

UFPR

**ASSINCRONIA E SINCRONIA DE ECLOSÃO: UM TESTE EXPERIMENTAL DE  
REPRODUÇÃO EM *Furnarius rufus*.**

Maximiliano Niedfeld Rodriguez,  
Aluno do Programa de Pós-Graduação  
em Ecologia e Conservação da UFPR  
Orientador: James J. Roper, PhD.

Curitiba

2009

*“E aqueles que foram vistos dançando  
foram julgados insanos por aqueles que não  
podiam escutar a música”*

*Friedrich Nietzsche*

## **AGRADECIMENTOS**

A James Roper pela apresentação ao tema e orientação, aos professores Luís Fernando Fávoro e Fernando Passos pela grande ajuda e conselhos. As coordenadoras da pós entre 2007 e 2008, Rosana Rocha e Valéria Muschner, na parte burocrática e a Marly por me dizer às coisas que tinha de fazer na secretária.

A todos os professores do programa e aos convidados, pelas disciplinas ofertadas. Ao Samuel por me ajudar a carregar a escada em lugares de difícil acesso. A Antonia e Mariana das diferentes empresas de segurança que passaram pelo Campus no período e sempre se dispuseram a ajudar. A Capes pelos meses de bolsa.

A Liliani Tiepolo, Angélica Uejima, Rudi Laps e Fernando Passos pelas correções e sugestões. A todos os amigos pelas conversas e principalmente à minha mãe.

## ÍNDICE

Prefácio.....	v
Resumo.....	vii
Abstract.....	viii
Introdução.....	9
Métodos.....	13
Espécie Estudada.....	13
Área de Estudo.....	14
Experimento.....	15
Análises Estatísticas.....	17
Resultados.....	18
Discussão.....	20
Referências Bibliográficas.....	24
Tabela 1.....	29
Tabela 2.....	30
Tabela 3.....	31
Legendas Figuras.....	32
Figura 1.....	33
Figura 2.....	34
Figura 3.....	35

## PREFÁCIO

Competição direta entre irmãos no ninho por alimento tem o potencial de reduzir o sucesso reprodutivo dos pais e influenciar o crescimento e a sobrevivência dos filhotes. Em aves, os efeitos desta competição entre irmãos podem ser importantes na evolução de estratégias reprodutivas (Ricklefs 2004). Hipóteses propõem que o estabelecimento de hierarquias de tamanhos entre os filhotes pode reduzir os efeitos desta competição, aumentando a condição dos pais e de pelo menos parte da ninhada (Lack 1954; Nilsson 1993; Stenning 1996).

Na maioria das espécies de aves as fêmeas realizam a postura de ovos em intervalos de aproximadamente 24 horas. A ordem na qual os ovos eclodem depende de quando a incubação começa (Ricklefs 1993). Se a incubação começa após a postura do último ovo, devido à sincronização do desenvolvimento embrionário a eclosão é sincrônica, levando a que os filhotes de uma mesma ninhada apresentem tamanho e peso muito semelhante. Por outro lado, se a incubação começa antes da postura do último ovo o começo do desenvolvimento embrionário leva a eclosão assincrônica em um período de um ou mais dias, formando hierarquias de tamanhos entre os filhotes. A estratégia de incubação para ambas as formas de eclosão parece implicar em adaptações evolutivas (Ricklefs 1993).

Aqui testamos os efeitos da hierarquia de tamanho dos filhotes em *Furnarius rufus*, manipulando filhotes em dois tratamentos, simulando proles assíncronas (nas quais os filhotes apresentam diferentes tamanhos) e proles síncronas (nas quais os filhotes apresentam tamanhos muito próximos). Os tratamentos foram montados experimentalmente, trocando filhotes entre ninhos, e naturalmente, quando a prole já se enquadrava em um determinado tratamento não sendo necessárias trocas. Tratamentos assíncronos foram determinados quando a diferença em gramas entre o primeiro e último filhote eram superiores a 20 % e

síncronas quando a diferença em gramas entre o primeiro e último filhote de uma mesma ninhada eram menores do que 20 %.

Testamos a hipótese de que a assincronia na eclosão dos ovos gera maior sucesso reprodutivo por reduzir a competição entre irmãos e o pico de demanda energética sobre os pais em comparação com ninhos síncronos, os quais têm filhotes do mesmo tamanho e idade competindo por comida. Estes efeitos devem ser menos importantes em territórios com altos estoques alimentares, uma vez que alimento não é limitante.

Filhotes de *Furnarius rufus* em ninhadas assíncronas apresentaram maior crescimento em gramas quando comparados a filhotes em ninhadas síncronas. Diferente do esperado, assincronia na eclosão resultou em uma tendência de maior mortalidade, sendo maior em filhotes mais jovens, a mortalidade pode ser atribuída à menor condição dos filhotes mais jovens de ninhadas assíncronas em competir com os irmãos mais velhos. Em proles síncronas a mortalidade foi menor e independente da idade. Assim, o estabelecimento de hierarquia de tamanho pode reduzir a competição entre irmãos, através da redução da ninhada, o que faz com que os mais velhos possam alocar energia que seria gasta na competição com os mais novos em crescimento.

Para ninhadas síncronas a ordem de eclosão não foi associada à sobrevivência, a pequena diferença de tamanho entre os filhotes não foi determinante para a sobrevivência. Para o ano de 2008 as altas taxas de mortalidade (maior que em outros dois anos de estudo) sugerem que alimento foi limitante em todos os territórios. Esta falta de alimento pode ter exagerado o efeito de competição. As variações anuais de disponibilidade de alimento podem causar diferenças nos efeitos da sincronia de eclosão de um ano para o outro. Estudos de longo prazo são fundamentais para entender estes efeitos e como uma espécie que apresenta aumento de sua distribuição de ocorrência pode adaptar-se a novos climas e ambientes.

## RESUMO

Competição entre irmãos pode reduzir o sucesso reprodutivo dos pais e influenciar o crescimento e a sobrevivência dos filhotes. Em aves isto pode influenciar na evolução de estratégias reprodutivas, fazendo com que os pais possam controlar ou reduzir esta competição. Por exemplo, a hipótese de que hierarquia de tamanho entre os filhotes pode reduzir a competição entre irmãos e resultar em menor custo reprodutivo para os pais e aumentar a sobrevivência dos filhotes. Esta hierarquia pode ser gerada pela redução do intervalo entre a postura do ovo e o início da incubação, quando o primeiro ovo começa a ser incubado antes, ele eclode antes e os demais eclodem seguindo a ordem de postura (eclosão assíncrona). Ao contrário, quando a incubação começa apenas com a postura dos últimos ovos, a eclosão pode ser síncrona e todos os filhotes têm tamanhos aproximados (eclosão síncrona). Nos testamos esta hipótese em ninhos de João-de-Barro (*Furnarius rufus*), manipulando filhotes recentemente eclodidos, gerando dois tipos de tratamentos: ninhos com filhotes síncronos e ninhos com filhotes assíncronos. Filhotes foram movidos entre ninhos para gerar os dois tratamentos: quando a diferença entre os pesos do maior e menor filhotes era maior que 20% foram considerados ninhos assíncronos, quando a diferença era menor que 20% foram considerados síncronos. Filhotes de ninhos assíncronos cresceram mais do que filhotes de ninhos síncronos. Em ninhos assíncronos, a mortalidade ocorreu sobre os filhotes menores, em ninhos síncronos a morte foi independente do tamanho dos filhotes. Diferente do esperado a mortalidade foi menor em ninhadas síncronas. Algumas predições dos efeitos da competição entre irmãos foram suportadas neste estudo, outras não. Estudos de longo prazo podem responder melhor estas questões, especialmente em sistemas como este, onde grande variação anual no sucesso reprodutivo pode ocorrer.

