Pierce <i>et al.</i> 2004

REFERÊNCIAS

- ADKINS-REGAN, E. 2008. Do hormonal control systems produce evolutionary inertia? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 363: 1599-1609.
- ALCOCK, J. 2001. *Animal Behavior: an evolutionary approach*. 7th ed. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, 560p.
- ALVES, M.A.S. 1990. Social system and helping behavior in the White-banded tanager (*Neothraupis fasciata*). *The Condor*, 92:470-474.
- ALVES, M.A.S. & BRYANT, D.M. 1998. Brood parasitism in sand martin *Riparia riparia*: evidence for two parasitic strategies in a colonial passerine. *Animal Behavior*, 56: 1323-1331.
- ANGELIER, F. & CHASTEL, O. 2009. Stress, prolactin and parental investment in birds: A review. *General and Comparative Endocrinology*, 163:142-148.
- ARNOLD, K.E. & OWENS, I.P.F. 1998. Cooperative breeding in birds: test of the life histories hypothesis. *Proceedings of Royal Society B*, 265: 739-745.
- BEISSINGER, S.R.; COOK, M.I. & ARENDT, W.J. 2005. The shelf life of bird eggs: Testing egg viability using a tropical climate gradient. *Ecology*, 86(8): 2164-2175.
- BIJLEVELD, A.I. & MULLERS, R.H.E. 2009. Reproductive effort in biparental care: an experimental study in long-lived Cape gannets. *Behavioral Ecology*, 20:736-744.738p.
- BIRKHEAD, T.R. 1998. Sperm competition in birds. *Journal of Reproduction and Fertility*, 3:123-129.
- BIRKHEAD, T.R. & BIGGINGS, J.D. 1987. Reproductive synchrony and extrapair copulation in birds. *Ethology*, 74: 320-334.
- BIRKHEAD, T.R. & BIGGINGS, J.D. 1998. Sperm competition mechanisms in birds: models and data. *Behavioral Ecology*, 9(3):253-260.
- BOTERO, C.A.; ROSSMAN, R.J.; CARO, L.M.; STENZLER, L.M.; LOVETTE, I.J.; KORT, S. R. & VEHRENCAMP, S.L. 2009. Syllable type consistency is related to age, social status and reproductive success in the tropical mockingbird. *Animal Behaviour*, 77(3): 701-706.
- BROWN, J.L. & ORIANI, G.H. 1970. Spacing patterns in mobile animals. *Annual review of Ecology and Systematics*, 1: 239-262.
- BURLEY, N.T. & JOHNSON, K. 2002. The evolution of avian parental care. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 357: 241-250.
- CARVALHO, C.B.V.; MACEDO, R.H. & GRAVES, J.A. 2006. Breeding strategies of a socially monogamous Neotropical passerine: extra-pair fertilizations, behavior and morphology. *Condor*, 108: 579-590.
- CHALFOUN, A.D. & MARTIN, T.E. 2007. Latitudinal variation in avian incubation attentiveness and a test of the food limitation hypothesis. *Animal Behaviour*, 73(4): 579-585.
- CHASTEL, O. & LORMEE, H. 2002. Patterns of prolactin secretion in relation to incubation failure in a tropical seabird, the red-footed booby. *Condor*, 104(4): 873-876.
- CHASTEL, O.; BARBRAUD, C.; WEIMERSKIRCH, H.; LORMÉE, H.; LACROIX, A. & TOSTAIN, O. 2005. High levels of LH and testosterone in a tropical seabird with an elaborate courtship display. *General and Comparative Endocrinology*, 140(1): 33-40.
- CLUTTON-BROCK, T.H. & PARKER, G.A. 1992. Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *The Quarterly Review of Biology*, 67: 437-456.
- COSTA, E.S. & ALVES, M.A.S. 2007. Biologia reprodutiva e ecologia comportamental de skuas antárticas *Catharacta maccormicki* e *C. lonnbergi*. *Oecologia Brasiliensis*, 11 (1): 78-94.
- COVAS, R.; DOUTRELANT, C. & DU PLESSIS, M. A. 2004. Experimental evidence of a link between breeding conditions and the decision to breed or to help in a colonial cooperative bird. *Proceedings of the Royal Society*, 271: 827-832.
- CUNNINGHAM, E.J.A. & BIRKHEAD, T.R. 1998. Sexual roles and sexual selection. *Animal Behavior*, 56: 1311-1321.
- CUNNINGHAM, E.J.A. & RUSSEL, A. 2000. Egg investment is influenced by male attractiveness in thermallard. *Nature*, 404: 74-77.
- D'ÂNGELO NETO, S.; LUZ, G.R. & VIANNA, M.O.P. 2006. Dossiê Florestas Estacionais Deciduais: Uma Abordagem Multidisciplinar – Observações sobre o parasitismo de *Molothrus rufocollaris* sobre *Gnorimopsar chopi* e outros aspectos de sua história natural no norte de Minas Gerais: por que Agelaioides fringillarius não é parasitado? *UNIMONTES Científica*, 8(1): 53-58.

