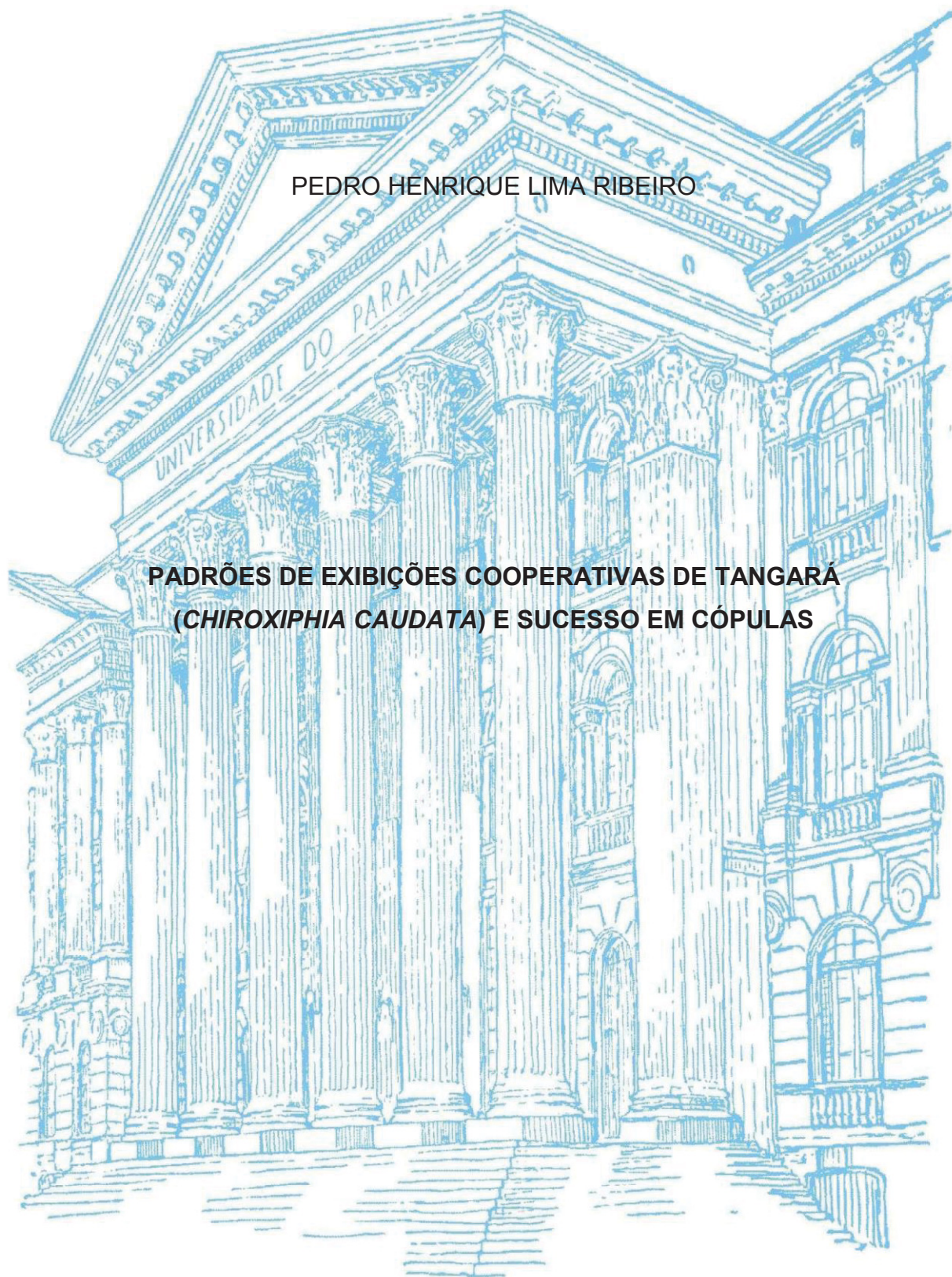


UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

PEDRO HENRIQUE LIMA RIBEIRO

**PADRÕES DE EXIBIÇÕES COOPERATIVAS DE TANGARÁ
(*CHIROXIPHIA CAUDATA*) E SUCESSO EM CÓPULAS**



CURITIBA

2017

PEDRO HENRIQUE LIMA RIBEIRO

**PADRÕES DE EXIBIÇÕES COOPERATIVAS DE TANGARÁ
(*CHIROXIPHIA CAUDATA*) E SUCESSO EM CÓPULAS**

Dissertação apresentada como requisito parcial
à obtenção do grau de Mestre em Zoologia, no
Curso de Pós Graduação em Zoologia, Setor de
Ciências Biológicas da Universidade Federal do
Paraná.

Orientadora: Lilian Tonelli Manica

CURITIBA

2017

Universidade Federal do Paraná
Sistema de Bibliotecas

Ribeiro, Pedro Henrique Lima

Padrões de exibições cooperativas de Tangará (*Chiroxiphia caudata*) e sucesso em cópulas. / Pedro Henrique Lima Ribeiro. – Curitiba, 2017. 57 f., il. ; 30cm.

Orientador: Lilian Tonelli Manica

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia

1. Seleção sexual em animais 2. Ave – Reprodução 3. Ave-Comportamento I. Título II. Manica, Lilian Tonelli III. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia

CDD (20. ed.) 598



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
Setor CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
Programa de Pós-Graduação ZOOLOGIA

TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em ZOOLOGIA da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da Dissertação de Mestrado de **PEDRO HENRIQUE LIMA RIBEIRO** intitulada: **Padrões de exibições cooperativas de tangarás (*Chiroxiphia caudata*) e sucesso em cópulas**, após terem inquirido o aluno e realizado a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua aprovação.

Curitiba, 22 de Fevereiro de 2017.

LILIAN TONELLI MANICA

Presidente da Banca Examinadora (UFPR)

REGINA HELENA FERRAZ MACEDO

Avaliador Externo (UNB)

SABRINA BORGES LINO ARAÚJO

Avaliador Externo (UFPR)

AGRADECIMENTOS

Agradeço o meu pai Mario, minha mãe Noemia por todo o carinho, suporte e por acreditarem que eu conseguiria.

Gostaria de agradecer meus irmãos Mario, Rafael e Diogo por todo o suporte. Mesmo longe, todos estiveram tão presentes na minha vida, os melhores amigos que eu poderia ter. “Together we stand, divided we fall”.

Agradeço imensamente minha orientadora, Lilian Manica, por todo carinho e paciência. Obrigado por ser mais que uma orientadora, sendo uma amiga, uma mentora, um exemplo e praticamente uma mãe.

Agradeço ao André Guaraldo pela amizade, pelas conversas, por todo o suporte tanto no âmbito acadêmico quanto fora.

Gostaria de agradecer a Regina Macedo principalmente pela oportunidade que me deu de entrar no Laboratório de Comportamento Animal da Universidade de Brasília, onde pude começar minha jornada acadêmica.

Gostaria de agradecer o birdmovel por nos levar e aguentar tantos campos. Sem ele muitas coisas não seriam possíveis ou seriam dificultadas.

Agradeço meu braço direito, Laura Schaedler, pelo carinho, horas de conversas e ajuda em campo. Sem ela, muito não seria possível.

Agradeço a Ana Beatriz, Letícia e Maria Clara por me ajudarem tanto com as análises dos vídeos, só elas sabem o quanto é trabalhoso.

Agradeço o Laboratório de Ecologia Comportamental e Ornitologia, Amanda, Bruna, Eduardo, Gabriel, Juliane, Rafa, Stephanie e Thays. “Problema dado é problema resolvido”.

Agradeço aos pesquisadores Miguel Marini, Alex Jahn, Marco Aurélio Pizo e Luiz Varzinczak pela ajuda com os equipamentos emprestados.

Agradeço aos meus amigos de Brasília: Clarinha, Elba, Eliane (Nina), Gabi (Big), Ingrid, Juju (Maninha), Lari (Best), Leleco, Lucas Baldo, Marina (Nina), Diniz, Moraes, Renatinha, Roberto (Robs), Shi, Thales (Japa), Thiago (Viking), Viniboy e Xico. Por mais que estivessem longe, sempre estiveram presentes.

Agradeço aos amigos que fiz em Curitiba, Jessica, Mari, Claudia, Fernando, Renata, Elo, Madson, Carol, Rafael, Luiz Henrique, Ari, Sá, Sandra, Luiz Artur e Bianca. Obrigado por todo o apoio, conversas, brincadeiras e risadas.

Agradeço em especial aos meus irmãos de pais diferentes, Alexandre, Rodrigo, Pedrão e Murilo. Obrigado pelo carinho, pelo apoio e acima de tudo pela amizade.

Agradeço aos vigilantes dos Mananciais da Serra, Claudia, Marta, Ricardo, Leandro, Paulinho, Ivo e Neiso pelo apoio e boas conversas.

Agradeço ao Seu Luís, pela simpatia, pelos “Bom dia” e por sempre nos falar o cardápio do restaurante universitário.

Ao programa de Pós-graduação em Zoologia pela oportunidade e a toda a equipe de professores e funcionários pela dedicação. Assim como ao Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes) pela bolsa concedida.

Agradeço a Sanepar pela disponibilidade da área de pesquisa, os Mananciais da Serra.

Agradeço ao Instituto Ambiental do Paraná – IAP pelas licenças, permitindo que fizéssemos o andamento do nosso projeto.

Ao CEMAVE/ICMBio pelo fornecimento das anilhas metálicas.

Agradeço aos financiamentos concedidos pelo PROAP, CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico), ABS (Animal Behavior Society) e Idea Wild.

Agradeço aos membros da banca, professores doutores Regina Macedo, Sabrina Araújo e Emygdio Monteiro Filho pelas contribuições ao trabalho.

Gostaria de agradecer minha companheira, Amanda, por todos os momentos bons e pelo apoio nos momentos ruins, estando ao meu lado, me trazendo a felicidade e o sorriso quando menos esperava.

“No! Try not! Do or do not, there is no try.”
Master Yoda

RESUMO

A seleção sexual explica a evolução de ornamentos e *displays* elaborados para corte. Por estarem associadas à qualidade do indivíduo, estas características podem direcionar a escolha por parceiros sexuais. Um caso particular, em que a seleção de parceiro sexual é feita por meio de exibições de machos, ocorre em sistemas de acasalamento de poliginia de *lek*. Nesses sistemas, o *display* pode ser cooperativo, sendo que machos se exibem conjuntamente em uma determinada arena (ou *lek*), atraindo e estimulando a fêmea para a cópula. O presente estudo tem como foco uma ave da família Pipridae que se reproduz em poliginia de *lek*, o tangará (*Chiroxiphia caudata*). Grupos de 2 a 6 machos dessa espécie realizam *displays* compostos por exibições visuais e acústicas em um ou mais poleiros de exibição agrupados em uma mesma área defendida pelo macho dominante e subordinados (aqui denominado de “complexo de poleiros”). O trabalho teve como objetivo descrever as manobras realizadas pelos machos durante a exibição, a frequência e ordem em que são realizadas e testar se existe diferença nos parâmetros dos *displays* entre complexos de poleiros e entre indivíduos dominantes e subordinados do grupo. Testamos também se existe relação entre a duração do *display* solo e a ocorrência de cópulas. Realizamos o estudo nos Mananciais da Serra, Piraquara, PR utilizando redes de neblina para capturar e marcar indivíduos, três vezes por semana durante o período reprodutivo de dois anos consecutivos. Caracterizamos os *displays* por meio de filmagens com câmeras digitais quatro vezes por semana. Registramos também a ocorrência de cópulas após o *display* e a identidade dos machos que a realizaram. O sucesso reprodutivo dos machos foi estimado a partir do sucesso em cópulas. Identificamos e caracterizamos 10 elementos de *display*, sendo apenas um desempenhado por fêmeas. Encontramos diferenças entre os complexos na distância em que o macho atinge em relação à fêmea quando se encontra no ponto mais alto do voo vertical, na altura máxima do voo vertical e na velocidade de voo durante o *display*. Esses dados nos mostram que esses parâmetros podem ser considerados pela fêmea na escolha de permanência no poleiro a fim de observar o *display* solo. Houve diferença entre status dos machos (dominante e subordinado) quanto ao tempo que o macho leva para chegar na altura máxima do voo vertical. Esse resultado indica que a duração pode ser um fator que influencia a conquista do posto de dominante no grupo. Não encontramos diferença significativa na relação entre sucesso de cópula e a duração do *display* solo, mostrando a que conquista da cópula pode ser devida a outros fatores que não o testado. O nosso trabalho é o primeiro a detalhar cada elemento e estabelecer uma cadeia de distribuição de probabilidades de sequência de elementos do comportamento de corte do tangará e mostramos também que os complexos possuem diferenças entre parâmetros motores do *display*. Com isso, nosso estudo traz informações que podem ajudar em análises comparativas da evolução do comportamento no gênero *Chiroxiphia* e possivelmente na família Pipridae e ainda esclarecer os fatores observados pela fêmea para sua escolha.

Palavras-chave: Seleção sexual. *Lek*. Preferência de parceiro. *Display* motor. Pipridae.

ABSTRACT

Sexual selection explains the evolution of ornaments and elaborate courtship displays. Because they are associated with individual quality, these characteristics can influence mate choice. One particular case occurs in *lek* polygyny mating systems in which males display cooperatively in arenas (or *leks*), attracting and stimulating a female for copulation. The present study focuses on a bird of the family Pipridae that breeds in lek polygyny, the blue manakin (*Chiroxiphia caudata*). Groups of 2 to 6 males of this species perform displays composed of visual and acoustic exhibitions in one or more display perches grouped within an area defended by the dominant and subordinate males (namely, “perches complex”). Our objective was to describe maneuvers performed by males during displays, the frequency and order in which they are performed and to test if there is a difference among complexes and male status (dominant or subordinate) in the group. We also tested whether there is a relationship between solo display duration and the occurrence of copulations. We conducted the study in the Mananciais da Serra, Piraquara, PR, using mist nets to capture and band individuals, three times a week during reproductive seasons of two consecutive years. We characterized the displays by recording them with digital cameras three times a week. We also registered the occurrence of copulation after the exhibition and the identity of the copulating male. Male reproductive success was estimated based on copulation success. We identified and characterized 10 display elements, one of which was performed only by females. We found differences between complexes in the display parameters: distance between the male and the female at the peak of male’s vertical flight, maximum vertical flight height and speed of flight during the exhibition. These data indicate that females may evaluate these parameters when deciding to remain in the perch and observe the solo display. There was also a difference between male status and time taken to reach the maximum vertical flight height. This result indicates that duration may be a factor that influences achievement of the dominant position within the group. We found no significant difference in the relationship between copulation success and solo display duration, showing that copulation achievement may result from factors other than the one tested. Our work is the first to detail each element and to establish a sequence distribution chain for blue manakin display behavior, and to show that the complexes differ in display parameters. Thus, our study provides information that will contribute toward comparative analysis of behavioral evolution in the genus *Chiroxiphia* and possibly in the Pipridae family and also clarifies factors observed by the female when choosing sexual partners.