Palavras chaves: competição entre irmãos, sucesso reprodutivo, inanição em aves, João de Barro

## **ABSTRACT**

Sibling competition may reduce reproductive success as well as growth and future survival of the offspring involved. In birds, this may influence the evolution of reproductive strategies concerning how adults may control or limit such competition. For example, it is hypothesized that size hierarchy in the young may reduce sibling competition and result in less costly reproduction for the parents and increased survival of the young. This hierarchy may be generated by reduction the interval between egg laying and incubation beginning with the first egg and hatching will then follow the same order as egg laying (hatching assynchrony). Conversely, when incubation begins near the last day of egg laying, hatching may be more or less synchronous and all young are the same size (hatching synchrony). We tested these hypotheses in nests of the Rufous Hornero (*Furnarius rufus*) by experimentally manipulating recently hatched young to generate two treatment types: synchronous and asynchronous nest treatments. Young were moved from one nest to another as necessary to generate the two treatments, in which a weight differential  $> 20\%$  was considered asynchronous and  $< 20\%$  was considered synchronous. Young from asynchronous nests grew larger than young from synchronous nests. In asynchronous nests, when mortality occurred, the smallest individuals always died, while in synchronous nests, any size was equally likely to perish. Yet, surprisingly, mortality was lower in synchronous nests, contrary to prediction. Thus, some of the predictions of sibling competition were supported in this study, while others were not. Long term studies may better answer these questions, especially in systems such as this one, where wide annual variation in reproductive success may occur.



## INTRODUÇÃO

Na maioria das espécies de aves, a postura de ovos ocorre em intervalos de aproximadamente 24 horas (Clotfelter *et al.* 2000). A ordem na qual os filhotes eclodem depende de quando a incubação começa em relação à postura (Ricklefs 1993). Se a incubação começa com a postura do último ovo, os embriões começam a se desenvolver no mesmo momento, resultando em sincronia e igualdade de tamanho dos filhotes ao eclodir. Por outro lado, quando a incubação começa com a postura do primeiro ovo, cada ovo começa a desenvolver-se na data da postura, e a eclosão ocorre na mesma seqüência temporal. O crescimento no intervalo entre eclosões gera hierarquia de tamanho corporal entre os irmãos no ninho, a diferença na data de eclosão dos filhotes na assincronia faz com que os que nascem antes sejam maiores do que os que nascem depois. A estratégia de incubação para ambas as formas de eclosão parece implicar em adaptações evolutivas (Ricklefs 1993).

Competição entre filhotes de uma mesma ninhada pode reduzir o sucesso reprodutivo dos pais, influenciar a condição e mortalidade dos filhotes. Em aves os efeitos desta competição entre irmãos podem ser importantes na evolução de estratégias reprodutivas (Ricklefs 2004). Hipóteses propõem que o estabelecimento de hierarquias de tamanho entre os filhotes de uma mesma ninhada pode reduzir os efeitos desta competição, melhorando a condição dos pais e de pelo menos parte da ninhada. Esta hierarquia vem como consequência de quando se dá o início da incubação em relação à postura (Lack 1954; Nilsson 1993; Stenning 1996).

Lack (1954) foi o primeiro a hipotetizar sobre o significado adaptativo da assincronia sobre a eclosão em aves. A eclosão assincrônica pode ter consequências sobre a condição de pais e filhotes e estar relacionada a vários fatores.

Primeiro, pode resultar em uma rápida redução da ninhada quando as condições alimentares são baixas. Uma vez que a disponibilidade de alimento pode ser imprevisível, em condições boas os pais podem liberar todos os filhotes independentemente da ordem de eclosão. Entretanto, em casos de baixos estoques alimentares, os filhotes mais velhos competem com os mais novos. O maior período de investimento dos pais nos filhotes mais velhos faz com que eles sejam superiores na competição com os mais novos, o que como resultado leva a um crescimento mais rápido dos mais velhos, e em condições de baixa quantidade de alimento pode levar a morte dos mais novos por inanição (Lack 1954; O'Connor 1978; Zach 1982; Bortolotti 1989). Com o sacrifício dos filhotes mais jovens, os mais velhos podem sobreviver e sair do ninho em melhores condições, fazendo com que estes gastem menos energia em competição com os demais filhotes da ninhada (Kilner 1995, Cotton *et al.* 1999, Smiseth e Amundsen 2002).

Segundo, pode reduzir a probabilidade de perder todos os filhotes. Reduz a mortalidade tempo-dependente, pois reduz o tempo no ninho dos primeiros ovos postos, reduzindo a exposição a predação total da ninhada (Clark e Wilson 1981), ao parasitismo de ninhada e a fatores ambientais, uma vez que a incubação se inicia com a postura dos primeiros ovos, tornando-se uma garantia de sucesso parcial da ninhada (Ricklefs 1969, 1984; Martin 1995).

Terceiro, pode reduzir a carga sobre os adultos no pico de alimentação, distribuindo a demanda energética dos filhotes em função do maior tempo, uma vez que os filhotes estão em diferentes fases de desenvolvimento e têm diferentes demandas (Wiebe e Bortolotti 1994), reduzindo picos de demanda energética dos filhotes quando comparada a ninhadas síncronas (Hussel 1972; Walsberg 1983) (Fig. 1). Em ninhadas síncronas os pais respondem mais intensamente aos pedidos dos filhotes, levando mais comida aos ninhos quando comparado a

ninhadas assíncronas, o que leva a maior desgaste dos pais. Isto pode comprometer as tentativas reprodutivas atual e futuras (Henderson 1975; Fujioka 1985). Uma vez que assincronia pode ter conseqüências energéticas, passa a ser uma medida dos pais para alterar os custos energéticos da reprodução e maximizar seu sucesso reprodutivo (Magrath 1990).

