

Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

**Investimento parental em relação a múltiplos
sinais sexuais em tizius (*Volatinia jacarina*)**

PEDRO DINIZ ALVES

Orientadora: Dra. Regina Helena Ferraz Macedo

Brasília – DF

2013

Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

**Investimento parental em relação a múltiplos
sinais sexuais em tizius (*Volatinia jacarina*)**

PEDRO DINIZ ALVES

Orientadora: Dra. Regina Helena Ferraz Macedo

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília para a obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Brasília – DF

2013



Dissertação de Mestrado

PEDRO DINIZ ALVES

Título:

“Investimento parental em relação a múltiplos sinais sexuais em tizius
(*Volatinia jacarina*)”.

Banca Examinadora:

Prof. Dra. Regina Helena Ferraz Macedo
Presidente / Orientadora
ZOO/ UnB

Prof. Dr. Eduardo da Silva Alves dos Santos
Membro Titular
USP

Prof. Dr. Glauco Machado
Membro Titular
USP

Prof. Dr. Miguel Ângelo Marini
Membro Suplente
ECL/UnB

Brasília, 05 de abril de 2013.

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Benedito Alves e Marilene Diniz, por respeitarem, direcionarem e apoiarem todas as minhas escolhas profissionais desde o estágio de ninhego; e por ainda continuarem provendo cuidado parental.

À minha namorada/esposa, amiga e colaboradora, Desirée Ramos, por mais de 200 ninhos encontrados, dezenas de vídeos de cuidado parental e display analisados, projetos, resultados e manuscritos revisados e pela alegria e diversão compartilhados nas horas livres. Um bom exemplo de que a qualidade do parceiro aliada à cooperação dentro do par podem conduzir à fidelidade, monogamia e alta aptidão dentro de uma família.

À minha orientadora Dra. Regina Macedo, por ter sido a principal influência para minha imersão no mundo da ecologia comportamental, por transmitir sabedoria, por todo incentivo da graduação até hoje, e pela disponibilidade, pontualidade e competência em me orientar em todas as etapas de realização desta dissertação.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) por me conceder a bolsa de estudos para realização deste estudo. Ao Programa de Pós-Graduação (PPG) em Ecologia, ao Departamento de Zoologia e à Universidade de Brasília pelo apoio logístico e pela estrutura para realização deste estudo. Ao corpo docente do PPG em Ecologia pelos ensinamentos transmitidos durante as disciplinas. Ao CEMAVE e ao IBAMA pelas licenças concedidas.

A todos que contribuíram para este estudo durante a coleta dos dados em campo e laboratório: Becky Cramer, Daniela Solórzano, Dave Hof, Fernanda de Lacerda, Guilherme Marques, Ingrid Castro, Jaqueline Menezes, Jeff Podos, Kaio Marcelino, Otávio Motter, Pedro Lucas, Rafaella Rocha, Rodrigo Borges, Roxanne Cassiano, Stella Ramos, Thiago Filadelfo.

Aos colegas e amigos de laboratório: Alexandre Dias, João Victor Caetano, Leonardo Castilho, Milene Gaiotti, Paula Sicsú, Lílian Manica. Agradeço a vocês pelas discussões, ideias e conhecimentos compartilhados, além da ótima convivência durante esses dois anos.

Aos Drs. Eduardo Santos, Glauco Machado e Miguel Marini por terem aceitado o convite para participar da minha banca.

RESUMO

A atratividade de um indivíduo parental influencia os investimentos parentais de machos e fêmeas em uma vasta gama de táxons animais com cuidado biparental. Porém, ainda não é bem compreendido em que direção a covariância entre atratividade e esforço parental deve ocorrer; talvez por estudos considerarem apenas um dentro de múltiplos sinais de atratividade. Aqui foram investigadas previsões de cinco hipóteses sobre a relação entre atratividade (coloração, canto, exibição em voo) e esforço parental (número de visitas de alimentação aos ninhos) em uma população selvagem de tiziu (*Volatinia jacarina*) – uma ave neotropical sexualmente dicromática e com cuidado biparental. O esforço paternal foi relacionado negativamente à coloração (saturação ultravioleta) e positivamente ao canto (frequência central) dos machos, sugerindo que machos podem exibir informações redundantes sobre investimento paternal. Inesperadamente, o esforço maternal foi positivamente correlacionado com uma terceira característica da coloração dos machos (cobertura corporal de plumagem negro azulada) e com o próprio esforço paternal. A exibição em voo (habilidade na realização de manobras) e outras características de canto (desempenho, duração, esforço) e coloração (brilho e saturação azul da plumagem negro azulada, brilho, contraste e área da mancha branca subaxilar) dos machos não foram correlacionadas com os esforços parentais de machos ou fêmeas. Tomados em conjunto, esses resultados confrontam previsões das hipóteses atualmente existentes e, portanto, não podem ser explicados por nenhuma delas. Este estudo destaca a necessidade de futuros estudos considerarem múltiplos sinais sexuais para se investigar a relação entre atratividade e investimento parental.

Palavras-chave: alocação diferencial, atratividade do macho, características sexuais multimodais, cuidado parental, seleção sexual.

ABSTRACT

Parental attractiveness influences paternal and maternal efforts in a wide range of animals that exhibit biparental care. However, we still lack an understanding about the direction for the covariance between attractiveness and parental effort, maybe because studies consider only one of multiple signals of attractiveness. Here we investigated predictions of five hypotheses about the relationship between attractiveness (coloration, song and aerial display traits) and parental effort (feeding rates) in a wild population of the blue-black grassquit (*Volatinia jacarina*) – a neotropical sexually dichromatic bird with biparental care. Paternal effort was negatively related to male coloration (ultraviolet chroma) and positively related to one male song attribute (central frequency), suggesting that males may exhibit redundant information about paternal investment. Interestingly, maternal effort was positively influenced by both a third trait of male ornamentation (blue-black plumage coverage) and paternal effort. The aerial display (skill in carrying out maneuvers) and other features of male song (performance, time, effort) and coloration (brightness and blue chroma of blue-black feathers, brightness, contrast and size of underwing white patch) were not associated with either male or female parental effort. Taken together, these results confront predictions of the currently available hypotheses and therefore cannot be explained by any of them. This study highlights the need for future studies to consider multiple sexual traits in order to investigate the relationship between attractiveness and parental investment.

Key-words: differential allocation, male attractiveness, multimodal sexual traits, parental care, sexual selection.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO.....	1
(a) Referencial teórico.....	1
(b) Objetivos e hipóteses.....	5
(c) Modelo de estudo	7
MATERIAL E MÉTODOS.....	7
(a) Área de estudo e procedimentos gerais	7
(b) Plumagem e coloração	8
(c) Canto	12
(f) Análises estatísticas	16
RESULTADOS	19
(a) Padrões gerais de esforço parental	19
(b) Esforço parental e coloração da plumagem.....	21
(c) Esforço parental e canto	23
(d) Esforço parental e exibição aérea.....	24
CONCLUSÃO.....	33
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	34

INTRODUÇÃO

(a) Referencial teórico

Segundo a teoria de história de vida, o investimento parental pode ser influenciado pelo valor reprodutivo da prole atual, que é relativo à expectativa futura de sobrevivência e reprodução de um indivíduo (Trivers 1972). A qualidade de um indivíduo parental entre indivíduos que é positivamente correlacionada com aptidão) é um componente importante para atribuir valor reprodutivo à prole atual (Burley 1986; Sheldon 2000), sendo 'qualidade' um eixo de heterogeneidade entre indivíduos positivamente correlacionada com aptidão (Wilson e Nussey 2009). O efeito da qualidade de um indivíduo sobre seu próprio investimento parental e o investimento parental de seu parceiro reprodutor tem gerado intenso interesse em pesquisa no contexto das teorias de história de vida e seleção sexual (revisões e estudos comparativos: Kokko 1998; Sheldon 2000; Gowaty 2008; Harris e Uller 2009; Ratikainen e Kokko 2009; Horváthová *et al.* 2012).

Exibições e ornamentos exagerados são caracteres fenotípicos tipicamente relacionadas à qualidade de um indivíduo (Zahavi 1975; Andersson 1982, 1994; Iwasa e Pomiankowski 1999). A manutenção desses caracteres (usualmente exibidos por machos) pode ser custosa ao indivíduo e, em consequência, esses caracteres podem refletir honestamente distintos aspectos de qualidade fenotípica ou genotípica dos indivíduos (Zahavi 1975), tais como qualidade genética (Tallamy *et al.* 2003), saúde (Mougeot *et al.* 2009), condição corporal (Holzer *et al.* 2003) ou fisiológica (Saino *et al.* 1997), qualidade parental (Siefferman e Hill 2003), qualidade territorial e habilidade competitiva (Papeschi *et al.* 2003; Kekäläinen *et al.* 2010). Logo, em táxons com cuidado biparental, fêmeas podem se beneficiar direta ou indiretamente da escolha de parceiros com base em seus sinais fenotípicos (Zahavi 1975; Hamilton e Zuk 1982; Andersson 1994).

Existem evidências empíricas de que um indivíduo pode ter seu esforço parental modificado em função de seu próprio fenótipo (Senar *et al.* 2002; Schwagmeyer e Mock 2003) ou de características fenotípicas de seu parceiro reprodutivo (Osorno *et al.* 2006; Alonso-Alvarez *et al.* 2012). Porém, quando e em que direção a alocação reprodutiva em função da qualidade do indivíduo parental deve ser feita ainda é assunto debatido e

incompreendido teórica e empiricamente (Kokko 1998; Harris e Uller 2009; Horváthová *et al.* 2012). Um exemplo que ilustra o nível de incompreensão acerca da covariância entre qualidade individual e alocação reprodutiva ocorre na espécie de Passeriforme com cuidado biparental *Cyanistes caeruleus*, em que machos aumentam enquanto fêmeas reduzem a provisão de alimento aos filhotes em resposta à redução experimental na coloração ultravioleta do parceiro reprodutivo (Limboung *et al.* 2012, 2013).

Existem três hipóteses principais que tentam explicar a relação entre sinais sexuais de um indivíduo e seu investimento parental em espécies com cuidado biparental: (1) a hipótese do bom parental, (2) a hipótese do conflito de investimentos e (3) a hipótese de alocação diferencial positiva. A hipótese do bom parental presume que características fenotípicas indicativas de qualidade são atrativas e que a atratividade do indivíduo parental indique honestamente seu esforço parental (Hoelzer 1989). Machos mais atrativos deveriam, portanto, investir mais na prole em comparação com machos menos atrativos (Hoelzer 1989), e não teriam custos substanciais em termos de redução na fertilidade ou sucesso de acasalamento (Kokko 1998). A hipótese do bom parental tem sido corroborada empiricamente em estudos com algumas espécies de aves (Linville *et al.* 1998; Siefferman e Hill 2003; Germain *et al.* 2010), mas é refutada em outros estudos (Smiseth 2001; Maguire e Safran 2010), incluindo situações em que a atratividade do indivíduo está negativamente relacionada com seu investimento parental (Duckworth *et al.* 2003; Mitchell *et al.* 2007; DeMory *et al.* 2010).

O padrão inverso do previsto pela hipótese do bom parental é o que prevê a hipótese do conflito entre investimento em acasalamento e investimento parental, aqui chamada hipótese do conflito de investimentos (Magrath e Komdeur 2003; Stiver e Alonzo 2009). Segundo a hipótese do conflito de investimentos, existe um conflito temporal, energético e/ou fisiológico entre o investimento parental e o investimento em acasalamento (Smith 1995; Magrath e Komdeur 2003; Stiver e Alonzo 2009). Portanto, machos mais atrativos, quando comparados a machos menos atrativos, devem prover menos cuidado parental porque os benefícios advindos do cuidado parental não sobrecompensam os custos do mesmo e, principalmente, os custos da perda de oportunidades de acasalamento extra-par (Magrath e Komdeur 2003; Stiver e Alonzo 2009). Essa hipótese tem sido corroborada em estudos com algumas espécies de aves (Székely e Cuthill 2000; Stiver e Alonzo 2009; Symons *et al.* 2011), como *Ficedula*

hypoleuca (Sanz 2001), *Dendroica petechia* (Studd e Robertson 1985) e *Geothlypis trichas* (Mitchell *et al.* 2007).

Uma predição paralela para o esforço paternal é feita pela hipótese de alocação diferencial positiva (Burley 1986; Sheldon 2000; Ratikainen e Kokko 2009). Segundo a hipótese de alocação diferencial positiva, machos mais atrativos contribuem mais para a viabilidade da prole através de herança genética do que machos menos atrativos (Burley 1986; Kokko 1998; Sheldon 2000; Harris e Uller 2009). Esse padrão é reforçado pela redução na necessidade da prole por cuidado parental (Kokko 1998). Como consequência, a atratividade do macho deve estar negativamente correlacionada com o esforço paternal (Burley 1986; Sheldon 2000). A hipótese de alocação diferencial tem recebido apoio teórico (Harris e Uller 2009), comparativo (Horváthová *et al.* 2012) e experimental (*e.g.*, Osorno *et al.* 2006; Giraudeau *et al.* 2011).

A atratividade do indivíduo parental também pode influenciar o investimento parental de seu parceiro (*e.g.*, Mahr *et al.* 2012). Existem três hipóteses principais para explicar a relação entre sinais sexuais de um indivíduo e o investimento parental de seu parceiro em espécies com cuidado biparental: (1) a hipótese de alocação diferencial positiva; (2) a hipótese de alocação diferencial negativa; (3) a hipótese de compensação reprodutiva. Uma segunda previsão da acima mencionada hipótese da alocação diferencial positiva é a de que o indivíduo deve aumentar seu investimento parental quando pareado com um parceiro reprodutor de alta atratividade, pressupondo que a prole deste parceiro atrativo tenha alta qualidade e retorne maior aptidão por unidade de esforço parental (Sheldon 2000). Alternativamente, poderia ser necessário um maior investimento do indivíduo parental para compensar o baixo investimento parental de seu parceiro (Ratikainen e Kokko 2009b). Na formulação original da hipótese de alocação reprodutiva, o indivíduo também deve compensar o baixo investimento do seu parceiro atrativo para evitar a deserção desse parceiro (Burley 1986). Tais padrões já foram corroborados em alguns estudos com espécies de aves (*e.g.*, *Hirundo rustica*, Maguire e Safran 2010), porém refutados em outros estudos com o grupo (*Luscinia sveciva*, Rohde *et al.* 1999; *Troglodytes aedon*, Grana *et al.* 2012).