Key-words: Sexual selection. Court. Mate choice. Motor display. Pipridae.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Mapa mostrando a localização da área de estudo e os poleiros amostrados. (a) Estado do Paraná onde mostra a Cidade Curitiba e o ponto indica o local de estudo. (b) A linha indica a distância do Centro Politécnico, Universidade Federal do Paraná - Curitiba ao local de coleta. (c) Área de estudo, os pontos pretos indicam os poleiros e os círculos delimitam os poleiros que fazem parte de um mesmo complexo 19
- Figura 2. Os três momentos observados no elemento “voo sequencial em roda”: (a) início do voo vertical, (b) pico do voo vertical e (c) retorno ao poleiro. As setas azuis indicam o mesmo macho nas três posições.....22
- Figura 3. As medidas realizadas no elemento “voo sequencial em roda”: (a) distância da fêmea (DF), (b) altura (AV) e duração (DV) do voo inicial e (c) a distância do giro (DG). As linhas brancas indicam a distância medida, as linhas pretas indicam as linhas feitas para realizarmos as medidas e a seta branca indicam o movimento feito pelo macho.23
- Figura 4: Número de elementos de *display* exibidos por machos *Chiroxiphia caudata* nos poleiros ao longo do dia.....30
- Figura 5. *Display* cooperativo. (a) Voos sequenciais em roda, (b) kikiki, (c) vibrações rápidas de asa e (d) reverência. As flechas vermelhas indicam a direção do movimento enquanto as linhas vermelhas indicam batidas de asas.34
- Figura 6. Continuação dos elementos produzidos no *display* cooperativo. (a) Vibração de cauda e (b) limpeza do bico. As linhas vermelhas indicam movimento da cauda.35
- Figura 7. *Display* solo. (a) Cabeça cima-baixo, (b) borboleta e (c) reverência pré-cópula. As flechas vermelhas indicam a direção do movimento enquanto as linhas vermelhas indicam batidas de asas.35
- Figura 8. *Display* de fêmea. As flechas vermelhas indicam que a fêmea pode se locomover nas direções mostradas e as linhas mostram que ela bate as asas quanto se locomove.36
- Figura 9. Diagrama esquemático da sequência de exibição de *Chiroxiphia caudata* nos *displays* cooperativos com 187 transições entre elementos. Setas azuis indicam a participação de dominantes e subordinados nos elementos e em sua transição. As

setas vermelhas indicam as transições feitas pelos machos dominantes e as setas pretas indicam a transição realizada por machos subordinados. A espessura das setas indica a probabilidade de ocorrência do evento. Asteriscos indicam onde se inicia as exibições cooperativas.37

Figura 10: Diagrama esquemático da sequência de exibição de *Chiroxiphia caudata* nos *displays* solo com 186 transições entre elementos. As setas indicam o caminho em que os machos dominantes fazem a exibição e sua espessura indica a probabilidade de ocorrência do evento. Asteriscos indicam onde se inicia a exibição solo.....38

Figura 11. Diferença da distância do macho em relação à fêmea nos diferentes complexos. As letras "a", "b" e "c" foram usadas para indicar as semelhanças ou diferenças entre as medidas. Letras iguais indicam que as amostras não diferem entre si e letras diferentes indicam que diferem.41

Figura 12. Diferença da altura do macho no ponto mais alto do salto nos diferentes complexos. As letras "a", "b" e "c" foram usadas para indicar as semelhanças ou a diferença entre as medidas. Letras iguais indicam que as amostras não diferem entre si e letras diferentes indicam que diferem.42

Figura 13. Diferença da velocidade de giro do macho, considerando o momento em que ele sai do poleiro até o momento em que ele pousa, nos diferentes complexos. As letras "a", "b" e "c" foram usadas para indicar as semelhanças ou a diferença entre as medidas. Letras iguais indicam que as amostras não diferem entre si e letras diferentes indicam que diferem.43

Figura 14. Diferença da duração de subida do macho até o pico em relação ao seu status dominante (n = 33 observações) e subordinado (n = 87 observações).44

LISTA DE TABELAS

| | |
|---|----|
| Tabela 1. Esforço de amostragem em oito complexos e quatorze poleiros de exibições de tangarás. | 26 |
| Tabela 2. Lista de indivíduos avistados em <i>displays</i> na presença de fêmeas, suas respectivas frequências de participação (em porcentagem) e número de poleiros em que cada macho foi avistado em <i>display</i> | 28 |
| Tabela 3. Resumo das características dos complexos e poleiros quanto à duração de gravação (horas), número de registros de <i>displays</i> na presença e na ausência de fêmeas e número de cópulas. | 29 |
| Tabela 4. Duração, em segundos, dos <i>displays</i> (Cooperativo e Solo) e seus respectivos elementos na presença da fêmea. As colunas indicam o nome de cada <i>display</i> ou elemento, suas médias e desvio padrão, mínimo e máximo valores encontrados e o número de amostras (N). | 31 |
| Tabela 5. Duração, em segundos, dos <i>displays</i> (Cooperativo e Solo) e seus respectivos elementos sem a presença da fêmea. As colunas indicam o nome de cada <i>display</i> ou elemento, suas médias e desvio padrão, mínimo e máximo valores encontrados e o número de amostras (N). | 31 |
| Tabela 6. Médias e desvio padrão dos parâmetros do <i>display</i> de acordo com o status do indivíduo (dominante ou subordinado). | 39 |
| Tabela 7. Resultados dos modelos lineares mistos dos parâmetros do <i>display</i> (DFEMEA = distância da fêmea, HPICO = altura do pico, DPICO = duração do pico, VGIRO = velocidade do giro) em relação ao complexo e o status do indivíduo (dominante e subordinado), incluindo a identidade do indivíduo como efeito aleatório. Em negrito os valores de p que foram menores que 0,05 (valor de significância). ... | 40 |
| Machos avistados em cada complexo (C) e poleiro (P) durante visitas ou <i>displays</i> cooperativos e solos..... | 57 |

SUMÁRIO

| | |
|---|----|
| INTRODUÇÃO | 14 |
| MATERIAL E MÉTODOS..... | 19 |
| Área de estudo | 19 |
| Captura e marcação | 19 |
| Comportamento dos machos (<i>display</i>) | 20 |
| Análises estatísticas | 24 |
| Caracterização dos elementos do <i>display</i> | 30 |
| Sequência de exibição dos elementos do <i>display</i> | 36 |
| Parâmetros do <i>display</i> e diferenças entre complexos e status dos indivíduos ... | 38 |
| DISCUSSÃO | 45 |
| Caracterização dos elementos do <i>display</i> | 47 |
| Parâmetros do <i>display</i> e diferenças entre complexos e status dos indivíduos ... | 49 |
| CONCLUSÃO | 51 |
| REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS..... | 52 |
| Anexo 1 | 57 |

INTRODUÇÃO

A seleção sexual foi proposta por Darwin (1871) para explicar a evolução de características sexuais secundárias, como ornamentos e *displays* elaborados para corte. Esse tipo de seleção é um processo que favorece características que não seriam beneficiadas pela seleção natural por serem custosas ou por gerarem desvantagens ao indivíduo que as carregam. Porém, assume-se que estas características estejam associadas à qualidade do indivíduo, e, portanto, poderiam direcionar a escolha por parceiros sexuais (Darwin, 1871; Andersson, 1994). Em geral, indivíduos maiores ou com cores mais exuberantes possuem vantagens na competição por parceiros, pois indicam boas condições de saúde e resistência às doenças, tendendo, assim, a serem selecionados pelas fêmeas (Darwin, 1871; Møller & Birkhead, 1994). Um exemplo clássico deste tipo de seleção ocorre no pavão (*Pavo cristatus*), espécie na qual fêmeas selecionam machos com caudas maiores e com mais ocelos (Petrie et al., 1991). Tais características podem ser desvantajosas, por exemplo, em uma fuga de predador (Emlen, 2001), entretanto, elas podem indicar a qualidade dos machos que as possuem (Lill, 1974; Hamilton & Zuk, 1982; Hill, 1991). Dessa forma, a seleção sexual favorece características mais extravagantes em um dos sexos (geralmente, os machos), sendo um dos principais mecanismos envolvidos na evolução do dimorfismo sexual (Andersson, 1994; Dunn et al., 2001).

A escolha por parceiros pode ocorrer por meio de comportamentos em que machos expõem seus ornamentos para fêmeas. O principal objetivo de tais exibições é indicar que possuem melhores características que seus concorrentes, pois podem refletir sua aptidão física, saúde corporal e coordenação em movimentos (Andersson, 1994). Em muitas espécies, esse tipo de exibição requer uma alta intensidade de atividades físicas, habilidade, persistência e demandam um alto investimento energético, podendo assim evidenciar a qualidade de um indivíduo (Byers et al., 2010). Em aves, as apresentações podem ser visuais, onde os machos exibem suas penas coloridas, como por exemplo na ave do paraíso *Parotia lawesii* (Scholes, 2008), ou auditivas, como em diversos Passeriformes, nos quais a emissão de diferentes notas em um mesmo canto é um fator de seleção (Nowicki et al., 1998). Ainda, as aves podem apresentar uma combinação de estímulos visuais e sonoros, como ocorre em tiziu (*Volatinia jacarina*), em que a fêmea percebe a qualidade do macho a partir

de características acrobáticas (Carvalho et al., 2006; Manica et al., 2016), assim como também em rendeira (*Manacus manacus*) (Lill, 1974).

Foi evidenciado em *Manacus vitellinus*, por meio de filmagens de alta velocidade, que fêmeas escolhem seus parceiros com base em diferenças sutis (variações de dezenas a centenas de milissegundos) no desempenho motor durante o *display* (Fusani et al., 2007; Barske et al., 2011). Essas diferenças estão associadas a uma elevada taxa de batimento cardíaco, indicando altas taxas metabólicas durante o *display* e refletindo a habilidade motora e capacidade cardiovascular dos machos (Barske et al., 2011). Um trabalho realizado com duas espécies da família Pipridae, *M. vitellinus* e *M. candei*, testou a diferença de exibições dos machos comparando os *displays* feitos com ausência e presença da fêmea (Barske et al., 2015). Nesse estudo os autores encontraram uma diferença em algumas características, como diminuição na pausa entre os saltos e aumento na frequência de estalos das asas de acordo com a audiência (i.e, na presença ou ausência de fêmeas). Machos destas espécies coordenam seus *displays* com a fêmea, sendo que as fêmeas batem as asas para ir de um poleiro para outro enquanto os machos executam saltos enquanto estalam as asas (Barske et al., 2015). Desta maneira, a fêmea pode avaliar os atributos dos machos, como condição física, a fim de otimizar sua escolha por parceiro.

A família Pipridae é um exemplo de clado sob intensa influência da seleção sexual e cujas espécies apresentam exibições elaboradas de acasalamento (Prum, 1994). O dimorfismo sexual é evidente, geralmente as fêmeas são verdes e os machos das mais diversas cores (Sick, 2001). Em sua maioria vivem em sub-bosques de florestas tropicais utilizando os estratos médio-inferiores da vegetação (Sick, 2001). O comportamento de corte é bem marcante nessa família. Apesar de assumir-se que fêmeas seriam monogâmicas (e.g., *Manacus* sp., Lill, 1974; *Antilophia galeata*, Marini & Cavalcanti, 1992), prevalece a poligamia de *lek* na família. A principal característica desse sistema é o agrupamento de machos em uma área (ou arena) onde realizam *displays* para a conquista de fêmeas sendo que poucos machos conquistam a maior parte das cópulas enquanto a maioria não copula com as fêmeas (Bradbury, 1981; Höglund & Alatalo, 1995). As fêmeas constroem o ninho e cuidam dos filhotes e os machos não participam do cuidado parental (Del Hoyo, 2010). Em contrapartida, os machos se exibem para as fêmeas, mostrando suas cores e ornamentos, assim como seu vigor (Hill, 1994). Em algumas espécies, estes *displays* podem ser classificados

como cooperativos, nos quais machos exibem-se conjuntamente, atraindo e estimulando a fêmea para a cópula (Foster, 1977; 1981; Tello, 2001; DuVal, 2007a).

O presente estudo foca em uma espécie de Pipridae, o tangará (*Chiroxiphia caudata*), que apresenta dimorfismo sexual bem aparente: machos adultos são azulados com uma coroa vermelha, asas e pescoço pretos e cauda cujas retrizes centrais são mais longas que as laterais, enquanto que as fêmeas são verdes e um pouco menores que os machos (Sick, 2001; Mallet-Rodrigues & Dutra, 2012). Seu hábito alimentar envolve, em sua maioria, frutos (Sick, 2001; Fadini & Marco-Jr, 2004; Hasui et al., 2009), mas alguns estudos mostraram que podem se alimentar de pequenos invertebrados, pelo menos em uma época do ano (Lopes et al., 2005). O tangará reproduz-se em poliginia de *lek*, apresentando *displays* cooperativos elaborados (Foster, 1981; Sick, 2001). Os *leks* de *C. caudata* são compostos por um conjunto de áreas de exibições, sendo cada área constituída por um ou mais poleiros de exibições e defendida por um macho dominante e seus subordinados (e.g.: Figura 1). Neste trabalho denominamos cada área de exibição como “complexo de poleiros” ou, simplesmente, “complexo”. Em cada complexo, o macho dominante sempre se exhibe para a fêmea juntamente com outros machos (*display* cooperativo) ou solitariamente (*display* solo, Foster, 1981; Prum, 1994). Nessas áreas, alguns poleiros são utilizados com maior frequência (principais) do que outros (secundários; Foster, 1981). Os *displays* são quase sempre direcionados às fêmeas, mas é observado exibições de machos para outros machos (Foster, 1981), embora a finalidade ainda não seja muito compreendida. Os padrões de movimentação diferem entre machos e fêmeas e entre diferentes idades. O macho possui uma área de vida menor que a da fêmea (Théry, 1992; Hansbauer et al., 2008), provavelmente, devido ao sistema de acasalamento, já que as fêmeas precisam averiguar diferentes poleiros para escolher seus parceiros. Por outro lado, a diferença entre as idades se dá pelo fato da não estabilização da posição dos machos jovens em um *lek* (Foster, 1987).

As exibições nos complexos se iniciam quando a fêmea e dois ou mais machos se encontram, após o macho dominante ter permanecido de sentinela vocalizando em volta de um dos poleiros do complexo (Foster, 1981; Sick, 2001). Os movimentos do *display* cooperativo (“*display* em roda” ou “voo sequencial em roda”; Foster, 1981, Sick, 2001, presente estudo) são repetidos e coordenados: os machos empoleiram ao lado da fêmea e, em sequência, realizam um voo em sua direção e vocalizam. No voo, batem as asas rapidamente pairando em frente à fêmea, inclinando o corpo e a cabeça

levemente para baixo. Depois da curta exibição, cada macho volta para o final da fila, dando, assim, o lugar para o macho consecutivo. Uma vocalização diferenciada do macho dominante (“kikiki”, presente estudo) determina o término das exibições cooperativas. Ao mesmo tempo que emite essa vocalização, o indivíduo paira direcionado para os outros machos, logo depois pousa em um galho mais alto e os demais indivíduos exibem uma postura de submissão até que abandonam o poleiro (Foster, 1981; Sick, 2001). Em seguida, uma exibição solitária é feita por um único macho (o dominante), ocorrendo cópulas em 67% das vezes (Foster, 1981). Esse *display* solo pode durar alguns minutos, nos quais o macho salta repetitivamente entre os galhos em volta da fêmea (Foster 1981). Desse modo, a exibição solitária pode demonstrar o vigor do macho que o realiza, pois é provável que o gasto energético seja elevado. É possível que exista uma hierarquia de dominância linear dentro do grupo e que a posição de cada macho persista entre anos (Foster, 1981), porém trabalhos mais recentes mostram que este não é sempre o padrão encontrado (Brodt et al., 2013).