Quarto, pode reduzir a rivalidade entre irmãos. Os efeitos da rivalidade entre irmãos estão diretamente ligados à disponibilidade de alimento e em condições alimentares pobres este conflito tende a acentuar-se (Procter 1975; Poole 1979; Forbes 1990). A hipótese da redução da rivalidade entre irmãos propõe que a diferença do tamanho entre os filhotes em ninhadas assíncronas facilita a estabilidade da dominância hierárquica, o que leva a menor perda energética pela redução dos conflitos entre os filhotes, o que possibilita alocar os recursos para o crescimento (Hamilton 1964; Hahn 1981). Sob condições de escassez alimentar, os filhotes maiores conseguem dominar o alimento ofertado pelos pais, e crescem em detrimento dos mais jovens (Anderson 1990). Isto pode levar à inibição de crescimento ou mortalidade dos filhotes menores, favorecendo o crescimento e sobrevivência dos maiores (Lack 1947, 1954).

A alimentação tem impacto sobre o sucesso reprodutivo e a variação na disponibilidade de alimento pode ter uma grande influência sobre a evolução de padrões reprodutivos em aves (Lack 1947; Davies e Lunderberg 1985, Martin 1987, Nilsson 1991). Quando alimento é escasso, os filhotes mais jovens são descartados e desta forma os pais ajustam o tamanho da ninhada às condições presentes. Quando alimento é abundante não há necessidade em se reduzir o tamanho da ninhada e todos os filhotes podem ter sucesso. A redução da ninhada seria uma adaptação conseqüente da capacidade dos pais em prover alimentos aos filhotes.

A comida necessária para uma ninhada é o produto da necessidade individual do filhote em relação ao número de filhotes de uma ninhada. As necessidades individuais incluem crescimento do filhote, produção de calor para manter a temperatura corporal e atividades no ninho, como pedir alimento aos pais e competição com os demais membros da ninhada (Dunn 1980). Alta taxa de alimentação beneficia o filhote, pois reduz a mortalidade tempo-dependente, a qual pode ser alta durante o período de desenvolvimento dos filhotes (Ricklefs 1969, 1984; Martin 1995).

Em condições alimentares boas os pais têm condições de alimentar todos os filhotes sem comprometer sua condição, enquanto que em condições precárias de alimento os pais não conseguem alimentar todos os filhotes e a eles mesmos, o que além de comprometer a tentativa reprodutiva atual pode comprometer a próxima postura. Em condições alimentares precárias a eclosão assincrônica pode ser benéfica, pois distribui as exigências dos filhotes em um maior espaço de tempo, reduzindo o gasto energético dos pais, ajustando o gasto energético às condições alimentares do ambiente (Walsberg 1983).

Em aves altriciais a eclosão assincrônica é comum (Clark e Wilson 1981; Magrath 1990), porém variação na sincronia de eclosão tem sido reportada dentro de muitas outras espécies (Clark e Wilson 1981; Slagsvold 1985, 1986; Harper *et al.* 1992, 1994). Neste estudo testamos experimentalmente os efeitos da sincronia e assincronia na eclosão de ovos sobre a condição e sucesso dos filhotes de *Furnarius rufus*.

Os efeitos e conseqüentes adaptações para ambos os tipos de formas de eclosão são ainda pouco conhecidos, e o conhecimento sobre estes mecanismos é concentrado em espécies do hemisfério norte. Aqui testamos estes efeitos em uma ave neotropical, *Furnarius rufus*, a fim de entender as conseqüências da forma de eclosão no ambiente neotropical.

A espécie estudada apresenta ampliação de sua distribuição (Hofling e Camargo 1999), originalmente de áreas naturais abertas como savanas e campos, e hoje presente em biomas como a Mata Atlântica, em áreas modificadas pelo homem (Biomas Antropogênicos, Alessa e Stuart 2008). Esta ampliação em sua distribuição faz com que a espécie ocupe áreas com condições climáticas muito distintas daquelas de sua distribuição original, o que pode gerar diferenças em suas estratégias de reprodução. Em observações anteriores na área de estudo, foi constatado que *Furnarius rufus* apresenta redução de prole por inanição, desta forma consideramos a espécie boa para testar se a estabilização de hierarquias de tamanho é adaptativa para a condição final dos filhotes em gramas.

O objetivo deste estudo foi testar se assincronia na eclosão de ovos melhora a sobrevivência e condição final dos filhotes quando comparada a eclosão sincrônica, e de que estes efeitos devem ser menos importantes quando alimento é abundante.

## **MÉTODOS**

### **Espécie Estudada**

O João de Barro (*Furnarius rufus*, Gmelin 1788, Família Furnariidae) foi escolhido por apresentar as condições necessárias para realização dos experimentos: é uma espécie exclusivamente neotropical, comum na área de estudo e com ninhos fáceis de ser localizados e alcançados. O João de Barro é uma espécie monogâmica e monomórfica (Sick 1997). Com distribuição no Brasil Central, Argentina, Uruguai e Rio Grande do Sul - Meridional Extremo (Ruschi 1979), posteriormente ampliou sua distribuição geográfica para os estados de Santa Catarina e Paraná (Hofling e Camargo 1999), tendo chegado à cidade de Blumenau apenas na década de 50 (Sick 1997). Sua distribuição geográfica está aumentando, ligada a efeitos

antrópicos como o desmatamento, devido ao fato de ser uma espécie que ocupa áreas abertas. A atual distribuição da espécie no Brasil vai do Rio Grande do Sul em direção à região Norte e Nordeste e parece estar limitada pela ecótono de Cerrado com Caatinga e Floresta Amazônica, sendo muito comum nas cidades (Ruschi 1979, Sick 1997).

Alimenta-se de artrópodos, minhocas e moluscos que captura diretamente do solo (Ruschi 1979, Hofling e Camargo 1999). Na área de estudo foi comum o consumo de itens alimentares de origem antrópica como, ração de cachorro (Pereira 2003) e restos de comida (obs. pess.). A postura em geral é de três a quatro ovos (Ruschi 1979, Sick 1997). Tem período de incubação de 16 a 17 dias e os dois membros do casal participam na incubação (Fraga 1980). É uma espécie altricial e os ninhegos ficam de 24 a 26 dias no ninho. Os juvenis podem ficar por um período de até nove meses no território natal (Fraga 1980). Observações de anos anteriores na área de estudo e na Argentina demonstram que a eclosão é assíncrona (Fraga 1980, Pereira 2003).

O ninho é construído principalmente com barro e pedras (Ruschi 1979, Sick 1997), mas também são encontrados pedaços de azulejo, fios de metal, entre outros itens relacionados a ambiente antrópico. Apresenta câmara interna o que torna o interior do ninho protegido e é acessada pelos pais através de um corredor. São construídos em árvores isoladas, em postes de luz e construções como casas e prédios. A altura pode variar desde três a mais de 15 metros.

