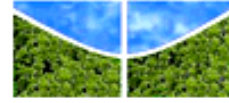




Universidade de Brasília



Programa de Pós-Graduação em Ecologia

**CONEXÃO ENTRE COMPORTAMENTO
REPRODUTIVO E ESTRUTURA DA PAISAGEM:
O CASO DO TIZIU (*Volatinia jacarina* – Linnaeus,
1766) NO DISTRITO FEDERAL**

Nataly Alexandra Hidalgo Aranzamendi

Orientador: Prof. Dr. Ricardo B. Machado

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília, como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Ecologia.



Dissertação de Mestrado

NATALY ALEXANDRA HIDALGO ARANZAMENDI


Título:


“Conexão entre o comportamento reprodutivo e estrutura da paisagem: O caso do tiziu (Volatinia jacarina- Linnaeus 1766) no Distrito Federal”.

Banca Examinadora:


Prof. Dr. Ricardo Borzini Machado
Presidente / Orientador
UnB

Prof. Dra. Maria Alice Santos Alves
Membro Titular
UFRJ


Prof. Dr. Miguel Ângelo Marini
Membro Titular
ZOO/UnB


Prof. Dra. Regina Helena F. Macedo
Membro Suplente
ZOO/UnB

Brasília, 05 de março de 2012.



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

DECLARAÇÃO

(Dissertação de Mestrado)

Declaro para os devidos fins, que o Prof. Dr. Ricardo Bomfim Machado, participou como Presidente da Banca Examinadora de Defesa de Dissertação de Mestrado da aluna NATALY ALEXANDRA HIDALGO ARANZAMENDI, intitulada “Conexão entre o comportamento reprodutivo e estrutura da paisagem: O caso do tiziu (*Volatinia jacarina*- Linnaeus 1766) no Distrito Federal”, realizada no dia 05/03/2012, às 14h, no Auditório 02 do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília.

Banca Examinadora

Prof. Ricardo Bomfim Machado
Profa. Maria Alice Santos Alves
Prof. Miguel Ângelo Marini
Profa. Regina Helena F. Macedo

Presidente
Titular
Titular
Suplente

Atenciosamente,


Profa. Ivone Rezende Diniz
Coordenadora

Programa de Pós-Graduação em Ecologia



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

DECLARAÇÃO

(Dissertação de Mestrado)

Declaro para os devidos fins, que a **Profa. Dra. Maria Alice Santos Alves** participou como Membro Titular da Banca Examinadora de Defesa de Dissertação de Mestrado da aluna **NATALY ALEXANDRA HIDALGO ARANZAMENDI**, intitulada “Conexão entre o comportamento reprodutivo e estrutura da paisagem: O caso do tiziu (*Volatinia jacarina*- Linnaeus 1766) no Distrito Federal”, realizada no dia **05/03/2012**, às **14h**, no Auditório 02 do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília.

Banca Examinadora

Prof. Ricardo Bomfim Machado
Profa. Maria Alice Santos Alves
Prof. Miguel Ângelo Marini
Profa. Regina Helena F. Macedo

Presidente
Titular
Titular
Suplente

Atenciosamente,


Profa. Ivone Rezende Diniz
Coordenadora

Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Agradecimentos

À minha mãe, meu pai, irmã e família por acreditar nas minhas capacidades, pelo apoio constante e pela compreensão que sempre tiveram comigo apesar da distancia.

A meu orientador Prof. Dr. Ricardo Machado pela guia profissional e acadêmica durante todo o mestrado, mas também pelo constante apoio frente a qualquer dificuldade. Para ele meu maior agradecimento e admiração.

A Prof^a. Dr^a. Regina Macedo que foi a pessoa que me inspirou a continuarna área de comportamento animal e sempre me ofereceu ajuda acadêmica, profissional e amizade dela. Da mesma forma o sentimento de admiração é muito grande.

A Lilian Manica pela grande ajuda durante campo nos cinco meses de projeto. Além disso, agradeço ajuda com as análises e interpretações, mas, sobretudo pela grande amizade.

Aos meus colegas do laboratório de Comportamento Animal que facilitaram o desenvolvimento do projeto e também as discussões que inspiraram à procura de maiores desafios acadêmicos. Da mesma forma, aos meus colegas do laboratório de Planejamento e Conservação da Biodiversidade, especialmente a Barbara Zimbres que ajudou com a elaboração dos mapas.

A todas as pessoas que ajudaram na coleta de dados em campo, principalmente Rafael da Silva, Ana Carolina Gomes, Marcela Manara, Renata Alquezar, Igor Santos, April Sjoboen, Pedro Diniz, Liandre Pereira, Cleyton Oliveira e Paula Sicsu.

Aos meus colegas de mestrado por sempre terem me acolhido aqui no Brasil, nossas discussões sempre serão lembradas. Aos meus amigos da Colina: Fernanda Cunha, Luciana Moraes, Amanda Gonçalves e Renato Barbosa por terem me apoiado e compartilhado muitas experiências na convivência durante o mestrado.

Ao Conselho Nacional de Pesquisa CNPq e ao Programa Convenio de Estudantes de Pós-graduação no Brasil que deu a bolsa de estudos de mestrado. Ao Departamento de Pesquisa e Pós-graduação da UnB que providencio recursos financeiros para o trabalho em campo. A Fundação de Apoio e Pesquisa do Distrito Federal que deu recursos para o Congresso Neotropical e permitiu apresentar os resultados preliminares da pesquisa. Finalmente agradeço à Coordenação, professores e colegas do Programa de Ecologia pelo conhecimento e facilidades outorgado a minha pessoa durante a estadia no Brasil.

Resumo

As agregações territoriais em aves têm sido documentadas para várias espécies e existem muitas hipóteses para explicar as vantagens dos padrões de agregação. O tiziu (*Volatinia jacarina*) é um ave neotropical que estabelece territórios para alimentação, exibição e nidificação durante a época reprodutiva. Este estudo foi feito numa paisagem perturbada no Cerrado durante a temporada chuvosa de 2010. Foi testado se o tamanho do território e o número de machos nos agregados influenciavam parâmetros comportamentais das aves e o sucesso de nidificação. Também, foi testado se os parâmetros comportamentais ou o sucesso de nidificação era influenciado pelas características da paisagem (filtro grosso) ou da vegetação local (filtro fino). Os resultados mostram que o tamanho de território não tem relação com o número de machos dentro de um agregado, mas existe uma relação significativa entre o tamanho de território e o sucesso de nidificação. A taxa de exibição não teve relação com número de machos dentro dos agregados, mas houve uma tendência no aumento da taxa nos machos que chegaram à área no final da estação reprodutiva. Na escala maior, os resultados mostram que o padrão agregado foi influenciado pela proximidade dos corpos de água, pela maior complexidade da estrutura da vegetação e maior quantidade de árvores, sendo esses alguns dos preditores utilizados para avaliar o sucesso de nidificação. A taxa de exibição teve uma relação negativa com a altura do capim. Os resultados indicam que os elementos dominantes da paisagem influenciam a escolha do habitat pelas aves (filtro grosso), mas a estrutura da vegetação (filtro fino) destaca a influência da mesma no sucesso de nidificação e no comportamento reprodutivo. É importante entender as vantagens das agregações territoriais para os indivíduos dentro da população e como estas observações apoiam a ideia de uma estratégia mista na escolha de habitat: primeiramente baseada nas características físicas do habitat e depois na presença dos conspecíficos.

Palavras chave: agregação territorial, Tizius, paisagem, taxa de exibição

Abstract

Territorial clustering has been documented in various bird species and several hypotheses have been proposed to explain aggregation patterns. The Blue-black Grassquit is a neotropical bird that establishes all-purpose territories during the breeding season. This study was conducted in a modified landscape within the Brazilian Cerrado during the 2010 rainy season. We examined whether territory size and/or density of male aggregations influence some behavioral parameters for nesting success. Also, we examined if male's behavioral parameters or nesting success was influenced by landscape or territory's vegetation characteristics. Our results show that the number of displaying males within a cluster has no relation with territory size. However, we found a significant relation between territory size and nesting success. Display rate was not related with number of males in clusters but it increased in the males established at the end of the season. These results suggest territory size is a good predictor of pair formation. The results show that the clustered pattern is influenced by water proximity; also, more complex strata of vegetation and higher amount of trees are good predictors for nesting success. We also found a negative relation between display rate and height of grass cover. All these findings could explain the influence of dominant landscape elements in habitat selection by birds, and also how micro scale vegetation analysis might influence reproductive behavior. It is important to understand the benefits of territorial clustering for each individual within a population and how these observations might support the combined strategy in habitat selection: first based on habitat physical characteristics and then by the presence of conspecifics.

Keywords: territorial clustering, Blue-black Grassquit, neighbors, landscape influence, display rate

SUMÁRIO

CAPÍTULO 1.....	1
INTRODUÇÃO	2
MATERIAL E METODOS.....	6
Área de estudo.....	6
Coleta de dados	7
Análises dos territórios.....	8
Densidade dos agrupamentos	9
Análises estatísticas.....	10
RESULTADOS.....	11
Características territoriais.....	11
Taxa de exibição.....	12
Tamanho do território.....	13
DISCUSSÃO	15
CAPÍTULO 2.....	24
INTRODUÇÃO	25
MATERIAL E MÉTODOS.....	29
Área de estudo.....	29
Observações comportamentais	30
Análises das imagens georeferenciadas	30
Medidas da paisagem	30
Medidas da vegetação local.....	31
Análises dos dados	32
RESULTADOS.....	33
Tamanho do território e padrões de agregação em função da paisagem.....	33
Estrutura da vegetação e padrões comportamentais.....	38
DISCUSSÃO	43
CONCLUSÃO	51
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	52

CAPÍTULO 1
EFEITOS DO TAMANHO DO TERRITÓRIO E DO NÚMERO DE
VIZINHOS NO SUCESSO DE NIDIFICAÇÃO DO TIZIU- *Volatinia*
jacarina

INTRODUÇÃO

A competição entre machos pela obtenção de melhores recursos é uma ideia que gerou muitas hipóteses sobre sistemas reprodutivos influenciados por restrições ecológicas (Wilson 1975, Emlem & Oring 1977, Johnson & Burley 1998, Wagner 1998). Charles Darwin (Darwin 1871) foi o primeiro a propor o conceito de seleção sexual após analisar o comportamento das espécies sob o ponto de vista da competição entre machos e a escolha da fêmea. Como cada indivíduo pode variar em qualidade como parceiro potencial, são esperados mecanismos que assegurem que as fêmeas tenham preferência por parceiros com a melhor qualidade possível, desta forma, a competição entre membros de um sexo não impossibilita a escolha ativa pelo outro sexo (Halliday 1983).

Muitas vezes a qualidade dos indivíduos pode ser mensurada em termos de sua capacidade de defesa de recursos limitantes. Os principais recursos defendidos por animais geralmente incluem alimentos, refúgio, espaço para os *sexual displays* (doravante denominados exibições sexuais ou simplesmente exibições) e sítios de nidificação, no caso das aves, os territórios são geralmente estabelecidos pelos machos e muitas vezes usados com propósitos reprodutivos (Wilson 1975). A razão sexual da população determina o número de parceiros potenciais e portanto tem uma influência expressiva nas estratégias evolutivas das espécies (Kokko & Rankin 2006), desta forma, a competição por parceiros não é diferente da competição por recursos (Emlem & Oring 1977, Kokko & Rankin 2006).

Uma típica espécie territorial pode ser caracterizada como aquela que delimita uma área na qual são executadas exibições dirigidas a indivíduos conspecíficos, em especial outros machos, mas as exibições também têm funções importantes na atração de fêmeas. Em geral, o macho residente do território é aquele que consegue manter uma posição de propriedade dentro do espaço conquistado (Wilson, 1975). Alguns autores têm postulado que o comportamento territorial é simplesmente um ranqueamento social sem subordinados conspecíficos (e.g. Davis 1957, Wilson, 1975).

Para aquelas espécies que possuem comportamentos conspícuos de territorialidade, as considerações na escolha do parceiro estão ligadas à escolha do território (Wittenberger 1983, Stutchbury & Morton 2001). Existem, porém, várias

espécies territoriais que possuem grande sincronia reprodutiva e têm como resultado padrões de agregação territorial com elevadas densidades (Tarof *et al.* 2004).

Territórios generalistas (*all-purpose territories*) e que são agregados utilizados para alimentação, reprodução, execução das exibições e construção do ninho, tendo sido registrados para várias espécies de aves (Robel 1976, Dale & Slagsvold 1990, Almeida & Macedo 2001, Perry & Andersen 2003, Tarof *et al.* 2004, Barg *et al.* 2006, Roth & Islam 2007). Aparentemente esses territórios estão distribuídos dentro de habitats homogêneos, deixando algumas porções do habitat desocupadas e mesmo assim existindo agregações (Dias *et al.* 2009), resultando no padrão de altas densidades de territórios. Tais aglomerações devem inevitavelmente resultar em encontros agressivos mais frequentes entre machos, sendo que a agressão intraespecífica tenderia a alcançar níveis mais altos durante a temporada reprodutiva (Wilson 1975).

Até agora, os custos e benefícios e mecanismos de formação das agregações são pouco entendidos (Perry & Andersen 2003, Kleindorfer & Dudaniec 2009). Atualmente, existem várias hipóteses para explicar a aglomeração de ninhos, sendo que a maioria delas se baseia sobre a possível redução de predação através de vocalizações de alerta dos indivíduos aglomerados (Hamilton 1971, Kleindorfer & Dudaniec 2009). O custo destas situações de alta densidade, entretanto, pode ser a alta prevalência de parasitos pela maior quantidade de interações com os vizinhos (Danchin & Wagner 1997, Kleindorfer & Dudaniec 2009).

Desta forma, considerando o possível alto custo para a evolução de agregações reprodutivas, é importante entender quais seriam as vantagens em se manter um padrão agregado. Para abordar essa questão, vários outros autores têm gerado hipóteses relacionadas com possíveis mecanismos de compensação (Trivers 1972, Jonhson & Burley 1998, Wagner 1998, Stutchbury & Morton 2001).

Uma dessas hipóteses, a do *lek* escondido, prediz que a procura por cópula extra-par feita pelas fêmeas de algumas espécies monogâmicas, produzirá agregações de machos tentando obter parceiras, desta forma existem alguns poucos machos que obtêm cópulas adicionais e outros machos subordinados que se acasalam monogamicamente, mas que sofrem perdas em função das cópulas extra-par das parceiras (Wagner 1998). Esse padrão de agregação permite que as fêmeas tenham maior acesso aos machos e a oportunidade de comparar vários ao mesmo tempo (Stutchbury & Morton 2001).

O produto dessa agregação gera uma configuração espacial que possui machos com territórios contíguos, mas diferentemente dos *leks* convencionais, cada macho mantém um vínculo social com uma fêmea dentro do território e colabora no cuidado parental dos filhotes (Wagner 1998). Mas, quando as fêmeas têm preferência por machos que estão agrupados é razoável supor que elas vão discriminar entre os agregados de menores tamanhos, diminuindo o sucesso de acasalamento para muitos machos (Bradbury & Gibson 1983), tais variações indicam que alguns indivíduos não vão conseguir se acasalar enquanto outros terão maiores oportunidades (Partridge 1983).

Nas situações de alta sincronia reprodutiva seria esperado que existam regras ou padrões divergentes entre espécies (Stutchbury & Morton 2001) e talvez o macho não participe ativamente no cuidado parental, mas como existem exemplos de espécies tropicais com cuidado parental mútuo (Almeida & Macedo 2001, Stutchbury & Morton 2001), espera-se que ambos os sexos façam uma escolha ativa e exista uma alta competição intrasexual por parceiros de alta qualidade (Trivers 1972, Stutchbury & Morton 2001). Da mesma forma, são esperadas altas taxas de cópula extra-par, já que a persistência de sistemas reprodutivos altamente sincronizados deve gerar benefícios adicionais para os indivíduos que estabeleceram territórios perto de conspecíficos (Danchin & Wagner 1997).

A alta densidade de indivíduos numa determinada área pode influenciar o tamanho do território de cada macho, sendo que existe maior pressão para a entrada de novos conspecíficos na área, por tanto, a resposta esperada é a compressão territorial. Mas, existe um limite além do qual o animal não pode ser pressionado e nesse momento o dono do território reage e defende sua propriedade (Wilson 1975).

Os conceitos de territorialidade agregada acima discutidos podem ser observados em uma espécie de ave neotropical que contém uma combinação dessas características comportamentais e sociais: o tiziu *Volatinia jacarina* (Linnaeus 1766). Algumas características relevantes da espécie são a defesa de territórios e a repetição de exibições contínuas e conspícuas compostas por saltos verticais em associação a uma vocalização de curta duração (Sick 1997, Almeida & Macedo 2001, Dias *et al.* 2010). Geralmente os territórios dos machos são pequenos e agregados, nos quais os machos executam as

exibições a partir de poleiros, utilizados para destacar sua presença em um ambiente dominado por gramíneas (Dias *et al.* 2009).