As hipóteses de alocação diferencial negativa (Ratikainen e Kokko 2009) e compensação reprodutiva (Gowaty 2008) preveem justamente o inverso da hipótese de alocação diferencial positiva: o parceiro reprodutivo deve prover maior cuidado parental

quando pareado com indivíduos menos atrativos (alocação diferencial negativa) ou não preferidos (compensação reprodutiva). Segundo essas duas hipóteses, situações ecológicas e sociais que restringem fêmeas a se acasalarem com machos preferidos ou mais atrativos podem ser comuns. Proles de machos menos preferidos ou atrativos, por outro lado, teriam baixa viabilidade e fêmeas então deveriam compensar pela perda de viabilidade da prole nessas situações (Gowaty 2008; Ratikainen e Kokko 2009). A hipótese de alocação diferencial negativa foi corroborada em outros estudos com aves (*Anas platyrhynchos*, Bluhm e Gowaty 2004) e mamíferos (*Mus domesticus*, Gowaty *et al.* 2003). Harrison e colaboradores (2009) demonstraram, através de meta-análise em aves, que indivíduos devem compensar parcialmente pela redução no esforço parental do parceiro.

Nenhuma das hipóteses mencionadas acima explica de maneira conclusiva a relação entre investimento e atratividade parentais (Mazuc *et al.* 2003; Rutstein *et al.* 2005). Mesmo as hipóteses com mais apoio empírico (*i.e.*, hipótese de alocação diferencial) são representadas por modelos matemáticos teóricos limitados (Ratikainen e Kokko 2009). Além disso, resultados de alguns estudos empíricos refletem as limitações das hipóteses existentes: variação no sentido da correlação entre atratividade e investimento parental entre populações (Mahr *et al.* 2012; Limbourg *et al.* 2013) e entre sexos em uma mesma população (Limbourg *et al.* 2013), ou múltiplos ornamentos gerando diferentes padrões de alocação reprodutiva (Galeotti *et al.* 2006). Na lagosta *Austropotamobius italicus*, por exemplo, fêmeas põem poucos e grandes ovos quando acasaladas com machos menores com grandes quelas, e numerosos e pequenos ovos quando acasaladas com machos maiores com pequenas quelas (Galeotti *et al.* 2006). Esse exemplo ilustra a complexidade da relação entre múltiplos sinais sexuais e investimento parental.

Surpreendentemente, a teoria sobre ‘atratividade–investimento parental’ têm pouco embasamento na comunicação animal, excluindo as possíveis funções de múltiplos caracteres sexuais (exceção a Galeotti *et al.* 2006). Estudos selecionam diferentes caracteres de atratividade com base em evidências indiretas de que esses caracteres de fato refletem atratividade, e a escolha incorreta de um caráter de atratividade pode mascarar o padrão de alocação reprodutiva (Ratikainen e Kokko 2009). Diferentes caracteres sexuais secundários podem transmitir informações distintas, redundantes ou emergentes (informação transmitida por sinais combinados,

mas não isolados) para um mesmo receptor, ou informações distintas ou emergentes para múltiplos receptores (Hebets e Papaj 2004; Bro-Jørgensen 2010). Portanto, múltiplos aspectos da atratividade podem: (a) ter funções e eficácias de transmissão de sinais dependentes de contextos social ou ambiental (Bro-Jørgensen 2010); (b) transmitirem diferentes informações sobre qualidade de um indivíduo (Bro-Jørgensen e Dabelsteen 2008; Freeman-Gallant *et al.* 2009; Martín e López 2010), incluindo qualidade parental (Pizzolon *et al.* 2011); e (c) ter uma grande importância na escolha de parceiros e sucesso de acasalamento (Taylor *et al.* 2007; Pizzolon *et al.* 2011). Finalmente, a maior parte das espécies de aves estudadas (92%, n = 73) pode possuir características sexuais multimodais (Hebets e Papaj 2004). Nesse sentido, entender a função adaptativa e plasticidade de múltiplos sinais sexuais pode contribuir fortemente para a compreensão da relação entre investimento parental e atratividade em espécies com cuidado biparental.

(b) Objetivos e hipóteses

O objetivo deste estudo foi investigar se características sexuais multimodais em tizius (*Volatinia jacarina*; Aves: Thraupidae), uma espécie socialmente monogâmica com cuidado biparental, transmitem informações sobre esforço parental potencial e correlacionam-se com o esforço parental do parceiro reprodutivo. Para tanto, foram investigados diversos componentes dos sinais sexuais dos machos de tizius (coloração, canto, exibição aérea) e coletadas informações sobre a provisão de alimento (número de visitas de alimentação) feita por machos e fêmeas socialmente pareados durante a criação dos ninhegos. Foram testadas predições de cinco hipóteses sobre a relação entre atratividade de machos e esforços parentais de pares sociais de tiziu. Em relação ao esforço paternal, foram testadas predições da hipótese do ‘bom parental’ (covariância positiva entre atratividade do macho e esforço paternal) e das hipóteses de ‘conflito de investimentos’ e ‘alocação diferencial positiva’ (covariância negativa entre atratividade do macho e esforço paternal). Em relação ao esforço maternal, foram testadas predições da hipótese de ‘alocação diferencial positiva’ (covariância positiva entre atratividade do parceiro social e esforço maternal) e das hipóteses de ‘alocação diferencial negativa’ e ‘compensação reprodutiva’ (covariância negativa entre atratividade do parceiro social e esforço maternal) (Tabela 1).

Tabela 1. Hipóteses investigadas no presente estudo e suas predições associadas. Símbolos indicam relações positivas (+) ou negativas (-).

Hipóteses	Autores	Relação entre atratividade do macho e esforço parental		Exemplos de evidências
		Esforço paternal	Esforço maternal	
Bom parental	1	+		7, 8, 9
Conflito de investimentos	2	-		10, 11, 12
Alocação diferencial positiva	3, 4	-	+	13, 14, 15, 16
Alocação diferencial negativa	4, 5		-	17, 18
Compensação reprodutiva	6		-	17, 18

¹ Hoelzer 1989; ² Magrath e Komdeur 2003; ³ Burley 1986; ⁴ Sheldon 2000; ⁵ Ratikainen *et al.* 2009; ⁶ Gowaty 2008; ⁷ Germain *et al.* 2010; ⁸ Linville *et al.* 1998; ⁹ Siefferman e Hill 2003; ¹⁰ Mitchell *et al.* 2007; ¹¹ Sanz 2001; ¹² Studd e Robertson 1985; ¹³ Maguire e Safran 2010; ¹⁴ Alonso-Alvarez *et al.* 2012; ¹⁵ Giraudeau *et al.* 2011; ¹⁶ Osorno *et al.* 2006; ¹⁷ Bluhm e Gowaty 2004; 04; ¹⁸ Gowaty *et al.* 2003

(c) Modelo de estudo

O tiziu é um modelo adequado para estudos envolvendo múltiplas modalidades sensoriais sexuais e cuidado parental. Tizius apresentam dicromatismo sexual: fêmeas têm plumagens marrom opaca enquanto machos na estação reprodutiva passam por uma muda e adquirem uma plumagem negro azulada iridescente com uma mancha branca subaxilar (Sick 2001; Maia *et al.* 2009). Machos variam tanto com relação ao percentual de cobertura da plumagem negro azulada quanto à característica espectral da mesma. Machos também realizam uma acrobática exibição vertical em voo, composta por rotações de corpo, alta velocidade de batidas de asa e exibição da mancha branca (Macedo *et al.* 2012). Machos também possuem um canto composto por uma sílaba, mas altamente complexo e estereotipado, que emitem durante ou fora das exibições aéreas (Dias 2009). Tizius também apresentam cuidado biparental: machos e fêmeas constroem o ninho e alimentam ninhegos e juvenis, enquanto principalmente fêmeas incubam os ovos (Alderton 1963).

Um importante pressuposto inerente às hipóteses aqui testadas é que as características sexuais secundárias selecionadas nos machos reflitam a atratividade e/ou qualidade desses machos. Existem evidências indiretas disso em todas as modalidades sensoriais em tizius. A coloração dos machos parece indicar condição corporal (Doucet 2002), idade (Maia 2008) e carga parasitária (Costa e Macedo 2005), enquanto o canto está relacionado à qualidade territorial e proporção de plumagem negra nos machos (Dias 2009). Por fim, a exibição aérea pode indicar sucesso de pareamento e carga parasitária nos machos (Costa e Macedo 2005; Aguilar *et al.* 2008).

MATERIAL E MÉTODOS

(a) Área de estudo e procedimentos gerais

O presente estudo foi realizado em um fragmento de cerrado (8,91 hectares) inserido em matriz urbana no Campus da Universidade de Brasília, Distrito Federal, Brasil (15°44'S, 47°52'W), em duas estações reprodutivas: 2010-2011 e 2011-2012. Os procedimentos de campo consistiram em captura, anilhamento e coleta de amostras de plumagem de machos adultos de tiziu (estação 2010-2011: dezembro a março; estação 2011-2012: outubro a março), observações das exibições em voo e cantos dos machos

(apenas na estação 2011-2012) e, por fim, procura e monitoramento de ninhos e observação de cuidado parental (dezembro a abril, ambas estações).

Os indivíduos adultos foram capturados com redes de neblina. As redes foram montadas na área de movimentação dos bandos e estabelecimento de territórios pelos machos, no período pré-nidificação, ou dentro dos territórios dos machos reprodutivos que ainda não tinham sido capturados na estação reprodutiva. Os indivíduos capturados foram anilhados com combinações únicas de quatro anilhas: 3 plásticas coloridas e 1 metálica permanente cedida pelo CEMAVE (Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Aves Silvestres).

(b) Plumagem e coloração

Foram estimadas a cobertura corporal de plumagem iridescente negro azulada (PNE), área relativa da mancha branca subaxilar e características espectrofotométricas das penas dos machos capturados. A cobertura de plumagem negro azulada (ou índice de muda; Maia e Macedo, 2010), foi estimada com um disco plástico transparente de 1,4 cm de diâmetro dividido em oito partes e disposto sobre distintas regiões do corpo da ave (cabeça, peito, região uropigiana, dorso e coberteiras superiores das asas). Em cada uma dessas regiões, estimou-se a razão do número de partes do disco preenchidas com plumagem negro azulada sobre o número de total de partes do disco (*i.e.*, oito). Uma medida preliminar foi então considerada como a média das proporções do disco preenchidas com plumagem negro azulada nas regiões, acima mencionadas, do corpo da ave (Maia e Macedo 2010). No entanto, essa primeira medida é correlacionada com a data de captura ao longo da estação reprodutiva (presente estudo: $r_s = 0,33$; $p < 0,0001$; Maia & Macedo, 2010). Foi realizado um modelo linear misto (LMM) dessa primeira medida de cobertura de plumagem negro azulada ($n = 142$ amostras de 125 machos) em função da diferença em dias entre a data de captura do indivíduo e a data da postura do primeiro ovo na estação reprodutiva. O ano de captura e a identidade dos machos foram incluídos, respectivamente, como variáveis fixa e aleatória no modelo. Os resíduos do modelo foram utilizados como medida final de proporção relativa de plumagem negra (PNE).

O lado inferior das asas de cada macho capturado foi fotografado com câmeras Exilim FH-25 ou Canon EOS T3. As fotos foram posteriormente impressas em HP PSC

1510. As asas e as manchas brancas foram contornadas em uma folha transparente (colocada sobre a foto) com caneta permanente e os desenhos resultantes digitalizados também em HP PSC 1510. A área da mancha branca subaxilar relativa à área da asa foi calculada com o programa ImageJ® 1.47. Para as demais análises realizadas neste estudo, foram utilizadas as médias de área relativa de mancha branca das duas asas de cada macho (AMB).

Foram coletadas três a oito penas negro azuladas iridescentes do dorso (moda = 4; n = 140) e duas a seis penas brancas subaxilares das asas (moda = 3; n = 135). As penas foram envolvidas em papel-alumínio e acondicionadas em local fresco e seco até serem analisadas. As penas foram analisadas utilizando um espectrofotômetro Ocean Optics USB4000 e uma fonte de luz de xenônio pulsante PX-2 (Ocean Optics, Dunedin, Florida), que fornece iluminação no espectro visível para as aves (315-700 nm), incluindo o ultravioleta. A fibra óptica foi posicionada a 90° em relação à pena. Foram tomadas cinco medidas de cada amostra de penas, retirando e reposicionando as sondas entre cada umas dessas medidas. O pacote 'pavo' (Maia *et al.*) do programa R 2.15.0 (R Development Core Team 2012) foi utilizado para estimação das seguintes medidas de coloração das amostras, de acordo com Montgomerie (2006): matiz (λR_{\max} – comprimento de onda com máxima reflectância), brilho médio (B_{med} – reflectância média em todos os comprimentos de onda), brilho máximo (R_{\max} – maior reflectância alcançada no espectrograma), contraste (C – diferença entre reflectâncias máxima e mínima) e saturações (reflectância total em um determinado espectro) nos espectros azul (R_{azul} , somente para penas negro azuladas do dorso) e ultravioleta (R_{uv}) (Figura 1).