### **Área de estudo**

O trabalho foi desenvolvido nos Campus Centro Politécnico e Jardim Botânico da Universidade Federal do Paraná e em suas intermediações (25°41'67'' S, 49°13'33'' W, Fig. 2). A área apresenta clima subtropical úmido, mesotérmico sem estação seca (Maack 1981),

temperatura média 19,7 °C, altitude máxima de 939 metros e mínima de 875 metros. Apresenta um período de estiagem entre outono e inverno (IPPUC).

A área de estudo apresenta diferentes ambientes. Em uma área de 132 ha são encontradas áreas abertas com a presença de árvores de médio e grande porte, as quais ocorrem isoladas ou em pequenos grupos. Estas áreas são intercaladas por construções como prédios, restaurante e cantinas, áreas de lazer (quadras poliesportivas e campos de futebol) e estacionamentos. Fragmentos de mata secundária com a presença do Pinheiro do Paraná (*Araucaria angustifolia*) também são encontrados. A área apresenta grande fluxo de pessoas, como estudantes, funcionários, professores e a comunidade que vive em seus arredores, a qual utiliza serviços fornecidos pela Universidade Federal do Paraná em todos os períodos do dia.

O Centro Politécnico situa-se num bairro residencial, onde também se encontra a espécie estudada forrageando e reproduzindo nas casas. Desta forma, a área de entorno do Centro Politécnico também foi utilizada no presente estudo. A área residencial apresenta algumas diferenças quando comparada ao CP-UFPR, sendo formada por casas, sobrados, terrenos baldios e praças.

## **Experimento**

Nos meses de setembro a dezembro de 2007 e nos meses de setembro a novembro de 2008, foram estabelecidos dois tratamentos: filhotes síncronos e assíncronos. Os tratamentos foram feitos naturalmente, ou seja, a prole já era síncrona ou assíncrona, ou artificialmente, onde foram feitas combinações dos filhotes de diferentes ninhadas a fim de se obter o tratamento desejado. Para esta manipulação, os ninhos foram revisados para descobrir as datas da postura, e a partir desta foi estimada a data da eclosão. Ninhos em que a data de postura não foi registrada foram revisados diariamente para obtenção das datas de eclosão.

Com a variedade de ninhos, pudemos calcular a pequena diferença entre eles e assim estimar quais filhotes poderiam ser trocados entre quais ninhos.

Experimentos síncronos foram estabelecidos por filhotes com tamanhos aproximados. Para isto os filhotes foram pesados na data da montagem do experimento. Se a diferença entre o filhote mais velho e o mais novo de uma ninhada foi menor que 20% o ninho era considerado síncrono, caso esta diferença fosse maior que 20% o ninho foi considerado assíncrono. O valor de 20% foi escolhido por observações dos filhotes, sendo que diferenças em gramas menores a 20% entre o filhote maior e menor são pouco perceptíveis a olho nu e diferenças maiores a 20% mostravam diferenças visíveis entre os filhotes. Experimentos montados artificialmente seguiram a mesma lógica, e as trocas de filhotes para montagem dos diferentes tratamentos de sincronia foram realizadas entre ninhos próximos, desta forma reduzindo o tempo de manipulação dos filhotes. Estudo com *Carduelis tristis* utilizando troca dos filhotes para formar os experimentos não apresentou diferenças no peso dos filhotes trocados quando comparados àqueles que não o foram (Skagen 1987). Para obtenção de pesos em gramas foram utilizados dinamômetros, Avinet Balance (10 g X 0,1) e Avinet Balance (100 g X 1,0) e as medidas morfométricas foram obtidas usando paquímetro digital (Digimess, Digital Caliper, 200 mm). Todos os filhotes neste estudo foram marcados com anilhas numeradas (CEMAVE) e coloridas para posterior identificação.

Para fazer as trocas e examinar os ninhos foram usados escadas e equipamentos apropriados para escalada em árvores. Para saber as datas de postura e eclosão, o interior da câmara de incubação do ninho era conferido com auxílio de um espelho com haste articulada e lanterna. Nos ninhos que não puderam ser acompanhados desta forma, foi feito um furo de aproximadamente 2 cm de diâmetro na câmara de incubação para visualizar o seu interior. Para a obtenção de medidas os filhotes foram retirados do ninho através de um furo com



aproximadamente 10 cm. Após a manipulação os filhotes foram devolvidos aos ninhos e o furo tampado com barro.

Os filhotes encontrados nos ninhos foram pesados em dois momentos: ao final da eclosão dos ovos de uma ninhada e com idades maiores há 19 dias, filhotes com mais de 19 dias não apresentaram diferenças significativas de peso. Na segunda pesagem foram obtidas também medidas morfométricas: comprimento da asa, da cauda, comprimento total do bico, narina à ponta do bico, altura do bico, largura do bico e comprimento do tarso. O peso foi utilizado para comparar o crescimento dos filhotes nos diferentes tratamentos e territórios. O peso de alguns filhotes ( $n = 15$ ) com mais de 19 dias que fugiram dos ninhos antes da pesagem foi estimado a partir da regressão de idade por peso de todos os indivíduos pesados nesta pesquisa. As medidas de comprimento foram correlacionadas com o peso para a idade da segunda pesagem. Estas análises foram relacionadas à condição dos filhotes nos diferentes tratamentos e territórios, servindo como parâmetros para a discussão.

Os territórios foram enquadrados em dois tipos: territórios com oferta de alimentos via antrópica e sem oferta de alimento. Territórios com oferta foram aqueles onde foi observada a espécie utilizando recursos de origem antrópica, como restos de alimentos e ração de cachorro. Territórios sem oferta foram aqueles em que não foi observada a espécie alimentando-se destes itens.

## **Análises**

Para testar os efeitos da assincronia e sincronia sobre a sobrevivência dos filhotes foi utilizado teste de independência G, comparando a proporção (frequência) dos filhotes que sobreviveram, com os que morreram por tratamento. Sobrevivência foi considerada quando os indivíduos atingiam mais de 19 dias e mortalidade quando filhotes desapareceram do ninho

antes dos 19 dias e não foram observados nos territórios dos pais. A condição final dos filhotes em gramas foi comparada entre os tratamentos com teste *t* de Student. Para esta análise foram utilizados pesos de filhotes com mais de 19 dias de idade.

O efeito da ordem de eclosão sobre a condição final dos filhotes para ninhadas síncronas e assíncronas foi testado usando regressão. Para testar os efeitos da ordem de eclosão sobre a sobrevivência dos filhotes nos diferentes tratamentos foi utilizado o teste G.

Para testar o efeito do tipo de território (com oferta de alimento antrópico e sem oferta de alimento antrópico) sobre a sobrevivência dos filhotes foi aplicado o Teste G e sobre o crescimento dos filhotes foi analisado através de Teste T de Student. A diferença entre os dois anos de estudo para mortalidade foi testada através do Teste G. Diferenças na mortalidade dos filhotes entre tratamentos naturais e manipulados foi utilizado teste G.