Cada um dos machos se encontra associado a uma fêmea e ambos constroem o ninho dentro do território defendido pelo macho, ambos cuidam da prole. Um fator interessante é que apesar do macho estar envolvido com uma fêmea, formando um par social, ele continua executando exhibições, função que tem sido atribuída à possível atração de outras fêmeas devido à alta incidência de cópula extra-par na espécie (Carvalho *et al.* 2006, Almeida & Macedo 2001, Dias *et al.* 2010). A configuração de agregação de ninhos do tiziu sugere que seu sistema socialmente monogâmico se enquadraria no conceito de *leks* escondidos (Wagner 1998, Almeida & Macedo 2001), embora ainda não se tenha dados suficientes para confirmar essa hipótese. Aparentemente, redução de predação não é o mecanismo que está determinando a agregação de machos nas populações estudadas até o momento (Dias *et al.* 2010).

Uma ideia bastante comum na seleção sexual é que as fêmeas escolhem os machos com base nas diferenças sutis de suas exhibições ou outros indícios indiretos. Uma possibilidade é que fêmeas escolheriam os machos mais vigorosos e seriam aqueles que conseguem ser detectados primeiro (Dale & Slagsvold 1990), nesse sentido, Darwin (1871) propôs que as exhibições mais elaboradas evoluíram para aumentar o sucesso reprodutivo de machos (Barske *et al.* 2011), mesmo considerando que na maioria dos casos as atividades de cortejo são energeticamente caras e requerem um alto investimento dos machos (Wilson 1975). Existem exemplos em aves em que as fêmeas exibem preferência por machos de territórios centrais, que possuem uma alta taxa de exibição, aspecto que ressaltaria as características intrínsecas do macho (Halliday 1983).

Embora em muitas ocasiões seja difícil estabelecer a relação entre os detalhes da exibição elaborada, como o vigor do desempenho e a relação com a escolha pela fêmea, pesquisas feitas para espécies que apresentam exhibições acrobáticas (Barske *et al.* 2011) demonstraram que as habilidades motoras são importantes indicadores da qualidade dos machos. Assim, é plausível assumir que esta característica (i.e., a qualidade da exibição) seria um indício indireto da qualidade do macho. Neste caso é possível pensar que a presença de vários machos se exibindo simultaneamente geraria

uma variedade de opções e respostas das fêmeas na escolha do melhor macho (Wilson 1975).

Baseado nas teorias propostas anteriormente e nas observações feitas para o tiziu foram propostos os seguintes objetivos neste estudo:

- Testar se os parâmetros comportamentais de machos e fêmeas de tiziu são influenciados pelo tamanho do território do macho e pela densidade de machos nos agregados (conjuntos de territórios próximos uns dos outros). Como hipótese de trabalho associada, foi assumido que a taxa de exibição dos machos deve aumentar na medida em que o número de machos nos agregados também aumenta.
- Verificar se machos detentores de territórios que estejam agregados (com maior número de vizinhos) apresentarão uma maior taxa de exibição que os machos detentores de territórios mais isolados. Como hipótese de trabalho associada, espera-se que machos que possuam mais vizinhos irão despende mais energia (medido pela taxa de exibição) na defesa dos mesmos. Também, é esperado que machos que consigam estabelecer territórios maiores sejam os que tenham maiores probabilidades de estabelecer um ninho.
- Verificar se machos detentores de maiores territórios terão maiores chances de acasalar mais cedo no período reprodutivo. Como hipótese de trabalho associada, espera-se que o tamanho do território seja um indicador da qualidade do macho e que isto reflita no sucesso de nidificação dos machos. Assim, é esperado que machos com maiores territórios serão aqueles com maior sucesso de acasalamento (avaliado pela formação de pares reprodutivos e subsequente estabelecimento de ninho).

MATERIAL E METODOS

Área de estudo

O estudo foi feito no Brasil central, na Fazenda Água Limpa - FAL (15°57' S 47°56' O) em uma área de 3.700 ha localizada aproximadamente a 32 km da cidade de Brasília, Distrito Federal e de propriedade da Universidade de Brasília - UnB. O local de estudo foi visitado desde o começo de outubro de 2010, período que coincide com o começo da estação chuvosa e o início da estação reprodutiva do tiziu, até o final de abril

de 2011, compreendendo uma estação reprodutiva do tiziu. Embora a FAL seja composta por diversos ambientes nativos como o campo limpo, cerrado sentido restrito e matas de galeria (Ratter 1991), o local escolhido para o estudo está coberto principalmente por vegetação alterada (capinzal em um pomar abandonado). A área escolhida vem sendo monitorada desde 1995 através de diversos projetos associados com o Laboratório de Comportamento Animal do Departamento de Zoologia da UnB (LCA-Zoo), e é favorável ao estabelecimento de territórios de tizius durante a época reprodutiva.

Na área de estudo foi instalada uma grade com 86 estacas espaçadas por 20 m. Para facilitar a localização das aves e delimitação dos territórios, cada estaca foi identificada por uma letra e número (Figura1). Um segundo local de estudo foi situado próximo à barragem da FAL, onde foram marcados cinco pontos de amostragem (Figura2) com a ajuda de um GPS (Garmin modelo 12XL) e afastados entre si em 50 m. Círculos concêntricos com diâmetro de 10 m foram feitos ao redor desses pontos, e determinados os quatro pontos cardinais (N, S, L, O), para ter uma referência espacial dos locais de interação dos tizius.

Coleta de dados

Marcação de indivíduos

Para capturar os indivíduos foram usadas redes de neblina (12 m por 2,5 m malha 16 mm) que foram abertas antes do amanhecer. Os indivíduos capturados foram marcados com uma combinação única de 3 anilhas coloridas e uma anilha metálica (CEMAVE -Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Aves). Este protocolo é o mesmo que vem sendo utilizado pelo LCA-Zoo para estudos com a espécie na FAL. Além da marcação individual, medidas morfométricas foram tomadas para possíveis estudos futuros e outras pesquisas realizadas paralelamente. O local de captura do macho foi incluído na planilha e georeferenciado com ajuda de um GPS.

Observações comportamentais

O método de observação focal foi usado para a coleta de dados dos machos no local de estudo. Durante 30 minutos foram anotadas as seguintes variáveis: código de cores de marcação do macho, número de saltos ou vocalizações no período de observação (minutos), presença de fêmea na área, número de interações agonísticas com outros indivíduos e, quando possível, a identidade do intruso. Outros comportamentos

presenciados também foram anotados: as chamadas de contato entre os indivíduos, perseguições, cópulas, forrageamento e alimentação do filhote. No início, metade e final de cada período da observação focal, foram anotadas também o número de machos vizinhos vocalizando ou fazendo exhibições em um raio aproximado de 50 metros.

Em alguns casos, outros eventos que poderiam alterar o comportamento dos machos ocorreram dentro da observação focal e portanto também foram considerados como: presença de predadores, presença de pessoas na área, interrupções devido a passagem de automóveis próxima á área de estudo, ou outros. Para as análises só foram usadas as observações focais que tivessem completado os 30 minutos.

Análises dos territórios

Na medida em que a temporada reprodutiva foi avançando, o esforço de captura com redes de neblina foi concentrado nos locais com maior atividade de machos que ainda não haviam sido marcados. Assim, os machos que começaram a mostrar regularidade de exhibições nas áreas visitadas foram incluídos nas observações focais e as características de seus territórios foram anotadas. Para delimitar os territórios, os poleiros usados pelos machos para as exhibições foram numerados e posteriormente georeferenciados com a ajuda de um GPS. Da mesma forma, todos os locais onde ocorreram interações agonísticas com outros machos foram identificados e posteriormente georeferenciados.

Todas as coordenadas obtidas estavam na projeção Universal Transverse Mercator (UTM e *datum* WGS 84), sendo que os pontos que delimitaram os territórios nos agregados foram marcados com um GPS. Os pontos obtidos foram sobrepostos num mosaico de fotos aéreas de alta resolução espacial (1 metro) cedido pela Agência de Desenvolvimento do Distrito Federal – Terracap. O mosaico de fotos aéreas, que representou a situação do Distrito Federal para o ano de 2010, foi importado e processado com o uso do programa ArcGIS 9.3.1© (ESRI 2009). As áreas dos territórios dos machos foram calculadas com o método do Polígono Mínimo Convexo (Odum & Kuenzler 1955, Dale & Slagsvold 1990), que consiste em unir os pontos formando um polígono para assim obter uma estimativa da localização e área do território de cada macho.

Para cada território assim definido foram agregadas informações coletadas em campo (locais de exhibições, interações agonísticas e de ninhos) e outras processadas em

laboratório (tamanho de território, expresso em metros quadrados). Cabe destacar que devido ao tamanho amostral reduzido para alguns indivíduos, as estimativas são conservadoras e os territórios poderiam ter sido maiores em alguns casos.

As agregações foram definidas por grupos de três ou mais territórios de tizius que estivessem contíguos. Para delimitar as diferentes agregações devia existir suficiente habitat desocupado que fosse uma barreira visual e acústica entre os machos fazendo exhibições (pelo menos 40 metros). Indivíduos que estavam distanciados mais de 100 m de qualquer outro macho foram considerados como solitários (Dias *et al.* 2009).

No meio de dezembro a atividade de exibição dos machos começou a diminuir o que foi indicativo do começo da etapa de nidificação. Os machos com territórios identificados no começo da estação foram monitorados regularmente até que fosse observada a presença contínua de uma fêmea (pelo menos durante três visitas seguidas ao território), o que foi denominado de sucesso de acasalamento. Posteriormente, mediante uma busca intensiva em cada território, foram localizados os ninhos de cada par. Caso houvesse a localização do ninho com ovos dentro, o evento foi considerado como sucesso de nidificação.

Machos que tiveram uma atividade de exibição regular, mas não conseguiram se acasalar e nem estabelecer ninho foram considerados sem sucesso de nidificação. Machos que apareceram na área no começo da temporada reprodutiva, mas não tiveram uma atividade de exibição regular não foram considerados nas análises e foram considerados como indivíduos vagantes.

Densidade dos agrupamentos

Estudos anteriores (Maia *et al.* dados não publicados) determinaram que existem dois picos de nidificação para os tizius durante a temporada chuvosa, que vai de outubro a março (meses com índice pluviométrico acima de 100 mm médios ao ano, segundo dados da estação climatológica do IBGE – disponíveis em www.recor.org.br). Com base nesse padrão reprodutivo, foram feitas duas contagens de machos fazendo exhibições (1) no final de dezembro; e (2) no começo de fevereiro. Considera-se que os

períodos de contagem de indivíduos tenham sido coincidentes com os picos reprodutivos previamente mencionados e esses foram denominados como T1 e T2.

Foram estabelecidos 10 pontos de contagem espalhados em toda a área de estudo. Como limite de amostragem, foi considerado um raio de 25 m no entorno de cada ponto, sendo que eles estavam afastados 100 m de distância entre eles. A atividade de contagem foi feita nas primeiras horas da manhã e foram registrados todos os machos, com ou sem anilha, que estavam fazendo exibições.

Os pontos serviram para identificar os machos territoriais, que foram designados de acordo com suas respectivas agregações. Posteriormente os dados das contagens foram corroborados com observações regulares dos machos na área. Desta forma, foi assumido que a maioria dos machos na área foi identificada e acompanhada durante as observações focais.

Análises estatísticas

O programa R 2.3.13 (Development Core Team, 2011) foi usado para todas as análises estatísticas. Em todos os testes estatísticos a hipótese nula foi rejeitada com um nível de significância inferior a 5% ($P < 0,05$).

A taxa de exibição foi usada como a variável resposta em um modelo linear generalizado elaborado para avaliar a relação desta taxa com o sucesso de nidificação (indicado pela presença do ninho). Foram usados modelos de regressão linear para avaliar se a taxa de exibição variou em função da distância do centro do território ao centro do território mais próximo e também com o tamanho do território.

Da mesma forma, foram usados modelos lineares generalizados para avaliar a relação entre a taxa de exibição (variável resposta) e o número de vizinhos nos agrupamentos, área do território e distância mínima entre vizinhos. Finalmente utilizou-se uma análise de variância fatorial para avaliar como o sucesso ou não de nidificação estava relacionado com as outras variáveis independentes acima mencionadas.

Os modelos que tiveram resultados significativos foram testados usando-se os índices de Akaike (AIC) e simplificados com a remoção sequencial de variáveis (*stepwise regression*) até que fosse encontrado o modelo significativo mais simples. Foram feitas análises de variância (ANOVA) para comparar os diferentes modelos que tiveram os menores valores de AIC, e no caso de não existirem diferenças entre os

modelos, foi escolhido o modelo com o menor número de parâmetros (menos variáveis).

Também foi utilizada uma ANOVA de um fator para avaliar se as diferenças entre o sucesso de nidificação eram dependentes do tamanho do agregado. Por fim, foi feita uma ANOVA *one way* para verificar se existiam diferenças entre os machos que conseguiram estabelecer ninhos com sucesso ou não em relação a área do território defendida.

RESULTADOS

Características territoriais

No mês de dezembro, foram avistados os primeiros machos fazendo exhibições na grade. No total foram feitas 70 observações focais de 51 machos. Mas os dados usados nas análises pertencem a 42 territórios para 40 machos durante toda a temporada reprodutiva. Dois machos delimitaram novos territórios depois de ter estabelecido o primeiro com sucesso, e um deles (C53912) mudou de agrupamento na segunda tentativa. Os territórios foram agrupados em oito agregados (identificados com letra de A a H) localizados tanto na grade principal quanto próximo à barragem da FAL (Figura3). Quatro machos não estiveram associados com nenhum agregado e foram considerados como indivíduos solitários. Os números de machos encontrados em cada agregado e os solitários estão na Tabela 1. Do total somente 5 machos que estiveram presentes no primeiro pico reprodutivo (T1) se mantiveram até o segundo pico reprodutivo (T2).

Observações comportamentais foram feitas para 40 indivíduos machos, dos quais 23 estavam anilhados e 17 não tinham anilhas. A maioria dos indivíduos de cada agregado foi identificada. O agregado G foi uma exceção já que possuía uma alta densidade de machos tornando difícil a identificação de todos os machos e seus territórios. Por isso as estimativas de tamanho dos territórios nesse agregado e as observações focais foram restritas somente para aqueles machos anilhados.

Tabela 1. Número de machos de tiziu em cada agregado durante a temporada reprodutiva dos anos 2010-2011

Agrupamentos	Machos do período T1	Machos do período T2
A	6	3
B	6	5
C	3	3
D	6	4
E	2	2
F	1	3
G	10	6
H	5	3
Solitários	2	2
Total	41	31

Taxa de exibição

As primeiras exibições reprodutivas observadas em campo começaram no dia 17 de dezembro de 2010 (macho 2D6602). As taxas de exibição tinham uma ampla variação dentro da população estudada, sendo a mínima registrada de 0,07 saltos/min e a máxima de 16 saltos/min. Como mencionado anteriormente, muitos desses machos (n=11) que começaram fazendo exibições na área sumiram subsequentemente, portanto não foram considerados na análise.

A taxa de exibição não foi significativamente relacionada com o número de machos registrados em cada agregado ($F_{1,40} = 3,23$ $p=0,08$). Essa relação não se alterou quando a variável tamanho do território foi incluída na análise ($F_{1,37} = 3,22$ $p=0,08$). Houve uma diferença altamente significativa na taxa de exibição dos machos que estavam presentes no primeiro pico reprodutivo (T1) (n=21) com a taxa de exibição dos machos que ocuparam a área no segundo pico (T2) (n=20), sendo que ocorreu um aumento na taxa de exibição à medida em que a temporada reprodutiva foi se aproximando do final ($F_{1,40} = 9,72$ $p < 0,01$) (Figura 4). A taxa de exibição dos indivíduos que tiveram sucesso de nidificação não diferiu significativamente da taxa de exibição dos machos que não estabeleceram ninho ($t_{1,40} = -1,83$; $p = 0,07$).

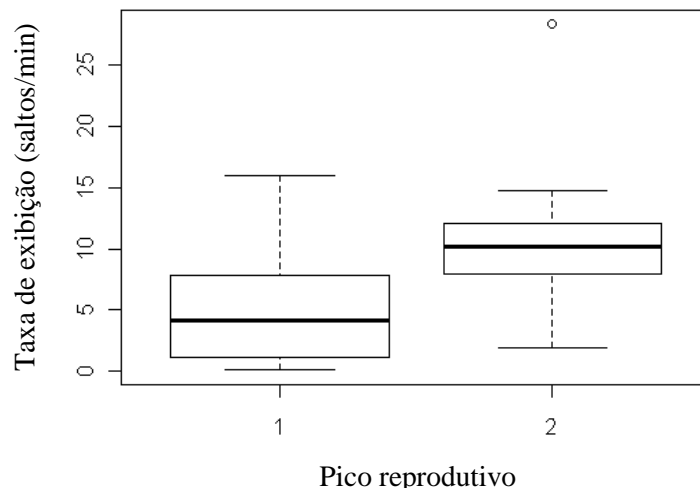


Figura 4. Taxa de exibição dos machos presentes no pico período reprodutivo (1) e no pico reprodutivo (2) ($F_{1,40}=9,72$ $p<0,01$).

Tamanho do território

Tamanho de território foi bastante variável sendo a área mínima registrada de 12 m² e a máxima de 735 m² (n=42, dp=193 m²), também não houve diferença significativa no tamanho do território defendido pelos machos dos dois picos reprodutivos ($F_{1,40}=2,2$, $p=0,14$).