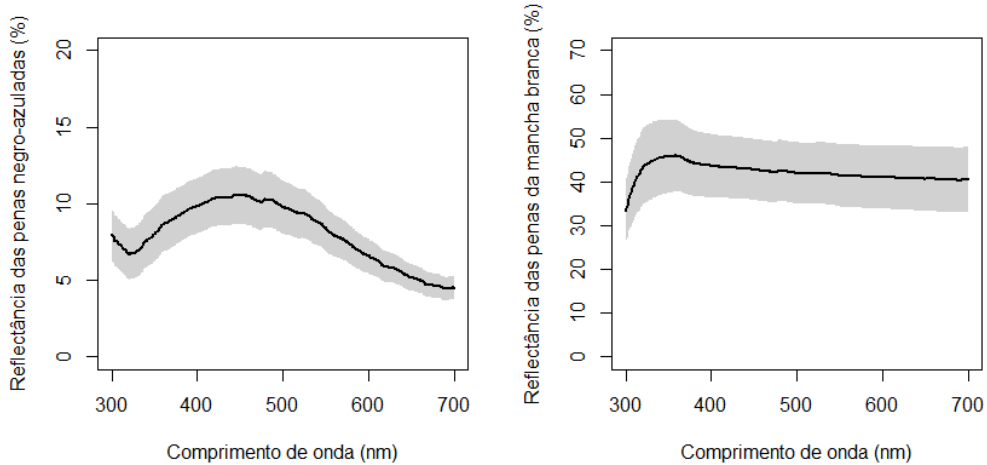


Figura 1. Reflectância média (linha preta contínua) \pm EP (região cinza) das penas negro azuladas e das penas da mancha branca subaxilar de machos de tiziu.

Algumas medidas espectrais foram altamente correlacionadas. Para as análises de cuidado parental, foi escolhida apenas uma variável dentro de um par ou grupo de variáveis autocorrelacionadas (Tabela 2). Optou-se pela não realização de uma análise de componentes principais devido à existência de medidas repetidas de amostras de coloração para alguns machos.

Tabela 2. Correlações de Spearman (n = número de machos) entre variáveis de coloração da plumagem de machos de tiziu. Valores em negrito indicam correlações significativas. Os valores de p foram ajustados pelo número de correlações de acordo com o método de Benjamini & Yekutieli (2001). Variáveis em negrito (menos correlacionadas) foram selecionadas para as análises subsequentes. Legenda: RMD – Reflectância média (dorso), RAD – Reflectância máxima (dorso), UVD – Reflectância ultravioleta (dorso), AZD – Reflectância azul (dorso), COD – Contraste (dorso), MAD – matiz (dorso), RMM – Reflectância média (mancha branca), RAM – Reflectância máxima (mancha branca), UVM – Reflectância ultravioleta (mancha branca), COM – Contraste (mancha branca), MAM – matiz (mancha branca), AMB – área relativa (mancha branca), PNE – proporção de plumagem negro azulada. Também são apresentados dados descritivos (média ± desvios-padrão) de cada variável.

	RMD (%)	RAD (%)	UVD (%)	AZD (%)	COD (%)	MAD (nm)	RMM (%)	RAM (%)	UVM	COM	MAM	AMB (%)	PNE¹
MD (%)													
RAD (%)	0,97***₍₁₁₉₎												
UVD (%)	0,21 ₍₁₁₉₎	0,20 ₍₁₁₉₎											
AZD (%)	0,09 ₍₁₁₉₎	0,30*₍₁₁₉₎	0,03 ₍₁₁₉₎										
COD (%)	0,79***₍₁₁₉₎	0,90***₍₁₁₉₎	0,29*₍₁₁₉₎	0,59***₍₁₁₉₎									
MAD (nm)	-0,06 ₍₁₁₉₎	-0,06 ₍₁₁₉₎	-	-0,04	-0,16 ₍₁₁₉₎								
RMM (%)	0,23 ₍₁₁₃₎	0,16 ₍₁₁₃₎	0,10 ₍₁₁₃₎	-0,22 ₍₁₁₃₎	0,06 ₍₁₁₃₎	-0,03 ₍₁₁₃₎							
RAM (%)	0,26 ₍₁₁₃₎	0,20 ₍₁₁₃₎	0,13 ₍₁₁₃₎	-0,20 ₍₁₁₃₎	0,10 ₍₁₁₃₎	-0,05 ₍₁₁₃₎	0,97***₍₁₁₄₎						
UVM (%)	0,22 ₍₁₁₃₎	0,21 ₍₁₁₃₎	0,09 ₍₁₁₃₎	-0,02 ₍₁₁₃₎	0,17 ₍₁₁₃₎	-0,03 ₍₁₁₃₎	0,14 ₍₁₁₄₎	0,35**₍₁₁₄₎					
COM (%)	0,17 ₍₁₁₃₎	0,12 ₍₁₁₃₎	0,01 ₍₁₁₃₎	-0,11 ₍₁₁₃₎	0,05 ₍₁₁₃₎	0,04 ₍₁₁₃₎	0,63***₍₁₁₄₎	0,59***₍₁₁₄₎	-0,21 ₍₁₁₄₎				
MAM	-0,16 ₍₁₁₃₎	-0,13 ₍₁₁₃₎	-0,12 ₍₁₁₃₎	0,07 ₍₁₁₃₎	-0,11 ₍₁₁₃₎	0,02 ₍₁₁₃₎	-0,24 ₍₁₁₄₎	-0,42**₍₁₁₄₎	-0,88**₍₁₁₄₎	0,09 ₍₁₁₄₎			
AMB (%)	0,02 ₍₉₁₎	-0,02 ₍₉₁₎	-0,13 ₍₉₁₎	-0,07 ₍₉₁₎	-0,03 ₍₉₁₎	0,05 ₍₉₁₎	-0,19 ₍₉₀₎	-0,19 ₍₉₀₎	-0,02 ₍₉₀₎	-0,10 ₍₉₀₎	0,03 ₍₉₀₎		
PNE¹	0,04 ₍₁₁₆₎	0,08 ₍₁₁₆₎	0,04 ₍₁₁₆₎	0,11 ₍₁₁₆₎	0,10 ₍₁₁₆₎	0,03 ₍₁₁₆₎	-0,07 ₍₁₁₂₎	-0,05 ₍₁₁₂₎	0,03 ₍₁₁₂₎	-0,02 ₍₁₁₂₎	0,00 ₍₁₁₂₎	-0,16 ₍₉₂₎	
Média	8,04	10,70	25,58	35,37	6,31	448,66	41,90	45,66	25,76	13,63	371,17	23,87	0,10
DP	1,32	1,87	2,53	1,46	1,54	30,84	6,59	7,61	1,22	3,54	65,31	6,68	9,97
N	119	119	119	119	119	119	114	114	114	114	114	104	125

* p < 0,05; ** p < 0,01; *** p < 0,0001. ¹Resíduos do modelo linear misto: cobertura de plumagem negro azulada ~ data de captura + estação reprodutiva + (1|indivíduo).

(c) Canto

Considerou-se um turno de canto do tiziu como o período entre a emissão do primeiro canto após mudança de atividade comportamental (*e.g.*, de forrageamento para canto) até o último canto antes de nova mudança de atividade comportamental. Machos anilhados foram monitorados e tiveram turnos de canto (média = $2,61 \pm 1,72$; intervalo = 1 a 8; $n = 38$) gravados com gravador digital Marantz PMD 660 e microfone unidirecional Sennheiser K6 antes ou entre tentativas de nidificação durante a segunda estação reprodutiva (outubro de 2011 a março de 2012). Os turnos de canto duraram em média $2,52 \pm 2,71$ min (intervalo = 0,07 a 12,57 min; $n = 95$).

De cada gravação, foram selecionadas, no máximo, cinco amostras de canto de melhor qualidade (*i.e.*, alto valor para a razão sinal/ ruído, não sobreposição de cantos). As amostras selecionadas foram editadas e analisadas no programa Raven Pro® 1.4. Por conterem pouca energia relativa no canto, as notas introdutórias não foram consideradas (Dias 2009). Foram filtradas as frequências menores que 1 kHz em todas as amostras para minimizar os efeitos de ruídos urbanos de baixa frequência. De cada amostra, foram estimados os parâmetros: duração do canto (em s) (Dias 2009); banda de frequência 90% (frequência máxima 95% – frequência mínima 5%, em kHz), que contém 90% da energia na amostra; pico de frequência (em kHz) e frequência central (em kHz). O pico de frequência corresponde à frequência de maior energia no canto, enquanto a frequência central divide o canto em dois intervalos de frequência de mesma energia (Figura 2). Por fim, foi estimada a taxa de canto usando a razão entre o número de cantos e a duração do turno de canto correspondente. Não houve relação entre o número de cantos em um turno de canto e a taxa de canto ($r_s = -0,18$; $p = 0,08$; $n = 95$), indicando que não há desvio das estimativas de taxas de canto para amostras pequenas.

Para as modelagens de cuidado parental foram incluídas a frequência central de canto, duração (s), taxa de canto (cantos/s) e uma nova medida: a razão entre banda de frequência e duração de canto (*i.e.*, índice de desempenho de canto). Existem evidências de que machos de muitas espécies de Passeriformes tendem a apresentar restrições mecânicas para produzir cantos com larga banda de frequência (Podos 1997; Hoesé *et al.* 2000; Illes *et al.* 2006). A capacidade de machos produzirem cantos com larga banda de frequência em relação à duração do canto pode estar associada à qualidade dos machos e ser alvo de preferência por fêmeas de algumas espécies de Passeriformes

(Draganoiu *et al.* 2002; Gil e Gahr 2002; Illes *et al.* 2006), incluindo tizius (Dias 2009). Machos de tiziu com maiores índices de desempenho de canto têm maiores valores de proporção de plumagem negro azulada no corpo, taxa de canto e disponibilidade de sementes em seus territórios (Dias 2009). Estudos normalmente utilizam os resíduos de uma regressão linear da banda de frequência em função da duração do canto como medida de índice de desempenho de canto (Podos 1997; Dias 2009). Aqui foi utilizada a razão entre banda de frequência e duração do canto, porque essas variáveis não foram correlacionadas para machos da população estudada ($r_s = 0,08$; $p = 0,64$; $n = 38$). O pico de frequência foi altamente correlacionado com a frequência central e, por isso, somente a última foi considerada para as modelagens de esforço parental.

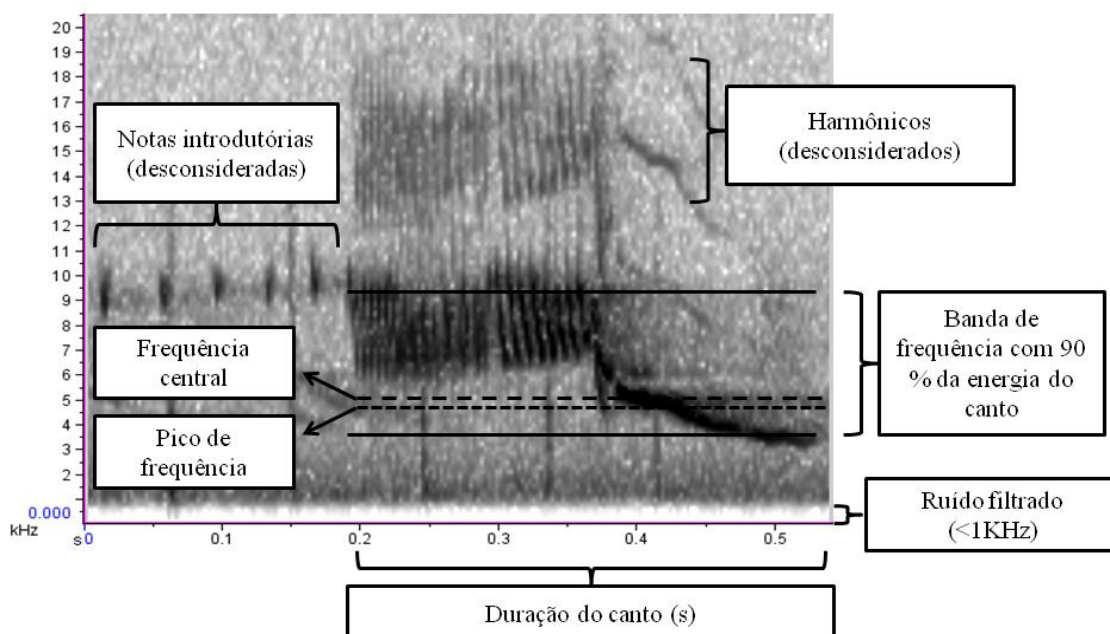


Figura 2. Espectrograma de um canto de macho de tiziu com as medidas acústicas extraídas de cada canto. Adaptado de Dias (2009).

(d) Exibição em voo

Machos territoriais anilhados tiveram o comportamento de exibição em voo observado e filmado com câmera Exilim FH-25 durante a segunda estação reprodutiva (outubro de 2011 a março de 2012). Todas as filmagens foram realizadas em câmera lenta (240 quadros/s) para estimar parâmetros temporais e acrobáticos intrínsecos de cada exibição em voo, que dura em média 0,47 s ($n = 349$). Essas observações foram realizadas apenas antes ou entre tentativas de nidificação. Durante cada observação, a câmera foi posicionada em um tripé com 1,7 m de altura e a uma distância de 10 a 20 m

do macho focal. Foram realizadas de 1 a 6 (média \pm DP = 2,14 \pm 1,27; n = 37) filmagens, em dias distintos, de cada macho. As filmagens duraram, em média, 67,82 \pm 74,37 s (n = 80) e foram observadas, em média, 31,35 \pm 24,84 (n = 37) exibições em voo por macho.

As amostras de exibição em voo foram analisadas no programa Cowlog 1.1. Durante uma exibição em voo, machos tipicamente batem asas 5 vezes (mediana, n = 992 exibições de 37 machos, presente estudo), exibem a mancha branca subaxilar durante o voo, e giram verticalmente o corpo em relação ao próprio eixo corporal no ponto mais alto do voo (L. Manica com. pess.). As partes do corpo da ave que alcançam o ponto mais alto do voo são asa e cauda (asa: 49,1%, cauda: 50,9%; n = 1154 exibições de 37 machos). Neste estudo, pressupõe-se que em exibições em que a cauda alcance o ponto mais alto do voo, em comparação com exibições em que a asa alcance o ponto mais alto, machos apresentem maior rotação vertical do corpo em relação ao eixo corporal original. Portanto, para cada exibição em voo, foram estimadas a duração (s) (DEV), o número de batidas de asas (NBA), a velocidade de batidas de asas (batidas/s) (VBA) e a proporção das exibições em voo em que a cauda alcança a altura máxima em voo (PEC). As variáveis de exibição em voo DEV e NBA foram altamente correlacionadas entre si e, por isso, apenas a variável DEV foi mantida para as modelagens de cuidado parental (Tabela 3).