Existem poucos estudos sobre o tangará, sendo que a maior parte não descreve o comportamento reprodutivo (e.g. Foster, 1981; Brodt et al., 2013). É importante ressaltar que estudos sobre sistemas de acasalamento em *lek* são interessantes, principalmente, por três motivos: as fêmeas não ganham benefícios diretos (como, por exemplo, o auxílio do macho no cuidado parental), o sucesso de acasalamento difere significativamente entre os machos e a escolha da fêmea é provavelmente feita pela percepção das características morfológicas e comportamentais (Höglund & Alatalo, 1995). Além disso, particularmente em relação aos tangarás, pouco se sabe como as características sexuais secundárias indicam a superioridade do macho e como estão relacionadas com o seu sucesso reprodutivo. Dessa forma, o objetivo do presente estudo é elucidar de que maneira as características de exibições dos tangarás machos no sistema do *lek* influenciam no seu sucesso reprodutivo. Primeiramente, apresentamos uma descrição das exibições cooperativas levando em conta: (1) o horário e período do ano em que há atividade nos poleiros, (2) o número de machos que participam do *display* no mesmo complexo e nos mesmos poleiros, (3) o número de poleiros em que cada macho participa, (4) a frequência de participação de cada macho em cada poleiro e a (5) frequência de exibição de *displays* em cada poleiro na presença ou ausência da fêmea, (6) frequência com que cada macho salta. Além disso, (8) contabilizamos e descrevemos

quais as manobras (elementos do *display*) são realizadas pelos machos durante a exibição, assim como a (9) ordem em que são realizadas e a (10) duração do *display* e de cada elemento.

Nesse trabalho, também testamos duas hipóteses, sendo a primeira de que existe diferença em parâmetros do *display* em roda (distância de aproximação à fêmea, altura, duração e velocidade) entre grupos utilizando diferentes complexos de poleiros e entre indivíduos de diferentes status (dominante ou subordinado). A segunda hipótese busca compreender a preferência da fêmea na escolha de parceiros. Nossa hipótese é que as fêmeas de tangará escolhem machos com melhor vigor para realizarem a cópula, portanto, predizemos que machos que realizam *displays* solo mais longos conquistam mais cópulas.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Realizamos o estudo nos Mananciais da Serra ($48^{\circ}59'W$ e $25^{\circ}29'S$), no município de Piraquara, região metropolitana de Curitiba, PR (Figura 1). A reserva é parte do Parque Estadual Pico Marumbi, uma área de proteção ambiental (APA) situada a oeste da Serra do Mar. Sua formação vegetal abrange de floresta ombrófila densa montana a floresta ombrófila mista (Reginato & Goldenberg, 2007). A área estudada tem, aproximadamente, 80 ha, e está localizada a 4,5 km de distância do Centro de Educação Ambiental Mananciais da Serra.

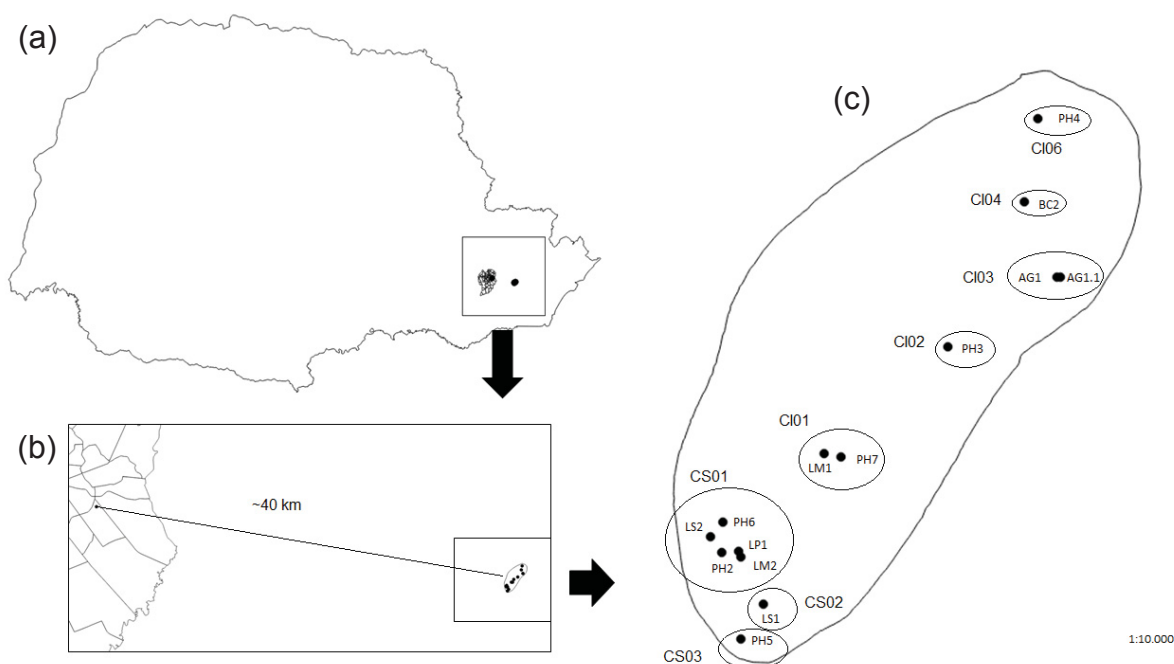


Figura 1. Mapa mostrando a localização da área de estudo e os poleiros amostrados. (a) Estado do Paraná onde mostra a Cidade Curitiba e o ponto indica o local de estudo. (b) A linha indica a distância do Centro Politécnico, Universidade Federal do Paraná – Curitiba, PR ao local de coleta. (c) Área de estudo, os pontos pretos indicam os poleiros, os círculos delimitam os poleiros que fazem parte de um mesmo complexo e o polígono mais externo representa o lek em estudo.

Captura e marcação

Procuramos os poleiros cinco vezes por semana em locais onde houve o registro auditivo de machos em *display* e de vocalizações de alerta da espécie (Foster, 1981).

Capturamos os indivíduos três vezes por semana entre novembro e dezembro de 2014 e setembro e março de 2015/2016, período que abrange a estação reprodutiva dos tangarás (Foster, 1981; Zima et al. 2017). Utilizamos de quatro a oito redes de neblina de 6 e 12 m de comprimento dispostas a, aproximadamente, 15 m de distância dos poleiros de exibição para aumentar a probabilidade de captura dos indivíduos. Identificamos o sexo e a idade de cada indivíduo de acordo com Mallet-Rodrigues & Dutra (2012): plumagem juvenil, de primeiro ano; formativa, a de segundo ano; pré-definitiva, de terceiro ano até metade do quarto ano e plumagem definitiva, a partir da metade do quarto ano. Marcamos os indivíduos com anilhas metálicas numeradas (CEMAVE/ICMBio) e anilhas plásticas coloridas para posterior identificação.

Comportamento dos machos (*display*)

Os *displays* foram documentados por meio de filmagens com oito câmeras digitais em velocidade de 30 quadros por segundo (30fps, filmagem padrão da maioria das câmeras): cinco Sony HDR-CX230, uma Sony HDR-CX290, uma Sony DCR-SR47 e uma Casio EX-ZR850. As câmeras foram dispostas a uma distância de cinco metros do poleiro de *display* e registraram imagens por aproximadamente cinco horas consecutivas de forma autônoma. As gravações foram realizadas quatro vezes por semana, amostrando-se diferentes complexos sempre que possível totalizando, aproximadamente, 733 horas.

A partir das filmagens, registramos o tempo de início e fim do *display*, indivíduos participantes e frequência com que fizeram a apresentação. Para a caracterização do repertório de movimentos, particionamos os *displays*, nomeando e descrevendo cada elemento. Consideramos que esses elementos eram movimentos únicos e estereotipados, sendo executados de maneira semelhante por diferentes machos, além de independentes, ou seja, não eram necessariamente feitos antes ou depois de outro elemento específico. Nomeamos os elementos utilizando, sempre que possível, termos já apresentados na literatura quando os elementos eram aparentemente análogos aos descritos por outros pesquisadores (*C. pareola* - Snow, 1963; *C. caudata* - Foster, 1981; *C. lanceolata* - DuVal, 2007a; *C. linearis* - Lukianchuk & Doucet 2014a).

Para comparar o voo sequencial em roda entre complexos e entre machos de diferentes status, medimos os seguintes parâmetros i) distância de aproximação do macho à fêmea (“distância da fêmea”), ii) altura máxima em que o macho atinge no

voo vertical (“altura do pico”), iii) duração em que o macho chega no ponto máximo do voo vertical (“duração do pico”), iv) distância total que ele percorre do momento em que sai do poleiro até o momento que ele volta para o mesmo poleiro, realizando um movimento giratório (“distância do giro”), v) duração total do giro (“duração do giro”) e a vi) velocidade total com que o macho realiza o giro (“velocidade do giro”). Medimos os parâmetros dos elementos em três momentos do “voo sequencial em roda”, no início, meio e fim. Amostramos os parâmetros de cada indivíduo em três diferentes *displays* de dias diferentes, sempre que possível. De cada voo executado por cada macho consideramos três posições para as medições. A primeira é aquela no início do voo vertical (Figura 2a), a segunda, no pico do voo vertical (Figura 2b) e a terceira, no retorno do macho ao poleiro (Figura 2c).



Figura 2. Os três momentos observados no elemento “voo sequencial em roda”: (a) início do voo vertical, (b) pico do voo vertical e (c) retorno ao poleiro. As setas azuis indicam o mesmo macho nas três posições.



Figura 3. As medidas realizadas no elemento “voo sequencial em roda”: (a) distância da fêmea (DF), (b) altura (AV) e duração (DV) do voo inicial e (c) a distância do giro (DG). As linhas brancas indicam a distância medida, as linhas pretas indicam as linhas que delimitam as distâncias para realizarmos as medidas e a seta branca indica o movimento feito pelo macho.

Para medir a distância da fêmea, medimos a distância entre duas linhas verticais, uma na parte frontal do macho no momento do pico do voo e outra no centro do corpo da fêmea (Figura 3a). Medimos o pico do voo vertical pela distância entre o

macho quando se encontra no momento mais alto do voo e o poleiro e o tempo que o indivíduo levou para chegar no ponto mais alto do voo vertical (Figura 3b). Calculamos a velocidade de giro pela divisão entre a distância entre o ponto inicial de subida do macho até a posição de pouso do mesmo macho e o tempo que o macho realizou esse movimento (Figura 3c). Em todas as medidas utilizamos como escala a medida do diâmetro do poleiro em que os machos fazem a exibição. Registramos também a ocorrência de cópulas após os *displays* assim como a identidade do macho que a realizou. Utilizamos o programa Windows Movie Maker® para editar os vídeos e capturar imagens para que fossem posteriormente analisadas no programa ImageJ®.

Medimos a duração do *display* solo a partir do momento em que foi observado que o macho o estava realizando até a cópula. Quando não foi observada a cópula, o final do *display* foi definido como o momento da saída da fêmea do poleiro ou quando não foi mais visualizado o macho. O sucesso reprodutivo dos machos foi estimado a partir do sucesso em cópulas registradas após a apresentação solitária.

Análises estatísticas

Realizamos as análises de sequência de elementos dos *displays* cooperativo e solo separadamente e determinamos a probabilidade de ocorrência de um *display* solo após um *display* cooperativo. Para determinar as probabilidades das sequências de exibições dos elementos em cada *display*, contabilizamos o total de elementos realizados e os elementos subsequentes. Consideramos que um elemento era sequência de um anterior se o intervalo entre eles fosse menor que 30 segundos. Para a probabilidade entre os *displays* cooperativo e solo, realizamos o mesmo procedimento contabilizando cada *display* e o seu *display* subsequente. Consideramos que dois *displays* eram sequenciais quando o intervalo era menor que uma hora. Analisamos a frequência de um elemento após a ocorrência de outro, construindo assim, matrizes de probabilidade de transição de primeira ordem. Essas matrizes demonstram a probabilidade de que um elemento de exibição seja seguido de outro. Consideramos somente as exibições realizadas na presença da fêmea e calculamos as probabilidades separadamente para os *displays* cooperativo e solo. Depois do cálculo, esses valores foram plotados em um diagrama para mostrar a sequência dos elementos e a probabilidade de que cada um ocorra após a exibição do anterior. Para a média de duração do elemento “voo sequencial em roda” foram

desconsideradas as exhibições solitárias e as que possuíam apenas um voo por indivíduo no poleiro. Também foi quantificada somente as exhibições que antecediam o elemento “kikiki”.

Testamos a normalidade das variáveis distância da fêmea, duração do pico, altura do pico e velocidade do giro utilizando o teste de Shapiro-Wilk. Quando os dados não eram normais, foram feitas transformações utilizando logaritmo (altura do pico, duração do pico) ou raiz quadrada (distância da fêmea). Testamos a correlação entre essas variáveis utilizando teste de correlação de Spearman.

Para testar a diferença entre os complexos (CI01, CI04, CS01, CS02) e o status (dominante e subordinado) em relação aos parâmetros dos elementos, fizemos um modelo linear misto (LMM) para cada parâmetro: distância da fêmea, duração do pico, altura do pico e velocidade do giro. Como variável preditora fixa, incluímos a identidade do complexo e o status do macho e, como fator de efeito aleatório, a identidade dos machos. Fizemos um teste pós-hoc de Tukey com correção de Bonferroni para comparar par a par os parâmetros entre os diferentes complexos. Para validar os modelos foram feitos testes de normalidade de Shapiro-Wilk dos resíduos e comparação dos gráficos dos resíduos *versus* os valores ajustados ou as variáveis preditoras.

Para comparar se a duração do *display* solo influencia a conquista da cópula fizemos dois modelos. No primeiro, analisamos se houve relação entre a ocorrência de cópula após o *display* solo e o tempo total do *display* solo. Para isso, realizamos um modelo linear misto generalizado utilizando a família binomial, incluindo a ocorrência ou não de cópula como variável resposta, a duração do *display* solo como variável preditora fixa e a identidade do poleiro como fator de efeito aleatório. No segundo modelo, utilizamos um modelo linear misto relacionando a média das durações dos *displays* solo realizados em cada dia de gravação em cada poleiro e o número total de cópulas obtidas pelo macho no mesmo dia e no mesmo poleiro. Utilizamos o logaritmo para normalizar os dados de duração do *display* solo e raiz quadrada para normalizar o número de cópulas, testando-os com teste de Shapiro-Wilk.