## **RESULTADOS**

Foram acompanhados 25 ninhos, na estação reprodutiva de 2007 foram 12 ninhos, destes quatro ninhos assíncronos, cinco síncronos e três não foram enquadrados em nenhum tratamento por terem proles de apenas um filhote, o que impossibilitou a caracterização destes ninhos nos tratamento de assincronia e sincronia de eclosão. Na estação reprodutiva de 2008 foram 13 ninhos, seis assíncronos, quatro síncronos e três não foram enquadrados em nenhum tratamento. Foram acompanhados 75 filhotes no total (Tabela 1). Nos anos de 2007 e 2008 foram seis ninhos naturais e 13 ninhos manipulados. Não foram encontradas diferenças significativas nas sobrevivências dos filhotes em relação a ninhos naturais e manipulados ( $P > 0.05$ ).

Nos dois anos a postura de ovos teve início em setembro. Foram encontrados ninhos ativos até o mês de janeiro. Períodos de incubação encontrados neste trabalho foram de  $18 \pm 2$  dias e foram encontrados nos ninhos filhotes com até 29 dias de idade.

Dos 61 filhotes nos tratamentos de sincronia e assincronia, 37 sobreviveram e 24 morreram (21 vivos e cinco mortos em 2007, 16 vivos e 19 mortos em 2008). A mortalidade foi aparentemente por abandono ou inanição, sendo maior em 2008 (54%) do que em 2007 (27%,  $G = 4.68$ ;  $gl = 1$ ,  $P < 0,05$ ,  $n = 61$ ).

Mortalidade foi maior no tratamento assíncrono (54 %) do que no tratamento síncrono (27%). Dos 35 filhotes em ninhadas assíncronas, 19 morreram e 16 sobreviveram e dos 26 filhotes de ninhos síncronos, cinco morreram e 21 sobreviveram ( $G = 4.68$ ,  $gl = 1$ ,  $P < 0.05$ ,  $n = 61$ , Tabela 2). Por coincidência numérica o valor de mortalidade entre anos e entre tratamentos foram os mesmos. Não foi possível definir sincronia e assincronia nas proles naturalmente, desde que a variação natural apresentava ninhos síncronos e assíncronos.

Filhotes na data final de pesagem (mais de 19 dias de idade) no tratamento assíncrono pesavam mais que filhotes no tratamento síncrono (one-tailed  $t = 1.83$ ,  $gl = 32$ ,  $P < 0.05$ , Fig. 3). O peso de alguns poucos indivíduos que fugiram dos ninhos antes da pesagem foi estimado a partir da regressão de idade por peso de todos os indivíduos pesados nesta pesquisa e assim incluídos nas análises.

A ordem de eclosão foi associada à sobrevivência para ninhadas assíncronas, sendo a mortalidade maior em filhotes menores ( $n = 37$ ,  $G = 10.78$ ,  $gl = 3$ ,  $P < 0.05$ , Tabela 3). Em ninhadas síncronas a ordem de eclosão não foi associada à sobrevivência dos filhotes ( $n = 26$ ,  $G = 0.30$ ,  $gl = 2$ ,  $P > 0.05$ , Tabela 3).

A sobrevivência foi independente do tipo de território ( $G = 1.05$ ,  $gl = 1$ ,  $P > 0.05$ ,  $n = 61$ ). O peso final dos filhotes também foi independente do tipo de território ( $t = - 0.602$ ,  $gl =$

1,  $P > 0.05$ ). A hipótese de que assincronia tem maior sucesso reprodutivo em territórios com baixa oferta de alimento antrópico em relação à sincronia não pode ser testada.

## DISCUSSÃO

*Furnarius rufus* é descrito como tendo ninhadas assíncronas (Fraga 1980, Pereira 2003), porém na área de estudo foram observadas ninhadas naturalmente síncronas e outras assíncronas. Outros trabalhos também reportam variação intra-específica na sincronia de eclosão (Clark e Wilson 1981; Slagsvold 1985, 1986a; Harper *et al.* 1992, 1993), a qual pode ser adaptativa (Lack 1947) ou estar fora do controle dos pais (Harper *et al.* 1994).

*Furnarius rufus* apresenta aumento de sua distribuição original ligada a fatores antropogênicos. A variabilidade de novos habitats que a espécie ocupa pode levar a diferenças nas estratégias reprodutivas da espécie. Esta diferença pode ser ocasionada pelo fato da espécie ser originalmente encontrada em áreas com temperaturas maiores do que aquelas encontradas na área de estudo. A espécie nidifica em áreas abertas em árvores isoladas, seu ninho é construído no formato de forno e a alta incidência de calor pode fazer com que o desenvolvimento embrionário comece mesmo sem os pais iniciarem a incubação, o que pode levar a eclosão assincrônica da espécie em sua distribuição original.

Nossa hipótese de que a combinação de assincronia de eclosão e aumento na oferta de recursos via fatores antrópicos pode influenciar no sucesso reprodutivo e na capacidade de dispersão de *Furnarius rufus* mostrou que a assincronia melhora a condição final dos filhotes. Filhotes de ninhadas assíncronas apresentaram maior mortalidade, o que diminui o número de filhotes liberados do ninho. Os resultados encontrados quando comparados os diferentes tipos de territórios, não mostraram diferenças significativas para mortalidade e condição final dos

filhotes, o que impossibilitou testar os efeitos da assincronia em territórios com e sem oferta de alimento.

A assincronia de eclosão e o conseqüente estabelecimento de hierarquias de tamanho entre os irmãos são apontados como tendo um forte efeito sobre o crescimento e sobrevivência dos filhotes (Cotton et al. 1999; Clotfelter et al. 2000; Ricklefs 1965; Parsons 1975; Zach 1982; Hussel 1985; Stockland e Amundsen 1988). A assincronia de eclosão neste experimento foi responsável pela morte dos filhotes mais jovens e não suportou a hipótese de que facilita a sobrevivência total das proles. Neste experimento, além da mortalidade dos jovens, o crescimento dos sobreviventes foi maior do que em ninhos síncronos (Fig. 3).

O maior tempo de desenvolvimento dos primeiros filhotes a eclodir, faz com que estes sejam maiores e tenham vantagem para competir com os filhotes que eclodiram posteriormente, o que acarretou em maior mortalidade dos filhotes menores. A maior mortalidade observada em ninhadas assíncronas refletiu em ninhadas menores, isto pode indicar que após a redução do tamanho da prole, os pais têm melhor condição de alimentar os filhotes restantes, o que refletiu em maiores pesos dos filhotes em ninhadas assíncronas.