- DAVIES, N. B. 1992. *Dunnock Behaviour and Social Evolution*. Oxford: Oxford University Press, 288p.
- DAY, L.B., MCBROOM, J.T. & SCHLINGER, B.A. 2006. Testosterone increases display behaviors but does not stimulate growth of adult plumage in male golden-collared manakins (*Manacus vitellinus*). *Hormones and Behavior*, 49(2): 223-232.
- DIAS, R.I.; SANTOS, E.S.A. & MACEDO, R.H. 2009. Mating system and sexual conflict in the blue-black grassquit (*Volatinia jacarina*, Aves: Emberizidae): extra-pair mating behavior sets the scene. *Oecologia Brasiliensis*, 13(1): 183-191.
- ELDEGARD, K & SONERUD, G.A. 2009. Female offspring desertion and male-only care increase with natural and experimental increase in food abundance. *Proceedings of the Royal Society*, 276:1713-1721.
- EMLEN, S.T. 1982. The evolution of helping: an ecological constraints model. *The American Naturalist*, 119:29-39.
- EMLEN, S.T. 1994 Benefits, constraints and the evolution of the family. *Trends in Ecology & Evolution*, 9: 282-285.
- EVANS, M.R. 2003. Survival of male scarlet-tufted malachite sunbirds (*Nectarinia johnstoni*) on Mount Kenya and the influence of ornamentation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80(1): 125-133.
- FEDY, B.C. & STUTCHBURY, B.J.M. 2005. Territory defence in tropical birds: are females as aggressive as males? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 58(4): 414-422.
- FREED, L.A.; FRETZ, J.S. & MEDEIROS, M.C. 2007. Adaptation in the Hawaii akepa to breed and moult during a seasonal food decline. *Evolutionary Ecology Research*, 9(1): 157-167.
- FRITH, C.B. & FRITH, D.W. 1995a. Court site constancy, dispersion, male survival and court ownership in the male tooth-billed bowerbird, *Scenopoeetes dentirostris* (Ptilonorhynchidae). *EMU* (95): 84-98.
- FRITH C.B. & FRITH D.W. 1995b. Notes on the nesting biology and diet of victorias-riflebird *pfloris-victoriae*. *Emu*, 95: 162-174.
- FRITH, C.B. & FRITH, D.W. 1998. Nesting biology of the Golden Bowerbird *Prionodura newtoniana* endemic to Australian upland tropical rainforest. *EMU* (98): 245-268.
- FUSANI, L.; DAY, L.B.; CANOINE, V.; REINEMANN, D.; HERNANDEZ, E. & SCHLINGER. 2007. Androgen and the elaborate courtship behavior of a tropical lekking bird. *Hormones and Behavior*, 51(1): 62-68.
- FUTUYMA, D.J. 2002. *Biologia Evolutiva*. 2ª edição. Ribeirão Preto: FUNPEC-RP, 631p.
- GRIFFITH, S. C. & MONTGOMERIE, R. 2003. Why do birds engage in extra-pair copulation? *Nature*, 422: 833-834.
- GUERRA, M. & DRUMMOND, H. 1995. Reversed sexual size dimorphism and parental care: minimal division of labour in the blue-footed booby. *Behaviour*, 132 (7-8): 479-496.
- HASSELQUIST, D. 2007. Comparative immunoecology in birds: hypotheses and tests. *Journal of Ornithology*, 48: S571-S582.
- HAU, M.; GILL, S.A. & GOYMANN, W. 2008. Tropical field endocrinology: Ecology and evolution of testosterone concentrations in male birds. *General and Comparative Endocrinology*, 157: 241-248.
- JENKINS, A.R. 2000. Variation in the quality of parental care at falcon nests in South Africa as evidence for postulated differences in food availability. *Ardea*, 88(1):17-32.
- KEMPENAERS, B.; R.B. LANCTOT & R.J. ROBERTSON. 1998. Certainty of paternity and parental investment in eastern bluebirds and tree swallows. *Animal Behaviour*, 55 (4): 845-860.
- KETTERSON, E.D. & NOLAN, V. 1994. Male parental behavior in birds. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 25: 601-628.
- KLEVEN, O; FROSSOY, F.; LASKEMOEN, T.; ROBERTSON, R.J.; RUDOLFSEN, G. LIFJELD, J.T. 2009. Comparative evidence for the evolution of sperm swimming speed by sperm competition and female sperm storage duration in passerine birds. *Evolution*, 63 (9): 2466-2473.
- KOKKO, H., BROOKS, R., JENNIONS, M.D. & MORLEY, J. 2003. The evolution of mate choice and mating biases. *Proceedings of the Royal Society*, 270, 653-664.
- KREBS, J.R. & N.B. DAVIES (eds.) 1997. *Behavioural Ecology: An evolutionary approach*. 4th ed. Blackwell Science, Oxford. 456 p.
- KRUEGER, T.R; WILLIAMS, D.A., SEARCY, W.A. 2008. The genetic mating system of a tropical tanager. *Condor*, 110(3): 559-562.