Todos os modelos mistos foram construídos utilizando o pacote “lme4” (Bates et al. 2011) e as comparações par a par a função “glht” no pacote “multcomp” (Hothorn et al. 2008) no programa R 3.2.1 (R Core Team, 2015). Para todos os testes realizados

nesse trabalho foi adotado o valor de significância de 0,05. Todos os valores são apresentados como média \pm desvio padrão, exceto quando mencionado.

RESULTADOS

Realizamos, aproximadamente, 733 horas de filmagens (tempo médio de gravação: 52,40 horas/poleiro, mínimo e máximo: 7,07 e 105,5 horas/poleiro, respectivamente, Tabela 1) em oito complexos, dentre os quais três apresentavam mais de um poleiro de exibição, sendo um o principal (i.e., onde há maior atividade dos indivíduos) e outros secundários, totalizando 14 poleiros (Tabela 1, Figura 1). A média de poleiros por complexo foi de $1,75 \pm 1,38$ (mínimo de um nos complexos CI02, CI04, CI05, CI06, CS02 e CS03 e máximo de cinco poleiros no CS01).

Tabela 1. Esforço de amostragem em oito complexos e quatorze poleiros de exibições de tangarás.

| Complexos e poleiros | Duração da filmagem (h) | Dias de filmagem |
|-----------------------------|--------------------------------|-------------------------|
| CI01 | | |
| LM1 | 105,55 | 31 |
| PH7 | 45,1 | 9 |
| CI03 | | |
| AG1 | 29,67 | 7 |
| AG1.1 | 19,37 | 5 |
| CI04 | | |
| BC2 | 47,90 | 10 |
| CI06 | | |
| PH4 | 7,70 | 3 |
| CS01 | | |
| LM2 | 34,17 | 11 |
| LP1 | 23,52 | 5 |
| LS2 | 77,92 | 19 |
| PH2 | 88,03 | 23 |
| PH6 | 98,98 | 22 |
| CS02 | | |
| LS1 | 102,65 | 31 |
| CS03 | | |
| PH5 | 10,82 | 5 |
| CI02 | | |
| PH3 | 42,18 | 10 |
| Total Geral | 733,56 | 194 |

De um total de oito poleiros, não foi possível capturar indivíduos em três complexos, pois a vegetação e a estrutura do relevo não possibilitaram a montagem das redes. Esse foi o caso dos poleiros AG1 e AG1.1, pertencentes ao complexo CI03, e do BC, pertencente ao complexo CI04 (Figura 1). Capturamos 95 indivíduos, sendo 17 machos com plumagem definitiva (quatro anos ou mais), 63 machos com plumagem juvenil, formativa ou pré-definitiva (menos que quatro anos de idade) e 15 fêmeas. Do total de 13 indivíduos capturados na campanha realizada em 2014, 10 foram recapturados em 2015 e dois foram recapturados novamente em 2016. Constatamos atividades nos poleiros de exibição entre 05h15 e 17h30 (Figura 4) durante os meses de setembro a fevereiro. Registramos 73 *displays* com presença de fêmea, sendo 23 cooperativos e 50 solos, e 139 ocorrem na ausência de fêmea. Apenas 29 (36,25%) dos machos marcados foram vistos em atividade nos poleiros e nenhuma fêmea marcada foi vista nos poleiros. Foram registrados 10 indivíduos anilhados em 2014 que estavam realizando algum tipo de atividade em 2015 e 15 indivíduos reavistados em 2016 no mesmo local do anilhamento. Apenas um indivíduo macho, com plumagem pré-definitiva de terceiro ano, foi capturado no poleiro LS01 e avistado em *display* no LM01, distantes entre si aproximadamente 425 metros.

O número médio de machos participantes no *display* cooperativo foi de $2,26 \pm 0,93$, sendo no mínimo 2 e no máximo 4 indivíduos (Tabela 2). Todas as cópulas ocorreram após os *displays* solo. Foram registradas nas gravações 38 cópulas sendo $3,07 \pm 5,66$ por poleiros (Tabela 3). No caso dos *displays* na ausência da audiência de fêmeas ($n = 139$), foram registrados $2,44 \pm 0,64$ indivíduos envolvidos realizando o elemento “voo sequencial em roda”. Foram observados 125 *displays cooperativos* (90%) com todos os indivíduos realizando o *display* e 14 (10%) foram observados com um ou dois indivíduos exibindo-se e um outro só assistindo. Obtivemos o máximo de quatro *displays* cooperativos consecutivos e o máximo de 15 *displays* solos em um mesmo dia de gravação.

Os machos pertencentes a um complexo participaram da maioria dos *displays* registrados nos poleiros desse mesmo complexo (Tabela 2). Em cada complexo, observamos um indivíduo que participou de todos os *displays* com fêmea (100%) em todos os poleiros, enquanto outros variaram na frequência de participação (de 29 a 100%, Tabela 2). Os *displays* solos para a fêmea foram realizados apenas por um

macho do poleiro, indicando ser este o dominante, em todas as vezes que foi observado esse tipo de exibição. O macho que participou de todas as exibições cooperativas de todos os poleiros do complexo foi o mesmo que participou das exibições solo.

Tabela 2. Lista de indivíduos avistados em *displays* na presença de fêmeas, número bruto de participação, em parênteses a frequências de participação em porcentagem e o número de poleiros em que cada macho foi avistado em *display*.

| Machos | <u>Complexos e poleiros</u> | | | | | Nº de poleiros em que realizou o <i>display</i> |
|----------------------|-----------------------------|--------|--------|--------|--------|---|
| | CI01 | | CS01 | | CS2 | |
| | LM1 | PH7 | PH2 | PH6 | LS1 | |
| D148001 ¹ | 5(100) | 3(100) | 0 | 0 | 0 | 2 |
| D148002 | 3(40) | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| D148003 | 4(60) | 1(33) | 0 | 0 | 0 | 2 |
| D148005 | 0 | 3(100) | 0 | 0 | 0 | 1 |
| D148006 | 2(40) | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| BR_AZcl ¹ | 0 | 0 | 7(100) | 3(100) | 0 | 2 |
| D148041 | 0 | 0 | 2(29) | 0 | 0 | 1 |
| LA_VDcl | 0 | 0 | 7(100) | 2(70) | 0 | 2 |
| BR_VDcl | 0 | 0 | 0 | 0 | 2(67) | 1 |
| D151210 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2(67) | 1 |
| D151218 ¹ | 0 | 0 | 0 | 0 | 3(100) | 1 |

¹Machos encontrados em todos os *displays* do complexo.

Tabela 3. Resumo das características dos complexos e poleiros quanto à duração de gravação (horas), número de registros de *displays* na presença e na ausência de fêmeas e número de cópulas.

| Dado | <u>Complexos e poleiros</u> | | | | | | | | | | | | | | | |
|---------------------------------------|-----------------------------|-------------|------------|-------------|------------|------------|--------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|-------------|------------|
| | <u>LM1</u> | <u>CI01</u> | <u>PH7</u> | <u>CI02</u> | <u>PH3</u> | <u>AG1</u> | <u>AG1.1</u> | <u>BC2</u> | <u>PH4</u> | <u>LM2</u> | <u>PH2</u> | <u>PH6</u> | <u>LS2</u> | <u>LP1</u> | <u>CS02</u> | <u>LS1</u> |
| Duração (h) | 105,55 | 45,1 | 42,18 | 29,67 | 19,37 | 47,9 | 7,7 | 34,17 | 88,03 | 98,98 | 77,95 | 23,52 | 102,65 | | | |
| <i>Displays</i> cooperativo com fêmea | 5 | 3 | 0 | 0 | 0 | 6 | 0 | 0 | 7 | 3 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 3 |
| <i>Displays</i> cooperativo sem fêmea | 26 | 1 | 7 | 0 | 0 | 9 | 0 | 12 | 8 | 4 | 1 | 0 | 21 | 0 | 0 | 21 |
| <i>Displays</i> solo com fêmea | 8 | 11 | 4 | 0 | 0 | 7 | 0 | 0 | 19 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Cópulas | 7 | 6 | 4 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | 16 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

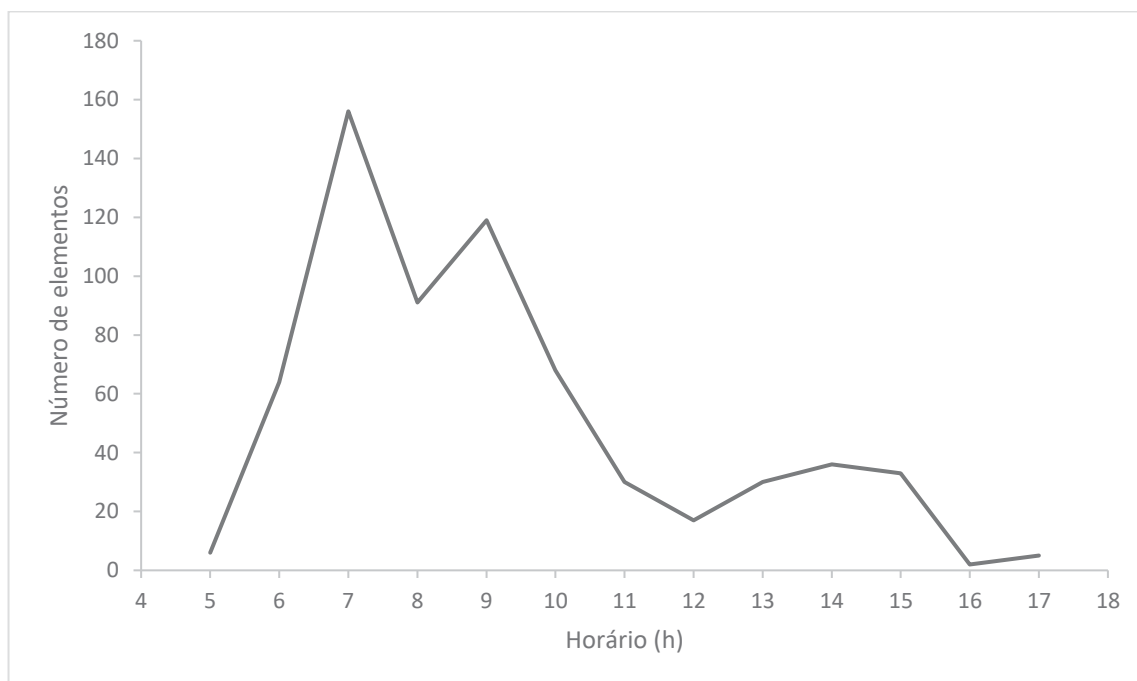


Figura 4: Número de elementos de *display* exibidos por machos *Chiroxiphia caudata* nos poleiros ao longo do dia.

Caracterização dos elementos do *display*

Registramos 1172 exibições de dez elementos de *display* desempenhados por machos e fêmeas. Os machos realizaram nove destes elementos (Figuras 5, 6 e 7) e as fêmeas apenas um (Figura 8), descritos abaixo. Os elementos podem ser simples, envolver apenas um movimento do corpo de curta duração, com até 1 s de duração, ou mais complexos e longos, com até 401 s de duração (Tabela 4). Na ausência de fêmeas, média de duração dos *displays* cooperativos foi de $31,01 \pm 24,56$ segundos (Tabela 5).

Tabela 4. Duração, em segundos, dos *displays* (cooperativo e solo) e seus respectivos elementos na presença da fêmea. As colunas indicam o nome de cada *display* ou elemento, suas médias e desvio padrão, mínimo e máximo valores encontrados e o número de amostras (N).

| Elemento | Média±DP | Mínimo | Máximo | N |
|------------------------|-----------------|---------------|---------------|----------|
| Cooperativo | 165,64±122,13 | 32 | 411 | 23 |
| Voo sequencial em roda | 144,29±115,88 | 26 | 401 | 23 |
| Kikiki | 2,44±0,58 | 1 | 3 | 23 |
| Batida rápida de asas | 7,90±2,90 | 3 | 13 | 20 |
| Reverência | 11,68±3,35 | 3 | 20 | 22 |
| Limpando o bico | 7,92±13,94 | 1 | 66 | 36 |
| Vibração de cauda | 9,00±0,00 | 9 | 9 | 1 |
| Solo | 223,54±165,18 | 17 | 522 | 50 |
| Cabeça cima-baixo | 4,36±3,33 | 1 | 17 | 42 |
| Voo borboleta | 120,23±84,12 | 11 | 261 | 54 |
| Reverência pré-cópula | 1,03±0,16 | 1 | 2 | 32 |
| De fêmea | 57,19±55,98 | 3 | 185 | 48 |

Tabela 5. Duração, em segundos, dos *displays* cooperativo e seus respectivos elementos sem a presença da fêmea. As colunas indicam o nome de cada *display* ou elemento, suas médias e desvio padrão, mínimo e máximo valores encontrados e o número de amostras (N).

| Elemento | Média±DP | Mínimo | Máximo | N |
|------------------------|-----------------|---------------|---------------|----------|
| Cooperativo | 31,01±24,56 | 2 | 91 | 139 |
| Voo sequencial em roda | 19,64±15,84 | 2 | 83 | 130 |
| Kikiki | 2,22±0,92 | 1 | 5 | 92 |
| Batida rápida de asas | 5,79±2,26 | 2 | 12 | 60 |
| Reverência | 6,93±2,48 | 3 | 15 | 22 |
| Limpando o bico | 6,00±8,85 | 1 | 63 | 110 |
| Vibração de cauda | 40,00±32,51 | 8 | 85 | 5 |

“Voos sequenciais em roda” (n=357, Figura 5a): são exibições em voo de longa duração (Tabela 4) nas quais o macho bate as asas pairando em frente à fêmea, inclinando o corpo e a cabeça para baixo e depois retornando para o poleiro, geralmente, ao final de uma fila onde os outros machos estão pousados, dando assim o lugar para o macho consecutivo. O deslocamento completo, desde que ele sai do poleiro até sua chegada, se assemelha a um círculo (ou roda) o que dá o nome ao elemento. Os movimentos vão ficando mais rápidos à medida em que se aproximam do final da exibição do elemento. Em certo momento ao invés de fazer o movimento voltado para a fêmea, um dos machos faz o elemento “kikiki”.

“Kikiki” (n=164, Figura 5b): são os voos pairados de curta duração (Tabela 4), desta vez, de frente para os machos subordinados e associado a uma forte vocalização que dá o nome ao elemento. São produzidos após o “voo sequencial em roda” e pelo mesmo macho em cada complexo. Esse elemento resulta na finalização do elemento “voo sequencial em roda” e divide os machos na realização de dois elementos, a “vibrações rápidas de asa” e a “reverência”.

“Vibrações rápidas de asa” (n=112, Figura 5c): realizadas apenas por um dos machos do complexo. Sua duração é de alguns segundos (Tabela 4) e ocorre após o elemento “kikiki”. O macho permanece batendo as asas rapidamente, de costa para a fêmea, enquanto empoleirado em um galho mais alto do que o poleiro de exibição. É o último elemento do *display* cooperativo.