A ordem de eclosão é apontada como tendo influência na sobrevivência e crescimento dos filhotes (Ricklefs 1965; Hussel 1972; Parsons 1975; Howe 1976; Bryant 1978; Strehl 1978; Zach 1982; Richter 1984). A ordem de eclosão influenciou a sobrevivência dos filhotes em ninhadas assíncronas, mas não foi associada à condição final dos filhotes. Não foram encontradas diferenças significativas para mortalidade e condição final dos filhotes em ninhadas síncronas. A ordem de eclosão neste experimento foi independente do peso final dos filhotes, diferente do reportado por outros estudos (Zach 1982; Clotfelter et al. 2000). A ordem de eclosão não mostrou diferença no peso final dos filhotes de uma mesma ninhada, isto pode ser devido ao fato que a diferença dos pesos seja evidente no início, mas quando os

filhotes estão prontos para sair do ninho esta diferença é muito reduzida. Outros estudos (Zach 1982; Clotfelter et al. 2000) encontraram que para idades iniciais esta diferença de peso ligada à ordem de eclosão é forte, mas diminui de acordo com o aumento na idade dos filhotes, levando a redução da hierarquia de tamanhos à medida que os filhotes crescem.

Em ninhadas síncronas, a ordem de eclosão não foi relacionada à sobrevivência. A semelhança entre os tamanhos dos filhotes resultou que a mortalidade seja independente do tamanho dos filhotes, uma vez que a diferença é pequena e esta não deve ser determinante sobre a sobrevivência. A mortalidade neste caso foi atribuída a outros fatores que não a ordem de eclosão, os quais não foram investigados neste estudo.

Skagen (1987) aponta que a diferença entre sincronia e assincronia quanto à sobrevivência e crescimento dos mais jovens é que a assincronia de eclosão leva a uma redução de ninhada mais rápida do que a sincronia de eclosão. Isto faz com que os filhotes mais novos de ninhadas assíncronas sejam rapidamente eliminados e conseqüentemente os filhotes mais velhos sentem os efeitos da redução da ninhada antes, o que por conseqüência leva a um maior crescimento dos filhotes mais velhos. Na sincronia este efeito da redução de ninhada quando ocorre é mais tardio e leva a que os filhotes que sobrevivem sintam os efeitos da redução da ninhada durante um período menor e conseqüentemente apresentem menor crescimento.

Os resultados similares quando comparados tipos de territórios com mortalidade e condição final dos filhotes, impossibilitaram comparar se os efeitos do estabelecimento de hierarquias de tamanho são mais sentidos quando alimento antrópico era menos abundante. Isto pode ser pelo fato da espécie comer principalmente invertebrados, uma alimentação com alto valor protéico, e muitas vezes o alimento ofertado pelo homem pode não ser tão rico energeticamente ou até mesmo preferido pela espécie. Neste estudo a classificação de

territórios pode ter sido inadequada, não conseguindo assim testar os efeitos da alimentação antrópica na sobrevivência e crescimento de filhotes de *Furnarius rufus*. Outros pontos que merecem atenção são os efeitos da competição inter-específica e intra-específica, uma vez que *F. rufus* é uma espécie territorialista e a manutenção dos territórios pode ter efeito nos resultados encontrados e de que a alta mortalidade encontrada no ano de 2008 pode ser devido às más condições alimentares e levar a que todos os ninhos acompanhados neste ano sofressem os efeitos da redução alimentar.

Os resultados dos experimentos sugerem que a assincronia na eclosão pode ser adaptativa para a condição final dos filhotes, e que o estabelecimento de hierarquias de tamanho tem um forte papel sobre o crescimento e mortalidade dos filhotes. Em ninhadas assíncronas a redução do pico de demanda (Hussel 1972; Walsberg 1983) e o estabelecimento de hierarquias de tamanho (Lack 1954; O'Connor 1978; Zach 1982; Bortolotti 1989) refletem a maior capacidade dos pais em atender aos pedidos dos filhotes e assim no aumento da condição dos filhotes maiores em detrimento dos mais jovens (Skagen 1987; Cotton et al. 1999; Clotfelter et al. 2000). Estudos destes efeitos, sobre os pais e sobre os filhotes após a saída do ninho, podem elucidar melhor as conseqüências do estabelecimento de hierarquias de tamanhos entre os filhotes.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alessa, L. & Stuart, F.C. (2008) Anthropogenic biomes: a key contribution to earth-system science. *Trends in Ecology and Evolution* **23**, 529-531.
- Anderson, D.J. (1990) Evolution of obligate siblicide in Boobies. 1. A test of the insurance-egg hypothesis. *The American Naturalist* **135**, 334-350.
- Bortolotti, G.R. (1989) Factors influencing the growth of Bald Eagles in north central Saskatchewan. *Canadian Journal of Zoology* **67**, 606-611.
- Bryant, D.M. (1978) Environmental influences on growth and survival of nestling house Martins *Delichon urbica*. *Ibis* **120**, 271-283;
- Clark, A.B. & Wilson, D.S. (1981) Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction, and nest failure. *Quarterly Review of Biology* **56**, 253-277.
- Clotfelter, E.D., Whittingham L.A. & Dunn P.O. (2000) Laying order, hatching asynchrony and nestling body mass in Tree Swallows *Tachycineta bicolor*. *Journal of Avian Biology* **31**, 329-334.
- Cotton, P.A., Wright, J. & Kacelnik, A. (1999) Chick begging strategies in relation to brood hierarchies and hatching asynchrony. *The American Naturalist* **153**, 412-420.
- Davies, N.B. & Lundberg, A. (1985) The influence of food on time budget and timing of breeding of the Dunnock *Prunella modularis*. *Ibis* **127**, 100-110.
- Dunn, E.H. (1980) On the variability of energy allocation of nestling birds. *Auk* **97**, 19-27.
- Forbes, L.S. (1990) Hunger and food allocation in facultatively siblicidal Osprey. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **29**, 185-195.
- Fraga, R.M. (1980) The breeding of Rufous Horneros (*Furnarius rufus*). *Condor* **82**, 58-68.