Ao analisar o tamanho do território em relação ao sucesso de nidificação foi encontrada uma relação significativa entre as duas variáveis ($F_{1,40}=6.55$ $p <0,01$), sendo que os territórios maiores foram aqueles que apresentaram maiores taxas de sucesso de nidificação (Figura 5).

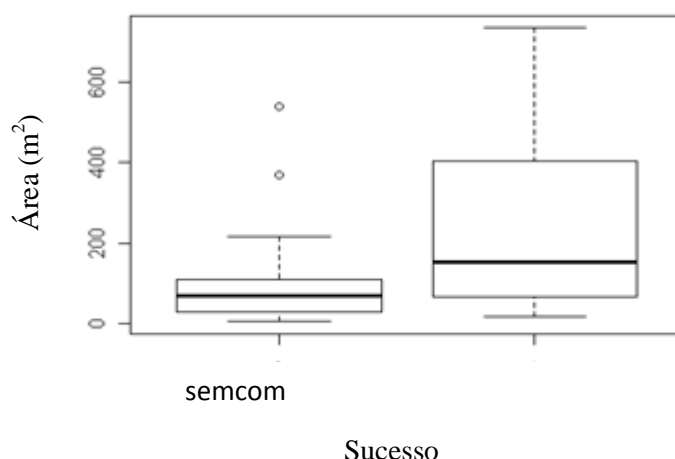


Figura 5. Relação entre o sucesso de nidificação e a área ocupada pelos machos de tiziu durante a temporada reprodutiva do 2010-2011 ($F_{1,40}=6.55$ $p < 0,01$).

A partir da elaboração de um modelo de regressão complexo, composto por todas as variáveis previamente mencionadas, foi feito um procedimento de simplificação, sendo que o critério de Akaike (AIC) foi utilizado como parâmetro para a seleção dos modelos (Tabela 2). O modelo mais simples foi composto de três variáveis: área, agrupamento e taxa de exibição, e o resultado do modelo generalizado linear mostrou que o sucesso de nidificação não está associado com a distância ao vizinho mais próximo ($z=-0,82$ $p=0,41$) ou com a taxa média de exibição ($z=-0,84$ $p=0,40$).

Tabela 2. Resumo da seleção de modelos para avaliara relação entre o sucesso de nidificação e outras variáveis para os machos de tiziu monitorados na temporada reprodutiva do 2010-2011.

Modelo	k	AIC
Sucesso(area+exibiçãototal+agrupamento+distancia+exi.x)	5	55,22
Sucesso(area+exibiçãototal+agrupamento+distancia)	4	53,35
Sucesso(area+exibiçãototal+agrupamento)	3	52,24

Obs.: k = número de parâmetros

Em relação ao sucesso de nidificação, observou-se que quanto maior era o tamanho dos agrupamentos, ou seja, quanto maior era o número de machos presentes, menor era a probabilidade de estabelecimento de um ninho com sucesso (Figura 6 e Figura 7). Nesta análise foi possível observar que a relação foi significativa para as

variáveis área do território (GLM, $Z=2,01$, $p< 0,05$) e tamanho do agregado (GLM, $Z=-2,06$, $p< 0,05$).

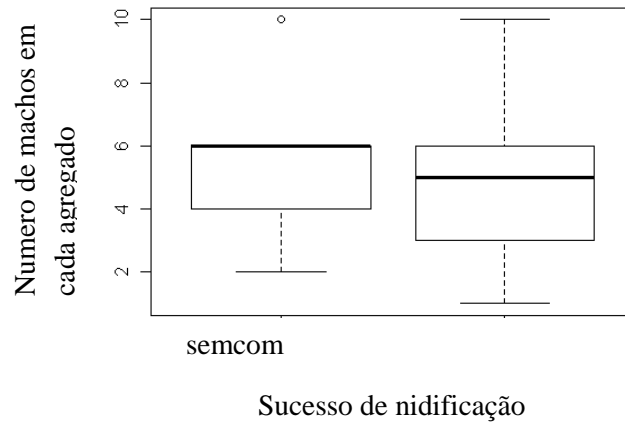


Figura 6. Número de machos em cada agrupamento em relação ao sucesso de nidificação.

DISCUSSÃO

Os resultados mostraram que existem diferentes quantidades de machos em cada um dos agregados e como consequência as áreas dos territórios defendidos por eles possuem tamanhos muito variáveis. Mais indivíduos foram encontrados nas diferentes áreas do que subsequentemente se estabeleceram com territórios o que sugere que há um limite no número de territórios que podem ser mantidos na área de estudo. A presença desses indivíduos tidos como vagantes pode ser resultado da exclusão territorial por machos dominantes.

A presença dos vagantes talvez seja resultante do excesso de indivíduos adultos em uma área onde existem fatores limitantes para o estabelecimento dos territórios, como acontece em outras espécies socialmente monogâmicas que possuem altas taxas de cópula extra-par (*Tachycineta bicolor* [Dunn *et al.* 1994, Barber & Robertson 1999]). Nossos resultados mostram que menos da metade dos machos capturados permaneceu na área e a presença temporária deles pode representar uma

estratégia oportunista, através de tentativas de cópulas com fêmeas na área antes de se deslocarem para áreas menos densas (Dunn *et al.* 1994, Barber & Robertson 1999).

Em espécies territoriais que agregam vários machos se exibindo simultaneamente, variações na taxa de exibição foi o melhor preditor de escolha pelas fêmeas (Wilkelski *et al.* 2001). Geralmente as fêmeas preferem os machos com maiores taxas de exibição, provavelmente porque esses machos são mais conspícuos no momento da escolha pela fêmea ou porque essa exibição indica honestamente a qualidade do macho. Diferentemente do esperado, a taxa de exibição dos indivíduos que ficaram na área de estudo teve ampla variação sem estar diretamente relacionada com as situações de diferentes densidades de vizinhos.

Porém, Wilkelski *et al.* (2001) argumentam que o processo de coleta de informação pelas fêmeas é custoso e devido ao curto período reprodutivo as fêmeas escolhem somente um subgrupo de machos potenciais. Essas observações concordam com o padrão observado em nosso estudo, pois a taxa de exibição não foi influente no sucesso de nidificação. A taxa de exibição dos tizius machos na população estudada foi variável e a decisão de escolha por fêmeas pode ocorrer em função do momento da visita e as interações dos machos com outros conspecíficos (Wilkelski *et al.* 2001).

De acordo com os resultados obtidos, a taxa de exibição não foi influenciada pela densidade de vizinhos. Por exemplo, em uma situação experimental mensurando efeitos de aglomeração e alta densidade de uma espécie poligínica (*Rhodeus ocellatus* [Casalini *et al.* 2010]) foi observado que a intensidade de exibição pelo macho influenciou a escolha da fêmea e tal taxa aumentou quando a densidade de machos se manteve baixa. Nas situações de altas densidades, entretanto, as taxas de exibição geralmente diminuem como resposta ao *trade-off* de defender o território em face a competidores e a atração de parceiros. Na maioria dos casos e para muitas espécies a taxa de exibição dos machos é sensível à variação do número de rivais (Casalini *et al.* 2010), sabendo que a competição por território pode ser diferente da competição por obtenção de parceiros e a taxa de exibição pode ter sido útil para ambos propósitos.

Os tizius poderiam ser parte de um cenário diferente, em que machos territoriais enfrentam situações de altas densidades e eventualmente conseguem reconhecer os vizinhos próximos, sendo as exibições então dirigidas às fêmeas e não primariamente à defesa territorial ou competição com outros machos. Essas respostas têm sido

encontradas para outras espécies que investem nos esforços territoriais só contra intrusos recentes na área e conseguem tolerar mais facilmente indivíduos já conhecidos de territórios adjacentes (Fisher 1954, Eason & Hannon 1994).

Por outro lado, sabe-se que a honestidade de um sinal sexual pode ser alterada nas situações de grande densidade de machos executando exibições, como foi encontrado em corujas da espécie territorial *Bubo bubo* (Penteriani 2003). Assim, a mensagem associada às exibições (se para atração, defesa ou repulsa) é dependente da densidade e dos contextos ambiental e social.

Provavelmente a escolha ativa pelas fêmeas, depois de vários parceiros terem sido avaliados, esteja impondo uma pressão adicional na execução da exibição, como foi documentado em outras espécies que possuem sistemas de vários machos se exibindo ao mesmo tempo (*Centrocercus urophasianus* [Gibson 1996]). A chegada de machos numa área com vários casais já estabelecidos, portanto com menor disponibilidade de fêmeas e menores chances de se obter um território antes do final da temporada reprodutiva, pode ter resultado em uma maior taxa de exibição de indivíduos que se estabeleceram tardiamente, já que as taxas foram maiores nos indivíduos que apareceram no segundo pico reprodutivo.

O fato de que os machos que possuíam territórios menores também tiveram menores taxas de sucesso de nidificação se estavam nos agregados com muitos machos, pode ter relação com a presença conspícua deles para os predadores (Danchin & Wagner 1997), é razoável supor que existe um limiar no qual as agregações não trazem benefícios para os membros dos grupos e os custos de predação aumentam.

A predação poderia estar relacionada à atividade de exibição dos machos, usada pelos predadores para achar os ninhos (Dias *et al.* 2010), além disso, o fato dos agregados com um número elevado de machos terem territórios mais concentrados facilitaria o acesso a vários territórios quase simultaneamente para um predador aéreo ou de grande tamanho. Possivelmente, a baixa taxa de sucesso de nidificação encontrada reflete a alta predação documentada anteriormente nesta espécie (Aguilar *et al.* 2008).

Neste estudo também foi encontrado que machos com territórios maiores tiveram maiores chances de sucesso de nidificação, esse resultado está de acordo com

outros estudos de sistemas de machos agregados que mostraram que o tamanho do território é um importante preditor da escolha da fêmea e o posterior estabelecimento de ninho (Robel 1966, Price 1984).

As características territoriais podem estar correlacionadas com aspectos da qualidade de cada macho e manter um território de grande tamanho pode acarretar altos custos e para as fêmeas pode ser indicador indireto da capacidade do macho de sobreviver e de sua qualidade como futuro pai (Price 1984). A ampla variação no tamanho do território poderia estar associada à habilidade individual em manter os limites territoriais, por sua vez determinadas pela experiência, idade ou condição física superior, como foi encontrado para outras espécies (*Ficedula hypoleuca* [Dale & Slagsvold 1990]). Ademais, esta habilidade física é mais evidente para as fêmeas na medida em que a proximidade territorial entre machos é mínima, permitindo comparações entre eles (Kokko & Rankin 2006). Porém, existem estudos com aves que não encontraram uma relação entre a preferência das fêmeas pelos machos que conseguiam manter territórios maiores (*Ficedula hypoleuca* [Dale & Slagsvold 1990])

Os tamanhos dos territórios achados neste estudo foram bem maiores do que aqueles registrados em estudos anteriores (Murray 1982, Wilczynski *et al.* 1988, Almeida & Macedo 2001). É provável que tamanho territorial resulte de circunstâncias particulares em cada região e período reprodutivo, pode ser que exista uma variação importante na capacidade de defesa territorial de cada indivíduo, da qualidade do território escolhido ou do uso de habitat pela população de tizius em cada época reprodutiva. Em estudos feitos com outras espécies ao longo de vários anos (e.g., *Poecile atricapilla*; Menill *et al.* 2004) os tamanhos de território foram muito variáveis entre anos e tal variação estava relacionada com as densidades populacionais. No mesmo estudo (Menill *op. cit.*) os territórios maiores indicavam a maior posição hierárquica do macho e sua capacidade de defender uma área extensa ou de manter os intrusos afastados dos recursos presentes no seu território. Neste sentido, o tamanho do território pode não ter uma relação direta com a qualidade do mesmo.

Alguns autores sugeriram que a seleção sexual favorece a agregação de machos porque facilita a escolha de parceiro social (Tarof *et al.* 2004, Kokko & Rankin 2006), então, neste sentido, o estabelecimento de um macho dentro de uma agregação poderia

ser vista como uma estratégia adaptativa, sobretudo em espécies nas quais a capacidade de escolha das fêmeas tem uma limitação temporal.

É possível inferir que existe um limite no número de indivíduos que ocupam determinada área restrita, pois algumas pesquisas têm demonstrado que indivíduos que se estabelecem no final da temporada precisam investir maiores esforços em defesa territorial (Eason & Hannon 1994). Neste estudo foi encontrado que nos agregados com maior número de machos territoriais as possibilidades de estabelecer um território com sucesso de nidificação diminuíram. É provável que um número maior de machos nos agregados exija um gasto de energia adicional para os donos de cada território na manutenção dos limites territoriais. Todavia, também é esperado que o investimento em delimitação territorial gradualmente decline com o tempo devido à familiaridade entre vizinhos (Eason & Hannon 1994). Uma evidência de que existe familiaridade entre os vizinhos nos agregados são as semelhanças encontradas nos padrões de vocalização entre os tizius (Souza Dias 2009) e as poucas interações agonísticas presenciadas neste estudo.

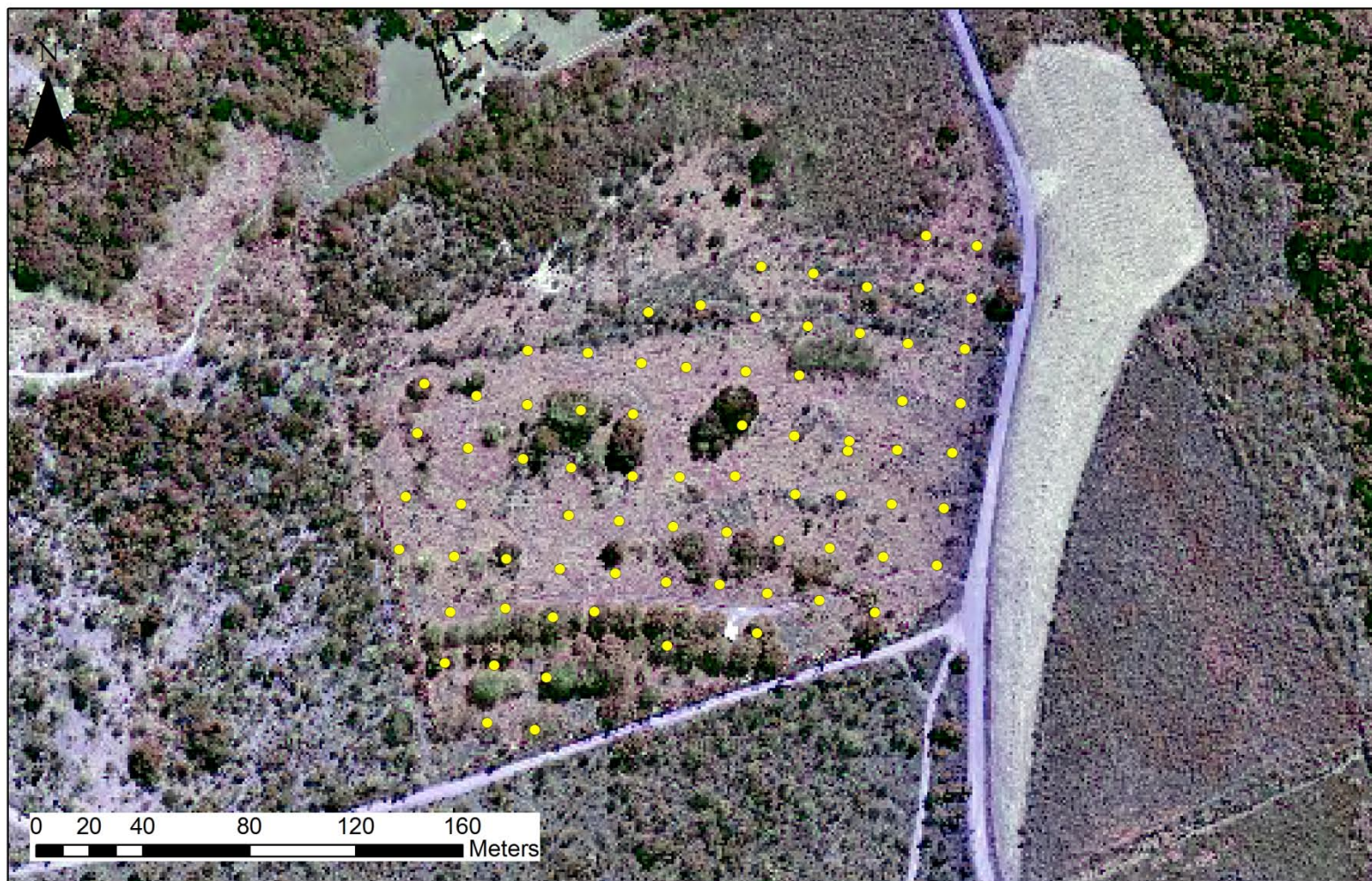


Figura 1. Mapa da área de estudo (grade) mostrando as estacas que serviam como referencia espacial dos territórios dos tizius.