- LACK, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford: Clarendon Press. 352p.
- LACK, D. 1968. Bird Migration and Natural Selection. *Oikos*, 19 (1): 1-9.
- LESSELS, C. M. 2002. Parentally-biased favouritism: why should parents specialize in caring for different offspring? *The Philosophical Transactions of the Royal Society*, 357: 381-403.
- LOMREE, H.; BARBRAUD, C. & CHASTEL, O. 2005. Reversed sexual size dimorphism and parental care in the Red-footed Booby *Sula sula*. *Ibis*, 147(2): 307-315.
- MACEDO, R.H.; KARUBIAN, J. & WEBSTER, M.S. 2008. Extrapair paternity and sexual selection in socially monogamous birds: are tropical birds different? *Auk*, 125: 1-9.
- MAHER, C.R. & LOTT, D.F. 1995. Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. *Animal Behavior*, 49: 1581-1597.
- MARTIN, T.E. & SCHWABL, H. 2008. Variation in maternal effects and embryonic development rates among passerine species. *Philosophical Transactions of The Royal Society B-Biological Sciences*, 363:1663-1674.
- MARTIN, T.E.; AUER, S.K.; BASSAR, R.D.; NIKLISON, A.M. & LLOYD, P. 2007. Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature. *Evolution*, 61(11): 2558-2569.
- MARTIN, T.E.; BASSAR, R.D.; BASSAR, S.K.; LLOYD, P.; MATHEWSON, H.A.; NIKLISON, A.M. & CHALFOUN. 2006. Life-history and ecological correlates of geographic variation in egg and clutch mass among passerine species. *Evolution*, 60 (2): 390-398.
- MARTIN, T.E.; MARTIN, P.R.; OLSON, C.R.; HEIDINGER, B.J. & FONTAINE, J.J. 2000. Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science*, 287(5457):1482-1485.
- MARTINS, F.C. & DIAS, M.M. 2003. Cuidado parental de *Sula leucogaster* (Boddaert) (Aves, Pelicaniformes, Sulidae) nas Ilhas dos Currais, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 20 (4): 583-589.
- MAURER, G. 2008. Who Cares? Males Provide Most Parental Care in a Monogamous Nesting Cuckoo. *Ethology*, 114 (2008): 540-547.
- MAYNARD-SMITH, J. 1976. Sexual selection and handicap principle. *Journal of Theoretical Biology*, 57: 239-42.
- MAYNARD-SMITH, J. 1978. Optimization theory in evolution. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 9: 31-56.
- MAYNARD-SMITH, J. 1977. Parental investment: a prospective analysis. *Animal Behaviour*, 25:1-9.
- MAYS, H.L.; DOUCET, S.M.; YAO, C. & YUAN, H. 2006. Sexual dimorphism and dichromatism in Steere's Liocichla (*Liocichla steerii*). *Journal of Field Ornithology*, 77(4): 437-443.
- MOLLER, A.P. 1997. Immune defence, extra-pair paternity, and sexual selection in birds. *Proceedings of the Royal Society B*, 264: 561-566.
- MOLLER, A. P. 1991a. Why mated songbirds sing so much: mate guarding and male announcement of mate fertility status. *The American Naturalist*, 138: 994-1014.
- MOLLER, A. P. 1991b. Sexual Ornament Size and the Cost of Fluctuating Asymmetry *Proceedings of Royal Society: Biological Sciences*, 243 (1306): 59-62.
- MOLLER, A. P. 2000. Male parental care, female reproductive success and extrapair paternity. *Behavioral Ecology*, 11(2): 161-168.
- MOLLER, A.P. & BIRKHEAD, T.R. 1994. The evolution of plumage brightness in birds is related to extrapair paternity. *Evolution*, 48(4):1089-1100.
- MOLLER, A. P. & THORNHILL, R. 1998. Male parental care, differential investment by females and sexual selection. *Animal Behaviour*, 55: 1507-1515.
- MORENO, J.; MERINO, S.; VASQUEZ, R.A. & ARMESTO, J.J. 2005. Breeding biology of the Thorn-tailed Rayadito (Furnariidae) in south-temperate rainforests of Chile. *Condor*, 107(1): 69-77.
- MUELLER, H.C. & K. MEYER. 1985. The evolution of reversed sexual dimorphism in size - A comparative analysis of the Falconiformes of the Western Palearctic. *Current Ornithology*, New York, 2: 65-101.
- OWENS, I. P. F. & BENNETT, P. M. 1997. Variation in mating system among birds: ecological basis revealed by hierarchical comparative analysis of mate desertion. *Proceedings of the Royal Society*, 264: 1103-1110.