Tabela 3. Correlações entre variáveis de exibição aérea de machos de tiziu (n = 37). Correlações de Pearson, exceto para comparações envolvendo a variável PEC (neste caso, correlações de Spearman). Valores em negrito indicam correlações significativas. Os valores de p foram ajustados pelo número de correlações de acordo com o método de Benjamini & Yekutieli (2001). São apresentadas também as médias ± desvios – padrão (DP) dessas variáveis.

Variáveis	DEV	NBA	VBA	PEC
Duração da exibição em voo (s) (DEV)				
Número de batidas de asas completadas (NBA)	0,83***			
Velocidade de batidas de asas (batidas/s) (VBA)	0,18	0,70***		
Proporção de exibições em que a cauda alcança o ponto máximo de voo (PEC)	-0,26	-0,14	0,28	
Média	0,465	4,977	10,654	43,662
SD	0,066	1,014	1,272	38,326

(e) Cuidado parental

Os tizius se reproduzem entre dezembro e abril, e seus ninhos têm períodos de incubação e ninhegos de aproximadamente 10 dias cada (Carvalho *et al.* 2007). Os ninhos foram procurados e monitorados a cada três dias e, a cada monitoramento, classificados em relação aos seus estágios de desenvolvimento: início de construção, construção completa sem ovos, ovos, ninhegos e inativos. O monitoramento dos ninhos foi diário nos períodos de transição entre estágios de desenvolvimento (postura e eclosão de ovos).

Os ninhos foram filmados durante três estágios do período de ninhegos (0 a 2, 3 a 5 e 6 a 8 dias após a eclosão do primeiro ovo) para observação de cuidado parental. Foram utilizadas pequenas filmadoras Kodak Zx1 de tamanho 20 x 107 x 50 mm e peso 110 g. As filmadoras foram posicionadas a $47,7 \pm 22,4$ cm (intervalo 9,97 a 159,5 cm; n = 244) do ninho com auxílio de tripé e envolvidas em tecido camuflado (marrom e/ou verde) e folhas artificiais para minimizar possíveis efeitos perturbadores das filmadoras sobre o comportamento dos pais. Os vídeos foram gravados em qualidade VGA 640 x 480 30 quadros/s. Foi considerado como início de cada turno focal, o instante em que o pesquisador já estava fora do território após a instalação da câmera e os parentais não exibiam comportamentos de alerta (*i.e.*, chamados) em relação ao pesquisador. Cada turno focal durou até o fim efetivo do vídeo. Os turnos focais de cuidado parental tiveram duração média de $2,05 \pm 0,63$ h (n = 223) e ocorreram entre 06:00 e 10:00 h ou entre 15:00 e 18:00 h. Somente dados obtidos de filmagens com mais de uma hora de duração foram utilizados nas modelagens de cuidado parental.

Os arquivos de filmagens obtidos foram analisados nos programas Cowlog 1.1 e VLC 2.05. Foi registrado o número de visitas de alimentação dos ninhegos por machos e fêmeas para cada amostra. Os vídeos em que os pais não visitaram o ninho em nenhum momento, exibiram comportamentos de hesitação ou relutância à filmadora (*e.g.* chamados de alarme, visitas ao ninho não completadas), foram desconsiderados.

(f) Análises estatísticas

Foram realizados modelos lineares mistos generalizados (GLMM) para testar o efeito de múltiplas modalidades sensoriais (coloração, canto e exibição em voo) sobre o esforço parental, que correspondeu ao número de visitas de alimentação ao ninho

(NVA). A distribuição de família dos erros foi de Poisson com ligações logarítmicas (GLMM). Todas as premissas (ausência de valores extremos, superdispersão, superajustamento, multicolinearidade e zeros truncados ou inflados) foram checadas quando pertinente (Zuur *et al.* 2009). Valores extremos (*outliers*) na variável resposta foram removidos e estavam presentes apenas nas modelagens envolvendo coloração da plumagem (Figura 3). Em todos os modelos, as identidades dos adultos parentais e ninho foram incluídas como uma variável aleatória aninhada (ninho dentro de macho ou fêmea) e, na parte fixa dos modelos, a duração (log) da observação de cuidado parental foi incluída como uma variável *offset* para controlar o tempo de exposição durante o qual o número de visitas foi observado (Zuur *et al.* 2009). Todas as análises foram realizadas no programa R 2.15.0 (R Development Core Team 2012) utilizando o comando *glmer* do pacote *lme4* (Bates *et al.* 2012).

As seleções de modelos seguiram o método regressivo passo a passo, iniciando-se com o modelo mais complexo. As variáveis menos explicativas foram então progressivamente eliminadas com o uso de testes de razão de verossimilhança, assumindo uma distribuição aproximada a χ^2 , até que nenhuma variável pudesse ser removida sem perda significativa de explicação ($p < 0,05$). Para lidar com as diferenças em tamanho amostral entre as modalidades sensoriais, as modelagens de esforço parental foram feitas separadamente para cada modalidade sensorial. Os esforços parentais de machos e fêmeas também foram modelados separadamente em todos os casos.

Duas precauções foram tomadas para evitar superparametrização ou superajustamento dos modelos. Primeiro, a seleção de modelos foi dividida em três etapas (similar à Limbourg *et al.* 2012). A seleção de modelos foi iniciada apenas com variáveis de controle na parte fixa do modelo, que consistem em variáveis que podem influenciar o esforço parental, mas que não são de interesse do presente estudo: tamanho da ninhada (1, 2 ou 3 ninhegos), turno de observação focal (manhã ou tarde), data no período reprodutivo populacional (diferença entre a data de observação de cuidado parental e a data de postura do primeiro ovo na população na estação reprodutiva correspondente), estação reprodutiva (2010-2011 ou 2011-2012), e estágio do período de ninhegos (0-2, 3-5, 6-8 dias após eclosão do primeiro ovo) (Goodbred e Holmes 1996; Karell *et al.* 2008; Adler e Ritchison 2011). Nas modelagens de canto e exibição em voo, ninhos com apenas um ninhego foram excluídos devido ao pequeno tamanho

amostral (n=3). Depois, ao modelo candidato escolhido com as variáveis de controle resultantes, foram adicionadas as variáveis independentes de interesse (*i.e.*, parâmetros da coloração, canto ou exibição em voo). Para isolar o efeito da área relativa da mancha branca subaxilar em relação ao tamanho da asa, esta primeira variável foi adicionada junto com uma medida de comprimento da asa (*wing chord*). Nessa etapa, a variável taxa de entrega de alimento (visitas/ h) do parceiro reprodutor também foi adicionada. A seleção de modelos foi executada novamente até que nenhuma variável independente pudesse ser removida sem perda significativa de explicação pelo modelo. Por fim, foram readicionadas ao modelo resultante da segunda etapa as variáveis de controle excluídas na primeira etapa da modelagem e a seleção regressiva dos modelos foi reexecutada pela terceira e última vez.

Adicionalmente, para checagem de superajustamento dos modelos escolhidos, o critério de informação de Akaike corrigido para pequenas amostras finitas (AICc) foi utilizado para comparar o modelo escolhido e todos modelos possíveis (Burnham *et al.* 2010). Para essa etapa, foram incluídas as variáveis controle, que passaram pela primeira etapa da seleção de modelos, todas as variáveis de interesse para cada modalidade sensorial e sexo, além da taxa de entrega de alimento do parceiro, considerando modelos cheios (todas as variáveis) e vazios (apenas com intercepto). De fato, os modelos escolhidos tiveram valores de $\Delta AICc$ menores que 2 considerando todos os candidatos, dando um suporte adicional ao modelo escolhido.

No que se refere especificamente às modelagens de coloração, duas novas etapas foram adicionadas. Como as medidas de área relativa da mancha branca subaxilar estavam presentes, para cada sexo, em apenas 115 de 164 observações de cuidado parental, a seleção de modelos com essa variável foi realizada até a remoção da mesma dos modelos. Depois a seleção de modelos foi realizada novamente desde o início, mas desta vez contando com todas as 164 observações e sem a variável ‘área relativa da mancha branca’.

As significâncias dos efeitos das variáveis de ornamentação e exibição dos machos sobre o esforço parental são apresentadas em termos de resultados de testes de razão de verossimilhança (distribuição aproximada a χ^2), comparando a mudança nos desvios (*deviances*) entre o modelo final escolhido e o modelo final acrescido ou com a retirada da variável em questão. Especificamente, a significância da variável ‘área

relativa da mancha branca subaxilar' correspondeu ao estágio de retirada da variável durante a seleção de modelos (e não comparando com o modelo final), pois esta variável não estava presente na última seleção de modelos. Os resultados acerca das variáveis de controle e da variável taxa de entrega de alimento do parceiro são relativos às modelagens de maior tamanho amostral (NVA em função da coloração da plumagem).

RESULTADOS

(a) Padrões gerais de esforço parental

Embora os números de visitas de alimentação aos ninhegos (NVA) de machos e fêmeas serem positivamente relacionados entre si (Figura 3), apenas os NVA de fêmeas foram afetados significativamente pelos NVA dos parceiros nos modelos (machos: estimativa \pm EP: $\beta = 0,062 \pm 0,054$; $\chi^2 = 1,295$; $p = 0,255$; fêmeas: $\beta = 0,118 \pm 0,043$; $\chi^2 = 7,508$; $p = 0,006$).

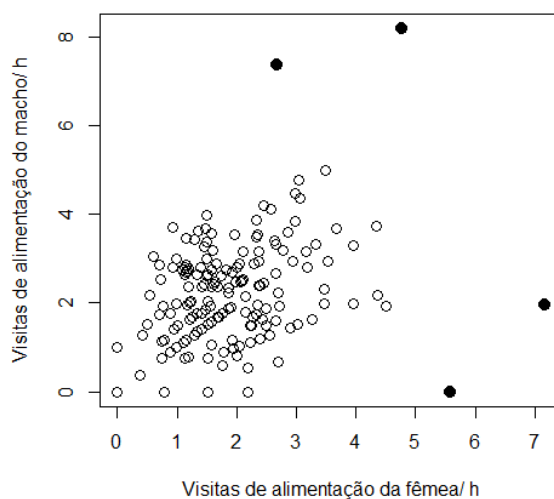


Figura 3. Relação entre as taxas de visitas de alimentação aos ninhegos (visitas/h) de machos e fêmeas de tiziu ($n = 164$ observações, 39 machos, 44 fêmeas) ($r_p = 0,35$; $p < 0,0001$). Círculos preenchidos indicam valores extremos removidos antes das análises de esforço parental.

No contexto geral de efeitos ambientais e de características intrínsecas à prole sobre o esforço parental, o NVA variou em função do tamanho da ninhada (machos: $\beta_{1 \text{ ninhego}} = -0,500 \pm 0,151$; $\beta_{3 \text{ ninhegos}} = 0,191 \pm 0,093$; $\chi^2 = 16,878$; $p < 0,001$; fêmeas: $\beta_{1 \text{ ninhego}} < 0,001 \pm 0,143$; $\beta_{3 \text{ ninhegos}} = 0,308 \pm 0,090$; $\chi^2 = 9,747$; $p = 0,008$; Figura 4).

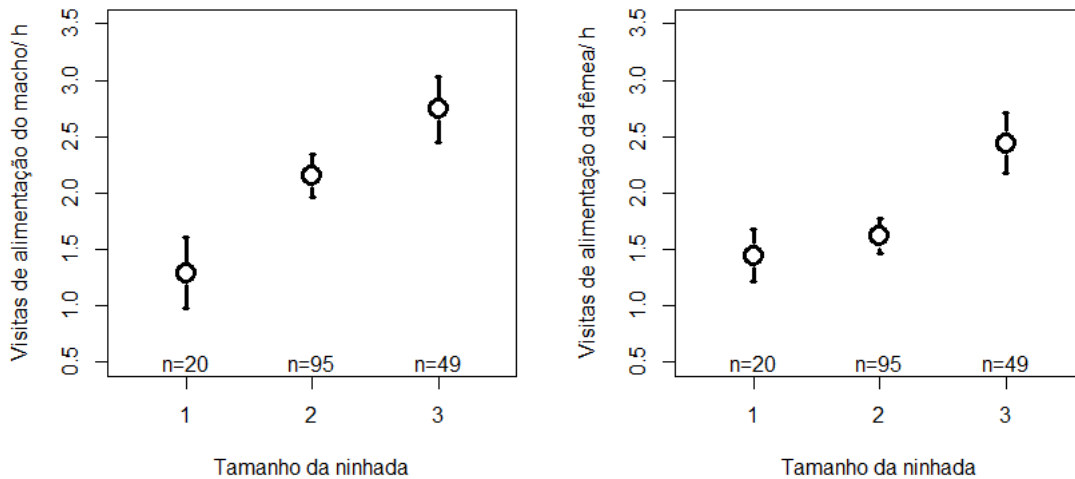


Figura 4. Variação na taxa de entrega de alimentos aos ninhegos (visitas/ hora) por machos e fêmeas de tiziu em função do tamanho da ninhada ($n = 164$ observações, 67 ninhos, 39 machos, 44 fêmeas). São exibidas médias e respectivos intervalos de confiança.