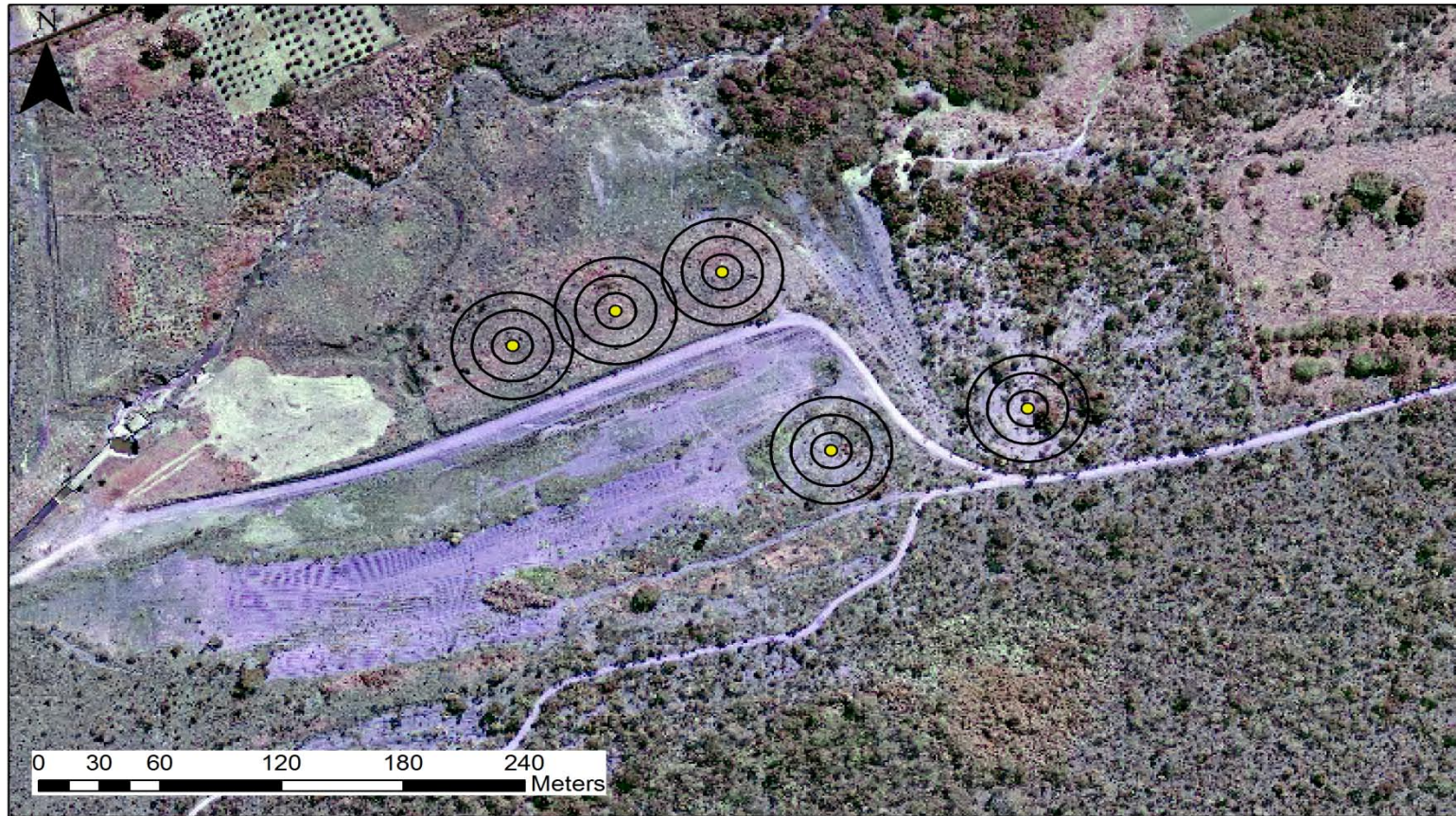


Figura 2. Mapa da segunda área de estudo mostrando os cinco pontos de referencia dos territórios dos tizius.

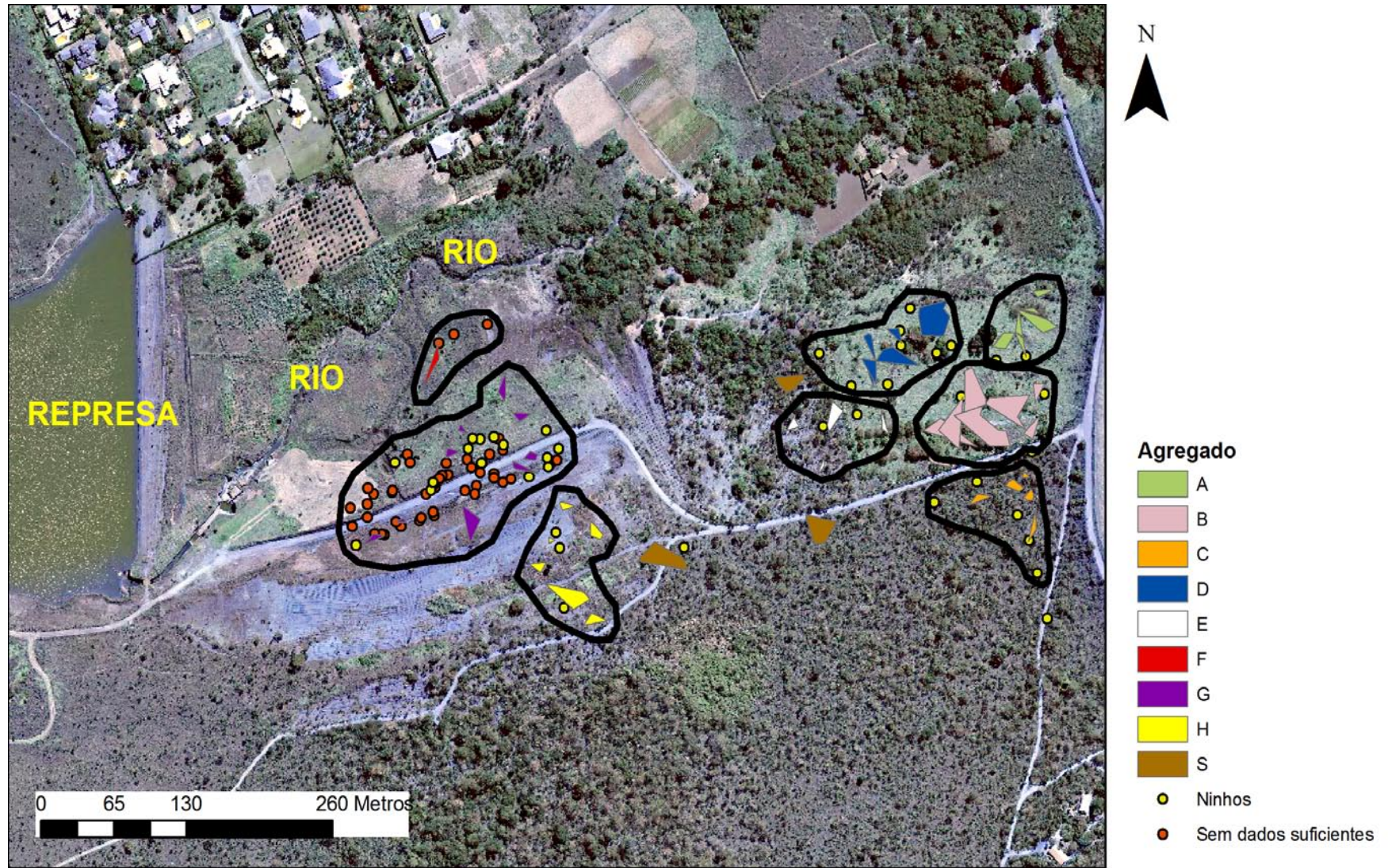


Figura 3. Mapa dos agregados de territórios (indicados pelas letras A-H) e (S) indivíduos solitários de tiziús na temporada reprodutiva 2010-2011. Cada polígono indica um território de tiziu, os ninhos apresentados são aqueles cujo dono não foi identificado e da mesma forma os pontos laranja correspondem aos poleiros de machos donos de territórios com dados insuficientes

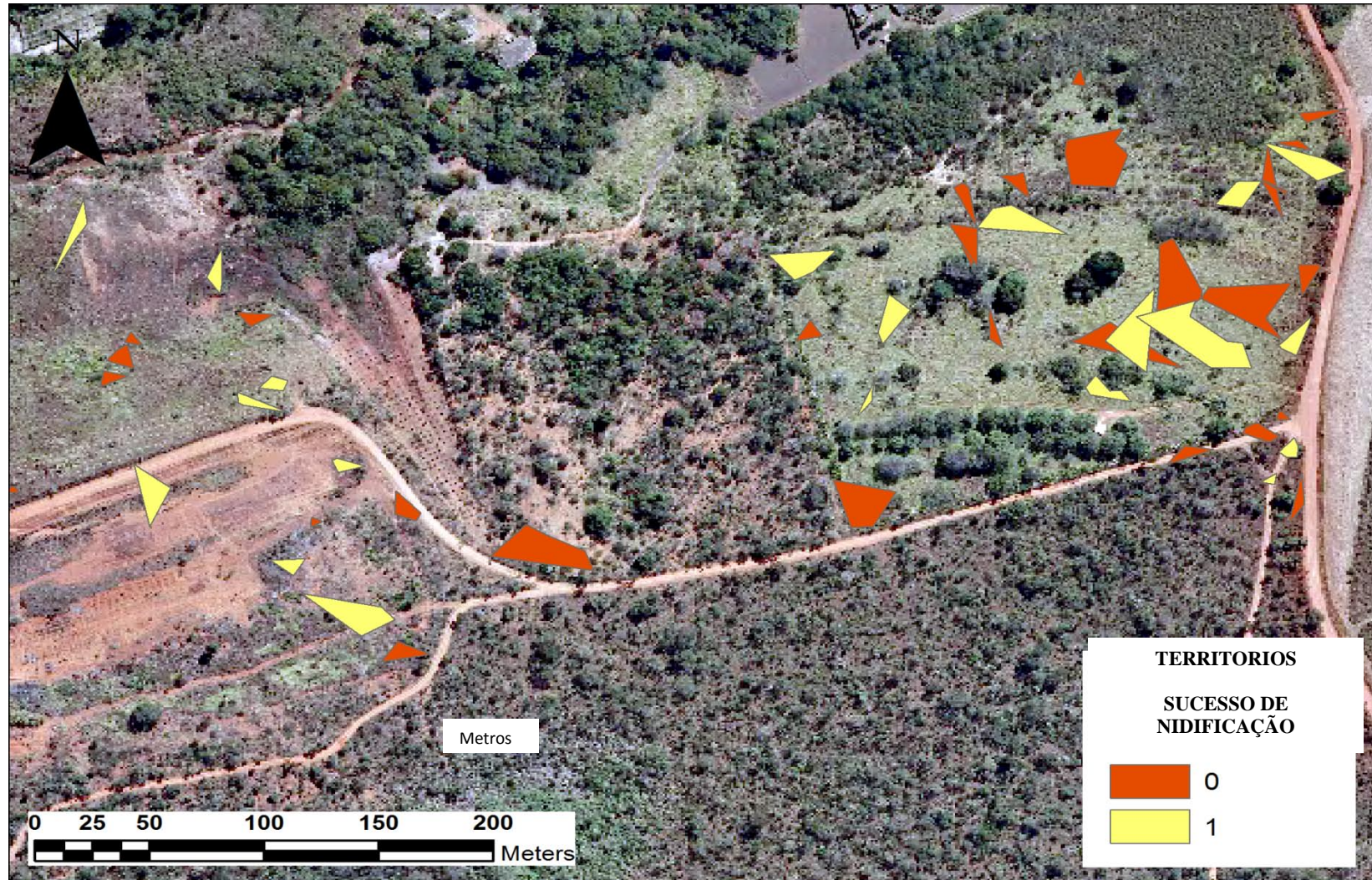


Figura 7. Mapa do sucesso de nidificação dos tizius na temporada reprodutiva 2010-2011. 0= sem sucesso, 1=com sucesso.

CAPÍTULO 2
INFLUÊNCIA DAS CARACTERÍSTICAS DA PAISAGEM E ESTRUTURA DA
VEGETAÇÃO SOBRE OS PARÂMETROS COMPORTAMENTAIS E SUCESSO
DE NIDIFICAÇÃO NO TIZIU- *Volatinia jacarina*

INTRODUÇÃO

Muitos animais se agregam junto a conspecíficos em resposta aos fatores ambientais e sociais (Mennill *et al.* 2004). Em espécies territoriais, as agregações podem refletir as variações locais de densidade de recursos, sendo que a presença de machos já estabelecidos ou conspecíficos dominantes poderia servir como um indicador da qualidade do habitat para aqueles indivíduos que vão tentar se estabelecer numa determinada área (Kleindorfer & Dudaniec 2009). Neste sentido, e para elucidar alguns aspectos das agregações, algumas hipóteses têm sido propostas para explicar a seleção de habitat como força principal na hora do estabelecimento de territórios (Herremans 1993, Danchin & Wagner 1997, Roth & Islam 2007).

As hipóteses de escolha do habitat ótimo para explicar agregações argumentam que se a seleção do habitat é a razão para o agrupamento, seria esperado que a seleção de territórios fosse baseada principalmente em características dominantes da paisagem coincidindo com o habitat ideal para a espécie. No entanto, se os fatores sociais, como a presença de conspecíficos, proteção contra predação, acasalamentos extra-par, etc. têm um papel importante na agregação, as características paisagísticas não necessariamente serão selecionadas (Roth & Islam 2007). Nesta condição, os benefícios da sociabilidade devem compensar os custos da vida gregária, a maioria das hipóteses sugere que as agregações, servem para evitar predadores ou as chances de um indivíduo ser predado diminuam pelo efeito da diluição (Danchin & Wagner 1997, Kleindorfer & Dudaniec 2009).

Os padrões de distribuição de locais reprodutivos das espécies animais são o resultado das decisões individuais na escolha do local de nidificação, que se baseiam sobretudo na escolha do microhabitat, onde os indivíduos confiam nos sinais físicos do ambiente que indicam a qualidade do local disponível, até a integração de múltiplos fatores como a presença de conspecíficos (Danchin & Wagner 1997).

No caso dos habitats homogêneos é possível pensar que animais com acesso à uma determinada área irão por ela se espalhar uniformemente, caso o ambiente seja contínuo. Baseada nessa premissa, a hipótese de agregação tradicional propõe que os indivíduos

começam a colonizar as áreas mais adequadas e usam as características físicas do ambiente como indicadores de qualidade (Danchin & Wagner 1997).

Em muitos casos, a distribuição dos territórios pode ser considerada como o resultado de um fenômeno comportamental envolvendo estímulos e respostas, nesses casos, a disponibilidade do habitat será determinada por outros fatores, como a ocorrência de fontes alimentares, os possíveis predadores presentes e a densidade de conspecíficos. Por outro lado, é claro também que os indivíduos que tentam se estabelecer numa área onde existem outros indivíduos que chegaram antes, não avaliam a área com a mesma perspectiva que os já residentes (Fretwell & Lucas 1969). Nesse sentido, a densidade existente pode consistir em uma pressão seletiva muito forte sobre os indivíduos; dependendo da espécie, a densidade pode ser considerada um fator mais importante nas escalas locais (Kokko & Rankin 2006), enquanto os padrões de agregação seguem escalas maiores da paisagem (Vickery *et al.* 2009).

Na medida em que o habitat preferido vai ficando saturado prevê-se que os indivíduos potencialmente reprodutivos que chegam depois dos ambientes estarem ocupados podem tanto escolher um habitat secundário ou podem continuar se comprimindo nos habitats ideais (Vickery *et al.* 2009).

Os benefícios da vida gregária podem ultrapassar o limiar ideal e um tamanho de grupo maior irá impor maiores custos aos membros do agregado. Neste caso os primeiros colonizadores tentam ocupar um local de alta qualidade que é saturado rapidamente; na medida em que os novos indivíduos chegam, mudam a percepção de qualidade do habitat para o restante dos animais que chegam posteriormente. Com estas limitações os animais não podem avaliar todos os locais simultaneamente e provavelmente usam diferentes opções para discriminar entre os locais disponíveis (Nocera *et al.* 2009), isso pode ter como resultado final uma distribuição espacial que não necessariamente reflete a qualidade do habitat (Nocera *et al.* 2009, Vickery *et al.* 2009).

As primeiras hipóteses para explicar as agregações espaciais tinham relação com os recursos agrupados (Tarof *et al.* 2004, Melles *et al.* 2009), apesar de alguns trabalhos terem testado as possíveis descontinuidades nas características da vegetação para explicar os

padrões de agregação em espécies socialmente monogâmicas, resultados sugeriram que os padrões estavam mais relacionados à socialidade do que às características do habitat (e.g. Tarof *et al.* 2004). Indivíduos podem obter informações sobre parceiros ou qualidade de habitat dos conspecíficos na vizinhança (Danchin *et al.* 2004, Melles *et al.* 2009), pressões da seleção sexual também podem influenciar a escolha de aves por agrupamentos com diferentes densidades (Tarof *et al.* 2004, Melles *et al.* 2009).

Para exemplificar essas teorias, um estudo com aves granívoras focado nos habitats usados pelas aves (Cunningham & Johnson 2006), descreve as características mais destacadas dos territórios, como os poleiros para canto e os lugares de nidificação. Nesse caso, tais fatores foram aqueles que mais afetaram os padrões de distribuição e a abundância de indivíduos. São poucos os estudos que abrangeram estas características num nível de escala maior; achar esses padrões de resposta pode fornecer informação sobre os mecanismos pelos quais as aves em conjunto respondem ao ambiente circundante (Barg *et al.* 2006).