- PARKER, G.A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Reviews*, 45(4):525-567.
- PAYNE, R.B. 1984. *Sexual selection, lek and arena behavior, and sexual size dimorphism in birds*. Ornithological Monographs 33. American Ornithologists' Union, Washington, D.C. 55p.
- PEN, I. & WEISSING, F. J. 2000. Towards a unified theory of cooperative breeding: the role of ecology and life history re-examined. *Proceedings of the Royal Society*, 267: 2411-2418.
- PIERCE, A.J., POBPRASERT, K. & GALE, G.A. 2004. Breeding ecology and nesting success of Abbott's Babbler (*Malacocincla abbotti*). *Wilson Bulletin*, 116(3):275-277.
- POWER, H. W. 1980. The foraging behavior of mountain bluebirds with special emphasis on sexual differences. *Ornithological Monographs*, 28:1-72.
- REYNOLDS, J. D. & SZÉKELY, T. 1997. The evolution of parental care in shorebirds: life histories, ecology and sexual selection. *Behavioral Ecology*, 8(2): 126-154.
- ROSS, H. A. 1979. Multiple clutches and shorebirds egg and body weight. *The American Naturalist*, 113: 618-622.
- ROWE, M; BAKST, M.R. & PRUETT-JONES, S. 2008. Good vibrations? Structure and function of the cloacal tip of male Australian Maluridae. *Journal of Avian Biology*, 39:348-354.
- RUEDA-CEDIEL, P.; KATTAN, G. & RAMÍREZ-PINILLA, M.P. 2008. Ovarian and oviductal morphology of a brood parasitic bird, *Molothrus bonariensis* (Passeriformes, Icteridae). *Acta Zoologica*, 89: 261-276.
- RUSSELL, E.M. 2000. Avian life histories: Is extended parental care the southern secret? *Emu*, Part 5 Suppl. S, 100: 377.
- SCHAEFER, H.; ESHIAMWATA, G.W.; MUNYEKENYE, F.B. & BÖHNING-GAES, K. 2004. Life-history of two African *Sylvia* warblers: low annual fecundity and long post-fledging care. *Ibis*, 146(3):427-437.
- SCHAEFER, H.; ESHIAMWATA, G.W.; MUNYEKENYE, F.B.; GRIEBELER, E.M. & BÖHNING-GAES, K. 2005. Nest predation is little affected by parental behaviour and nest site in two African *Sylvia* warblers. *Journal of Ornithology*, 146(2): 167-175.
- SCHAEFER, H.; ESHIAMWATA, G.W.; MUNYEKENYE, F.B.; GRIEBELER, E.M & BÖHNING-GAESE, K. 2006. Monthly survival of African *Sylvia* warblers in a seasonally arid tropical environment. *Ibis*; 148:411-424.
- SCHEUERLEIN, A., VAN'T HOF, T.J. & GWINNER, E. 2001. Predators as stressors? Physiological and reproductive consequences of predation risk in tropical stonechats (*Saxicola torquata axillaris*). *Proceedings of The Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 268(1476): 1575-1582.
- SEARCY, W. A. 1979. Female choice of mates: a general model for birds and its application to red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *The American Naturalist*, 114:77-100.