“Reverência” (n=83, Figura 5d): é exibida por alguns machos enquanto um outro macho realiza o “kikiki” e, posteriormente, as “vibrações rápidas de asa”. O nome é devido ao movimento se assemelhar a uma reverência, pois abaixam a cabeça e elevam a cauda enquanto empoleirados e pode durar alguns segundos (Tabela 4). Junto ao elemento “vibrações rápidas de asa” formam os últimos elementos do *display* cooperativo.

“Vibrações de cauda” (n=5, Figura 6a): são consecutivos movimentos das penas da cauda no sentido longitudinal do corpo. O comportamento ocorre antes do “voo sequencial em roda” e enquanto os indivíduos estão pousados no poleiro se movimentando de um lado para o outro e batendo levemente as asas.

“Limpeza do bico” (n=149, Figura 6b): são comportamentos caracterizados por rasparem o bico no galho de maneira rápida (Tabela 4), aparentando limpar o bico. São produzidos, geralmente, quando há interação entre indivíduos no poleiro de exibição e anterior ao elemento “voo sequencial em roda”.

“Cabeça cima-baixo” (n=92, Figura 7a): parte do *display* solo, é um elemento em que o macho se exhibe solitariamente para a fêmea fazendo movimentos rápidos de subida de cabeça no poleiro de exibição. Pode ser realizado antes ou depois do elemento “voo borboleta”.

“Voo borboleta” (n=86, Figura 7b): ocorrem durante o *display* solo e podem durar um grande intervalo de tempo (Tabela 4). O macho faz voos curtos e lentos entre o poleiro de exibição e outros poleiros próximos e as batidas de asas se assemelham aos de borboletas em voo.

“Reverencia pré-cópula” (n=72, Figura 7c): é uma exibição rápida (Tabela 4) em que o macho, em meio ao *display* solo, se inclina do lado da fêmea, virado em direção contrária, para posteriormente adquirir a postura de cópula. Muito associado com o “voo borboleta”.

“Vai-e-vem” (n=48, Figura 8): é o *display* realizado por fêmeas, caracterizado por vibrações das asas e deslocamentos laterais no poleiro de exibição dos machos. A fêmea realiza o *display* em meio ao *display* solo do macho.

Os elementos são produzidos, geralmente, em sequência e durante os dois tipos de *display*, cooperativo e solo. Durante o *display* cooperativo (Figuras 5 e 6), os elementos exibidos foram “voo sequencial em roda”, “kikiki”, “vibrações rápidas de asa”, “reverência”, “limpeza de bico” e “vibração de cauda”. Durante o *display* solo (Figura 7), foram exibidos os elementos “cabeça cima-baixo”, “voo borboleta” e “reverencia pré-cópula”. Dentre todos os elementos, observamos que apenas um mesmo macho realizava o “kikiki”, “vibração rápida de asas” (*display* cooperativo), o *display* solo e, portanto, também a cópula.



Figura 5. *Display* cooperativo. (a) Voos sequenciais em roda, (b) kikiki, (c) vibrações rápidas de asa e (d) reverência. As flechas vermelhas indicam a direção do movimento enquanto as linhas vermelhas indicam batidas de asas.

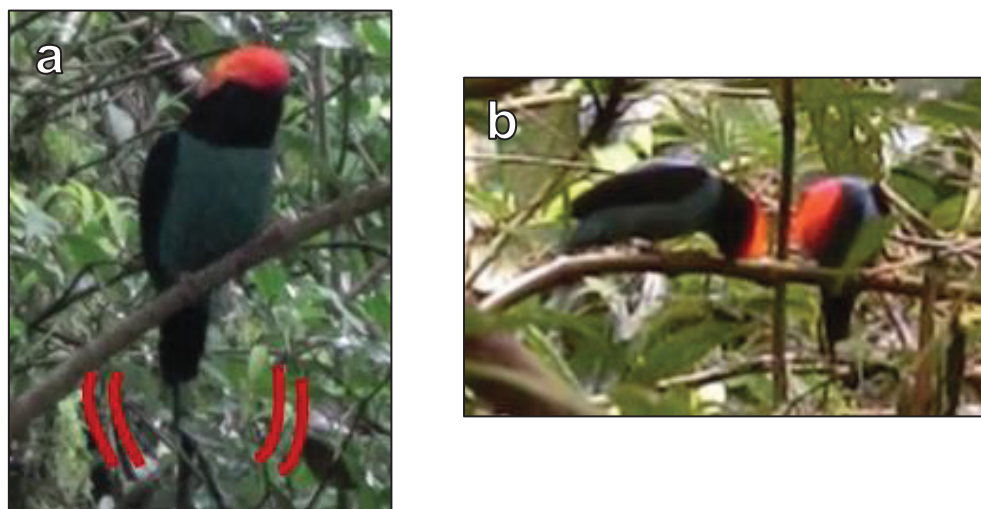


Figura 6. Continuação dos elementos produzidos no *display* cooperativo. (a) Vibração de cauda e (b) limpeza do bico. As linhas vermelhas indicam movimento da cauda.



Figura 7. *Display* solo. (a) Cabeça cima-baixo, (b) borboleta e (c) reverência pré-cópula. As flechas vermelhas indicam a direção do movimento enquanto as linhas vermelhas indicam batidas de asas.



Figura 8. *Display* de fêmea. As flechas vermelhas indicam que a fêmea pode se locomover nas direções mostradas e as linhas mostram que ela bate as asas quanto se locomove.

Sequência de exibição dos elementos do *display*

Antes do *display* cooperativo, os machos demonstram uma excitação emitindo algumas vocalizações em volta do poleiro onde serão realizados os *displays*, muitas vezes seguidos dos elementos “limpeza de bico”. Na presença da fêmea, dois a quatro machos começam a realizar os “voos sequenciais em roda” sequencialmente e organizados, intercalados com “limpeza de bico”. O elemento “voo sequencial em roda” pode seguir em duas vias simultâneas, dependendo do macho sendo analisado (Figura 9). Uma das vias, sempre exibida pelo provável dominante, é seguida pelo elemento “kikiki”, pela “vibração rápida de asas” e depois retomando ao “voo sequencial em roda” ou realizando o elemento “limpeza de bico” (Figura 9). Indivíduos dominantes realizam a sequência “vibração rápida de asas” seguida de “kikiki” em maior probabilidade. Quando não realizavam essa sequência (6%), foi observado que o macho saía do quadro da câmera ao invés de realizar outro elemento. Em uma segunda via, sempre exibida por indivíduos subordinados, o elemento “reverência” é seguido pelo “voo sequencial em roda” ao invés de realizar o elemento “limpeza de bico”, na maioria dos eventos (Figura 9). Foi constatado, após o último elemento do *display* cooperativo (“vibrações rápidas de asas”), em 24% das vezes, o *display* solo.

O *display* solo se inicia com o elemento “voo borboleta”, seguido do elemento “cabeça cima-baixo” com maior probabilidade do que repetindo o “voo borboleta” (Figura 10). Após o elemento “cabeça cima-baixo”, na maioria das vezes é realizado

o elemento “voo borboleta” ao invés do “reverência pré-cópula” (Figura 10). Após o elemento “reverência pré-cópula” é realizada a cópula em 92% das vezes e, caso não ocorra a cópula o macho volta a realizar o “voo borboleta” (Figura 10). O elemento “reverência pré-cópula” foi precedido em 94% das vezes pelo “voo borboleta”, mas quando consideramos todos os elementos realizados após o “voo borboleta” somente em metade dos eventos, aproximadamente, foi realizado o elemento “reverência pré-cópula” (Figura 10). Junto ao *display* solo do macho, a fêmea realiza o *display* de “vai-e-vem” demonstrando excitação batendo rapidamente suas asas e se movimentando pelo poleiro em 96% das exibições.

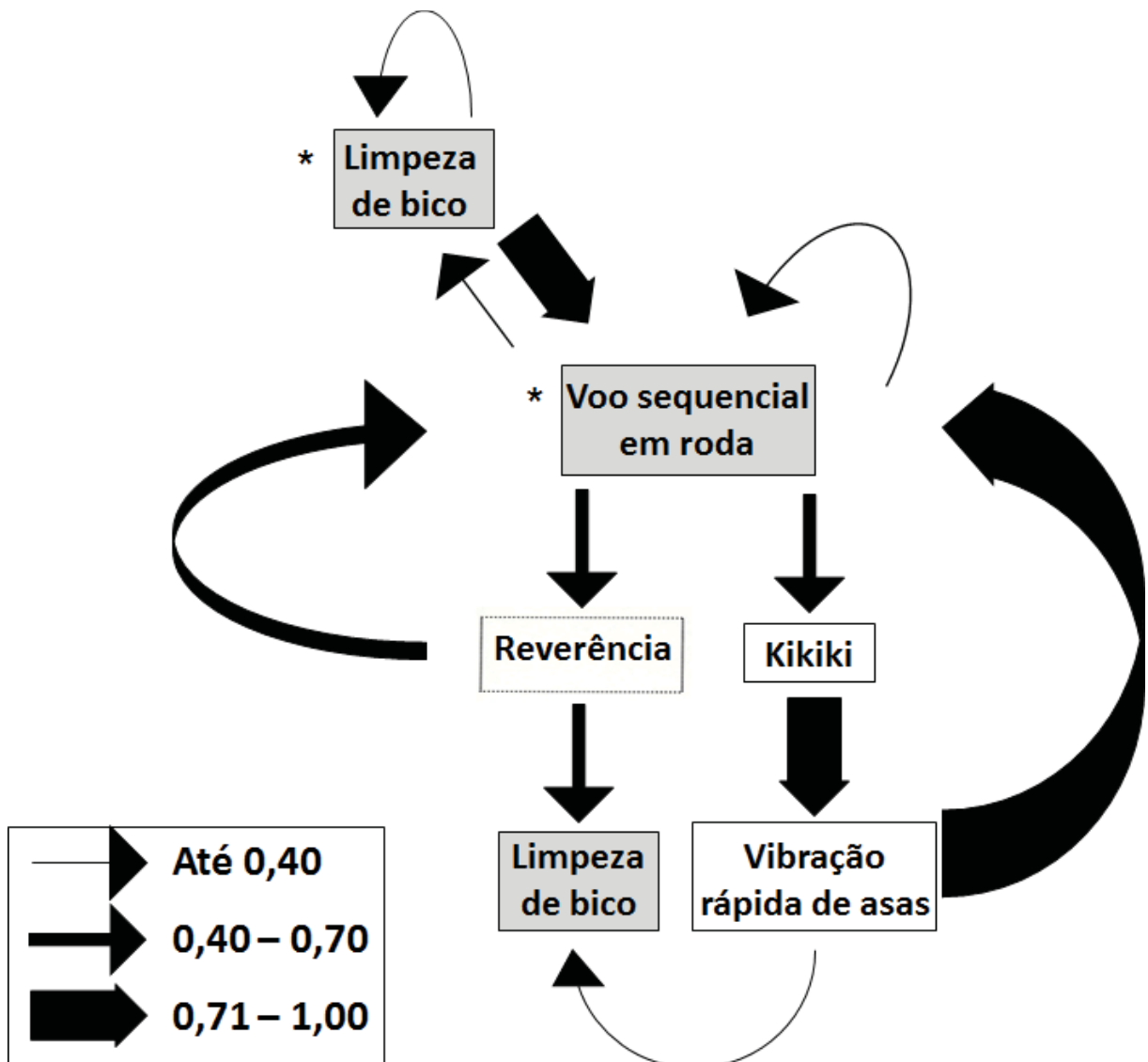


Figura 9. Diagrama esquemático da sequência de exibição de *Chiroxiphia caudata* nos *displays* cooperativos com 187 transições entre elementos. As setas indicam a participação de dominantes e subordinados nos elementos e em sua transição. Os retângulos fechados e sem preenchimento indicam os elementos realizados pelos machos dominantes, o retângulo pontilhado sem preenchimento indica o elemento

realizado somente pelos machos subordinados e o retângulo fechado com preenchimento indicam os elementos que possuem a participação dos machos dominante e subordinados. A espessura das setas indica a probabilidade de ocorrência do evento. Asteriscos indicam onde se inicia as exibições cooperativas.

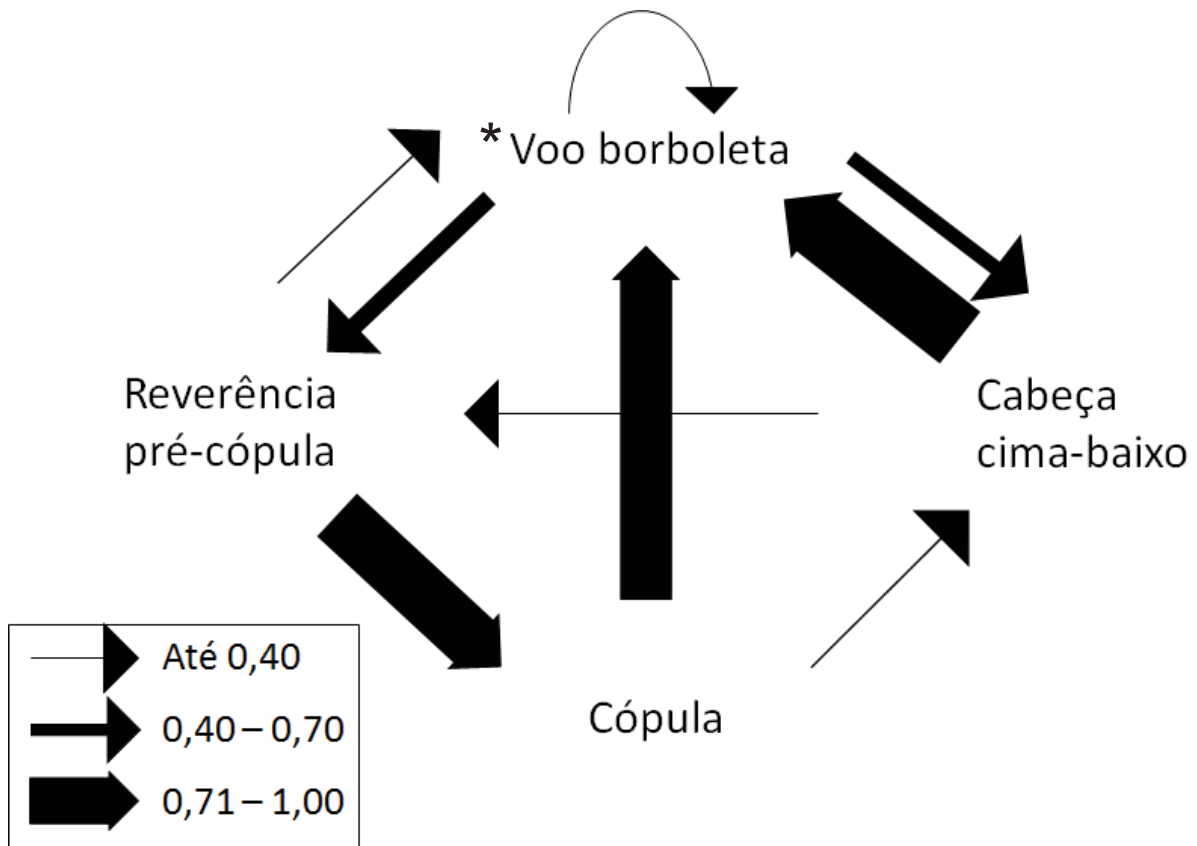


Figura 10: Diagrama esquemático da sequência de exibição de *Chiroxiphia caudata* nos displays solo com 186 transições entre elementos. As setas indicam o caminho em que os machos dominantes fazem a exibição e sua espessura indica a probabilidade de ocorrência do evento. Asteriscos indicam onde se inicia a exibição solo.