A competição pela aquisição de um parceiro reprodutivo pode promover as agregações, especialmente naquelas espécies que possuem uma estratégia mista de reprodução; esse é o caso das espécies que se acasalam e formam um par principal e, ao mesmo tempo, tentam copular com outros indivíduos. A tendência de fazer territórios agregados em várias espécies de aves tem levantado novamente a importância de abordar os estudos avaliando o papel dos fatores bióticos e sociais na determinação dessas distribuições (Melles *et al.* 2009).

Uma espécie neotropical que possui este tipo de características como reprodução altamente sincrônica e vários territórios contíguos num habitat aparentemente homogêneo, é o tiziu- *Volatinia jacarina* (Linnaeus 1766). No tiziu os territórios dos machos geralmente são pequenos e agregados, onde os machos executam exibições em poleiros que destacam a presença deles num ambiente dominado por gramíneas (Dias *et al.* 2009). A configuração de agregação de territórios na espécie juntamente com construção de ninhos dentro dos territórios e investimento biparental indica que se trata de um sistema socialmente monogâmico, mas que se assemelha a um *lek* (Almeida & Macedo 2001). As evidências de

que ocorre fertilização extra-par em larga escala (Carvalho *et al.* 2006) sugere que o padrão de agregação da espécie pode configurar-se como um *lek* escondido (Wagner 1998).

Pesquisas feitas com o tiziu (Almeida & Macedo 2001) encontraram diferenças entre as áreas ocupadas por territórios quando foram comparadas às áreas adjacentes desocupadas. As autoras sugeriram que existem características da vegetação local que são selecionadas pelos indivíduos, e os resultados apontaram que em áreas ocupadas havia um percentual bem maior de gramíneas altas (45%), em comparação com áreas não ocupadas por territórios (14%). Já as características dentro dos territórios foram bastante homogêneas (Almeida & Macedo 2001), mas cabe pensar que algumas diferenças sutis na composição da vegetação dentro dos territórios, além das características da paisagem, poderiam influenciar alguns parâmetros comportamentais dos indivíduos, como a taxa de exibição.

Em outras espécies socialmente monogâmicas (*Empidonax minimus* [Tarof *et al.* 2004]) as características da vegetação não influenciaram os padrões de agregação. Mas em espécies que habitam territórios com uma vegetação mista de diferentes estratos existem características estruturais que influenciaram a disposição dos territórios (*Dendroica caerulea*, [Roth & Islam 2007]). Nesse sentido, é possível inferir que algumas características na menor escala poderiam influenciar os comportamentos de exibição dos machos (Heindl & Winkler 2003).

Foram propostos os seguintes objetivos para o presente estudo:

- A agregação territorial e o tamanho dos territórios são influenciados por alguma característica marcante da paisagem. As predições são de que os territórios estarão agrupados seguindo alguma característica marcante da paisagem na qual estão inseridos, tais como presença de corpos de água, tipo de vegetação circundante ou proximidade às perturbações antrópicas. Da mesma forma, considerou-se que diferenças na estrutura da vegetação dentro dos territórios influenciam o comportamento do macho ou, no caso do estudo, a taxa de exibição. A predição feita é de que a taxa de exibição irá variar de acordo com as condições de cobertura e complexidade da vegetação e de acordo com o número de poleiros encontrados dentro do território de cada macho.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi feito no Brasil central, numa área localizada na Fazenda Água Limpa-FAL (15°57' S 47°56' O), propriedade da Universidade de Brasília - UnB. A FAL possui uma área de 3.700 ha e situa-se a aproximadamente 32 km da cidade de Brasília, Distrito Federal. O estudo foi feito durante a temporada reprodutiva entre outubro de 2010 e abril de 2011. Embora a FAL seja composta por diversos ambientes nativos, como o campo limpo, cerrado sentido restrito e matas de galeria (Ratter 1991), o local escolhido para o estudo está coberto principalmente por vegetação alterada (capinzal).

No local de estudo foram delimitados territórios de machos marcando com fita colorida os locais onde esses realizavam suas exibições comportamentais. Os machos foram identificados pelas combinações de anilhas coloridas ou pela posição do território (ver Capítulo 1). Posteriormente, esses locais foram georeferenciados usando um aparelho com sistema de posicionamento geográfico (GPS) Garmin modelo 12 XL. Todas as coordenadas obtidas estavam na projeção *Universal Transverse Mercator* (UTM e *datum* WGS 84). Os territórios e localização dos poleiros e ninhos foram sobrepostos em um mosaico de fotos aéreas de alta resolução espacial (1 metro) cedido pela Agência de Desenvolvimento do Distrito Federal – Terracap. O mosaico de fotos aéreas, que representou a situação do Distrito Federal para o ano de 2010, foi importado e processado com o uso do programa ArcGIS 9.3.1© (ESRI 2009). Com este mesmo programa foi calculada a área de cada território e também determinado o centroide dos polígonos correspondentes.

Os machos foram classificados de acordo com o sucesso (estado = 1) ou fracasso (estado = 0) de nidificação, quer dizer, que os territórios considerados com sucesso foram aqueles nos quais foi localizado pelo menos um ninho com ovos (Figura1).

Observações comportamentais

O método de observação focal foi usado para a coleta de dados referentes a machos. Durante 30 minutos foram anotadas as seguintes variáveis comportamentais: código de cores do macho e número de saltos e/ou vocalizações. O número de saltos por período de observação focal foi denominado como taxa de exibição (no.de saltos/minuto). Para as análises somente foram usadas as informações que completaram os 30 minutos de observação.

Análises das imagens georeferenciadas

Foi utilizado um mosaico de fotos aéreas de alta definição da área de estudo correspondente à época de estudo no final de 2010. Com ajuda do programa IDRISI Taiga© (Eastman 2009) a imagem foi importada e decomposta em três bandas (azul, verde e vermelho). As bandas foram utilizadas em uma análise de componentes principais para a criação de novas imagens não correlacionadas. O objetivo da análise foi a eliminação dos ruídos normalmente gerados durante a fase de imageamento (Eastman 2009). A imagem obtida do primeiro componente principal, que abrangeu 99% da variância das imagens originais, foi usada para fazer todas as análises espaciais e os mapas apresentados.

Medidas da paisagem

Os programas ArcGis 9.3.1© (ESRI 2009) e IDRISI Taiga© (Eastman, 2009) foram utilizados para o cálculo de seis medidas da paisagem na região dos territórios estabelecidos pelos machos de tiziu. As medidas da paisagem utilizadas foram os elementos mais conspícuos da imagem, podendo ser formações naturais ou elementos de origem antrópico. A primeira medida utilizada foi a heterogeneidade da matriz que representa a diversidade de elementos contidos numa área selecionada da imagem (representados pelo número digital do *pixel*). A heterogeneidade foi expressa pelo índice de Shannon- H' (Burel & Baudry 2003), tendo sido escolhida uma janela de área 3 x 3 m para o cálculo do mesmo. Assim, áreas mais homogêneas possuíram o mesmo valor de H' e áreas mais heterogêneas possuíram diferentes valores de H' . Cada território delimitado na área de estudo foi cruzado com o mapa da heterogeneidade espacial, e para a caracterização de cada território foi selecionado o valor máximo da heterogeneidade (H_{max}). Foi assumido que o valor de

heterogeneidade representa a diversidade da estrutura de vegetação (diferentes tipos de estratos vegetais) dentro dos territórios dos machos.

A segunda métrica obtida foi o índice de vegetação de diferença normalizada (NDVI das siglas em inglês), a qual reflete a medida da biomassa vegetal contida dentro da área analisada e, portanto dentro dos territórios dos machos. O índice é baseado nas relações de reflectância espectral entre os diferentes tipos de vegetação (Crippen 1990). A medida varia entre -1 e 1, e os valores são maiores na medida em que a vegetação arbórea é mais densa.

As outras quatro métricas calculadas são baseadas na posição relativa dos territórios na paisagem. Usando-se o centroide do território como referência, foram calculadas as distâncias de cada um dos territórios até: o rio mais próximo, a vegetação mais densa, estradas e a represa existente nas proximidades da área de estudo. Assim, procurou-se observar se alguma destas características da paisagem estaria influenciando a aglomeração dos territórios defendidos pelos machos.

Medidas da vegetação local

Dentro de cada um dos territórios foram calculadas outras variáveis espaciais (escala local ou filtro fino) que poderiam influenciar alguns padrões da exibição sexual dos machos. Os territórios previamente marcados foram visitados após a temporada reprodutiva (abril de 2011), dentro do território foram contabilizados, marcados e georeferenciados todos os poleiros utilizados pelos machos. Além disso, foram obtidos para cada território: a altura média dos poleiros, a altura da árvore mais alta, espaçamento entre as árvores, altura média do capim, altura média dos arbustos e número de árvores. Todas as medidas da vegetação foram tomadas numa parcela circular com um raio de 5 m a partir do centróide do território. Nos territórios que apresentaram uma área maior a 50 m² foram feitas de duas até três parcelas de raio 5 m afastadas pelo menos 20 m entre elas. Neste caso foi usada a média dos valores obtidos para todas as parcelas para finalmente se obter um valor para cada território.

Análises dos dados

Quando são analisados dados espaciais de áreas muito próximas geralmente ocorre um problema de autocorrelação espacial (Moran 1950). Considerando esse aspecto, as variáveis utilizadas nos modelos estatísticos (taxa de exibição e área de território) foram analisadas com o programa SAM© (Rangel *et al.* 2010) para a verificação de possíveis autocorrelações espaciais nas medidas obtidas em campo. Foi utilizado o I de Moran (Moran 1950) para medir a correlação de variáveis entre localidades espacialmente próximas, sendo que os valores próximos a -1 indicam dados dispersos, os próximos a +1 dados correlacionados, e o valor de zero indica um padrão espacial ao acaso.

Foi usada uma análise de correspondência canônica para relacionar a taxa de exibição e a área do território como variáveis resposta com as métricas da paisagem obtidas para cada território, como variáveis explanatórias. Seguindo os procedimentos dados por Borcard *et al.* (1992), foram usadas as coordenadas geográficas de cada território como covariáveis dentro da análise de correspondência canônica para controlar a correlação espacial da distribuição dos territórios em relação ao gradiente espacial.

Depois dessa análise, foi feito um modelo misto generalizado para testar a relação entre as métricas da paisagem de cada território e o sucesso de nidificação. Os modelos que tiveram resultados significativos foram testados usando os índices de Akaike (AIC) e simplificados com a remoção sequencial de variáveis (*stepwise regression*) até que fosse encontrado o modelo significativo mais simples.

Foi feita uma análise de componentes principais das variáveis locais para caracterizar os territórios dos machos. Para tanto, foram utilizadas as variáveis: altura de arbustos, altura de capim, número de poleiros, número de árvores, altura da árvore mais alta, altura dos poleiros e distância ao território mais próximo. Foi usada uma análise de correspondência canônica para relacionar a taxa de exibição e a área do território com as variáveis locais de vegetação de cada território, adicionando as coordenadas geográficas como covariáveis para controlar a correlação espacial. Com base nos resultados da análise anterior foi feita uma regressão múltipla para determinar se a taxa de exibição estaria sendo

influenciada pelas variáveis da vegetação local selecionadas nos modelos de correspondência canônica.

Todas as variáveis foram testadas para normalidade com o teste de Shapiro-Wilks, e no caso de não-normalidade, foram submetidas a uma transformação logarítmica. Possíveis *outliers* foram identificados por meio dos gráficos de resíduos e usando os valores da distância de Cook. Os gráficos dos resíduos também foram analisados para possíveis desvios de homocedasticidade.

Todas as análises estatísticas foram feitas com o software R 2.3.13 (Development Core Team, 2011) e para todas as provas estatísticas a hipótese nula foi rejeitada num nível de 5% ($p < 0,05$).

RESULTADOS

No total foram identificados 42 territórios para 40 machos durante toda a temporada reprodutiva. Dois machos delimitaram novos territórios depois de ter estabelecido o primeiro com sucesso, e um deles (C53912) mudou de agrupamento na segunda tentativa. Os territórios foram agrupados em oito agregados (identificados com letra de A a H ver Capítulo 1) localizados tanto na grade principal quanto próximo à barragem da FAL. Quatro machos não estiveram associados com nenhum agregado e foram considerados como indivíduos solitários.

Tamanho do território e padrões de agregação em função da paisagem

Os dois primeiros eixos da análise de componentes principais das métricas de paisagem para os 42 territórios de tiziu explicam 97% da variação dos dados, sendo 90%

referente ao primeiro eixo. Este componente teve dois elementos que influenciaram fortemente o tamanho dos territórios: distância para a represa e distância aos rios.

Os territórios menores estavam mais agrupados e próximos aos corpos de água do que os territórios maiores. Ambos os elementos de paisagem também estavam representados no eixo dois, mas com uma influência menor da distância às estradas (Figura 2). O gráfico abaixo (Figura 2) também mostra que os territórios se distinguem em dois grupos (um com valores positivos e outro com valores negativos no primeiro componente canônico). Os territórios menores estão localizados mais próximos à represa, variável que esteve negativamente correlacionada com o primeiro componente principal.

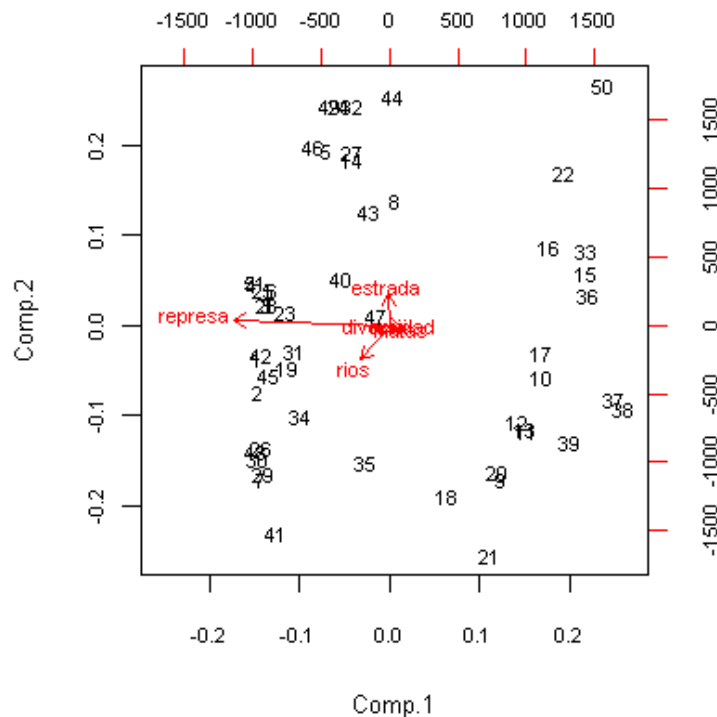


Figura 2. Gráfico dos componentes ambientais para seis métricas de paisagem dos territórios de tizius na temporada reprodutiva 2010-2011.

Os resultados da análise de autocorrelação espacial encontrou muitos valores positivos acima de zero, o que indica alta correlação espacial influenciando as variáveis independentes (Figuras3 e 4).

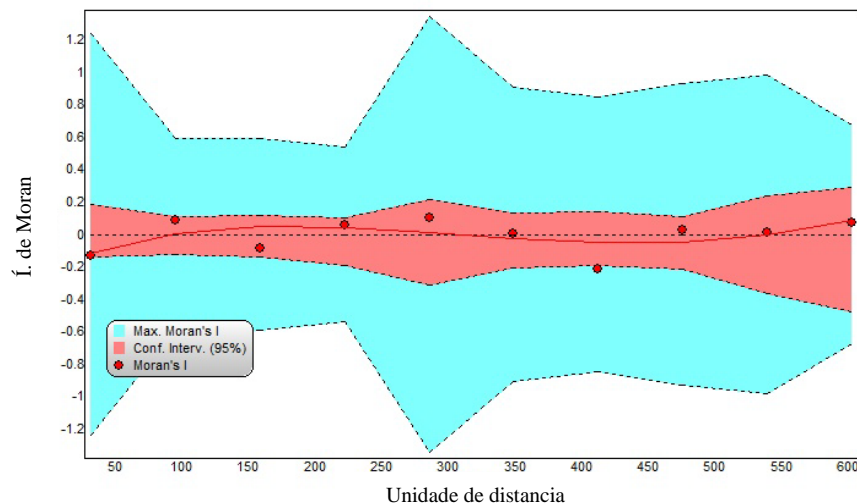


Figura 3. Índice de Moran para a taxa de display, os valores encontrados dentro da faixa cinza escuro indicam alta autocorrelação espacial num intervalo de 95% de confiança.