O NVA por machos, mas não por fêmeas, também variou com a idade da prole (machos: $\beta_{0-2 \text{ dias}} = -0,266 \pm 0,090$; $\beta_{6-8 \text{ dias}} = 0,144 \pm 0,087$; $\chi^2 = 18,619$; $p < 0,001$; fêmeas: $\beta_{0-2 \text{ dias}} = -0,044 \pm 0,096$; $\beta_{6-8 \text{ dias}} = 0,072 \pm 0,098$; $\chi^2 = 1,200$; $p = 0,549$; Figura 5) e período do dia (machos: $\beta_{\text{tarde}} = 0,209 \pm 0,087$; $\chi^2 = 5,587$; $p = 0,018$; fêmeas: $\beta_{\text{tarde}} = 0,142 \pm 0,094$; $\chi^2 = 2,253$; $p = 0,133$). O NVA não se correlacionou com a estação reprodutiva (machos: $\beta_{2011-2012} = 0,007 \pm 0,101$; $\chi^2 = 0,004$; $p = 0,948$; fêmeas: $\beta_{2011-2012} = -0,160 \pm 0,093$; $\chi^2 = 3,000$; $p = 0,083$) ou a data na estação reprodutiva (machos: $\beta = 0,001 \pm 0,002$; $\chi^2 = 0,610$; $p = 0,435$; fêmeas: $\beta = 0,002 \pm 0,002$; $\chi^2 = 1,086$; $p = 0,297$).

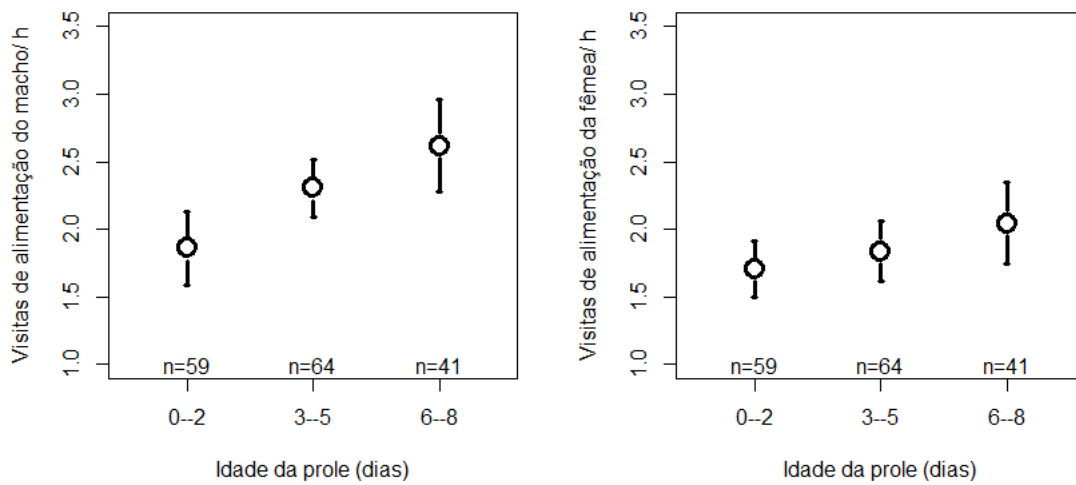


Figura 5. Variação na taxa de entrega de alimentos aos ninhegos (visitas/ hora) por machos e fêmeas de tiziú em função da idade da prole (n = 164 observações, 67 ninhos, 39 machos, 44 fêmeas). São exibidas médias e respectivos intervalos de confiança.

(b) Esforço parental e coloração da plumagem

A coloração dos machos foi correlacionada com esforços paternos e maternos em pares sociais de tiziú. Somente os NVA de machos foram negativamente correlacionados com a saturação no espectro ultravioleta da coloração negro azulada (UVD; machos: $\beta = -0,052 \pm 0,021$; $\chi^2 = 5,976$; $p = 0,015$; fêmeas: $\beta = -0,025 \pm 0,018$; $\chi^2 = 1,901$; $p = 0,168$; Figura 6).

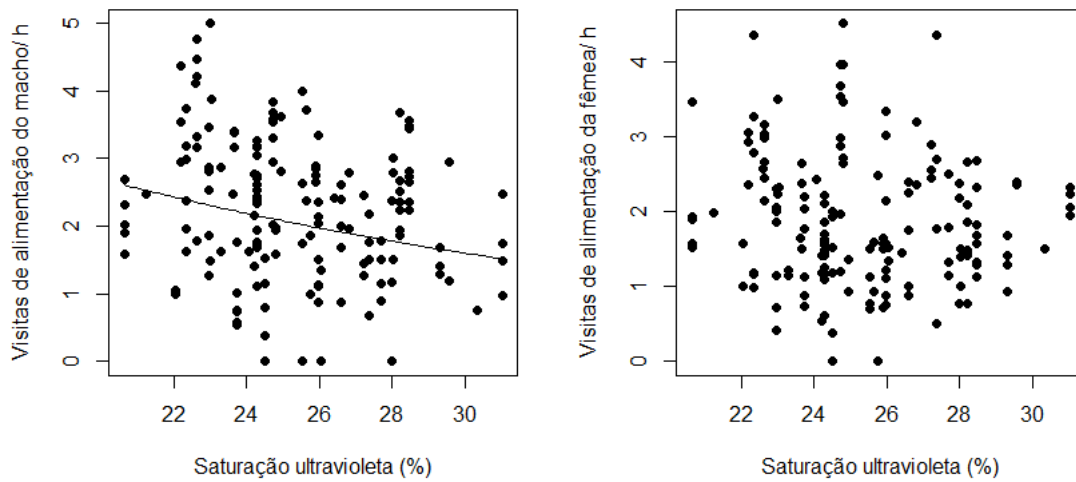


Figura 6. Variação na taxa de entrega de alimentos aos ninhegos (visitas/ hora) por machos e fêmeas de tiziu em função da saturação no espectro ultravioleta da plumagem negro azulada de machos (n = 164 observações, 67 ninhos, 39 machos, 44 fêmeas).

Em contrapartida, o NVA de fêmeas, mas não de machos, foi correlacionado com a proporção de plumagem negro azulada em machos (PNE; machos: $\beta < 0,001 \pm 0,004$; $\chi^2 = 0,012$; $p = 0,913$; fêmeas: $\beta = 0,008 \pm 0,004$; $\chi^2 = 5,432$; $p = 0,020$; Figura 7).

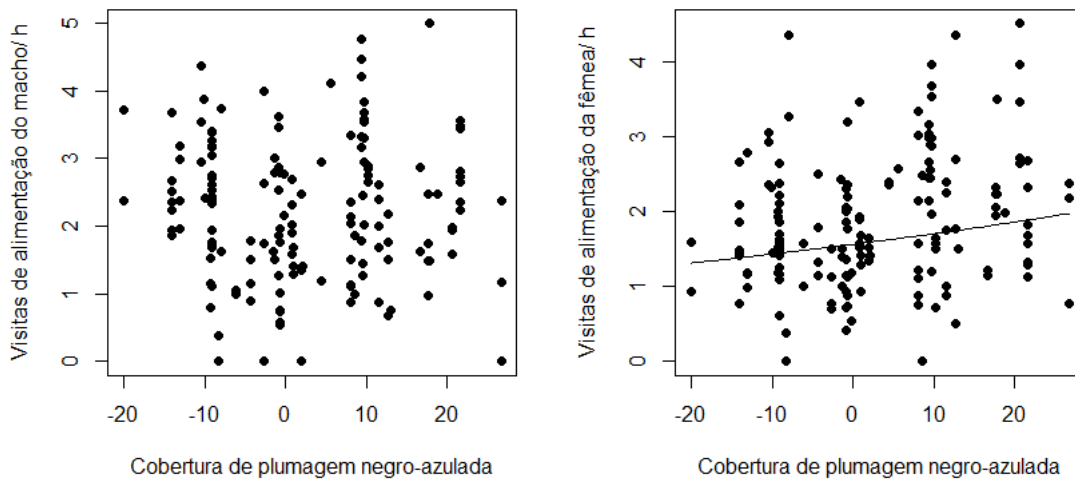


Figura 7. Variação na taxa de entrega de alimentos aos ninhegos (visitas/ hora) por machos e fêmeas de tiziu em função do índice de cobertura de plumagem negro azulada nos machos (n = 164 observações, 67 ninhos, 39 machos, 44 fêmeas). Valores de índice de cobertura de plumagem negro azulada correspondem aos resíduos do modelo linear misto: cobertura de plumagem negro azulada ~ data de captura + estação reprodutiva + (1|indivíduo).

Os NVA de machos e fêmeas não foram correlacionados com outros caracteres da coloração dos machos, tais como reflectância média (RMD; machos: $\beta = 0,046 \pm 0,045$; $\chi^2 = 0,962$, $p = 0,327$; fêmeas: $\beta = -0,006 \pm 0,039$; $\chi^2 = 0,023$, $p = 0,880$) e saturação azul (AZD; machos: $\beta = -0,071 \pm 0,039$; $\chi^2 = 3,351$, $p = 0,067$; fêmeas: $\beta = -0,034 \pm 0,034$; $\chi^2 = 0,962$, $p = 0,327$) da coloração negro azulada, área relativa (AMB; machos: $\beta = 0,662 \pm 0,798$; $\chi^2 = 0,610$, $p = 0,435$; fêmeas: $\beta = -0,921 \pm 0,675$; $\chi^2 = 1,835$, $p = 0,176$), reflectância média (RMM; machos: $\beta = 0,003 \pm 0,011$; $\chi^2 = 0,063$, $p = 0,802$; fêmeas: $\beta = -0,009 \pm 0,009$; $\chi^2 = 0,881$, $p = 0,348$) e saturação ultravioleta (UVM; machos: $\beta = 0,032 \pm 0,046$; $\chi^2 = 0,491$, $p = 0,484$; fêmeas: $\beta = -0,022 \pm 0,039$; $\chi^2 = 0,312$, $p = 0,577$) da plumagem da mancha branca subaxilar.

(c) Esforço parental e canto

O NVA de machos foi positivamente correlacionado com a frequência central dos seus cantos ($\beta = 0,282 \pm 0,089$; $\chi^2 = 8,652$, $p = 0,003$). Esse efeito não foi encontrado para as fêmeas sociais dos machos ($\beta = -0,087 \pm 0,125$; $\chi^2 = 0,484$, $p = 0,487$; Figura 8).

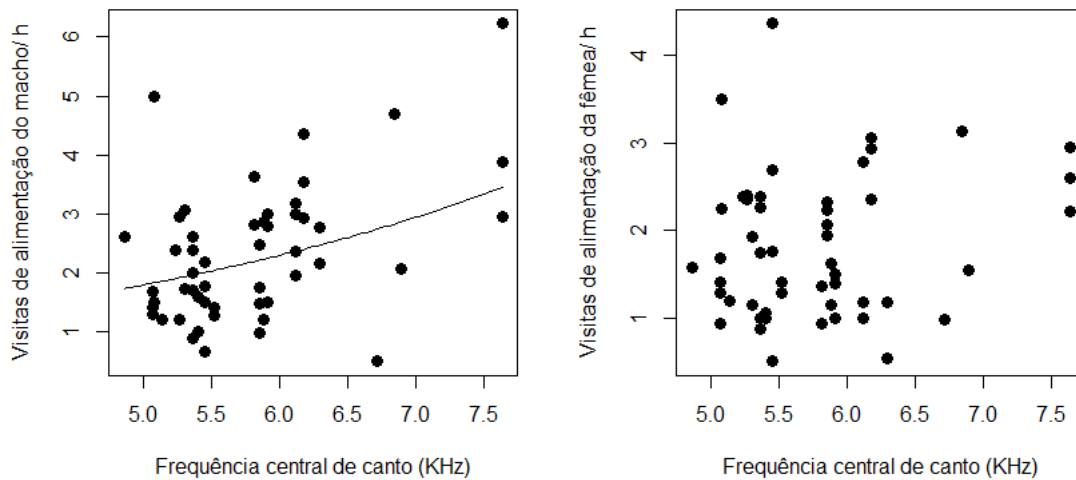


Figura 8. Variação na taxa de entrega de alimentos aos ninhegos (visitas/ hora) por machos e fêmeas de tiziu em função da frequência central do canto (KHz) dos machos (n = 52 observações, 35 ninhos, 23 machos, 23 fêmeas).

Outros caracteres de canto não foram correlacionados com os NVA de machos ou fêmeas, tais como índice de desempenho de canto (machos: $\beta = 0,021 \pm 0,018$; $\chi^2 = 1,278$, $p = 0,258$; fêmeas: $\beta = -0,013 \pm 0,021$; $\chi^2 = 0,394$, $p = 0,530$), duração do canto (s) (machos: $\beta = -0,365 \pm 1,434$; $\chi^2 = 0,065$, $p = 0,798$; fêmeas: $\beta = 0,930 \pm 1,339$; $\chi^2 = 0,472$, $p = 0,492$), taxa de canto (cantos/s) (machos: $\beta = -0,024 \pm 0,020$; $\chi^2 = 1,472$, $p = 0,225$; fêmeas: $\beta = -0,009 \pm 0,023$; $\chi^2 = 0,142$, $p = 0,706$).

(d) Esforço parental e exibição aérea

Os NVA de machos e fêmeas não foram correlacionados com nenhum caractere da exibição aérea do macho, tais como duração da exibição (DEV, machos: $\beta = 1,615 \pm 1,205$; $\chi^2 = 1,739$, $p = 0,187$; fêmeas: $\beta = -0,831 \pm 1,080$; $\chi^2 = 0,599$, $p = 0,439$), velocidade de batidas de asas (batidas/s) (VBA, machos: $\beta = -0,037 \pm 0,056$; $\chi^2 = 0,421$, $p = 0,517$; fêmeas: $\beta = 0,024 \pm 0,056$; $\chi^2 = 0,189$, $p = 0,664$) e proporção de exibições em voo em que a cauda alcança o ponto mais alto em voo (PEC, machos: $\beta = 0,002 \pm 0,002$; $\chi^2 = 0,739$, $p = 0,390$; fêmeas: $\beta = 0,002 \pm 0,002$; $\chi^2 = 0,699$, $p = 0,403$; Tabela 4, Tabela 5).