Parâmetros do display e diferenças entre complexos e status dos indivíduos

Os machos realizam suas exibições cooperativas a uma distância de $64,01 \pm 36,06$ mm das fêmeas, saltando por $0,12 \pm 0,03$ s a uma altura de $140,35 \pm 34,87$ mm, atingindo uma velocidade de pico de $1222,45 \pm 471,43$ mm/s. Considerando o movimento completo do elemento “voo sequencial em roda”, os indivíduos percorrem uma distância de $142,24 \pm 54,37$ mm, durante $0,80 \pm 0,12$ s, atingindo uma velocidade de giro de $177,021 \pm 62,03$ mm/s (Tabela 6).

Tabela 6. Médias e desvio padrão dos parâmetros do *display* de acordo com o status do indivíduo (dominante ou subordinado).

| Parâmetro | Dominantes | Subordinados | Total |
|---------------------------|-------------------|---------------------|------------------|
| Distância da fêmea (mm) | 59,73 ± 31,33 | 65,64 ± 37,74 | 64,01 ± 36,06 |
| Duração do pico (s) | 0,10 ± 0,02 | 0,13 ± 0,03 | 0,12 ± 0,03 |
| Altura do pico (mm) | 130,17 ± 30,56 | 144,21 ± 35,78 | 140,35 ± 34,87 |
| Velocidade do pico (mm/s) | 1328,88 ± 477,08 | 1182,07 ± 456,67 | 1222,45 ± 471,43 |
| Duração do giro (s) | 0,74 ± 0,10 | 0,82 ± 0,12 | 0,80 ± 0,12 |
| Distância do giro (mm) | 129,45 ± 50,39 | 147,09 ± 55,31 | 142,24 ± 54,37 |
| Velocidade do giro (mm/s) | 173,07 ± 65,62 | 178,52 ± 60,93 | 177,021 ± 62,03 |

A distância da fêmea (Figura 11), altura do pico (Figura 12) e velocidade do giro (Figura 13) diferiram entre os complexos, no entanto, a duração do pico não diferiu (Tabela 7). Os complexos CI01, CI04 e CS01 diferiram entre si em relação à distância da fêmea, porém o complexo CS02 não diferiu do CI01 nem do CI04 (Figura 11). O complexo que possuiu maiores valores de distância da fêmea foi o CS01 (109,17 ± 38,60 mm) seguidos pelo CI04 (67,69 ± 12,12 mm), CS02 (51,13 ± 22,07 mm) e o que possuiu menores foi o CI01 (42,63 ± 21,63 mm). Os complexos CI01, CI04 e CS01 diferiram entre si em relação à altura do pico, porém CS02 não diferiu de CI01 e CS01 (Figura 12). O complexo CS01 (165,66 ± 35,51 mm) possuiu os maiores valores seguidos pelo CS02 (158,95 ± 18,45 mm), CI01 (132,40 ± 28,40 mm) e o CI04 (100,35 ± 15,28 mm) possuiu os menores valores. Os complexos CI01, CI04 e CS02 diferiram entre si em relação à velocidade com que o macho faz o percurso de saída até a chegada do poleiro (velocidade de giro) e o complexo CS01 diferiu apenas de CI04 (Figura 13). O complexo CI01 (210,67 ± 52,49 mm) possui os maiores valores dentre os poleiros comparados, seguido dos complexos CS01 (188,01 ± 75,39 mm) e CS02 (161,96 ± 26,67 mm), enquanto que o CI04 possui o menor (110,16 ± 28,38 mm) (Figura 13).

Tabela 7. Resultados dos modelos lineares mistos dos parâmetros do *display* (DFEMEA = distância da fêmea, HPICO = altura do pico, DPICO = duração do pico, VGIRO = velocidade do giro) em relação ao complexo e o status do indivíduo (dominante e subordinado), incluindo a identidade do indivíduo como efeito aleatório. Em negrito os valores de p que foram menores que 0,05 (valor de significância).

| Variável resposta | Variável preditora | Estimativa (Erro padrão) | χ^2 | gl | P |
|---------------------|--------------------------|--------------------------|----------|----|------------------|
| DFEMEA (n = 120) | Intercepto | -0,91(0,26) | | | |
| | Complexo ¹ | | 59,96 | 3 | <0,001 |
| | CI04 | 0,86(0,27) | | | |
| | CS01 | 2,05(0,27) | | | |
| | CS02 | 0,34(0,29) | | | |
| | Status | | 2,17 | 1 | 0,089 |
| HPICO (n = 120) | Intercepto | -0,59(0,32) | | | |
| | Complexo ¹ | | 51,29 | 3 | <0,001 |
| | CI04 | -1,09(0,31) | | | |
| | CS01 | 1,0729(0,3246) | | | |
| | CS02 | 0,8529(0,3607) | | | |
| | Status | | 3,03 | 1 | 0,082 |
| DPICO (n = 120) | Intercepto | -0,65(0,39) | | | |
| | Complexo ¹ | | 0,88 | 3 | 0,831 |
| | CI04 | 0,23(0,40) | | | |
| | CS01 | -0,15(0,41) | | | |
| | CS02 | 0,13(0,45) | | | |
| | Status | | 5,01 | 1 | 0,025 |
| VGIRO (n = 120) | Intercepto | 0,54(0,21) | | | |
| | Complexo ¹ | | 46,73 | 3 | <0,001 |
| | CI04 | -1,62(0,24) | | | |
| | CS01 | -0,36(0,23) | | | |
| | CS02 | -0,79(0,24) | | | |
| | Status | | 0,0001 | 1 | 0,992 |
| | Subordinado ² | -0,002(0,20) | | | |

¹CI04, CS01, CS02 e CI01. As estimativas são relativas ao complexo CI01.

²Dominante e Subordinado. As estimativas são relativas ao status dominante.

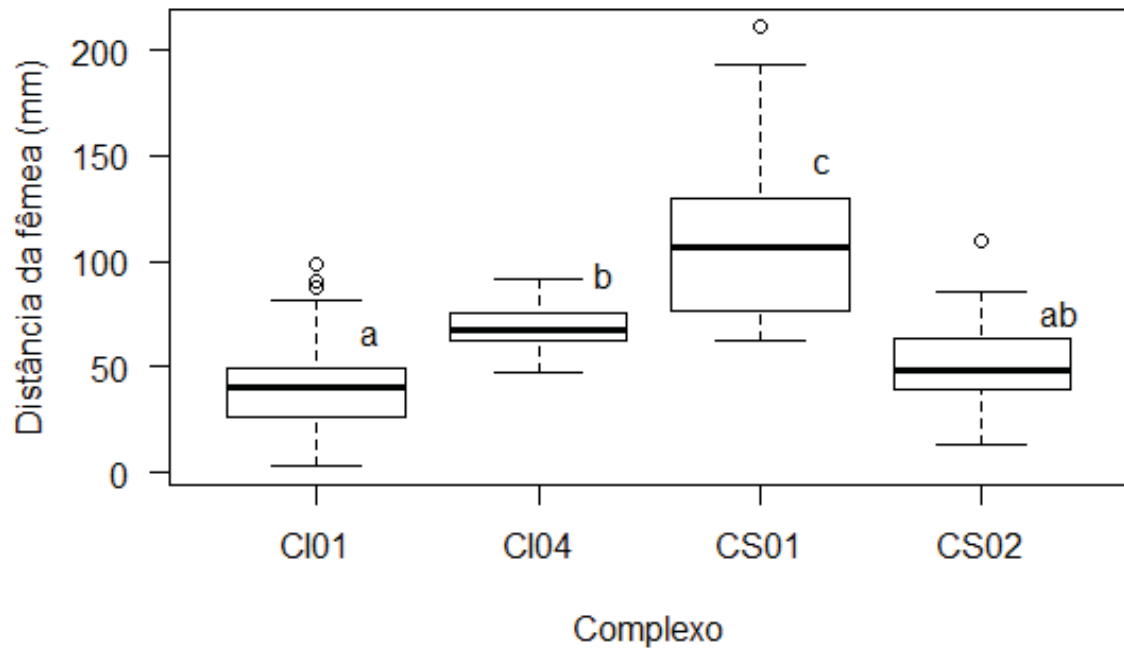


Figura 11. Diferença da distância do macho em relação à fêmea nos diferentes complexos. As letras "a", "b" e "c" foram usadas para indicar diferenças entre as medidas. Letras iguais indicam que as amostras não diferem entre si e letras diferentes indicam que diferem.

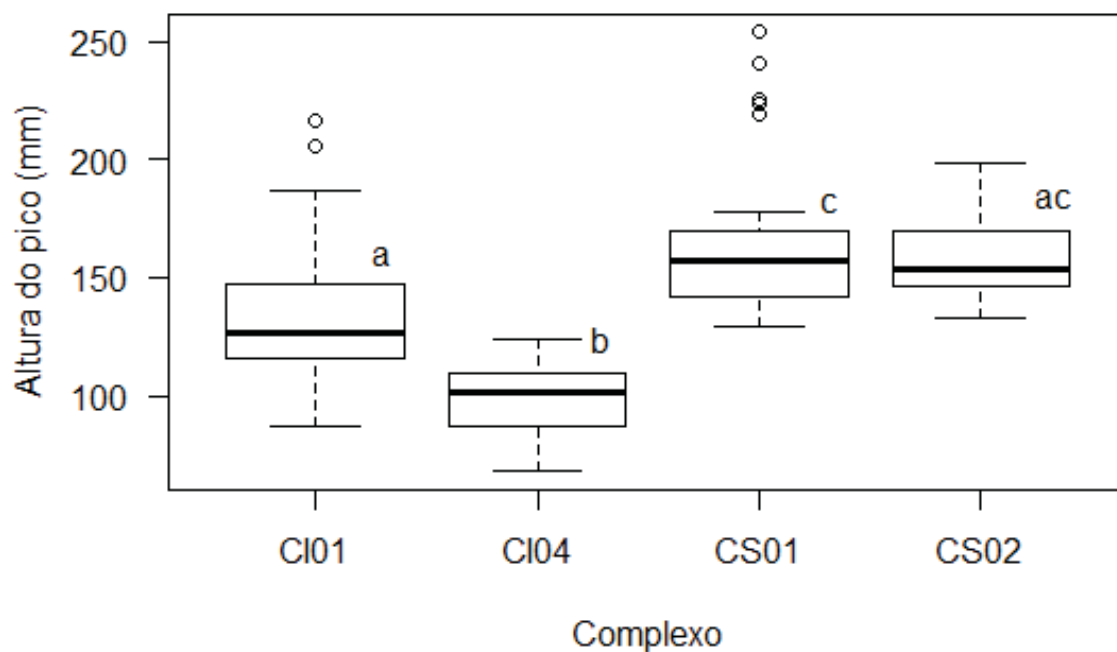


Figura 12. Diferença da altura do macho no ponto mais alto do salto nos diferentes complexos. As letras "a", "b" e "c" foram usadas para indicar diferença entre as medidas. Letras iguais indicam que as amostras não diferem entre si e letras diferentes indicam que diferem.

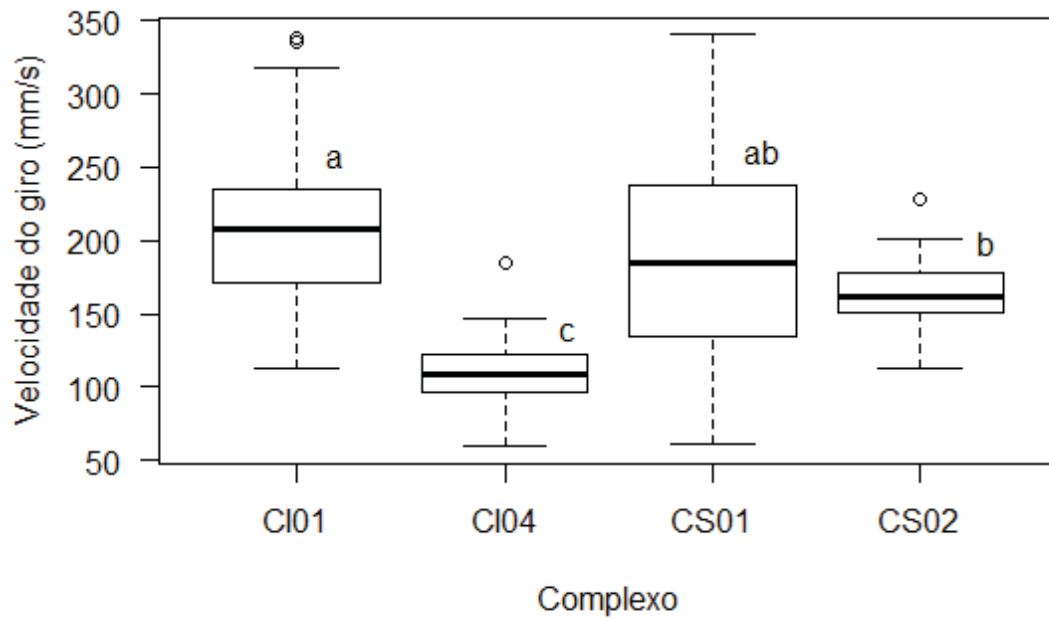


Figura 13. Diferença da velocidade de giro do macho, considerando o momento em que ele sai do poleiro até o momento em que ele pousa, nos diferentes complexos. As letras "a", "b" e "c" foram usadas para indicar diferença entre as medidas. Letras iguais indicam que as amostras não diferem entre si e letras diferentes indicam que diferem.

Dentre todos os parâmetros analisados, somente a duração do pico diferiu entre machos de diferentes status (Figura 14, Tabela 7). Machos subordinados realizaram voos mais longos do que os machos dominantes (Figura 14).