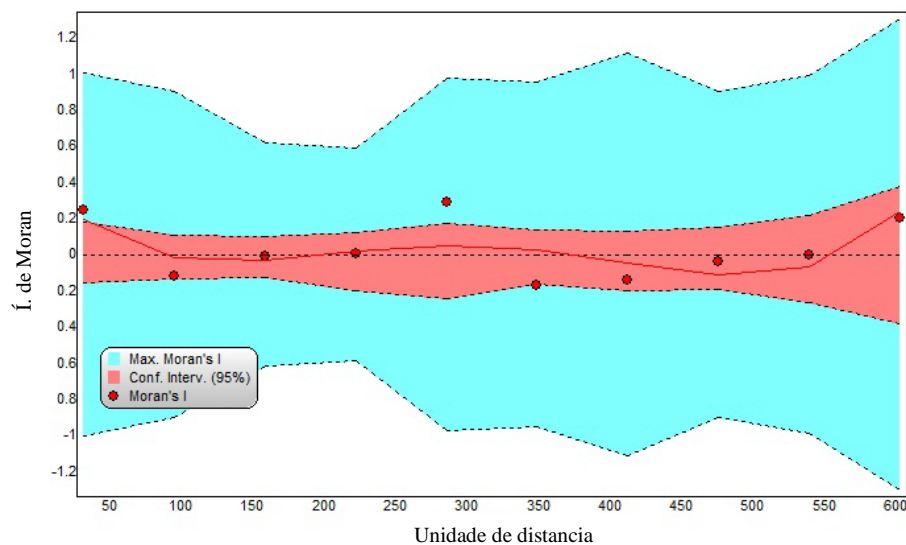


Figura 4. Índice de Moran para a área do território dos tizius, os valores encontrados dentro da faixa cinza escuro indicam alta autocorrelação espacial num intervalo de 95% de confiança.

A análise de correspondência canônica indicou que a agregação dos territórios explicada pelas métricas da paisagem só explica o 15% dos dados. O primeiro fator da correspondência canônica explica 96% das variáveis, sendo que neste caso as variáveis da paisagem influenciaram a taxa de exibição, no entanto a área do território não teve uma contribuição importante (Tabelas 1 e 2)

Tabela 1. Importância dos componentes canônicos para as métricas da paisagem.

Parâmetros	CCA1	CCA2
Eigenvalue	0,016	0,001
Proporção Explicada	0,961	0,040
Proporção Acumulativa	0,961	1,000

Tabela 2. Valores obtidos da análise de correlação canônica para as variáveis da paisagem e as variáveis independentes e significância dos modelos generalizados mistos em relação ao sucesso de nidificação.

Variáveis	p	Coefficientes canônicos	
		CCA1	CCA2
área	-	0,024	-0,001
exibição	-	-0,683	-0,024
matas	0,39	0,134	0,283
ndvi	0,04*	-0,141	0,766
represa	0,23	-0,020	-0,002
rios	0,67	0,129	0,056
estrada	0,21	0,136	-0,536
diversidade	0,04*	0,771	-0,126

Do grupo das métricas da paisagem se destaca o valor de heterogeneidade da matriz (diversidade) para o primeiro fator e NDVI, heterogeneidade da matriz e distância as estradas para o segundo fator (Figura5)

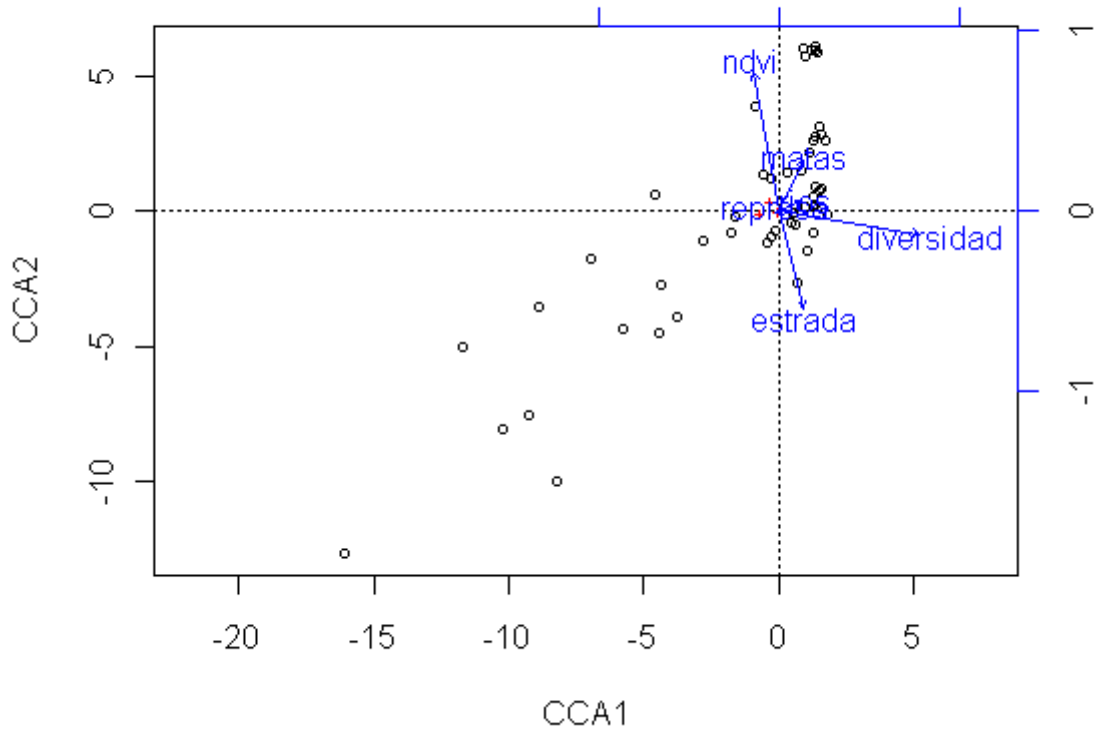


Figura 5. Gráfico da análise de correspondência canônica mostrando o primeiro fator da análise (CCA1) e o segundo fator (CCA2) assim como o agrupamento dos territórios de tizius em relação as métricas da paisagem e a taxa de display e área do território.

Baseado nestes resultados foi feito um modelo linear generalizado para observar as possíveis variáveis da paisagem que influenciaram o sucesso de nidificação nos machos de tiziu.

Usando o critério de Akaike (AIC) foram selecionadas as variáveis que melhor explicavam o sucesso de nidificação e foi escolhido o modelo que tinha menor valor do índice com as variáveis não significativas que foram removidas sequencialmente (Tabela 3)

Tabela 3. Resumo da seleção de modelos para avaliar a relação entre o sucesso de nidificação e variáveis da paisagem para os machos de tiziu monitorados na temporada reprodutiva do 2010-2011.

Modelo	k	AIC
Sucesso(matas+ndvi+represa+rios+estrada+diversidade)	6	70,16
Sucesso(matas+ndvi+represa+ estrada+diversidade)	5	68,34
Sucesso(ndvi+represa+ estrada+diversidade)	4	66,96
Sucesso(ndvi+represa+ diversidade)	3	66,21

Obs.: k= número de parâmetros

Desta forma, foi possível observar que as variáveis NDVI (GLM, $Z=2,07$, $p< 0,05$) e heterogeneidade da matriz (GLM, $Z=1,92$, $p< 0,05$) foram as melhores preditoras para os machos terem sucesso ao estabelecer um ninho (Figuras 6 e 7), quer dizer, territórios com maior número de árvores dentro do território e maior diversidade de estratos tinham mais possibilidades de possuir um ninho com sucesso.

Estrutura da vegetação e padrões comportamentais

A análise das variáveis de vegetação mostra que o componente principal 1 reflete 96% da variação dos dados e o segundo componente 3% da variação, portanto, usando os dois primeiros componentes é possível explicar a distribuição das variáveis.

O fator que influenciou consideravelmente no componente principal 1 foi a distância para o território mais próximo (Tabela 4), comprovando que a agregação de territórios não é um padrão obtido ao acaso (Figura 8).

Tabela 4. Loadings da análise de componentes principais para as variáveis da vegetação para os machos de tiziu monitorados na temporada reprodutiva do 2010-2011.

Variáveis	Comp. 1	Comp.2	Comp.3	Comp.4	Comp.5	Comp.6	Comp.7
Dist. Mínima	0,0997						
Alt. do capim							-0,991
Alt. dos arbustos			0,377	0,466	0,562	0,561	
Arvore mais alta		-0,849	0,26	0,169	-0,384	0,172	
Quant. árvores		-0,474	-0,388	-0,48	0,616	0,113	
No. de poleiros			0,796	-0,488	0,177	-0,303	
Alt. dos poleiros		-0,271	0,531	0,353	-0,735		

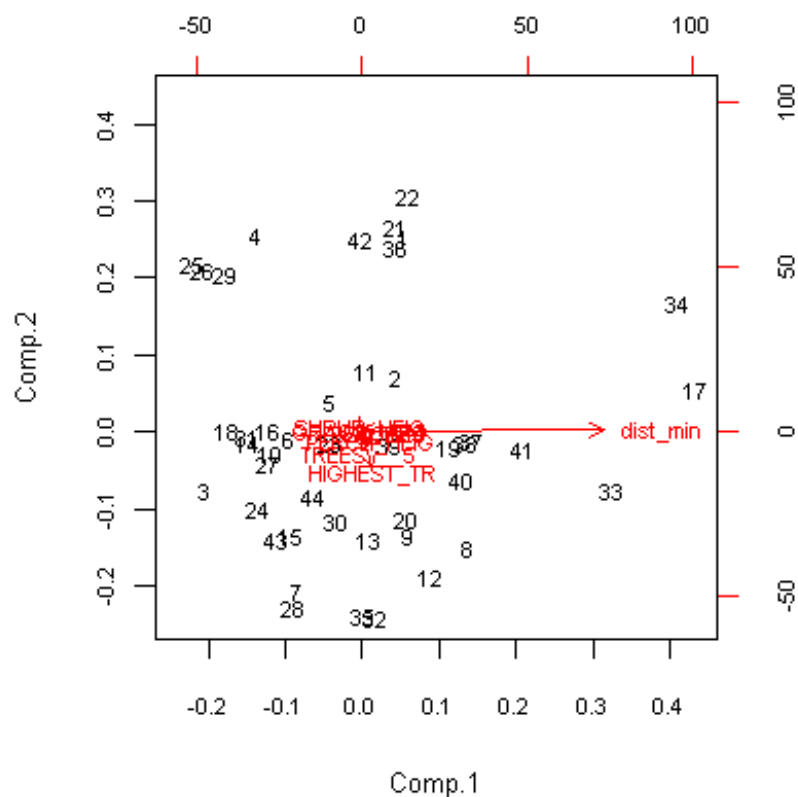


Figura 8. Gráfico da análise de componentes principais para as medidas de cobertura da vegetação e distância mínima entre os territórios dos tizius na temporada reprodutiva 2010-2011.

A análise de correspondência canônica mostra que 24% dos dados podem ser explicados pela variação da cobertura vegetal. Só o fator um explica 98% dos dados, e a taxa de exibição está sendo fortemente influenciada pela altura de capim, pela altura de arbustos e pelo número de árvores dentro dos território (Figura 9 e Tabelas 5 e 6).

Tabela 5. Importância dos componentes canônicos para as variáveis da vegetação.

Parâmetros	CCA1	CCA2
Eigenvalue	0,025	0,001
Proporção Explicada	0,983	0,017
Proporção Acumulada	0,983	1,000

Tabela 6. Valores obtidos da análise de correlação canônica para as variáveis da vegetação e as variáveis independentes. A coluna 'p' indica a significância dos modelos generalizados mistos em relação ao sucesso de nidificação

Variáveis	p	Coefficientes canônicos	
		CCA1	CCA2
Área	-	0,031	-0,001
Tx. Exibição	-	-0,816	-0,010
Dist. Mínima	0,62	0,023	-0,249
Alt. do capim	0,03*	0,253	0,274
Alt. dos arbustos	0,06	0,465	0,008
Arvore mais alta	0,76	-0,007	-0,609
Quant. de árvores	0,9	-0,514	-0,464
No. de poleiros	0,88	-0,091	-0,158
Alt. dos poleiros	0,27	0,095	-0,853

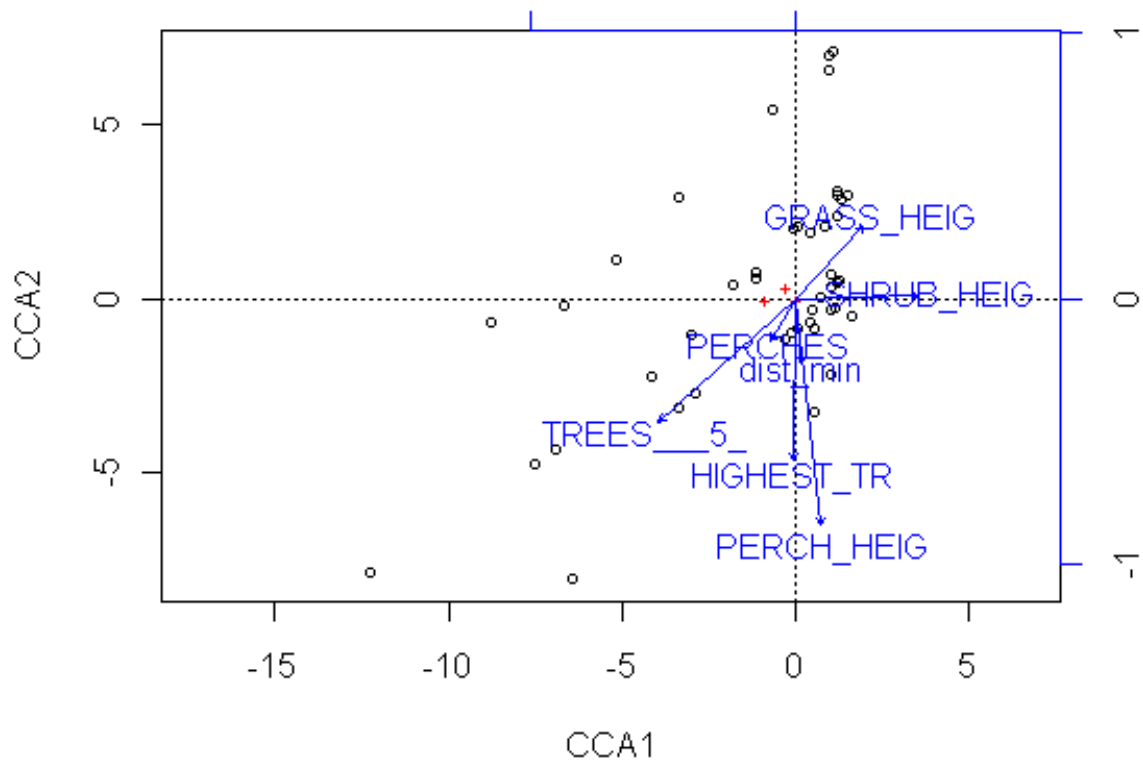


Figura 9. Gráfico da análise de correspondência canônica mostrando o primeiro fator da análise (CCA1) e o segundo fator (CCA2) assim como o agrupamento dos territórios de tizius em relação à cobertura da vegetação e a taxa de exibição e área do território.

Baseado nos resultados foi feita uma regressão múltipla, usando a taxa de exibição como variável resposta em relação a todas as variáveis de vegetação amostradas. Depois usando o critério de Akaike (AIC) foram selecionadas as variáveis que melhor explicam a taxa de exibição e foi escolhido o modelo que tinha menor valor do índice com as variáveis que foram selecionadas como mais relevantes (Tabela 7).

Tabela 7. Resumo da seleção de modelos para avaliar a relação entre taxa de exibição e variáveis da vegetação para os machos de tiziu monitorados na temporada reprodutiva do 2010-2011.

Modelo	k	AIC
T.exibição(dist+capim+arbust+arv+nro.arv+poleir+nropoleiro)	7	35,18
T.exibição(dist+capim+arbust+arv+nro.arv+poleir)	6	33,21
T.exibição(capim+arbust+arv+nro.arv+poleir)	5	28,01
T.exibição(capim+arbust+ nro.arv+poleir)	4	26,51
T.exibição(capim+arbust+ nro.arv)	3	21,43

Obs.: k= número de parâmetros

O resultado da seleção de modelos indicou que a altura do capim, altura dos arbustos e o número de árvores dentro do território explicavam melhor a relação ($R^2=0,30$, $p<0,05$). Contudo, somente a altura do capim foi significativa ao explicar a taxa de exibição, ou seja, quanto maior a altura das gramíneas nos territórios menor será a taxa de exibição dos machos ($t_{34}=-2,137$, $p< 0,05$) (Figura10).

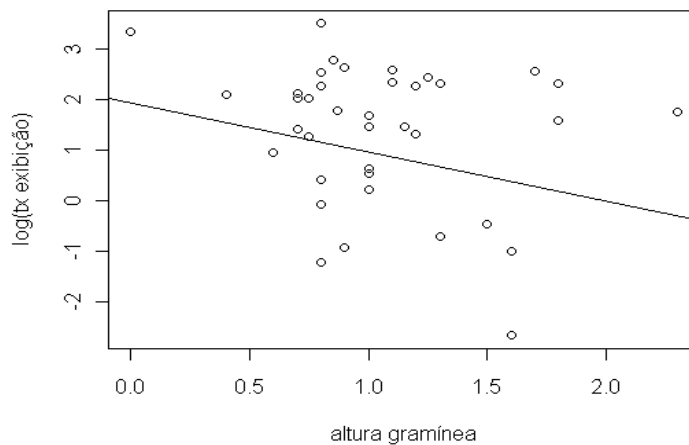


Figura 10. Modelo linear entre a taxa de exibição e a altura das gramíneas nos territórios de tizius na temporada reprodutiva 2010-2011.