- SEARCY, W. A. 1982. The Evolutionary Effects of Mate Selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 57-85.
- SORENSEN, L.G. 1992. Variable mating system of a sedentary tropical duck - the white-cheeked pintail (*Anas bahamensis bahamensis*). *Auk*, 109(2): 277-292.
- STACEY, P.B. & LIGON, J.D. 1987. Territory quality and dispersal options in the Acorn Woodpecker, and a challenge to the habitat saturation model of cooperative breeding. *American Naturalist*, 130:654-676.
- STOCKLEY, P. 1997. Sexual conflict resulting from adaptations to sperm competition. *Trends in Ecology & Evolution*, 12 (4): 154-159.
- STUTCHBURY, B.J.M. 1998. Female mate choice of extra-pair males: breeding synchrony is important. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 43:213-215.
- STUCHBURY, B.J.M. & MORTON, E.S. 2001. *Behavioral Ecology of Tropical Birds*. Academic Press, California. 175p.
- STYRSKY, S.; BRAWN, J.D. & ROBINSON S.K. 2005. Juvenile mortality increases with clutch size in a Neotropical bird. *Ecology*: 86(12):3238-3244.
- TORI, W.P.; DURÃES, R.; RYDER, T.B.; ANCIÃES, M.; KARUBIAN, J.; MACEDO, R.H.; UY, J.A.C.; PARKER, P.G.; SMITH, T.B.; STEIN, A.C.; WEBSTER, M.S.; BLAKE, J. G. & LOISELLE, B.A. 2008. Advances in sexual selection theory: insights from tropical avifauna. *Ornitologia Neotropical*, 19: 151-163.
- TRIVERS, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection, p.136-179. In: B. Campbell (Ed.). *Sexual Selection and the Descent of Man*. Chicago, Aldine, 378p.
- TRIVERS, R. L. 1974. Parent-offspring conflict. *American Zoologist*, 14: 249-264.
- TULP, I.; SCHEKKERMAN, H; BRUINZEEL, L.W.; JUKEMA, J.; VISSER, G.H.; & PIERSMA, T. 2009. Energetic

demands during incubation and chick rearing in a uniparental and a biparental shorebird Breeding in the high arctic. *The Auk* 126(1):155-164.

WEBB, J. N.; HOUSTON, A. I.; MCNAMARA J. M. & SZEUKELY, T. 1999. Multiple patterns of parental care. *Animal Behavior*, 58: 983-993.

WEBB, J. N., SZEUKELY, T., HOUSTON, A. I. & MCNAMARA, J. M. 2002. A theoretical analysis of the energetic costs and consequences of parental care decisions. *The Philosophical Transactions of the Royal Society*, 357: 331-340.

WEIMERSKIRCH, H.; LE CORRE, M.; GADENNE, H.; PINAUD, D.; KATO, A.; ROPERT-COUDERT, Y. & BOST, C. 2009. *Oecologia*, 161:637-649.

ZIMMERMANN, U.M.; NOSKE, R.A. 2003. Breeding biology of the Rainbow Pitta, *Pitta iris*, a species endemic to Australian monsoon-tropical rainforests. *Emu*, 103(3): 245-254.

Submetido em 15/09/2010

Aceito em 23/10/2010