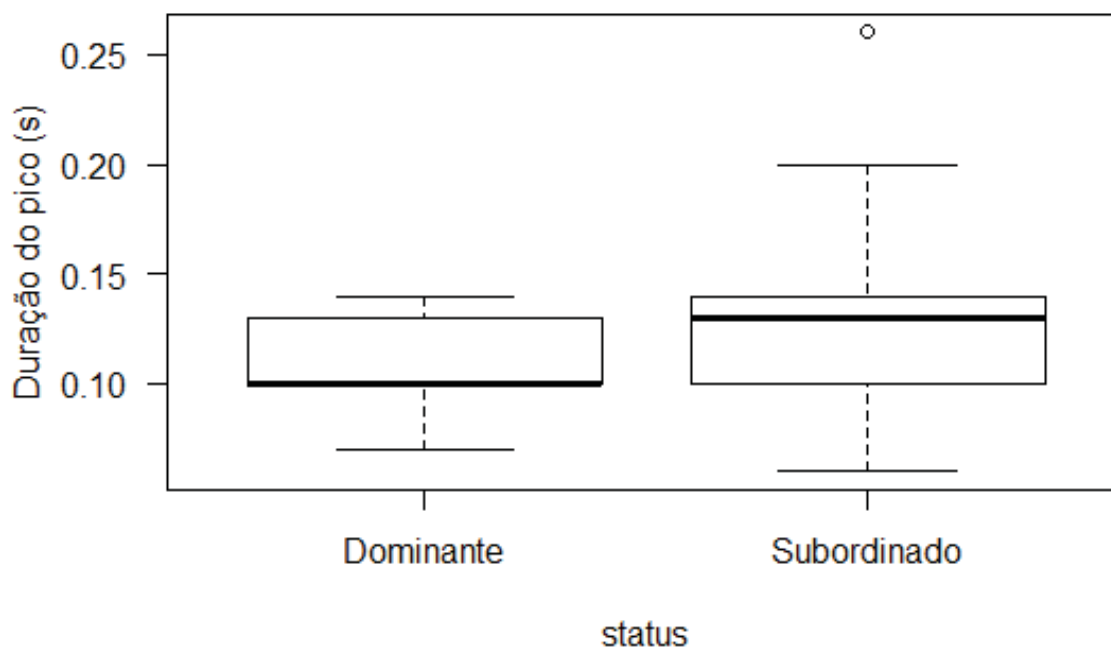


Figura 14. Diferença da duração de subida do macho até o pico em relação ao seu status dominante (n = 33 observações) e subordinado (n = 87 observações).

Nosso trabalho mostrou que não houve relação entre as medidas de cópula (i.e., número de cópulas ou probabilidade de ocorrência) e a duração do *display* solo. A duração do *display* solo não interfere no número de cópulas adquiridas pelo macho dominante ($X^2=2,47$; $gl=1$; $p=0,12$) e nem na conquista ou não da cópula ($X^2=0,32$; $gl=1$; $p=0,55$).

DISCUSSÃO

O presente estudo é o único trabalho que apresenta detalhadamente a descrição dos elementos visuais que compõem os displays exibidos pelos tangarás e a sequência em que são exibidos, desde Foster (1981). Utilizando filmagens, pudemos analisar com detalhes os movimentos realizados e com isso descrever com maior precisão o comportamento de corte da espécie. Encontramos significativas diferenças nos displays entre complexos de poleiros, compostos por grupos de machos distintos, e entre indivíduos de diferentes status (dominante ou subordinado). Porém, considerando todos os machos que executaram solos, não encontramos relação entre a duração do display solo, que precede a cópula, e o sucesso em conquista das fêmeas.

Machos de tangará mantêm a maioria dos seus poleiros de exibição ao longo dos anos. Com as capturas em três anos e filmagens dos machos em dois anos consecutivos constatamos que os machos, tanto os dominantes quanto os subordinados, de modo geral, costumam utilizar os mesmos poleiros ou poleiros novos na mesma área com o passar dos anos, como ocorre em *C. lanceolata* (DuVal, 2007a). Tal comportamento pode ser vantajoso para machos de tangarás, pois é possível que defendam seu território (que inclui todo o complexo de poleiros, DuVal, 2007) durante a estação reprodutiva e não-reprodutiva. Em *C. lanceolata*, de fato, as fêmeas observam exibições durante todo o ano (DuVal, 2007a), o que pode influenciar sua decisão na escolha por parceiros. Um motivo para a permanência tanto de machos dominantes quanto de subordinados no mesmo local pode estar relacionado à importância da interação social entre os indivíduos. Provavelmente, associações entre machos de maior duração podem facilitar a coordenação do *display* e isso interferir na conquista da cópula (DuVal, 2007b). Por exemplo, em *C. lanceolata*, cujos machos realizam *displays* em duplas, existe uma relação forte entre os indivíduos que compõem os pares, pois aparentemente não realizam o *display* cooperativo para fêmea com outros machos que não seus próprios pares (DuVal, 2007b).

A exibição cooperativa em tangará não apresenta um número fixo de machos, um padrão interessante por ser único no gênero. Nosso trabalho mostrou que dois a quatro machos fazem o *display* cooperativo para a fêmea, número diferente do encontrado por outros trabalhos (dois a seis – Foster, 1981; Sick, 2001). Em *C. pareola* (Snow, 1963), *C. linearis* (Lukianchuk & Doucet, 2014a) e *C. lanceolata* (DuVal,

2007a) o número de indivíduos realizando essa exibição é sempre o mesmo (dois indivíduos). Apesar do alto número de indivíduos realizando o *display*, em alguns momentos foram observadas exibições por um único macho no poleiro, geralmente jovens. Essa pode ser uma prática de aprendizado, uma vez que foram observados machos assumindo posição de fêmea como plateia para *displays* cooperativos. Para *C. lanceolata*, foi observado que machos realizavam *displays* completamente solitários, indicando também que está é uma maneira importante de desenvolver habilidades motoras do *display* (DuVal, 2007a).

Encontramos uma diferença entre a quantidade de *displays* observados na presença e na ausência da fêmea. Machos tendem a interagir mais com outros machos do que com fêmeas. A razão pode ser a disputa por dominância ou conquista de um local de exibição. Foi sugerido que em espécies com *displays* cooperativos, como o *C. linearis*, a interação macho-macho, pode atuar como uma disputa por territórios (Foster, 1977), assim como também em outras espécies da família (e.g. *Manacus manacus*, Shorey, 2002). A disputa por territórios, junto com outras características do macho, como condição corporal, mostra sua qualidade, podendo influenciar a escolha da fêmea e, assim, seu sucesso reprodutivo (Höglund et al., 1997).

Alguns machos são mais frequentemente avistados em *display* no poleiro do que outros. Machos que participam do maior número de *displays* são os mesmos, e os únicos, que realizam o *display* solo. Esse fato se dá provavelmente para manutenção do status de dominância e conquista de cópula. Portanto, o indivíduo que foi observado em todas as exibições, inclusive no *display* solo, e que conquistou a cópula pode ser considerado o dominante.

Obtivemos diferentes taxas de reavistamento e recaptura entre os sexos. Machos possuem uma taxa maior de recapturas e são observados com maior frequência nas redondezas dos poleiros que fêmeas. Isso ocorre devido à diferença no tamanho da área de vida entre os sexos. Fêmeas possuem uma maior área de vida, pois visitam vários poleiros para a visualização de exibições, enquanto os machos permanecem em uma mesma área defendendo-a e exibindo-se para diversas fêmeas (Théry, 1992; Hansbauer et al., 2008).

Em relação à variação temporal das exibições, os *displays* de tangará ocorrem na área de estudo entre setembro e fevereiro e ao longo do dia com horário de atividade entre as 05h15 até 17h30 sendo o pico por volta das 07h00. O horário de

atividade pode ser influenciado pelas condições climáticas do local de estudo, pois a atividade tende a diminuir em horários de maior temperatura. A atividade no poleiro é influenciada pela hora do dia em *C. caudata*, assim como relatada para *Machaeropterus deliciosus* (Bostwinck, 2000) e *M. manacus* (Shorey, 2002), mas difere de *C. lanceolata* (DuVal, 2007a), que possui atividade durante todo o período do dia.

Caracterização dos elementos do *display*

Antes da exibição do *display*, os machos realizam um coro, em que vocalizam inquietamente em poleiros próximos àquele onde ocorrem as exibições (Schaedler, 2016). O coro é interrompido quando a fêmea se aproxima e é seguido pelo *display* cooperativo (Schaedler, 2016). A exibição de corte para a fêmea pode ser dividida em dois momentos (Foster, 1981). No primeiro, ocorre um *display* cooperativo produzido pelos machos dominante e subordinados do complexo. Os machos se encontram no poleiro e realizam movimentos sincronizados e consecutivos, podendo produzir até quatro exibições completas do “voo sequencial em roda” até a “vibração rápida de asas”. Já no segundo, o macho dominante produz uma exibição solo para a fêmea, finalizando ou não com a cópula. Em um conjunto de exibições solo de um mesmo dia e em um mesmo poleiro, o macho pode chegar a realizar até 15 *displays* solo. Este alto número de repetições do *display* aumenta sua chance de fecundação, pois pode atingir até 15 cópulas em um mesmo dia com uma mesma fêmea. A divisão em *display* cooperativo e solo também é encontrada no *display* de seus congêneres (DuVal, 2007a; Lukianchuk & Doucet, 2014a).

Caracterizamos nove elementos de *display* realizados pelos machos, sendo seis associados aos *displays* cooperativos e três aos *displays* solo e um elemento produzido pela fêmea. Outras espécies apresentam número semelhante de elementos ou até maiores (11 em *C. lanceolata*, DuVal, 2007a; 16 em *C. linearis*, Lukianchuk & Doucet, 2014a). Alguns dos elementos são comuns ao gênero *Chiroxiphia* como “voos sequências em roda”, “kikiki”, “reverência”, “limpando o bico”, “vai-e-vem”, “voo borboleta” e “reverência pré-cópula” (Snow, 1971; DuVal, 2007a; Lukianchuk & Doucet, 2014a). O elemento único do *C. caudata* é o “cabeça cima-baixo” que é realizado durante o *display* solo. Também encontramos um elemento realizado pela fêmea, exibido no momento em que o macho dominante realiza o elemento “voo

borboleta”. Fêmeas de algumas espécies de aves que possuem rituais de corte complexos, como em Pipridae (DuVal, 2007a) ou em Ptilonorhynchidae (Patricelli et al., 2002), podem se mostrar receptiva ao macho se juntando ao *display*.

Não foi possível obter um número maior de observações do elemento “vibração de cauda”. Esse elemento não é facilmente visto com câmeras que filmam em velocidade de 30 quadros por segundo, sendo necessário câmeras de alta velocidade (acima de 120 quadros por segundo). Além desse elemento, o “kikiki” também é dificilmente captado se não em filmagens acima de 120 fps. Neste elemento, o macho produz um som mecânico com a batida das asas enquanto vocaliza (Schaedler, 2016). O movimento que é realizado para a produção desse som mecânico só pode ser observado com câmeras de alta velocidade, assim como certos movimentos de outras espécies de Pipridae, como no gênero *Manacus* e *Pipra* (Bostwick & Prum, 2003), mais especificamente em *M. manacus* (Fusani et al., 2007) e em *C. linearis* (Lukianchuk & Doucet, 2014a). Sendo assim, são necessárias filmagens com equipamentos adequados para que alguns tipos de movimentos possam ser estudados de maneira mais detalhada.

Encontramos um alto grau de transições estereotipadas no *display* de corte de *C. caudata*, sendo comum nesse tipo de comportamento (Tinbergen, 1952). A variação de elementos realizados é baixa, tais como suas transições podem ser previsíveis, assim como no gênero *Chiroxiphia* (DuVal, 2007a; Lukianchuk & Doucet, 2014a). Tal previsibilidade pode ser uma característica favorecida pela seleção sexual, por fornecer informação ao observador (Zahavi, 1980) e pode ter influenciado a evolução do comportamento de corte nesta espécie. *Displays* multimodais, que envolvem exibições em voo e vocalização como esses produzidos pelos tangarás, podem transmitir diferentes tipos de informações sobre a qualidade do macho para as fêmeas (Møller & Pomiankowski, 1993). A exibição de um *display* mais consistente e mais estereotipado pode refletir mais habilidade dos machos nas exibições e, conseqüentemente, serem mais atrativos para as fêmeas (Coccon et al., 2012), já que movimentos estereotipados são comuns em comportamento de corte (Tinbergen, 1952). A importância da consistência na sequência de *displays* é exemplificada por um experimento de alteração na estrutura das áreas de exibição de *M. vitellinus*. Após a manipulação, o elemento final de exibição pré-copulatório não pôde ser realizado corretamente, impossibilitando a cópula (Coccon et al., 2012). Assim, o estereótipo do comportamento é tão importante para a percepção da fêmea quanto a qualidade do

macho. No caso dos tangarás, uma das transições mais estereotipadas acontece no *display* solo. Antes da cópula, o macho dominante realiza os elementos “voo borboleta”, em seguida o “cabeça cima-baixo”, repete o elemento “voo borboleta”, pousa no poleiro em posição “reverência pré-cópula” e então voa em direção à fêmea assumindo a postura de cópula, se a fêmea o aceitar. Por esse motivo há uma relação alta entre “voo borboleta” com “reverência pré-cópula” e “cabeça cima-baixo”. A cópula é sempre precedida do *display* solo em todas as espécies estudadas de *Chiroxiphia* (Snow, 1963; Foster, 1981; McDonald, 1989; DuVal, 2007b). Entretanto, em *C. caudata*, nem sempre o *display* cooperativo precede o *display* solo, assim como em *C. lanceolata* (DuVal, 2007a) e em *C. linearis* (Lukianchuk & Doucet, 2014a), indicando baixa previsibilidade entre os dois tipos de *display*.

Alguns elementos amostrados foram realizados em momentos diferentes dos comportamentos de corte ou em interações entre indivíduos machos, como a “limpeza do bico”. É possível que esse movimento não faça parte do repertório da exibição de corte para a fêmea, assim como sugerido para *C. linearis* (Lukianchuk & Doucet, 2014a), mas que esteja mais relacionado com interação macho-macho.

Parâmetros do *display* e diferenças entre complexos e status dos indivíduos

Os *displays* de *C. caudata* possuem uma estrutura estereotipada, mas mesmo assim encontramos variações substanciais de execução entre complexos e machos de status diferentes. Encontramos diferenças quando comparamos as medidas de distância da fêmea, altura do pico e velocidade do giro entre os quatro complexos amostrados. Esse resultado indica que esses fatores podem estar relacionados a diferentes qualidades de *displays*, interferindo na permanência da fêmea para o *display* solo e, conseqüentemente, na cópula. Essa diferença entre as exibições pode também atribuir aos machos uma melhor condição corporal. Muitos trabalhos mostraram que diferentes atributos dos *displays* estão relacionados a diferentes sucessos dos machos que os realizam (e.g. Fusani et al., 2007; Byers et al., 2010; Barske et al., 2011; Manica et al., 2016). No entanto, não encontramos diferença significativa quando comparamos a duração que o macho leva para chegar ao ponto mais alto no voo vertical, mostrando que provavelmente não há uma importância deste parâmetro na avaliação e comparação de poleiros pela fêmea. Também não encontramos diferença significativa nas medidas dos *displays* quando comparamos

os status dos machos, indicando que há uma sincronização entre os machos na produção dos *displays*.

A única variável que diferiu entre machos com diferentes status (dominantes e subordinados) foi a duração do pico. Observamos que machos dominantes realizam a subida do voo vertical em menor tempo que machos subordinados. Como houve diferença entre os status, mas não entre os complexos, pode ser que essa medida influencie a relação entre os indivíduos de um mesmo complexo, por exemplo, no estabelecimento da hierarquia da arena, mas não na obtenção da cópula diretamente. Ao invés de apresentarem o comportamento agressivo para adquirirem o posto de dominante, os machos de tangará utilizam outros sinais, como o esforço representado aqui pela duração do pico. Outros parâmetros que também podem estar envolvidos são a idade (Lukianchuk & Doucet, 2014b) ou a estereotipia do *display* (DuVal, 2007a; Lukianchuk & Doucet, 2014b).