Tabela 4. Modelos (GLMMs) finais mais parcimoniosos sobre o efeito da coloração, canto, e exibição de machos em seus esforços paternais (número de visitas de alimentação) e esforços maternos de suas fêmeas sociais. Os modelos finais foram obtidos por testes de razão de verossimilhança entre modelos candidatos hierárquicos, com remoção progressiva de variáveis, pressupondo uma distribuição aproximada a χ^2 . TNI – tamanho da ninhada (1, 2 ou 3); IPR – idade da prole em dias (0-2, 3-5, 6-8); UVD – saturação ultravioleta da plumagem negro azulada (%); ICP – índice de cobertura de plumagem negro azulada; PRD – período do dia da observação (manhã – M, ou tarde – T); TXP – taxa de entrega de alimento (visitas/h) do parceiro; FRC – frequência central de canto (KHz). -logLik: - log (verossimilhança). Desvio: deviance. n = obsevações/ninhos/indivíduos parentais (machos ou fêmeas).

Característica (sexo)	Modelo final	AICc	-logLik	Desvio	n
Coloração (M)	TNI + IPR + PRD + UVD	149,68	-65,25	130,5	164/67/39
Coloração (F)	TNI + UVD + ICP	125,22	-55,25	110,5	164/67/44
Canto (M)	IPR + FRC	48,28	-18,49	36,98	52/35/23
Canto (F)	TNI	36,91	-14,03	28,06	52/35/23
Exibição em voo (M)	IPR	54,65	-20,35	40,69	50/34/22
Exibição em voo (F)	TNI	34,27	-11,48	-22,97	50/34/22

Tabela 5. Estimativas de tamanho de efeito \pm EP dos modelos (GLMMs) finais sobre o efeito da coloração, canto, e exibição de machos em seus esforços paternais (número de visitas de alimentação) e esforços maternos de suas fêmeas sociais. TNI – tamanho da ninhada (1, 2 ou 3); IPR – idade da prole em dias (0-2, 3-5, 6-8); UVD – saturação ultravioleta da plumagem negro-azulada (%); ICP – índice de cobertura de plumagem negro-azulada; PRD – período do dia da observação (manhã – M, ou tarde – T); TXP – taxa de entrega de alimento (visitas/h) do parceiro; FRC – frequência central de canto (KHz).

	Macho		Fêmea	
	Estimativa	EP	Estimativa	EP
Coloração				
Intercepto	2,033	0,538	0,186	0,111
TNI (1)	-0,5	0,151	0,07828	0,143
TNI (3)	0,191	0,093	0,3084	0,090
IPR (0—2)	-0,266	0,09		
IPR (6—8)	0,144	0,087		
PRD (T)	0,209	0,087		
UVD	-0,052	0,021		
ICP			0,009	0,004
TXP			0,118	0,043
Canto				
Intercepto	0,368	0,517	0,073	0,172
FRC	0,282	0,089		
TNI (3)			0,342	0,148
TXP	0,236	0,079	0,136	0,059
Exibição em voo				
Intercepto	0,381	0,117	0,358	0,151
IPR (0—2)	-0,068	0,174		
IPR (6—8)	0,362	0,155		
TXP	0,183	0,087	0,130	0,052

DISCUSSÃO

(a) Atratividade do macho e esforço paternal

Este estudo mostra que características sexuais multimodais em machos de tiziu contêm informações sobre cuidado parental potencial e podem influenciar o investimento parental em pares sociais de tiziu. O esforço paternal foi correlacionado negativamente com a saturação ultravioleta da plumagem negro azulada e positivamente com a frequência central de canto dos machos. Houve também uma tendência de relação negativa do esforço paternal com a saturação no espectro azul ($p = 0,067$). Diferentemente, o esforço maternal foi negativamente correlacionado com a cobertura corporal de plumagem negro azulada dos machos e positivamente com o esforço parental de seus parceiros. Discutem-se aqui esses resultados à luz das teorias de alocação reprodutiva em função da atratividade do indivíduo parental e da comunicação animal em sistemas complexos com múltiplos sinais sexuais.

Um resultado de destaque foi que ‘machos ultravioletas’ (alta saturação ultravioleta) e, possivelmente, ‘machos mais azuis’ (alta saturação no azul), apresentaram estratégias similares de menor investimento parental. Estudos anteriores com machos de tiziu demonstraram que indivíduos velhos e com alta cobertura corporal de plumagem negro azulada (i.e., alta velocidade de muda pré-nupcial) possuem coloração altamente ultravioleta (Maia 2008; Maia e Macedo 2010). Adicionalmente, machos em melhor condição corporal (i.e., massa/tarso) têm plumagens brilhantes, contrastantes e altamente saturadas nos espectros ultravioleta e azul (Maia 2008).

Considerando as saturações nos espectros ultravioleta e azul como indicadores honestos de qualidade em machos de tiziu, os resultados do presente estudo sugerem que machos de tiziu mais atrativos ou de melhor qualidade investem menos na prole social, corroborando a hipótese de conflito de investimentos (Magrath e Komdeur 2003) e uma previsão da hipótese de alocação diferencial positiva (Burley 1986; Sheldon 2000). No entanto, o esforço maternal não foi correlacionado com a coloração ultravioleta da plumagem negro azulada dos machos, refutando uma segunda previsão da hipótese de alocação diferencial positiva (Burley 1986; Sheldon 2000). Portanto, a hipótese de conflito de investimentos (Magrath e Komdeur 2003), que prevê um conflito entre investimentos em acasalamento e cuidado parental (Stiver e Alonzo

2009), pode explicar as covariâncias aqui encontradas entre caracteres da plumagem dos machos de tiziu e seus esforços paternais. Machos de outras espécies de aves têm exibido padrão similar de covariância inversa entre atratividade e esforço paternal (Studd e Robertson 1985; Sanz 2001; Mitchell *et al.* 2007).

Tizius apresentam altos índices de paternidade extra-par (33,8% das ninhadas; Carvalho *et al.* 2006; Manica, com. pess.) quando comparados a outras espécies de aves tropicais e mesmo de regiões temperadas (Stutchbury e Morton 2001; Dias *et al.* 2009; Cramer *et al.* 2011; Quillfeldt *et al.* 2011). Também exibem altas taxas de nidificação dentro de uma estação reprodutiva (até cinco tentativas de nidificação; dados não publicados), e moderada sincronia reprodutiva (Dias *et al.* 2009), que possibilitaria a busca de cópulas extra par no período de ninhegos. Considerando a hipótese de conflito de investimentos e os resultados aqui encontrados, esse cenário sugere que machos ultravioletas e machos mais azulados podem obter maior retorno marginal em aptidão investindo em acasalamentos extra par e/ou evitando os custos da reprodução atual, ao invés de investirem na prole social (Badyaev e Hill 2002; Badyaev e Duckworth 2003; Duckworth *et al.* 2003).

Além do efeito das colorações azul e ultravioleta, o esforço paternal foi correlacionado com a frequência central de canto de machos. Esse resultado sugere que machos exibem informações redundantes sobre o potencial esforço paternal (Hebets e Papaj 2004; Bro-Jørgensen e Dabelsteen 2008; Bro-Jørgensen 2010). Porém, o mais surpreendente é que essas características (coloração e canto) correlacionaram-se o esforço paternal em diferentes direções. Enquanto o esforço paternal covariou negativamente com a coloração estrutural negro azulada, a covariação do esforço paternal à frequência central de canto foi positiva. Existem várias interpretações plausíveis para esse padrão. Uma explicação é que alguma(s) desta(s) características não reflita(m) significativamente ‘qualidade’ ou atratividade em machos de tiziu. Isso parece pouco provável para a coloração estrutural negro azulada dos machos, cuja indicação de aspectos de qualidade já foi evidenciada (idade, cobertura de plumagem negra, condição corporal, tamanho; Doucet 2002; Maia 2008; Maia e Macedo 2010). Além disso, colorações estruturais iridescentes, bem como as saturações em espectros azul e ultravioleta em colorações estruturais ou pigmentadas, têm indicado qualidade em diversas outras espécies de aves (Doucet e Montgomerie 2003; Doucet *et al.* 2006;

Ferns e Hinsley 2007; Doucet e Meadows 2009; Griggio *et al.* 2009; Eliason e Shawkey 2011).

Pelo contrário, é possível que a frequência central de canto não indique qualidade ou atratividade. De fato, outras características do canto em aves, como taxas de cantos (cantos/s), tamanho e estrutura de repertório e capacidade de modulação de banda de frequência em função da duração do canto são indicadores mais importantes de qualidade/atratividade, sucesso reprodutivo e comunicação intra e inter-sexual em aves (Searcy 1992; Podos 1997; Buchanan e Catchpole 2000; Gil e Slater 2000; Gil e Gahr 2002; Illes *et al.* 2006; Caro *et al.* 2010; Lapierre *et al.* 2011). Também é possível que cantos de baixa frequência sejam mais atrativos ou mais indicativos de qualidade em machos. Cantos de baixa frequência têm alta eficiência de transmissão, pois se propagam a distâncias maiores e melhor através da vegetação (Fletcher 2004; Gillooly e Ophir 2010). Além disso, alguns estudos demonstram que a produção de vocalizações de baixa frequência é diretamente relacionada ao tamanho do indivíduo emissor (*Hirundo rustica*: Galeotti *et al.* 1997; *Malurus coronatus*: Hall *et al.* 2013).

Não se pode descartar a hipótese que cantos de alta frequência sejam atrativos, o que sustentaria a hipótese do bom parental para machos de tiziu (Hoelzer 1989). Inequívocas evidências recentes sugerem que cantos de baixa frequência perdem sua eficiência de transmissão em ambientes urbanos (Halfwerk *et al.* 2011; Ríos-Chelén *et al.* 2012), como se configura o ambiente deste estudo, sendo que machos em diversas espécies de aves possuem plasticidade para mudança de frequência e amplitude de vocalizações em resposta a mudanças do ambiente acústico (Patricelli e Bickley 2006; Lowry *et al.* 2012; Montague *et al.* 2012).

Se todas as características, colorações azul e ultravioleta e canto, indicarem atratividade em machos de tiziu, o padrão encontrado aqui – isto é, direção da covariância entre esforço paternal e atratividade dependendo da característica atrativa do macho – não teria sido descrito anteriormente e demandaria explicações adaptativas ainda inexistentes. A explicação mais plausível talvez fosse a existência de múltiplas estratégias reprodutivas por machos associadas a diferentes características sexuais secundárias em sistemas de cuidado biparental (Badyaev e Hill 2002; Badyaev e Duckworth 2003; Duckworth *et al.* 2003; Oh e Badyaev 2010). Esse padrão é bem conhecido dentro de uma modalidade sensorial. Por exemplo, em *Carpodacus*

mexicanus, entre machos velhos, machos vermelhos, com plumagens ricas em carotenoides, acasalam mais cedo na estação reprodutiva, têm maior sucesso reprodutivo (prole recrutada) e investem menos na prole. Enquanto isso, entre machos jovens, machos com plumagens com concentrações intermediárias de carotenoide, acasalam mais tarde, investem mais na prole, e têm o maior sucesso reprodutivo nesta faixa etária (Badyaev e Hill 2002). Entretanto, não é possível explicar ainda a existência de padrões de covariâncias inversas de características sexuais de diferentes modalidades com o investimento parental. Futuros estudos com tizius podem tentar desvendar se existe uma relação entre frequência de canto e atributos da coloração dos machos de tiziu, e o papel da frequência central de canto em caracteres do desempenho reprodutivo desses machos. Em suma, não é possível concluir aqui se a relação canto de alta frequência e esforço paternal apoia a hipótese de bom parental (cantos de alta frequência são atrativos; Hoelzer 1989) ou a hipótese de conflito de investimentos (cantos de baixa frequência são atrativos; Magrath e Komdeur 2003).

(b) Atratividade do macho e esforço maternal

As fêmeas não responderam às colorações ultravioleta ou azul dos machos sociais, mas sim à cobertura corporal de plumagem negro azulada e ao próprio esforço parental desses machos. O esforço maternal foi positivamente correlacionado com a cobertura de plumagem negro azulada nos machos, apoiando a hipótese de alocação diferencial positiva (Ratikainen e Kokko 2009). A cobertura de plumagem negro azulada tem sido demonstrada como uma importante e custosa característica de qualidade em machos de tiziu: apenas machos menos parasitados tendem a exibi-la de forma mais completa (Costa e Macedo 2005) e estes tendem também a apresentar colorações mais ultravioletas e contrastantes (Maia e Macedo 2010). Adicionalmente, machos com proporcionalmente maior cobertura corporal de plumagem negro azulada sofrem mais agressões em disputas com outros machos por alimento (Santos *et al.* 2009). Plumagens estruturais iridescentes são previstas e evidenciadas como custosas em sua produção (Fitzpatrick 1998) e manutenção (Eliason e Shawkey 2011). Conseqüentemente, plumagens estruturais iridescentes indicam diversas características relativas à qualidade em aves: condição nutricional (McGraw *et al.* 2002; Siefferman e Hill 2005), resistência a parasitas e condição imunológica (Moller *et al.* 2002; Hill *et al.* 2005), saúde e condição corporal em geral (Doucet e Meadows 2009). Fitzpatrick

(1998) sugere que a uniformidade na distribuição da coloração estrutural deve honestamente refletir estabilidade no desenvolvimento da plumagem. Portanto, fêmeas de tiziu podem ter benefícios em aptidão marginal derivados do investimento em proles de machos com maiores coberturas de plumagem iridescente.