- Fujioka, M. (1985) Food delivery and sibling competition in experimentally even-aged broods of the Cattle Egret. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **20**, 134-206.
- Han, D.C. (1981) Asynchronous hatching in the laughing gull: cutting losses and reducing sibling rivalry. *Animal Behavior* **29**, 421-427.
- Hamilton, W.D. (1964) The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology* **7**, 17-52.
- Harper, R.G., Juliano, S.A. & Thompson, C.F. (1993) Avian hatching asynchrony: Brood classification based on discriminant function analysis of nestling masses. *Ecology* **74**, 1191-1196.
- Harper, R.G., Juliano, S.A. & Thompson, C.F. (1992) Hatching asynchrony in the House Wren: A test of the brood-reduction hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **3**, 76-83.
- Harper, R.G., Juliano, S.A. & Thompson, C.F. (1994) Intrapopulation variation in hatching synchrony in House Wrens: test of the individual-optimization hypothesis. *The Auk* **111(3)**, 76-83.
- Henderson, B.A. (1975) Role of the chick's begging behavior in the regulation of parental feeding behavior of *Larus glaucescens*. *Condor* **77**, 488-492.
- Hofling, E. & Camargo, H.F.A. (1999) *Aves no Campus da Cidade Universitária Armando Salles Oliveira*. São Paulo: Edusp, 126 p.
- Howe, H.F. (1976) Egg size, hatching asynchrony, sex, and brood reduction in the Common Grackle. *Ecology* **57**, 1195-1207.
- Hussel, D.J.T., (1972) Factors affecting clutch size in Arctic passerines. *Ecol. Monogr.* **42**, 317-364.
- IPPUC – Instituto de pesquisas e Planejamento Urbano de Curitiba. Curitiba em dados 2002.

- Kilner, R. (1995) When do canary parents respond to nestling signals of need? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **260**, 343-348.
- Lack, D. (1954) The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press, Oxford.
- Lack, D. (1947) The significance of clutch size. *Ibis* **89**, 302-352.
- Maack, R. (1981) Geografia física do estado do Paraná. Rio de Janeiro, RJ.
- Magrath, R.M. (1990) Hatching asynchrony in altricial birds. *Biological Reviews* **65**, 587-622.
- Martin, T.E. (1995) Avian life history-evolution in relation to nest sites, nest predation and food. *Ecological Monographs* **65**, 101-127.
- Martin, T.E. (1987) Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**, 453-487.
- Nilsson, J.A. (1993) Energetic constraints on hatching asynchrony. *The American Naturalist* **141**, 158-166.
- Nilsson, J. (1991) Clutch size determination in the Marsh Tit (*Parus palustris*). *Ecology* **72**, 1757-1762.
- O'Connor, R.J. (1978) Brood reduction in birds: selection for fratricide, infanticide and suicide? *Animal Behaviour* **26**, 79-96.
- Parsons, J. (1975) Asynchronous hatching and chick mortality in the Herring Gull *Larus argentatus*. *Ibis* **117**, 517-520.
- Pereira, K. K. (2003) Qualidade do território e sua influencia na reprodução do João de Barro (*Furnarius rufus*, Gmelin 1788). Dissertação de Mestrado em Zoologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR.
- Poole, A. (1979) Sibling aggression among nestling Osprey in Florida Bay. *Auk* **96**, 111-119.
- Procter, D.L. (1975) The problem of chick loss in the South Polar Skua *Catharacta maccormicki*. *Ibis* **117**, 452-459.

- Richter, W. (1984) Nestling survival and growth in the Yellow-headed Blackbird, *Xanthocephalus xanthocephalus*. *Ecology* **65**, 597-608.
- Ricklefs, R.E. (2004) The cognitive face of avian life histories. *Wilson Bulletin*, **116(2)**, 119-133.
- Ricklefs, R.E. (1993) Sibling competition, hatching asynchrony, incubation period, and lifespan in altricial birds. *Current Ornithology* **11**, 199-276.
- Ricklefs, R.E. (1984) Prolonged incubation in pelagic seabirds: A comment on Boersma's paper. *The American Naturalist* **123**, 710-720.
- Ricklefs, R.E. (1969) An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contribution to Zoology* **9**, 1-48
- Ricklefs, R.E. (1965) Brood reduction in the Curve-billed Thrasher. *Condor* **67**, 505-510.
- Ruschi, A. (1979) *Aves do Brasil*. Ed. Rios. São Paulo, SP.
- Sick, H. (1997) *Ornitologia Brasileira*. Ed. Nova Fronteira. Rio de Janeiro, R.J.
- Skagen, S.K. (1987) Hatching asynchrony in American Goldfinches: an experimental study. *Ecology* **68(6)**, 1747-1759.
- Slagsvold, T. (1986) Hatching asynchrony: Inter-specific comparisons of altricial birds. *The American Naturalist* **128**, 120-125.
- Slagsvold, T. (1985) Asynchronous hatching in passerine birds: Influence of hatching failure and brood reduction. *Ornis Scandinavian* **16**, 81-87.
- Smiseth, P.T. (2002) Senior and junior nestlings in asynchronous Bluethroat broods differ in their effectiveness of begging. *Evolutionary Ecology Research* **4**, 1177-1189.
- Stenning, M.J. (1996) Hatching asynchrony, brood reduction and other rapidly reproduction hypotheses. *Trends Ecology Evolution* **11**, 243-246.

- Stockland, J.N. & Amundsen, T. (1988). Initial size hierarchy in broods of the Shag: relative significance of egg size and hatching asynchrony. *Auk* **105**, 308-315.
- Strehl, C. (1978) Asynchrony of hatching in Red-winged Blackbirds and survival of late and early hatching birds. *Wilson Bulletin* **90**, 643-655.
- Walsberg, G.E. (1983) Avian ecological energetics. Pages 161-220 in D.S. Farner e J.R.King, editores. *Avian biology*. Academic Press, New York, USA.
- Wiebe, K.L. & Bortolotti, G.R. (1994) Energetic efficiency of reproduction: the benefits of asynchronous hatching for American Kestrels. *Journal of Animal Ecology* **63**, 551-560.
- Zach, R. (1982) Hatching asynchrony, egg size, growth, and fledging in Tree Swallows. *Auk* **99**, 695-700.

Tabela 1. Ninhos de *Furnarius rufus* acompanhados em 2007 e 2008. Número de réplicas experimentais e número de filhotes trocados.

Ano	Assíncrono			Síncrono		
	Ninhos	Filhotes		Ninhos	Filhotes	
		Total	Trocado		Total	Trocado
2007	4	12	5	5	14	3
2008	6	23	5	4	12	1
Total	10	35	10	9	26	4

Tabela 2. Comparação entre mortalidade dos filhotes de *Furnarius rufus* em tratamentos síncronos e assíncronos. Filhotes de ninhadas síncronas apresentaram maior sobrevivência, quando comparado a filhotes de ninhadas assíncronas ( $G = 4.68$ ,  $gl = 1$ ,  $P < 0.05$ ).

	Morto	Vivo	Total
Ninhadas Assíncronas	19	16	35
Ninhadas Síncronas	7	19	26
Total	26	35	61

Tabela 3. Relação entre ordem de eclosão (1 foi a primeira eclosão) com mortalidade para ninhadas assíncronas e síncronas. Ordem de postura foi negativamente ligada à mortalidade para assincronia ( $G = 10.78$ ,  $gl = 3$ ,  $P < 0.05$ ) e não foi ligada a mortalidade para sincronia\* ( $G = 0.30$ ,  $gl = 2$ ,  $P > 0.05$ ).