Fêmeas de tangará não decidem pela aceitação da cópula em função da duração do *display* solo. Em outras espécies de piprídeos, cortes elaboradas e acrobáticas refletem a habilidade motora e cardiovascular dos machos (e.g. Barske et al., 2011). *Displays* longos demandam um alto gasto energético e alta taxa metabólica, podendo levar ao alto sucesso reprodutivo do macho, devido à preferência da fêmea por machos que conseguem atingir altos limites no desempenho (Höglund et al., 1992; Byers et al., 2010). Apesar disso, no presente estudo, não encontramos relação entre a duração do *display* solo e o número de cópulas realizadas ou na sua probabilidade de ocorrência. Esse resultado mostra que fêmeas não observam somente esse parâmetro para escolha do macho para a cópula. Sendo assim, é possível que outros fatores indiquem melhor qualidade ou que, além da duração, como a coloração do macho que faz a exibição (Stein & Uy, 2006), ambiente em que fazem o display (Uy & Endler, 2004), agilidade do indivíduo (Barske et al., 2011), altura de saltos (Manica et al., 2016) e coordenação de movimentos (Barske et al., 2011; Lukianchuk & Doucet, 2014a).

CONCLUSÃO

Em animais, de forma geral, o *display* é utilizado pelos machos para conquistar a cópula, então é importante entender de que maneira os sinais visuais interferem na escolha da fêmea. Nosso estudo é o primeiro a detalhar os elementos e estabelecer uma cadeia de distribuição de probabilidades de sequência de elementos do comportamento de corte do tangará. Mostramos que os complexos possuem diferenças entre parâmetros motores do *display* e isso pode ser um fator observado pela fêmea para escolher o poleiro. No entanto, mais estudos relacionando esses parâmetros motores com a escolha da fêmea em diferentes complexos ainda precisam ser realizados para melhor compreensão do comportamento reprodutivo da espécie. Do mesmo modo, encontramos diferença entre a duração de subida no impulso inicial do *display* em roda (duração do pico) entre machos dominantes e subordinados, mostrando que pode ser um parâmetro utilizado para o estabelecimento da hierarquia. Mostramos, também, que não houve diferença na relação entre o número ou probabilidade de ocorrência de cópulas e duração do *display* solo. Estudos relacionando hierarquia e/ou sucesso reprodutivo com idade dos indivíduos, diferença entre os elementos exibidos, parâmetros do *display* solo e coloração da plumagem dos machos precisam ser realizados, pois podem ser fatores importantes, como mostram estudos com outras espécies da família.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andersson, M. Sexual Selection. **Princeton University Press**. New Jersey. 1994.
- Barske, J.; Schlinger, B.A.; Wikelski, M.; Fusani, L. Female choice for male motor skills. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**. v.278, p.3523-3528, 2011.
- Barske, J.; Schlinger, B.A.; Fusani, L. The presence of a female influences courtship performance of male manakins. **The Auk**. v.132, n.3, p.594-603, 2015.
- Bates, D.; Maechler, M.; Bolker, B. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and classes. R package version 0.999375-42. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>. 2011.
- Bostwick, K.S. Display behaviors, mechanical sounds, and evolutionary relationships of the Club-winged Manakin (*Machaeropterus deliciosus*). **The Auk**, v.117, n.2, p.465-478, 2000.
- Bostwick, K.S.; Prum, R.O. High-speed video analysis of wing-snapping in two manakin clades (Pipridae: Aves). **Journal of Experimental Biology**. v.206, n.20, p.3693-3706, 2003.
- Bradbury, J.W. The evolution of *leks*. In: Alexander, R.; Tinkle, D. Eds. **Natural selection and social behavior**. Chiron, Newton. 1981.
- Brodt, M.S.C.; Della-Flora, F.; Cáceres, N. Non-linear ascension in a reproductive hierarchy of the Blue Manakin (*Chiroxiphia caudata*). **Acta Ethologica**. v.17, p.181-185, 2013.
- Byers, J.; Hebets, E.; Podos, J. Female mate choice based upon male motor performance. **Animal Behaviour**. v. 79, p.771–778, 2010.
- Carvalho, C.B.V.; Macedo, R.H.; Graves, J.A. Breeding strategies of a socially monogamous neotropical passerine: extra-pair fertilizations, behavior, and morphology. **Condor**. v.108, p.579–590, 2006.
- Coccon, F.; Schlinger, B.A.; Fusani, L. Male Golden-collared *Manakins Manacus vitellinus* do not adapt their courtship display to spatial alteration of their court. **Ibis**. v.154, p.173–176, 2012.
- Darwin, C. **The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex**. John Murry, London, UK. 1871.

- Del Hoyo, J.; Elliott, A.; Christie, D. Handbook of the birds of the world. Vol. 9. Cotingas to Pipits and Wagtails. 2010.
- Dunn, P.O.; Whittingham, L.A.; Pitcher, T.E. Mating systems, sperm competition, and the evolution of sexual dimorphism in birds. **Evolution**. v.55, p.161-175, 2001.
- DuVal, E.H. Cooperative *display* and *lekking* behavior of the lance-tailed manakin (*Chiroxiphia lanceolata*). **The Auk**. v.124, p.1168-1185, 2007a.
- DuVal, E.H. Social organization and variation in cooperative alliances among male lance-tailed manakins. **Animal Behaviour**. v.73, n.3, p.391-401, 2007.
- Emlen, D.J. Costs and the diversification of exaggerated animal structures. **Science**. v.291, p.1534-1536, 2001.
- Fadini, R.F.; Marco-Jr, P. Interações entre aves frugívoras e plantas em fragmento de mata Atântica de Minas Gerais. **Ararajuba**. v.12. p.97-103, 2004.
- Foster, M.S. Cooperative behavior and social organization of the Swallow-tailed Manakin (*Chiroxiphia caudata*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**. v.9, p.167-177, 1981.
- Foster, M.S. Delayed maturation, neoteny, and social system differences in two manakins of the genus *Chiroxiphia*. **Evolution**. v.41, p.547-558, 1987.
- Foster, M.S. Odd couples in manakins: a study of social organization and cooperative breeding in *Chiroxiphia linearis*. **The American Naturalist**. v.11, p.845-853, 1977.
- Fusani, L.; Giordano, M.; Day, L.B.; Schlinger, B.A. High-Speed video analysis reveals individual variability in the courtship displays of male golden-collared manakins. **Ethology**. v.113, n.10, p.964-972, 2007.
- Hamilton, W.D.; Zuk, M. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? **Science**. v.218, n.4570, p.384-387, 1982.
- Hansbauer, M.M.; Storch, I.; Pimentel, R.G.; Metzger, J.P. Comparative range use by three Atlantic Forest understory bird species in relation to forest fragmentation. **Journal of Tropical Ecology**. v.24, p.291-299, 2008.
- Hasui, E.; Gomes, V.S.M.; Kiefer, M.C.; Tamashiro, J.; Silva, W.R. Spatial and seasonal variation in niche partitioning between blue manakin (*Chiroxiphia caudata*) and greenish schiffornis (*Schiffornis virescens*) in southeastern Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**. v.44, p.149-159, 2009.
- Hill, G.E. Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. **Nature**. v.350, n.6316, p.337, 1991.

- Höglund, J.; Johansson, T.; Pelabon, C. Behaviourally mediated sexual selection: characteristics of successful male black grouse. **Animal Behaviour**. v.54, n.2, p.255-264, 1997.
- Höglund, J.; Alatalo, R.V. **Leks**. Princeton University Press. New Jersey. 1995.
- Höglund, J.; Kålås, J.A.; Fiske, P. The costs of secondary sexual characters in the lekking great snipe (*Gallinago media*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v.30, n.5, p.309-315, 1992.
- Hothorn, T.; Bretz, F.; Westfall, P. Simultaneous inference in general parametric models. **Biometrical Journal**. v.50, p.346–363, 2008.
- Lill, A. Sexual behavior of the lek-forming white-bearded manakin (*Manacus manacus trinitalis* Hartert). **Zeitschrift für Tierpsychologie**. v.36, p.1-36, 1974.
- Lopes, L.E.; Fernandes, A.M.; Marini, M.A. Diet of some Atlantic Forest birds. **Ararajuba**. v.13, n.1, p.95-103, 2005.
- Lukianchuk, K.C.; Doucet, S.M. Cooperative courtship *display* in Long-tailed Manakins *Chiroxiphia linearis*: predictors of courtship success revealed through full characterization of *display*. **Journal of Ornithology**. v.155, n.3, p.729-743, 2014a.
- Lukianchuk, K.C.; Doucet, S.M. A Young Manakin Knows His Place: Evidence for an Age-Graded Dominance Hierarchy Among Long-Tailed Manakins. **Ethology**. v.120, n.7, p.693-701, 2014b.
- Mallet-Rodrigues, F.; Dutra, R. Acquisition of definitive adult plumage in male Blue Manakins *Chiroxiphia caudata*. **Cotinga**. v.34, p.24-27, 2012.
- Manica, L.T.; Macedo, R.H.; Graves, J.A.; Podos, J. Vigor and skill in the acrobatic mating displays of Neotropical songbird. **Behavioral Ecology**. v.00, n.00, p.1-10, 2016.
- Marini, M.A.; Cavalcanti, R.B. Mating system of the Helmeted Manakin (*Antilophia galeata*) in central Brazil. **The Auk**. p. 911-913, 1992.
- McDonald, D.B. Cooperation under sexual selection: Age-graded changes in a lekking bird. **American Naturalist**. v.134, p.709–730, 1989.
- Møller, A.P.; Birkhead, T.R. The evolution of plumage brightness in birds is related to extrapair paternity. **Evolution**. v.48, p.1089-1100, 1994.
- Møller, A.P.; Pomiankowski, A. Why have birds got multiple sexual ornaments? **Behavioral Ecology and Sociobiology**. v.32, n.3, p.167-176, 1993.

- Nowicki, S.; Peters, S.; Podos, J. Song learning, early nutrition and sexual selection in songbirds. **American Zoologist**. v.38, p.179-190, 1998.
- Patricelli, G.L.; Uy, J.A.C.; Walsh, G.; Borgia, G. Sexual selection: male displays adjusted to female's response. **Nature**. v.415, p.279-280, 2002.
- Petrie, M.; Halliday, T.; Sanders, C. Peahens prefer peacocks with elaborate trains. **Animal Behavior**. v.41, p.323-331, 1991.
- Prum, R.O. Phylogenetic analysis of the evolution of alternative social behavior in the manakins (Aves: Pipridae). **Evolution**. p.1657-1675, 1994.
- R Core Team. R: A Language and environment for statistical computing. R Foundation for statistical computing. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>. 2015.
- Reginato, M.; Goldenberg, R. Análise florística, estrutural e fitogeográfica da vegetação em região de transição entre as Florestas Ombrófilas Mista e Densa Montana, Piraquara, Paraná, Brasil. **Hoehnea**. v.34, p.349-364, 2007.
- Schaedler, L.M. Sinais acústicos em Tangarás: mais do que um dançarino. Monografia (Bacharel em Ciências Biológicas) - Universidade Federal do Paraná. Curitiba. 2016.
- Scholes, E. Structure and composition of the courtship phenotype in the bird of paradise *Parotia lawesii* (Aves: Paradisaeidae). **Zoology**. v.111, p.260-278, 2008.
- Shorey, L. Mating success on white-bearded manakin (*Manacus manacus*) leks: male characteristics and relatedness. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. v.52, n.6, p.451-457, 2002.
- Sick, H. **Ornitologia Brasileira**. Editora Nova Fronteira. Rio de Janeiro. 2001.
- Snow, D.W. Social organization of the blue-backed manakin. **The Wilson Bulletin**. p.35-38, 1971.
- Snow, D.W. The *display* of the Blue-backed Manakin, *Chiroxiphia pareola*, in Tobago, WI. **New York Entomological Society**. 1963.
- Stein, A.C.; Uy, J.A.C. Plumage brightness predicts male mating success in the lekking golden-collared manakin, *Manacus vitellinus*. **Behavioral Ecology**. v.17, n.1, p.41-47, 2006.
- Tello, J.G. Lekking behavior of the round-tailed manakin. **The Condor**. v.103, p.198-321, 2001.

- Théry, M. The evolution of leks through female choice: differential clustering and space utilization in six sympatric manakins. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. v.30, p.227-237, 1992.
- Tinbergen, N. "Derived" activities; their causation, biological significance, origin, and emancipation during evolution. **The Quarterly Review of Biology**, v. 27, n. 1, p.1-32, 1952.
- Uy, J.A.C.; Endler, J.A. Modification of the visual background increases the conspicuousness of golden-collared manakin displays. **Behavioral Ecology**. v.15, n.6, p.1003-1010, 2004.
- Zahavi, A. Ritualization and the evolution of movement signals. **Behaviour**. v.72, n.1, p.77-80, 1980.
- Zima, P. V. Q.; Perrella, P. F.; Biagolini-Jr, C. H.; Ribeiro-Silva, L., Francisco, M. R. Breeding behavior of the Atlantic forest endemic Blue Manakin (*Chiroxiphia caudata*). **The Wilson Journal of Ornithology**. v.129, n.1, 53-61, 2017.

Anexo 1

Machos avistados em cada complexo (C) e poleiro (P) durante visitas ou *displays* cooperativos e solos.

| Indivíduo | Complexos e poleiros | | | | | | |
|-----------|----------------------|-----|------|-----|------|-----|------|
| | CI01 | | CI02 | | CS01 | | CS02 |
| | LM1 | PH7 | PH3 | LM2 | PH2 | PH6 | LS1 |
| AM_BR | - | - | - | X | - | - | - |
| BR_AZcl | - | - | - | X | X | X | - |
| BR_VDcl | - | - | - | - | - | - | X |
| D148001 | X | X | - | - | - | - | - |
| D148002 | X | - | - | - | - | - | - |
| D148003 | X | X | - | - | - | - | - |
| D148005 | - | X | - | - | - | - | - |
| D148006 | X | - | - | - | - | - | - |
| D148008 | X | - | - | - | - | - | - |
| D148009 | X | - | - | - | - | - | - |
| D148010 | X | - | - | - | - | - | - |
| D148013 | X | - | - | - | - | - | - |
| D148027 | - | - | - | - | X | - | - |
| D148029 | - | - | - | X | - | X | - |
| D148040 | X | - | - | - | - | - | - |
| D148041 | - | - | - | X | X | X | - |
| D148042 | X | - | - | - | - | - | - |
| D148043 | X | - | - | - | - | - | - |
| D148049 | X | - | - | - | - | - | - |
| D151204 | - | - | X | - | - | - | - |
| D151206 | - | - | X | - | - | - | - |
| D151210 | - | - | - | - | - | - | X |
| D151216 | X ¹ | - | - | - | - | - | - |
| D151218 | - | - | - | - | - | - | X |
| D151232 | X | - | - | - | - | - | - |
| LA_VDcl | - | - | - | X | X | - | - |

¹ Indivíduo jovem capturado no poleiro LS01 e reavistado no poleiro LM01.