Uma questão remanescente decorrente dos resultados do presente estudo é: por que os esforços parentais de machos e fêmeas refletem diferentes características sexuais secundárias dos machos? Como mencionado acima, estudos anteriores encontraram que a cobertura de plumagem negro azulada pode ser um ótimo preditor da coloração ultravioleta (saturação ultravioleta, matiz baixo) dessa plumagem em machos de tiziu (Maia e Macedo 2010) e que a saturação total da plumagem pode indicar condição corporal dos machos (Doucet 2002). Logo, fêmeas podem utilizar a cobertura de plumagem negro azulada como um sinal honesto indireto para avaliar a qualidade do parceiro (indicada diretamente pelas saturações azul-ultravioleta da plumagem). No entanto, esse sinal também pode ser desonesto (Johnstone e Grafen 1993). O fato de não ter sido encontrada correlações entre as saturações azul-ultravioleta e a cobertura de plumagem negro azulada no presente estudo, sugere que a preferência das fêmeas pode ter surgido por conflito sexual (Chapman *et al.* 2003), através, por exemplo, da exploração sensorial de machos sobre fêmeas (Arnqvist 2006). Neste caso, a cobertura de plumagem negra seria um sinal enganoso de qualidade de machos. Alternativamente, é possível que saturações azul-ultravioleta e a cobertura de plumagem negro azulada indiquem diferentes aspectos de qualidade dos machos (hipótese de múltiplas mensagens, Hebets e Papaj 2004; Bro-Jørgensen 2010) e afetem diferentemente o valor da reprodução atual e os custos e benefícios do investimento parental de machos e fêmeas. Por exemplo, no lagarto *Lacerta schreiberi*, a intensidade da coloração azul-ultravioleta do pescoço indica alta dominância entre machos, porém a condição imunológica desses machos é indicada pela intensidade azul associada à baixa quantidade de coloração ultravioleta no pescoço (Martín e López 2009).

Entretanto, considerando que (1) o esforço maternal foi positivamente relacionado ao esforço parental do parceiro, (2) o esforço paternal foi correlacionado negativamente com a saturação ultravioleta, e (3) no presente estudo não foi encontrada relação entre cobertura corporal de plumagem negro azulada e saturações ultravioleta e azul, então fêmeas podem apresentar estratégias contrastantes de investimento parental em resposta a diferentes características de atratividade em machos: baixo investimento

maternal quando pareadas com machos mais ultravioletas (hipótese da compensação reprodutiva ou alocação diferencial negativa) e alto investimento maternal quando pareadas com machos com maiores coberturas de plumagem negro azulada (hipótese da alocação diferencial positiva). Esse padrão de alocações reprodutivas diferenciais contrastantes, em resposta à atratividade do parceiro, ainda não foi descrito na literatura.

(c) Exibição aérea e esforço parental

Este estudo não evidenciou uma relação entre a exibição em voo de machos e o investimento parental em pares sociais de tiziu. Byers e colaboradores (2010) sugerem que a capacidade de realizar repetidamente exibições energeticamente dispendiosas (*i.e.* vigor) e a habilidade de realizar manobras mecanicamente difíceis de serem executadas podem indicar melhor aspectos de qualidades genética e no desenvolvimento juvenil do que a expressão de ornamentos. Por exemplo, o desempenho na exibição de machos de *Manacus vitellinus* está relacionado com o número de fêmeas atraídas para a arena de cortejo desses machos (Barske *et al.* 2011). No presente estudo, as medidas utilizadas para representarem a exibição em voo dos tizius se restringem a habilidades de realizar manobras difíceis (velocidade de batidas, duração e rotação corporal durante uma exibição em voo). Machos que bateram as asas mais rapidamente também giraram mais o corpo durante uma exibição em voo, mas tiveram exibições em voo menos duradouras. Portanto, este estudo não apóia a hipótese de que a habilidade para realizar exibições difíceis de serem executadas influencie a relação entre atratividade e investimento parental em tiziu; porém não descarta a hipótese de que o vigor dos machos na realização dessas exibições influencie esta relação.

(d) Atratividade e aptidão da prole

Uma questão remanescente para futuros estudos é se o baixo investimento paternal por machos mais ultravioletas e azuis geraria consequências para a aptidão da prole (Limbourg *et al.* 2004). Os fatos da fêmea não compensar pelo baixo investimento paternal e ainda, concomitantemente, reduzir seu próprio investimento, podem ter consequências negativas para medidas de aptidão dos ninhegos (*e.g.* desenvolvimento, condição corporal, Sanz 2001). Outra interpretação possível é de que fêmeas compensem em outro(s) estágio(s) do cuidado maternal, por exemplo, através do investimento de antioxidantes e anticorpos (Williamson *et al.* 2006), tamanho (Bolund

et al. 2009), ou incubação dos ovos (Gorman *et al.* 2005), na alimentação dos filhotes durante o estágio juvenil dependente (Rivera *et al.* 2000), ou defesa da prole (Klvaňová *et al.* 2011). É plausível também que machos forneçam maior viabilidade à prole através de territórios ricos em recursos (Keyser e Hill 1998; Wolfenbarger 1999), carregando mais alimento ou alimento de maior valor nutritivo por visita ao ninho (Wright *et al.* 1998), ou hereditariedade de qualidade genética (Pitala *et al.* 2007). É importante também investigar se medidas de aptidão da prole são relacionadas com a cobertura de plumagem negro azulada dos pais sociais, uma vez que fêmeas investiram mais nessas proles e machos foram indiferentes.

CONCLUSÃO

O esforço paternal foi relacionado negativamente à coloração (saturação ultravioleta; hipótese de conflito de investimentos e alocação diferencial positiva) e positivamente ao canto (frequência central; hipótese do bom parental?) dos machos, sugerindo que machos podem exibir informações redundantes de investimento paternal. Inesperadamente, o esforço maternal foi positivamente correlacionado com uma terceira característica da coloração (cobertura corporal de plumagem negro azulada; hipótese de alocação diferencial positiva), e com a próprio esforço parental do parceiro, sugerindo que indiretamente fêmeas investem menos quando pareadas com machos mais ultravioletas (hipótese da alocação diferencial negativa). Todas as características de exibição em voo e as outras características de canto e coloração dos machos não foram influentes sobre o investimento parental de machos ou fêmeas. Tomados em conjunto, esses resultados confrontam previsões das hipóteses atualmente existentes e, portanto, não podem ser explicados por nenhuma delas. A causa dos esforços parentais de machos e fêmeas serem afetados por diferentes caracteres da coloração dos machos, e das diferentes estratégias de alocação reprodutiva das fêmeas em resposta a diferentes caracteres de atratividade dos machos, assim como o papel da frequência central de canto na atratividade dos machos, permanecem a ser explorados. Este estudo destaca que a relação entre atratividade e investimento parental não é tão simples quando se analisa múltiplos caracteres de atratividade. A negligência de algum entre múltiplos sinais sexuais pode acarretar sérias distorções na interpretação dos mecanismos que determinam a relação entre atratividade e investimento parental.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adler J, Ritchison G (2011) Provisioning behavior of male and female grasshopper sparrows. *The Wilson Journal of Ornithology* 123:515–520
- Aguilar TM, Maia R, Santos ESA, Macedo RH (2008) Parasite levels in blue-black grassquits correlate with male displays but not female mate preference. *Behavioral Ecology* 19:292–301
- Alderton CC (1963) The breeding behavior of blue-black grassquit. *The Condor* 65:154–162
- Alonso-Alvarez C, Pérez-Rodríguez L, Ferrero ME, García de-Blas E, Casas F, Mougeot F (2012) Adjustment of female reproductive investment according to male carotenoid-based ornamentation in a gallinaceous bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 66:731–742
- Andersson M (1982) Sexual selection, natural selection and quality advertisement. *Biological Journal of the Linnean Society* 17:375–393
- Andersson M (1994) *Sexual selection*. Princeton University, New Jersey.
- Arnqvist G (2006) Sensory exploitation and sexual conflict. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 361:375–386
- Badyaev AV, Duckworth RA (2003) Context-dependent sexual advertisement: plasticity in development of sexual ornamentation throughout the lifetime of a passerine bird. *Journal of Evolutionary Biology* 16:1065–1076
- Badyaev AV, Hill GE (2002) Paternal care as a conditional strategy: distinct reproductive tactics associated with elaboration of plumage ornamentation in the house finch. *Behavioral Ecology* 13:591–597
- Barske J, Schlinger BA, Wikelski M, Fusani L (2011) Female choice for male motor skills. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278:3523–3528
- Bates D, Maechler M, Bolker B (2012) lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes.
- Benjamini Y, Yekutieli D (2001). The control of the false discovery rate in multiple testing under dependency. *Annals of Statistics* 29:1165–1188.
- Bluhm CK, Gowaty PA (2004) Reproductive compensation for offspring viability deficits by female mallards, *Anas platyrhynchos*. *Animal Behaviour* 68:985–992
- Bolund E, Schielzeth H, Forstmeier W (2009) Compensatory investment in zebra finches: females lay larger eggs when paired to sexually unattractive males. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276:707–715
- Bro-Jørgensen J (2010) Dynamics of multiple signalling systems: animal communication in a world in flux. *Trends in Ecology & Evolution* 25:292–300
- Bro-Jørgensen J, Dabelsteen T (2008) Knee-clicks and visual traits indicate fighting ability in eland antelopes: multiple messages and back-up signals. *BMC biology* 6:1–8
- Buchanan KL, Catchpole CK (2000) Song as an indicator of male parental effort in the sedge warbler. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 267:321–326
- Burley N (1986) Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *The American Naturalist* 127:415–445
- Burnham KP, Anderson DR, Huyvaert KP (2010) AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:23–35

- Byers J, Hebets E, Podos J (2010) Female mate choice based upon male motor performance. *Animal Behaviour* 79:771–778
- Caro SP, Sewall KB, Salvante KG, Sockman KW (2010) Female Lincoln's sparrows modulate their behavior in response to variation in male song quality. *Behavioral Ecology* 21:562–569
- Carvalho CBV, Macedo RHF, Graves JA (2006) Breeding strategies of a socially monogamous neotropical passerine: extra-pair fertilizations, behavior, and morphology. *The Condor* 108:579–590
- Chapman T, Arnqvist G, Bangham J, Rowe L (2003) Sexual conflict. *Trends in Ecology & Evolution* 18:41–47
- Costa FJV, Macedo RHF (2005) Coccidian oocyst parasitism in the blue-black grassquit: influence on secondary sex ornaments and body condition. *Animal Behaviour* 70:1401–1409
- Cramer ERA, Hall ML, Kort SR de, Lovette IJ, Vehrencamp SL (2011) Infrequent extra-pair paternity in the banded wren, a synchronously breeding tropical passerine. *The Condor* 113:637–645
- DeMory ML, Thompson CF, Sakaluk SK (2010) Male quality influences male provisioning in house wrens independent of attractiveness. *Behavioral Ecology* 21:1156–1164
- Dias AFS (2009) Comparação e descrição de parâmetros acústicos do canto de *Volatinia jacarina* (Aves: Emberizidae) no contexto de seleção sexual. Dissertação de Mestrado. Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade de Brasília.
- Dias RI, Santos ESA, Macedo RHF (2009) Mating system and sexual conflict in the blue-black grassquit (*Volatinia jacarina*, Aves: Emberizidae): extra-pair mating behavior sets the scene. *Oecologia Brasiliensis* 13:183–191
- Doucet SM (2002) Structural plumage coloration, male body size, and condition in the blue-black grassquit. *The Condor* 104:30–38
- Doucet SM, Meadows MG (2009) Iridescence: a functional perspective. *Journal of the Royal Society Interface* 6:115–132
- Doucet SM, Montgomerie R (2003) Multiple sexual ornaments in satin bowerbirds: ultraviolet plumage and bowers signal different aspects of male quality. *Behavioral Ecology* 14:503–509
- Doucet SM, Shawkey MD, Hill GE, Montgomerie R (2006) Iridescent plumage in satin bowerbirds: structure, mechanisms and nanostructural predictors of individual variation in colour. *The Journal of Experimental Biology* 209:380–390
- Draganoiu TI, Nagle L, Kreutzer M (2002) Directional female preference for an exaggerated male trait in canary (*Serinus canaria*) song. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269:2525–2531
- Duckworth RA, Badyaev AV., Parlow AF (2003) Elaborately ornamented males avoid costly parental care in the house finch (*Carpodacus mexicanus*): a proximate perspective. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55:176–183
- Eliason CM, Shawkey MD (2011) Decreased hydrophobicity of iridescent feathers: a potential cost of shiny plumage. *The Journal of Experimental Biology* 214:2157–2163
- Ferns PN, Hinsley SA (2007) Carotenoid plumage hue and chroma signal different aspects of individual and habitat quality in tits. *Ibis* 150:152–159
- Fitzpatrick S (1998) Colour schemes for birds: structural coloration and signals of quality in feathers. *Annales Zoologici Fennici* 35:67–77

- Fletcher NH (2004) A simple frequency-scaling rule for animal communication. *The Journal of the Acoustical Society of America* 115:2334–2338.
- Freeman-Gallant CR, Taff CC, Morin DF, Dunn PO, Whittingham LA, Tsang SM (2009) Sexual selection, multiple male ornaments, and age- and condition-dependent signaling in the common yellowthroat. *Evolution* 64:1–11
- Galeotti P, Rubolini D, Fea G, Ghia D, Nardi PA, Gherardi F, Fasola M (2006) Female freshwater crayfish adjust egg and clutch size in relation to multiple male traits. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273:1105–1110
- Galeotti P, Saino N, Sacchi R, Møller AP (1997) Song correlates with social context, testosterone and body condition in male barn swallows. *Animal Behaviour* 53:687–700
- Germain RR, Reudink MW, Marra PP, Ratcliffe LM (2010) Carotenoid-based male plumage predicts parental investment in the american redstart. *The Wilson Journal of Ornithology* 122:318–325
- Gil D, Gahr M (2002) The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology & Evolution* 17:133–141
- Gil D, Slater PJB (2000) Multiple song repertoire characteristics in the willow warbler (*Phylloscopus trochilus*): correlations with female choice and offspring viability. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47:319–326
- Gillooly JF, Ophir AG (2010) The energetic basis of acoustic communication. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277:1325–1331
- Giraudeau M, Duval C, Czirják GA, Bretagnolle V, Eraud C, McGraw KJ, Heeb P (2011) Maternal investment of female mallards is influenced by male carotenoid-based coloration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278:781–788
- Goodbred CON, Holmes RT (1996) Factors affecting food provisioning of nestling black-throated blue warblers. *The Wilson Bulletin* 108:467–479
- Gorman HE, Arnold KE, Nager RG (2005) Incubation effort in relation to male attractiveness in zebra finches *Taeniopygia guttata*. *Journal of Avian Biology* 36:413–420
- Gowaty PA (2008) Reproductive compensation. *Journal of Evolutionary Biology* 21:1189–1200
- Gowaty PA, Drickamer LC, Schmid-Holmes S (2003) Male house mice produce fewer offspring with lower viability and poorer performance when mated with females they do not prefer. *Animal Behaviour* 65:95–103
- Grana SC, Sakaluk SK, Bowden RM, Doellman MA, Vogel LA, Thompson CF (2012) Reproductive allocation in female house wrens is not influenced by experimentally altered male attractiveness. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 66:1247–1258
- Griggio M, Zanollo V, Hoi H (2009) UV plumage color is an honest signal of quality in male budgerigars. *Ecological Research* 25:77–82
- Halfwerk W, Bot S, Buikx J, Velde M van der, Komdeur J, Cate C ten, Slabbekoorn H (2011) Low-frequency songs lose their potency in noisy urban conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108:1–6
- Hall ML, Kingma SA, Peters A (2013) Male songbird indicates body size with low-pitched advertising songs. *PLoS ONE* 8:1–5
- Hamilton WD, Zuk M (1982) Heritable true fitness and bright birds, a role for parasites. *Science* 218:386–387