DISCUSSÃO

É sabido que a escolha do habitat feita por cada indivíduo é uma resposta à combinação de diversos fatores ambientais (Bertin 1977). Os resultados obtidos neste estudo mostram que existem fatores no nível da paisagem que influenciam o padrão de agregação territorial em *Volatinia jacarina*. Entre eles, destacam-se a presença dos corpos de água, sejam de origem antrópica, como a represa no local do estudo, ou simplesmente fatores que façam parte da configuração natural da área, como são os pequenos rios. A aglomeração de territórios ao redor de fatores marcantes da paisagem sugere que existem elementos dominantes que influenciam o padrão final de escolha de território, como foi demonstrado em outras espécies (Bertin 1977, Rossell 2001).

Embora a significância ecológica direta das características da paisagem seja difícil de ser associada aos padrões de agregação de territórios (Rossell 2001), pode ser inferido que as áreas com maior proximidade aos corpos de água possam oferecer mais recursos alimentares próximos para os quais os indivíduos poderiam se movimentar constantemente. Podendo ser que as agregações espaciais dos territórios tenham mais relação com os recursos agrupados (Tarof *et al.* 2004, Melles *et al.* 2009) o fato de existir uma correlação dos territórios com a represa e rios também poderia estar mais relacionada com a perturbação do ambiente, já que a espécie prefere ambientes perturbados.

Mas, a oferta de sementes das gramíneas para os tizius na época reprodutiva pode influenciar essa escolha de território e essas seriam características de filtro fino (maior escala) no estabelecimento dos mesmos. Em outras espécies que aproveitam recursos da vegetação (*Hylocichla mustelina*, *Catharus fuscescens* [Bertin 1977], *Vermivora chrysoptera* [Rossell 2001]) estes territórios estiveram agregados inicialmente também ao redor dos cursos de água.

É possível que essas características estejam influenciando a concentração e a compressão de territórios em alguns agregados (Rossell 2001), e em muitos casos a pronunciada aglomeração num local pode excluir indivíduos que não conseguem estabelecer-se nos habitats ótimos e são deslocados para habitats menos usados, nos quais as chances de sucesso de nidificação sejam menores (Zimmerman 1971). A escolha do

lugar de reprodução é um aspecto muito importante e mesmo que as aves estejam no habitat de maior qualidade podem ser impedidas de adquirir territórios pela competição intraespecífica com outros machos (Cody 1981). O fato da análise ter explicado somente 15% dos dados pode ser devido a 2 fatores: primeiro, os territórios possuem características muito homogêneas, provavelmente por causa da proximidade entre eles. Segundo, a escolha do local dos territórios pode ser em parte explicada pela estrutura da paisagem, mas também existem fatores comportamentais (características individuais) e ecológicos (competição entre machos).

Além das influências numa escala maior na hora da escolha de territórios, alguns dos atributos estruturais contidos dentro de cada território são requerimentos na escolha de habitat dependendo da espécie (Cody 1981). De acordo com os resultados apresentados, os elementos mais associados com o tamanho de território foram a diversidade de estratos vegetais contidos em cada território e o número de árvores dentro de cada um; sendo os fatores ambientais que ajudam na escolha do território.

Cody (1981) oferece exemplos com os quais argumenta que características da vegetação podem ser usadas na discriminação de habitat pelos primeiros indivíduos que colonizam as áreas reprodutivas, usado como uma dica panorâmica dos requerimentos básicos das aves para o sucesso de acasalamento. Os próximos indivíduos que chegarem na área podem usar uma combinação de estratégias: avaliar o habitat e também a presença de conspecíficos (Fletcher & Sieving 2010). O resultado final será um padrão agregado e influenciado por ambas características ambientais e comportamentais. Um exemplo dessa situação é representado por aves que habitam vegetação de gramíneas, onde a altura da vegetação e a densidade de indivíduos constituem fatores importantes na segregação de territórios (Cody 1981). Essa combinação de características relevantes escolhidas por cada indivíduo pode ter como resultado final que os donos de territórios com elementos destacados sejam aqueles que tenham obtido maior sucesso de nidificação, como foi evidenciado neste estudo.

Neste estudo foi encontrado que os territórios com maiores números de árvores e mais estratos da vegetação podem ter mais possibilidades de serem escolhidos pelos

machos. Contudo, é importante considerar que a escolha de território pode ser afetada pela data de ocupação e chegada dos indivíduos na área de estudo como acontece em outras espécies (*Locustella luscinioides* [Aebischer *et al.* 1996]), onde os machos que chegam mais cedo na área e que enfrentam menos competição têm maiores probabilidades de adquirir melhores territórios inferindo futuros benefícios.

Em muitas espécies granívoras (*Dolichonyx oryzivorus* [Wittenberger 1980]) o sucesso de acasalamento é geralmente relacionado com a disponibilidade de comida, mas também as diferenças podem estar relacionadas à cobertura da vegetação, por isso é importante considerar a natureza da estrutura da vegetação nos territórios selecionados pelos machos que poderia influenciar futuramente no acasalamento (Ficken & Ficken 1965).

As diferenças sutis encontradas entre os territórios podem simplesmente refletir variações no fornecimento de recursos presentes e locais de refúgio, e a estrutura da vegetação é um elemento correlacionado com esta oferta. Esse tipo de relação recursos-vegetação-sucesso de nidificação tem sido registrada principalmente em sistemas poligínicos (Wittenberger 1980), mas poderiam estar presentes também num sistema socialmente monogâmico como o do tiziu que possui uma configuração espacial de territórios que permite a comparação simultânea da oferta de vários machos se exibindo conjuntamente.

Cabe lembrar que o resultado final do tamanho do território provavelmente esteja refletindo o resultado final da competição intraespecífica, recursos suficientes, influências de fatores ambientais e outros processos que acontecem no estabelecimento de ninho, para isso, é necessário identificar os mecanismos ambientais que estão influenciando as pressões competitivas (Smith & Shugart 1987).

Best (1977) encontrou que existe relação entre o sucesso de estabelecimento do macho e a disponibilidade de substrato de nidificação. Assim, é possível que na hora das fêmeas avaliarem a qualidade do macho e do território, indiretamente elas também estão avaliando a escolha do local de nidificação e consideram adicionalmente as características da vegetação encontradas dentro do território.

Em outra espécie que escolhe habitats dominado por gramíneas (*Spiza americana* Zimmerman 1977) foi encontrado que a estrutura da vegetação também foi um fator próximo afetando a seleção de habitat e que as respostas de territorialidade foram dependentes das densidades de conspecíficos, como foi encontrado neste estudo (Capítulo 1). A estrutura da vegetação e os fatores ambientais podem afetar diretamente o sucesso reprodutivo (Zimmerman 1977), embora esse aspecto não tenha sido avaliado no presente estudo. Geralmente o sucesso reprodutivo de cada macho não é uma medida confiável em áreas com territórios muito próximos, onde as condições de mortalidade de ninhos são muito altas e uniformes, independentemente de outros fatores (Días *et al.* 2009).

Em uma espécie granívora *Spiza americana* (Zimmerman 1971) foi observado que somente os machos que defendiam territórios com a vegetação gramínea suficientemente alta e densa conseguiram atrair parceiras e construir um ninho com sucesso, como foi observado neste estudo. Pesquisas em outros grupos animais (Kokko & Rankin 2006) reforçam a ideia de que a seleção sexual pode ser influenciada por fatores ambientais que influenciam a visibilidade (e.g. estrutura da vegetação) e outros tipos de recursos disponíveis no território.

A presença de poleiros e a cobertura da vegetação dentro de cada território são fatores importantes na escolha dos territórios segundo os resultados encontrados, e sobretudo a cobertura de gramíneas, parece influir na taxa de exibição de cada macho. Esses resultados destacam a ideia que a conspicuidade dos poleiros e a locação destes para a exibição podem ser considerações importantes na hora de se estabelecer numa determinada área; a presença dos poleiros numa matriz de gramíneas pode ser um fator chave para o desenvolvimento da exibição acrobática da espécie (Castrale 1983). Todavia, outros fatores além da altura dos poleiros, como a altura da vegetação circundante, podem influenciar as respostas comportamentais de cada indivíduo. Uma vantagem na exibição dependente da vegetação seria pular acima da vegetação o que poderia melhorar o componente visual das exibições do macho (Wilczynski *et al.* 1989).

Ademais, o que é denominado como habitat ótimo numa temporada pode ser um padrão totalmente diferente na temporada seguinte e o produto disso é um padrão diferente

de agregação em cada ano (Herremans 1993), os territórios dos tizius possuem essas características que mudam de ano a ano, tendo um padrão de agregação diferente em cada temporada reprodutiva.

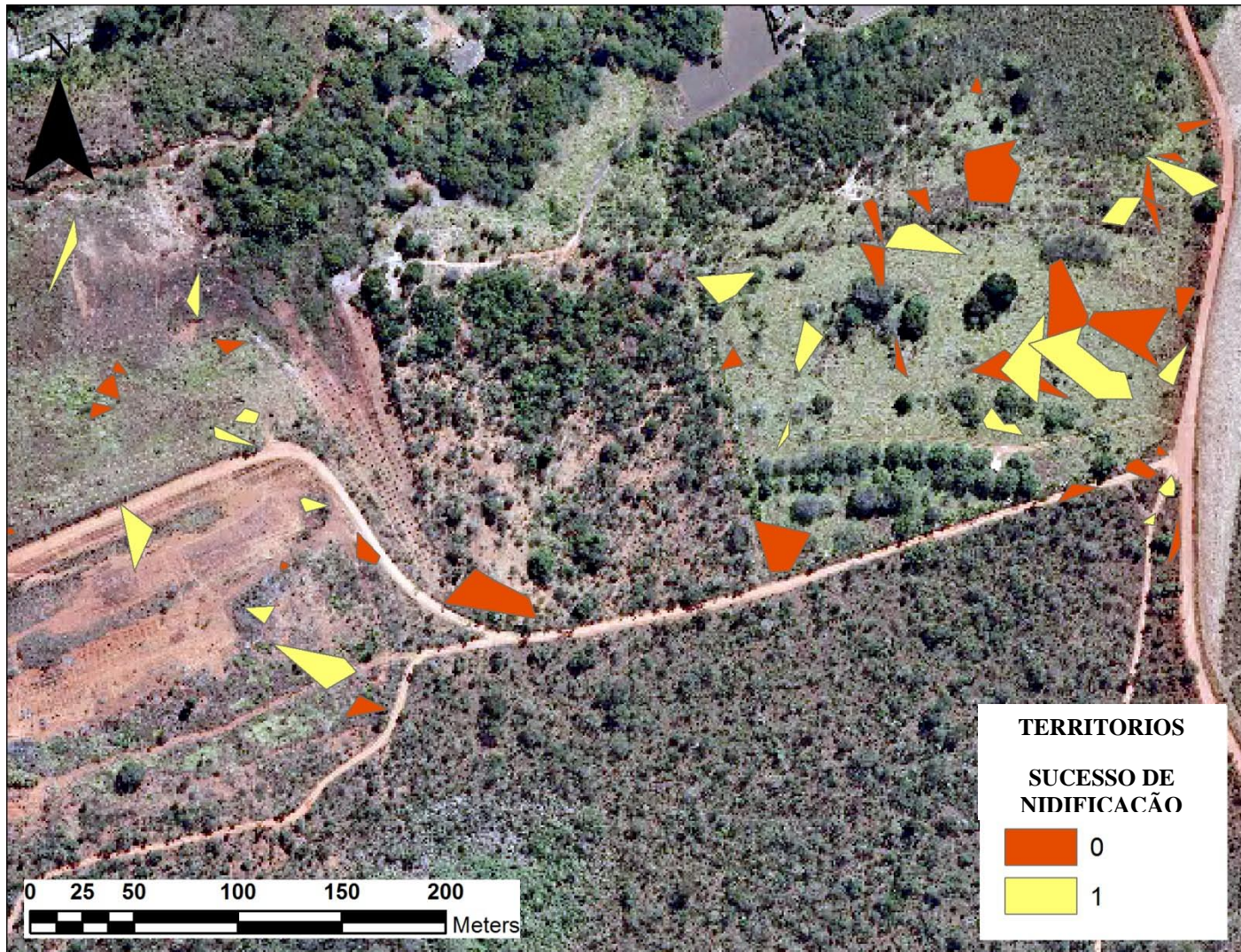


Figura 1. Mapa mostrando o sucesso de nidificação nos tiziúsna temporada 2010-2011 (0=sem sucesso, 1=com sucesso).

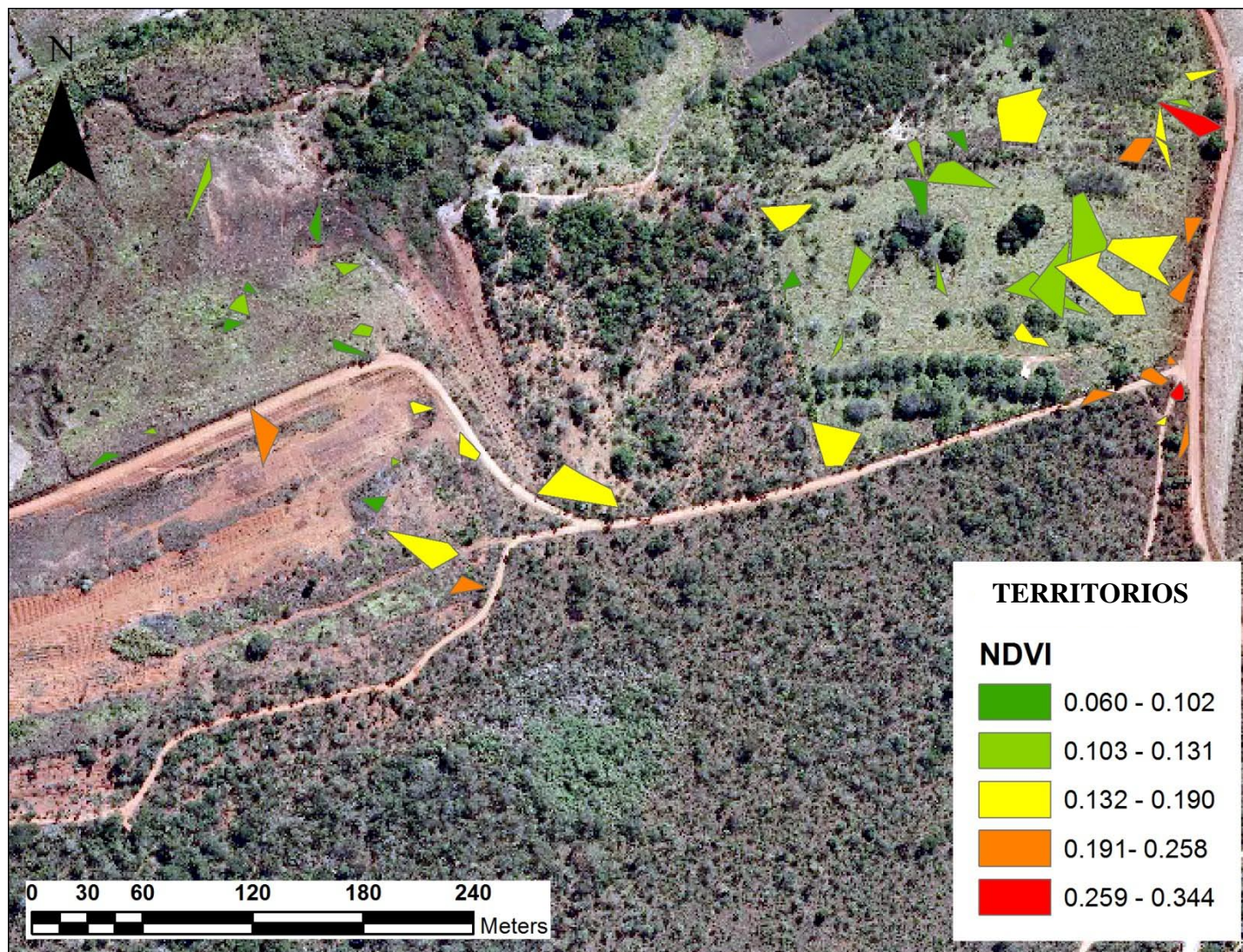


Figura 6. Mapa mostrando os valores encontrados de NDVI para cada territorio dos tiziusna temporada 2010-2011.