Ordem de Eclosão	Assincronia		Sincronia	
	Morto	Vivo	Morto	Vivo
1	3	8	3	6
2	5	6	2	7
3	7	3	2	6
4	5	0	0	0
Total	20	17	7	19

\*Ordem não indica hierarquia no tratamento síncrono, somente indica uma pequena diferença de tamanho.

## Legendas das figuras

Figura 1. Comparação hipotética de curvas de provisão alimentar para ninhadas assincrônicas e sincrônicas de acordo com a hipótese de pico de demanda energética (Walsberg 1983). O pico de demanda energética para um filhote ocorre para o tempo ( $T$ ). A redução do pico de demanda energética é representada por ( $E$ ). Os filhotes são independentes dos pais para a idade ( $I_a$ ) em ninhadas assincrônicas e ( $I_s$ ) em ninhadas sincrônicas. Gráfico retirado de Wiebe & Bortolotti 1994.

Figura 2. Área de estudo.

Figura 3. Comparação entre pesos dos entre os tratamentos assíncrono e síncrono. Filhotes foram os sobreviventes que foram pesados entre 19 - 28 dias após eclosão. O peso de alguns poucos que fugiram dos ninhos antes da pesagem foi estimado a partir da regressão de idade por peso de todos os indivíduos pesados nesta pesquisa. Filhotes que saíram de ninhos em proles assíncronas pesavam mais quando comparados aos de proles síncronas (one-tailed  $t = 1.83$ ,  $gl = 32$ ,  $P < 0.05$ ).



Figura 1

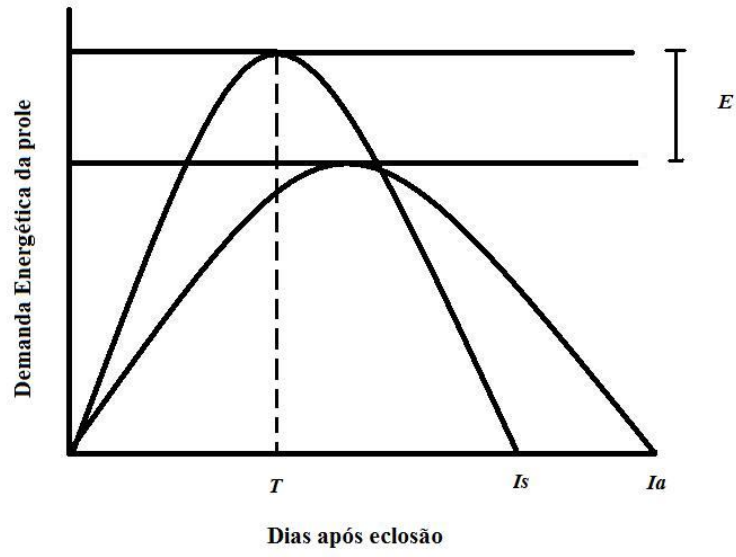


Figura 2

UFPR - CAMPUS CIDADE UNIVERSITÁRIA

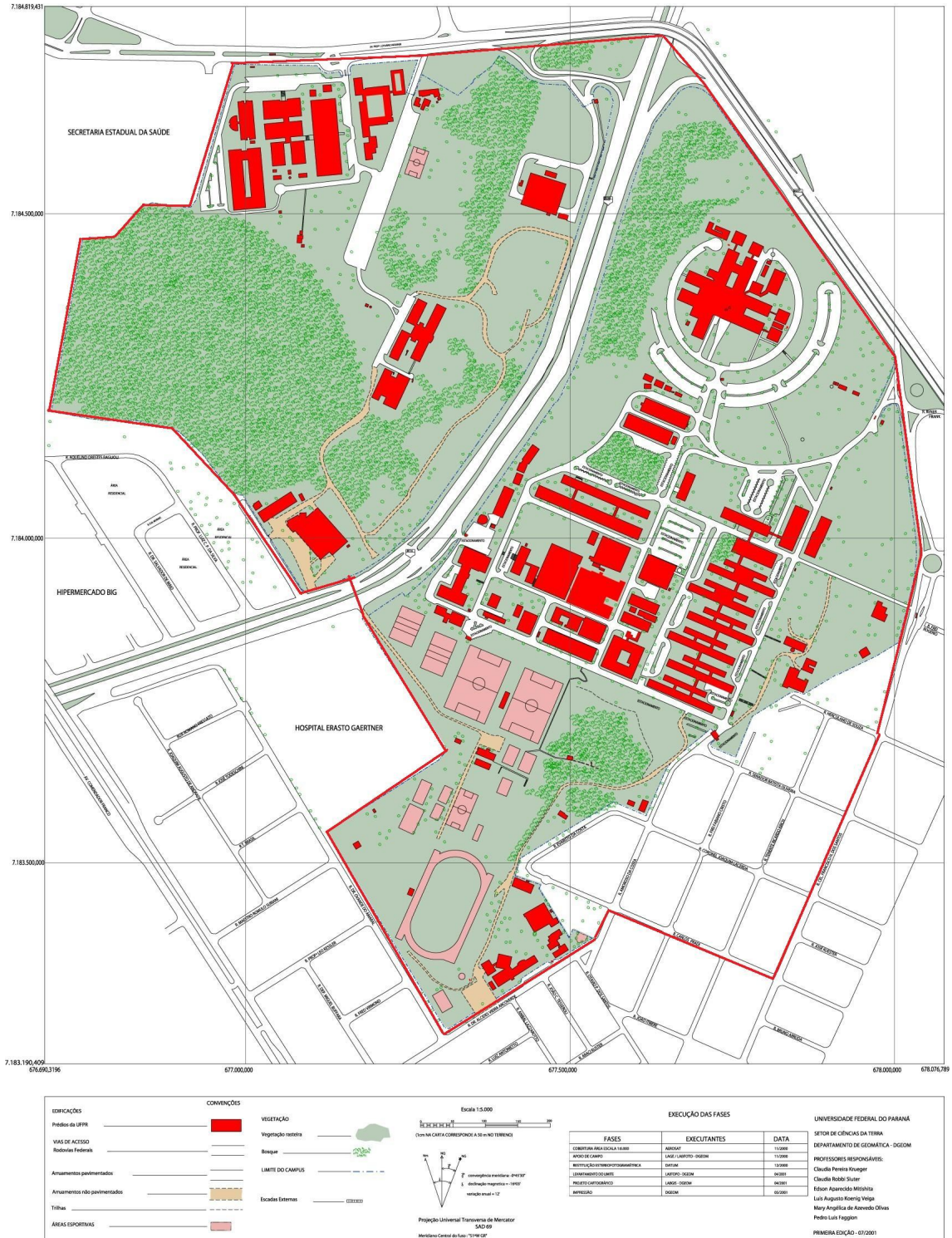


Figura 3