- Harris WE, Uller T (2009) Reproductive investment when mate quality varies: differential allocation versus reproductive compensation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364:1039–1048
- Harrison F, Barta Z, Cuthill I, Székely T (2009). How is sexual conflict over parental care resolved? A meta-analysis. *Journal of Evolutionary Biology* 22:1800–1812
- Hebets EA, Papaj DR (2004) Complex signal function: developing a framework of testable hypotheses. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57:197–214
- Hill GE, Doucet SM, Buchholz R (2005) The effect of coccidial infection on iridescent plumage coloration in wild turkeys. *Animal Behaviour* 69:387–394
- Hoelzer GA (1989) The good parent process of sexual selection. *Animal Behaviour* 38:1067–1078
- Hoese WJ, Podos J, Boetticher NC, Nowicki S (2000) Vocal tract function in birdsong production: experimental manipulation of beak movements. *The Journal of Experimental Biology* 203:1845–1855
- Holzer B, Jacot A, Brinkhof MWG (2003) Condition-dependent signaling affects male sexual attractiveness in field crickets, *Gryllus campestris*. *Behavioral Ecology* 14:353–359
- Horváthová T, Nakagawa S, Uller T (2012) Strategic female reproductive investment in response to male attractiveness in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279:163–170
- Illes AE, Hall ML, Vehrencamp SL (2006) Vocal performance influences male receiver response in the banded wren. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273:1907–1912
- Iwasa Y, Pomiankowski A (1999) Good parent and good genes models of handicap evolution. *Journal of Theoretical Biology* 200:97–109
- Johnstone RA, Grafen A (1993) Dishonesty and the handicap principle. *Animal Behaviour* 46:759–764
- Kaiser HF (1960) The application of electronic computers to factor analysis. *Educational and Psychological Measurement* 20:141–151
- Karell P, Kontiainen P, Pietiinen H, Siitari H, Brommer JE (2008) Maternal effects on offspring Igs and egg size in relation to natural and experimentally improved food supply. *Functional Ecology* 22:682–690
- Kekäläinen J, Valkama H, Huuskonen H, Taskinen J (2010) Multiple sexual ornamentation signals male quality and predicts female preference in minnows. *Ethology* 116:895–903
- Keyser AJ, Hill GE (1998) Structurally based plumage coloration is an honest signal of quality in male blue grosbeaks. *Behavioral Ecology* 11:202–209
- Klvaňová A, Hořáková D, Exnerová A (2011) Nest defence intensity in house sparrows *Passer domesticus* in relation to parental quality and brood value. *Acta Ornithologica* 46:47–54
- Kokko H (1998) Should advertising parental care be honest? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 265:1871–1878
- Lapierre JM, Mennill DJ, MacDougall-Shackleton EA (2011) Spatial and age-related variation in use of locally common song elements in dawn singing of song sparrows *Melospiza melodia*: old males sing the hits. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:2149–2160

- Limbouurg T, Mateman AC, Andersson S, Lessells CM (2004) Female blue tits adjust parental effort to manipulated male UV attractiveness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271:1903–1908
- Limbouurg T, Mateman AC, Lessells CM (2012) Parental care and UV coloration in blue tits: opposite correlations in males and females between provisioning rate and mate's coloration. *Journal of Avian Biology* 43:1–10
- Limbouurg T, Mateman AC, Lessells CM (2013) Opposite differential allocation by males and females of the same species. *Biology Letters* 9:1–4
- Linville S, Breitwisch R, Schilling A (1998) Plumage brightness as an indicator of parental care in northern cardinals. *Animal Behaviour* 55:119–127
- Lowry H, Lill A, Wong BBM (2012) How noisy does a noisy miner have to be? Amplitude adjustments of alarm calls in an avian urban “adapter”. *PLoS ONE* 7:1–5
- Macedo RHF, Manica L, Dias RI (2012) Conspicuous sexual signals in a socially monogamous passerine: the case of neotropical blue-black grassquits. *Journal of Ornithology* 153:15–22
- Magrath MJL, Komdeur J (2003) Is male care compromised by additional mating opportunity? *Trends in Ecology & Evolution* 18:424–430
- Maguire SE, Safran RJ (2010) Morphological and genetic predictors of parental care in the North American barn swallow *Hirundo rustica erythrogaster*. *Journal of Avian Biology* 41:74–82
- Mahr K, Griggio M, Granatiero M, Hoi H (2012) Female attractiveness affects paternal investment: experimental evidence for male differential allocation in blue tits. *Frontiers in Zoology* 9:1–8
- Maia R (2008) Coloração estrutural iridescente do tiziu (*Volatinia jacarina*, Aves: Emberizidae): mecanismos de produção, variação e função. Dissertação de Mestrado. Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade de Brasília.
- Maia R, Eliason CM, Bitton PP, Doucet SM, Shawkey MD pavo: an R package for the perceptual analysis, visualization and organization of spectral color data. Submetido.
- Maia R, Caetano JVO, Bão SN, Macedo RH (2009) Iridescent structural colour production in male blue-black grassquit feather barbules: the role of keratin and melanin. *Journal of the Royal Society, Interface* 6:203–211
- Maia R, Macedo RH (2010) Achieving luster: prenuptial molt pattern predicts iridescent structural coloration in blue-black grassquits. *Journal of Ornithology* 152:243–252
- Martín J, López P (2009) Multiple color signals may reveal multiple messages in male Schreiber's green lizards, *Lacerta schreiberi*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63:1743–1755
- Martín J, López P (2010) Multimodal sexual signals in male ocellated lizards *Lacerta lepida*: vitamin E in scent and green coloration may signal male quality in different sensory channels. *Naturwissenschaften* 97:545–553
- Mazuc J, Chastel O, Sorci G (2003) No evidence for differential maternal allocation to offspring in the house sparrow (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology* 14:340–346
- McGraw KJ, Mackillop EA, Dale J, Hauber ME (2002) Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage. *Journal of Experimental Biology* 205:3747–3755

- Mitchell D, Dunn P, Whittingham L, Freeman-Gallant C (2007) Attractive males provide less parental care in two populations of the common yellowthroat. *Animal Behaviour* 73:165–170
- Møller AP, Petrie M, Curie M (2002) Condition dependence, multiple sexual signals, and immunocompetence in peacocks. *Behavioral Ecology* 13:248–253
- Montague MJ, Danek-Gontard M, Kunc HP (2012) Phenotypic plasticity affects the response of a sexually selected trait to anthropogenic noise. *Behavioral Ecology* 24:343–348
- Montgomerie R (2006) Analyzing colors. In: Hill GE, McGraw KJ (eds.) *Bird coloration: mechanisms and measurements*. Cambridge University Press, pp. 90–147.
- Mougeot F, Pérez-Rodríguez L, Sumozas N, Terraube J (2009) Parasites, condition, immune responsiveness and carotenoid-based ornamentation in male red-legged partridge *Alectoris rufa*. *Journal of Avian Biology* 40:67–74
- Oh KP, Badyaev AV (2010) Structure of social networks in a passerine bird: consequences for sexual selection and the evolution of mating strategies. *American Naturalist* 176:80–89
- Osorno JL, Morales J, Moreno J, Merino S, Tomás G, Vásquez RA (2006) Evidence for differential maternal allocation to eggs in relation to manipulated male attractiveness in the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Journal of Ornithology* 147:605–611
- Papeschi A, Carroll JP, Dessì-fulgheri F (2003) Wattle size is correlated with male territorial rank in juvenile ring-necked pheasants. *Condor* 105:362–366
- Patricelli GL, Blickley JL (2006) Avian communication in urban noise: causes and consequences of vocal adjustment. *The Auk* 123:639–649
- Pitala N, Gustafsson L, Sendecka J, Brommer JE (2007) Nestling immune response to phytohaemagglutinin is not heritable in collared flycatchers. *Biology Letters* 3:418–421
- Pizzolon M, Locatello L, Warner RR, Chimento N, Finos L, Rasotto MB (2011) Linking male qualities to multiple display traits: an example in a fish with exclusive male care. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 66:497–504
- Podos J (1997) A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). *Evolution* 51:537–551
- Quillfeldt P, Masello JF, Segelbacher G (2011) Extra-pair paternity in seabirds: a review and case study of thin-billed prions *Pachyptila belcheri*. *Journal of Ornithology* 153:367–373
- R Development Core Team (2012) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>
- Ratikainen II, Kokko H (2009) Differential allocation and compensation: who deserves the silver spoon? *Behavioral Ecology* 21:195–200
- Rivera JHV, Haas CA, Rappole JH (2000) Parental care of fledgling wood thrushes. *Wilson Bulletin* 112:233–237
- Rohde PA, Johnsen A, Lifjeld JT (1999) Parental care and sexual selection in the bluethroat, *Luscinia s. svecica*: a field-experimental test of the differential allocation hypothesis. *Ethology* 105:651–663
- Rutstein AN, Gilbert L, Tomkins JL (2005) Experience counts: lessons from studies of differential allocation. *Behavioral Ecology* 16:957–960

- Ríos-Chelén AA, Salaberria C, Barbosa I, Macías Garcia C, Gil D (2012) The learning advantage: bird species that learn their song show a tighter adjustment of song to noisy environments than those that do not learn. *Journal of Evolutionary Biology* 25:2171–2180
- Saino N, Bolzern AM, Möller AP (1997) Immunocompetence, ornamentation, and viability of male barn swallows (*Hirundo rustica*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94:549–552
- Santos ESA, Maia R, Macedo RHF (2009) Condition-dependent resource value affects male–male competition in the blue–black grassquit. *Behavioral Ecology* 20:553–559
- Sanz JJ (2001) Experimentally reduced male attractiveness increases parental care in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Behavioral Ecology* 12:171–176
- Schwagmeyer PL, Mock DW (2003) How consistently are good parents good parents? Repeatability of parental care in the house sparrow, *Passer domesticus*. *Ethology* 109:303–313
- Searcy WA (1992) Song repertoire and mate choice in birds. *American Zoologist* 32:71–80
- Senar JC, Figuerola J, Pascual J (2002) Brighter yellow blue tits make better parents. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269:257–261
- Sheldon BC (2000) Differential allocation: tests, mechanisms and implications. *Trends in Ecology & Evolution* 15:397–402
- Sick H (2001) *Ornitologia Brasileira: uma introdução*. Nova Fronteira, Rio de Janeiro.
- Siefferman L, Hill GE (2003) Structural and melanin coloration indicate parental effort and reproductive success in male eastern bluebirds. *Behavioral Ecology* 14:855–861
- Siefferman L, Hill GE (2005) Evidence for sexual selection on structural plumage coloration in female eastern bluebirds (*Sialia sialis*). *Ethology* 59:1819–1828
- Smiseth PT (2001) Is male plumage reflectance correlated with paternal care in bluethroats? *Behavioral Ecology* 12:164–170
- Smith HG (1995) Experimental demonstration of a trade-off between mate attraction and paternal care. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 260:45–51
- Stearns SC (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Stiver KA, Alonzo SH (2009) Parental and mating effort: is there necessarily a trade-off? *Ethology* 115:1101–1126
- Studd MV, Robertson RJ (1985) Sexual selection and variation in reproductive strategy in male yellow warblers (*Dendroica petechia*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17:101–109
- Stutchbury BJM, Morton ES (2001) *Behavioral ecology of tropical birds*. Academic Press, London, United Kingdom, London.
- Symons N, Svensson PA, Wong BBM (2011) Do male desert gobies compromise offspring care to attract additional mating opportunities? *PLoS ONE* 6:1–4
- Székely T, Cuthill IC (2000) Trade-off between mating opportunities and parental care: brood desertion by female Kentish plovers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 267:2087–2092

- Tallamy DW, Darlington MB, Pesek JD, Powell BE (2003) Copulatory courtship signals male genetic quality in cucumber beetles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270:77–82
- Taylor RC, Buchanan BW, Doherty JL (2007) Sexual selection in the squirrel treefrog *Hyla squirella*: the role of multimodal cue assessment in female choice. *Animal Behaviour* 74:1753–1763
- Trivers, RL (1972) Parental investment and sexual selection. Em Campbell B, ed. *Sexual selection and the descent of man*. Aldine, Chicago.
- Williamson KA, Surai PF, Graves JA (2006) Yolk antioxidants and mate attractiveness in the zebra finch. *Functional Ecology* 20:354–359
- Wilson AJ, Nussey DH (2010) What is individual quality? An evolutionary perspective. *Trends in Ecology and Evolution* 25:207–214.
- Wolfenbarger LL (1999) Red coloration of male northern cardinals correlates with mate quality and territory quality. *Behavioral Ecology* 10:80–90
- Wright J, Both C, Cotton PA, Bryant D (1998) Quality vs. quantity: energetic and nutritional trade-offs in parental provisioning strategies. *Journal of Animal Ecology* 67:620–634
- Zahavi A (1975) Mate selection – a selection for a handicap. *Journal Theoretical Biology* 53:205–214
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM (2009) *Mixed effects models an extensions in ecology with R*. Springer-Verlag, New York, NY.