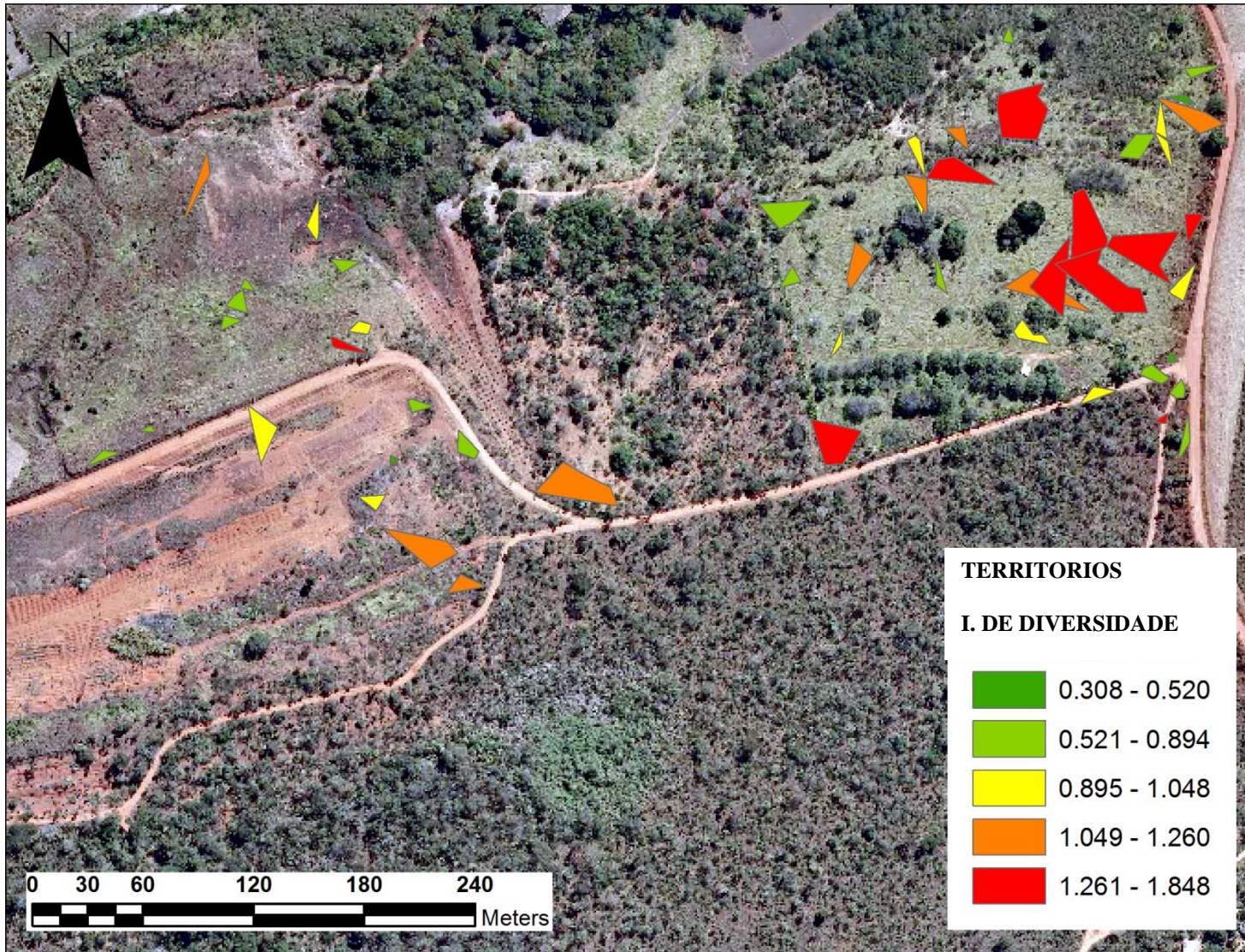


Figura 7. Mapa mostrando os valores encontrados de heterogeneidade da matriz para cada territorio dos tizius na temporada 2010-2011.

CONCLUSÃO

Neste estudo foram encontrados vários resultados significativos para a população de *Volatinia jacarina* estudada durante a temporada reprodutiva de 2010-2011. A taxa de exibição, que é uma característica relevante dos machos na época reprodutiva e tem influência na formação de casal, não esteve relacionada com o número de vizinhos próximos que estavam nos agregados territoriais. Contudo, machos que chegaram à área no final da temporada reprodutiva tenderam a ter uma taxa de exibição mais elevada. Considerando que a taxa de exibição dos machos é um caráter muito conspícuo seria esperado que houvesse uma relação da mesma com o sucesso de nidificação, aspecto que não foi observado. Machos detentores de territórios de maior tamanho foram aqueles que tiveram maiores taxas de sucesso de nidificação. Por outro lado, um maior número de vizinhos nos agregados causou uma menor taxa de nidificação na área de estudos.

Ao analisar a seleção de habitat no nível da paisagem, a presença dos corpos de água na área de estudo influenciou claramente a aglomeração dos territórios. Neste estudo também foi encontrado que a maior quantidade de árvores e maior diversidade de tipos de cobertura do solo (ambos indicadores da heterogeneidade da matriz de paisagem) são bons preditores para que os machos tenham sucesso no estabelecimento de ninho. De igual forma, numa escala mais fina dentro dos territórios escolhidos a maior altura do capim teve relação com a menor taxa de exibição dos machos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aebischer A., N. Perrin, M. Krieg, J. Studer & D. R. Meyer. 1996. The Role of Territory Choice, Mate Choice and Arrival Date on Breeding Success in the Savi's Warbler *Locustella luscinioides*. *Journal of Avian Biology* 27 (2) :143-152
- Aguilar, T. M., R. I. Dias, A. C. Oliveira & R. H. Macedo. 2008. Nest-site selection by Blue-black Grassquits in a Neotropical savanna: Do choices influence nest success?. *Journal of Field Ornithology* 79(1):24–31.
- Almeida J. B. & R.H. Macedo. 2001. Lek-like Mating System of the Monogamous Blue-Black Grassquit. *The Auk* (2):404–411.
- Axelrod R. & W. D. Hamilton. 1981. The Evolution of Cooperation. *Science* 211(4489): 1390-1396(Mar. 27, 1981).
- Barber C. A. & R. J. Robertson. 1999. Floater Males Engage in Extrapair Copulations with Resident Female Tree Swallows. *The Auk* 116(1): 264-269.
- Barg, J.J., D. M. Aiama, J. Jones & R. J. Robertson. 2006. Within-territory Habitat Use and Microhabitat Selection by Male Cerulean Warblers (*Dendroica cerulea*). *The Auk* 123(3):795-806.
- Barske J., B. A. Schlinger, M. Wikelski & L. Fusani. 2011. Female choice for male motor skills. *Proceedings of the Royal Society series B, Biological Sciences* doi: 10.1098/rspb.2011.0382.
- Bertin R. I. 1977. Breeding Habitats of the Wood Thrush and Veery. *The Condor* 79 (3): 303-311.
- Best L. B. 1977. Territory Quality and Mating Success in the Field Sparrow (*Spizella pusilla*). *The Condor* 79 (2): 192-204.
- Bradbury, J.W. & R.M. Gibson. 1983. Leks and mate choice pp 109-141 in P. Bateson, *Mate Choice*, Cambridge University Press.
- Borcard, D., P. Legendre & P. Drapeau. 1992. Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecology* 73(3):1045-1055.

- Burel F. & J. Baudry. 2003. Landscape Ecology: Concepts, methods and Application. Science Publishers Inc. Enfield United States of America.
- Carvalho C., R. H. Macedo & J. Graves. 2006. Breeding strategies of a socially monogamous neotropical passerine: extra-pair fertilizations, behavior, and morphology. *The Condor* 108:579-590.
- Casalini M., M. Reichard & C. Smith. 2010. The effect of crowding and density on male mating behaviour in the rose bitterling (*Rhodeus ocellatus*). *Behavior* 147: 1035-1050.
- Castrale J. S. 1983. Selection of Song Perches by Sagebrush-Grassland Birds. *The Wilson Bulletin* 95(4): 647-655.
- Crippen, R.E. 1990. Calculating the vegetation index faster,' *Remote Sensing of Environment* 34: 71-73.
- Cody M. L. 1981. Habitat Selection in Birds: The Roles of Vegetation Structure, Competitors, and Productivity. *BioScience* 31(2):107-113.
- Cunningham M. A. & D. H. Johnson. 2006. Proximate and Landscape Factors Influence Grassland Bird Distributions. *Ecological Applications* 16(3):1062–1075.
- Darwin, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. London, UK: John Murray.
- Dale S. & T. Slagsvold. 1990. Random Settlement of Female Pied Flycatchers, *Ficedula hypoleuca*: Significance of Male Territory Size. *Animal Behaviour* 39: 231-243.
- Danchin E. & R. H. Wagner. 1997. The Evolution of Coloniality: The Emergence of New Perspectives. *TRENDS in Ecology and Evolution* 12 (9):342-347.
- Danchin E., L. Giraldeau, T. J. Valone & R. H. Wagner. 2004. Public Information: From Nosy Neighbors to Cultural Evolution. *Science* 305:487-491.
- Davis, D.E. 1957. Aggressive Behavior in Castrated Starlings. *Science*, 126:253.
- Development Core Team. 2011. *The R Project for Statistical Computing*. R v.2.3.13.

- Dias R.I., M. Kuhlmann, I. R. Lourenço & R. H. Macedo. 2009. Territorial Clustering in the Blue-Black Grassquit: Reproductive Strategy in Response to Habitat and Food Requirements? *The Condor* 111(4):706–714.
- Dias R.I. , L.Castilho & R. H. Macedo. 2010. Experimental Evidence that Sexual Displays are Costly for Nest Survival. *Ethology* 116:1011–1019.
- Dunn, P. O., R. J. Robertson, D. Michaud-Freeman & P. T. Boag. 1994. Extra-pair Paternity in Tree Swallows: Why Do Females Mate With More Than One Male? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 35:273-281.
- Eason P. & S.J. Hannon. 1994. New Birds On The Block: New Neighbors Increase Defensive Costs For Territorial Male Willow Ptarmigan. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 34:419-426.
- Eastman, J.R., 2009. IDRISI Taiga©. Worcester, MA: Clark University.
- Emlen S.T. & L. W. Oring. 1977. Ecology, Sexual Selection, and Evolution of Mating Systems. *Science* 15 July 1977, Volume 197, nro 4300.
- ESRI. 2009. ArcGIS 9.3.1 - Geographical Information System. Redlands, CA: Environment System Research Institute, Inc.
- Ficken M. S. & R. Ficken. 1965. Notes on mate and habitat selection in the Yellow Warbler. *The Wilson Bulletin* 78(2): 232-233
- Fisher, J. 1954. Evolution and Bird sociality. In J. Huxley, A.C. Hardy, and E. B. Ford, Eds., *Evolution as a process*, PP.71-83. George Allen& Unwin, London.
- Fletcher, R. J. Jr. & C. W. Miller. 2006. On the Evolution of Hidden Leks and the Implications for Reproductive and Habitat Selection Behaviours. *Animal Behaviour* 71(5): 1247-1251.
- Fletcher R. J. Jr. & K. E. Sieving. 2010. Social-Information Use in Heterogeneous Landscapes: A Prospectus. *The Condor* 112(2):225–234.
- Fretwell, S. D. & H. L. Lucas, Jr. 1969. On Territorial Behavior and other Factors Influencing Habitat Distribution in Birds. *Acta Biotheoretica* 1:16-36.

- Gibson, R.M. 1996. Female Choice in Sage Grouse: The Roles of Attraction and Active Comparison. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 39(1): 55-59.
- Halliday, T.R. 1983. The study of mate choice pp 3-33 in P. Bateson, *Mate Choice*, Cambridge University Press.
- Hamilton W. D. 1971. Geometry for the Selfish Herd. *Journal of Theoretical Biology* 31: 295-311.
- Heindl M. & H. Winkler. 2003. Vertical Lek Placement of Forest-Dwelling Manakin Species (Aves, Pipridae) is Associated with Vertical Gradients of Ambient Light. *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 647-658.
- Herremans, M. 1993. Clustering of territories in the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix*. *Bird Study* 40(1):12-23.
- Johnson K. & N. T. Burley. 1998. Mating Tactics and Mating Systems of Birds. *Ornithological Monographs No. 49, Avian Reproductive Tactics: Female and Male Perspectives* 21-60.
- Kleindorfer S. & R. Dudaniec. 2009. Love thy neighbour? Social nesting pattern, host mass and nest size affect ectoparasite intensity in Darwin's tree finches. *Behaviour Ecology and Sociobiology* 63:731-739.
- Kokko H. & D. Rankin. 2006. Lonely hearts or sex in the city? Density-dependent effects in mating systems. *Philosophical Transactions R. Soc. B* 361: 319-334.
- Melles S. J. , D. Badzinski , M.J. Fortin, F. Csillag & K. Lindsay. 2009. Disentangling habitat and social drivers of nesting patterns in songbirds. *Landscape Ecology* 24:519-531.
- Mennill D. J., S.M. Ramsay, P. T. Boag & L. M. Ratcliffe. 2004. Patterns of extrapair mating in relation to male dominance status and female nest placement in black-capped chickadees. *Behavioral Ecology* 15(5): 757-765 doi:10.1093/beheco/arh076.
- Moran, P. A. P. 1950. Notes on Continuous Stochastic Phenomena. *Biometrika* 37 (1): 17-23.

- Murray, B.G., Jr. 1982. Territorial behavior of the Blue-black Grassquit. *The Condor* 84:119.
- Nocera, J. J., G. J. Forbes & L. Giraldeau. 2009. Aggregations from Using Inadvertent Social Information: A Form of Ideal Habitat Selection. *Ecography* 32: 143-152.
- Odum, E. P. & Kuenzler, E. J. 1955. Measurement of Territory and Home Range Size in Birds. *The Auk*, 72:128-137.
- Partridge, L. 1983. Non-random Mating and Offspring Fitness pp. 227-257 em P. Bateson, *Mate Choice*, Cambridge University Press.
- Penteriani, V. 2003. Breeding Density Affects the Honesty of Bird Vocal Displays as Possible Indicators of Male/Territory Quality. *Ibis* 145 (on-line):127–135.
- Perry E.F. & D. E. Andersen. 2003. Advantages of clustered nesting for Least Flycatchers in North-Central Minnesota. *The Condor* 105:756–770.
- Price, T. D. 1984. Sexual Selection on Body Size, Territory and Plumage Variables in a Population of Darwin's Finches. *Evolution* 38(2): 327-341.
- Rangel, T.F.L.V.B, Diniz-Filho, J.A.F and Bini, L.M. 2010. SAM: A Comprehensive Application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography* 33:46-50.
- Ratter, J. A. 1991. Guia para a vegetação da fazenda Água Limpa (Brasília-DF, Brasil). Editora Universidade de Brasília, Brasília. 138p.
- Robel, R. 1966. Booming Territory Size and Mating Success of the Great Prairie Chicken (*Tympanuchus cupido pinnatus*). *Animal Behaviour* 14:328-331.
- Rossell, C.R. Jr. 2001. Song Perch Characteristics of Golden-winged Warblers in a Mountain Wetland. *The Wilson Bulletin* 113(2):246-248.
- Roth K. L. & K. Islam. 2007. Do Cerulean Warblers (*Dendroica cerulea*) Exhibit Clustered Territoriality? *American Midland Naturalist* 157(2): 345-355.
- Sick, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Ed. Nova Fronteira S. A., Rio de Janeiro, Brasil.

- Sherry, T. W., and R. T. Holmes. 1985. Dispersion patterns and habitat responses in birds in northern hardwood forests. Pp. 283-310 in *Habitat Selection in Birds* (M. L. Cody, Ed.). Academic Press, London.
- Smith, T. M. & H. H. Shugart. 1987. Territory Size Variation in the Ovenbird: The Role of Habitat Structure. *Ecology* 68(3): 695-704.
- Sousa Dias, A. F. 1999. Comparação e descrição de parâmetros acústicos do canto de *Volatinia jacarina* (Aves: Emberizidae) no contexto de seleção sexual. Dissertação apresentada ao Programa de Pós- Graduação em Biologia Animal da Universidade de Brasília.
- Stutchbury, B. J. M. and E. S. Morton. 2001. Mating systems Cap. 4 pp. 40-62 in *Behavioral Ecology of Tropical Songbirds*. Academic Press, London.
- Tarof S.A., L. M. Ratcliffe, M. M. Kasumovic & P. T. Boag. 2004. Are least flycatcher (*Empidonax minimus*) clusters hidden leks? *Behavioral Ecology* doi:10.1093/beheco/arh155.
- Trivers R. L. 1972. *Sexual Selection And The Descent Of Man 1871-1971: Parental Investment and Sexual Selection*. University of California Press.
- Vickery P., M. Hunter & J. Vells. 2009. Is Density an Indicator of Breeding Success? *The Auk* 109(4): 706-710.
- Wagner R. H. 1998. Hidden Leks: Sexual Selection and the Clustering of Avian Territories. *Ornithological Monographs*. No. 49, *Avian Reproductive Tactics: Female and Male Perspectives* 123-145.
- Wilczynski, W., M. J. Ryan, & E. A. Brenowitz. 1989. The Display of the Blue-black Grassquit: The Acoustic Advantage of Getting High. *Ethology* 80:218-222.
- Wikelski M., C. Carbone, P. A. Bedneko & S. Choudhury. 2001. Why is Female Choice not Unanimous? Insights from Costly Mate Sampling in Marine Iguanas. *Ethology* 07: 623-638.
- Wilson, E.O. 1975. *Sociobiology: The New Synthesis*, Harvard University Press.

Wittenberger, J. F. 1980. Vegetation Structure, Food Supply, and Polygyny in Bobolinks (*Dolichonyx oryzivorus*). *Ecology* 61, (1): 140-150.

Wittenberger, J.F.1983. Life history tactics and alternative strategies of reproduction pp. 435-449 in P. Bateson, *Mate Choice*, Cambridge University Press.

Zimmerman J. L. 1971. The Territory and Its Density Dependent Effect in *Spiza americana*. *The Auk*88(3): 591-612.