



Universidade de Brasília

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de Pós-Graduação em Ecologia

**Reprodução cooperativa e paternidade extra-par em  
*Neothraupis fasciata***

**Paulo Miranda Moreira**

Brasília – DF

2014

Universidade de Brasília

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

**Reprodução cooperativa e paternidade extra-par em  
*Neothraupis fasciata***

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

**Orientador:** Miguel Ângelo Marini, Ph. D.

Brasília – DF

2014



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

Dissertação de Mestrado

PAULO MIRANDA MOREIRA

Título:

**“Reprodução cooperativa e paternidade extra-par em *Neothraupis fasciata*.”**

Comissão Examinadora:

**Prof. Dr. Miguel Ângelo Marini**  
*Presidente / Orientador*  
**UnB**

**Profa. Dra. Regina Helena Ferraz de Macedo**  
*Membro Titular*  
**ZOO/UnB**

**Profa. Dra. Maria Alice dos Santos Alves**  
*Membro Titular*  
**UERJ**

**Prof. Dr. Raphael Igor da Silva Corrêa Dias**  
*Membro Suplente*  
**UniCEUB**

Brasília, 04 de junho de 2014.

## **Agradecimentos**

Agradeço e dedico este trabalho aos meus pais. Obrigado por todo o suporte e incentivo para a realização dessa tarefa.

Aos meus irmãos Ana e Pedro, pela convivência e amizade. Especialmente ao André, que colaborou direta e computacionalmente na organização de dados deste trabalho, pelo incentivo nos caminhos da programação.

À minha namorada, Mariana, pelo amor incondicional, apoio e estímulo. Obrigado ainda pela paciência durante a minha ausência.

Ao meu orientador, Miguel Marini, por me receber em seu laboratório, pela orientação, incentivo e investimento.

A Daniel Gressler, por propor essa parceria e ceder suas amostras e dados observacionais, que, sei, são resultado de longos anos de trabalho exaustivo em campo. Obrigado ainda pelo auxílio e estímulo durante a redefinição do projeto.

A Mike Webster por gentilmente me receber em seu laboratório e disponibilizar toda a infra-estrutura e recursos ao seu alcance para a realização do meu trabalho.

Aos colegas de laboratório pelo companheirismo e auxílio. A Matthew Medeiros pelo auxílio e sugestões para refinamento das análises estatísticas.

Aos amigos do Laboratório de Ornitologia de Cornell, especialmente do WebLab e LovetteLab.

A Laura Stenzler pela paciência e pela receptividade. Sua dedicação e alegria na realização de seu trabalho são inspiradoras.

Aos membros da banca Regina Macedo, Maria Alice Alves e Raphael Igor Dias.

À coordenação do Programa de Pós-graduação por me proporcionar essa oportunidade de estudo. À secretária Vanessa também meu muito obrigado pela sua disponibilidade e eficiência.

À CAPES pela concessão da bolsa de estudos.

# Índice

Agradecimentos.....	iii
Resumo.....	1
Abstract.....	3
Introdução.....	4
Métodos.....	7
Espécie de estudo.....	7
Coleta em campo.....	7
Métodos genéticos.....	9
Análises estatísticas.....	9
Resultados.....	10
Reprodução cooperativa.....	11
Parentesco.....	11
Discussão.....	13
Conclusão.....	17
Referências bibliográficas.....	17
Anexo.....	24

## Resumo

Durante muito tempo, ecólogos acreditaram que as aves eram predominantemente monogâmicas. Com o desenvolvimento das técnicas moleculares, essa idéia foi refutada, e sistemas sociais em aves começaram a ser observados sob um novo ponto de vista. Reprodução cooperativa ocorre quando indivíduos, que não os pais, ajudam no cuidado com a prole. Reprodução geralmente envolve um equilíbrio entre a reprodução atual (benefícios) e os custos para reprodução futura. Quando consideramos reprodução cooperativa, devem ser tomadas em conta as alterações neste equilíbrio, quando comparado com os sistemas com cuidado biparental. Como o número de indivíduos no grupo aumenta, as estratégias de investimento se tornam mais complexas. Neste trabalho, mostramos como a estrutura social na ave *Neothraupis fasciata* (Tiê-do-cerrado) influencia a ocorrência de paternidade extra-par. Examinamos como a composição do grupo e o parentesco afetam a ocorrência de paternidade extra-par. Foram testadas duas hipóteses: 1. Ajudantes liberam fêmeas de restrições provocadas pela possível diminuição no cuidado paternal; 2. A paternidade extra-par (PEP) é benéfica geneticamente. Encontramos que 27,9 % dos ninhegos (n = 139) foram considerados ninhegos extra-par. Além disso, 39,4 % dos ninhos (n = 66) continham pelo menos um filhote extra-par. A taxa de PEP prevista por nosso modelo em ninhos sem ajudantes foi de 0,27 e subiu para 0,40, 0,55 e 0,69, com 1, 2 e 3 ajudantes, respectivamente. Mostramos que há uma tendência a taxas mais elevadas de PEP em grupos com mais ajudantes. O parentesco entre pai e mãe social não diferiu em grupos com ou sem PEP. O parentesco também não foi diferente quando se comparam mãe e pai social ou extra-par na população em geral. Ao analisar apenas ninhos com PEP, encontramos um parentesco maior entre a mãe e o pai social, em comparação com a mãe e o pai extra-par. Nosso modelo é compatível com a ideia de que o número de ajudantes aumenta a probabilidade de ocorrência de PEP no ninho. Esse estudo fornece evidência para uma ligação entre a reprodução cooperativa e reprodução extra-par.

Enfatizamos a necessidade de mais estudos para compreender o que impulsiona a evolução da reprodução extra-par.

Palavras-chave: cooperação, parentesco, Cerrado, Thraupidae, EPP.

## Abstract

Historically, ecologists believed that birds were predominantly monogamous. With the development of molecular techniques, this idea was refuted, and social systems in birds began to be observed under a new point of view. Cooperative breeding occurs when individuals other than parents assist rearing a single brood. Breeding generally involves a trade-off between current reproduction (benefits) and its' costs for future reproduction. When we consider cooperative breeding, changes in this balance must be taken into account when comparing to systems with biparental care. As the number of carers increase, investment strategies become more complex. Here we show how social structure in the White-banded Tanager (*Neothraupis fasciata*) influences the occurrence of extra-pair paternity. We examined how group composition and relatedness affect extra-pair paternity. We tested two hypotheses: 1. Helpers liberate female from constraints of diminished paternal care; 2. Extra-pair paternity is genetically beneficial. 27.9% of nestlings (n = 139) were considered extra-pair young (EPY). 39.4% of nests (n = 66) contained at least one EPY according to our analysis. The predicted EPP rate by our model in nests with no helpers was 0.27 and rose to 0.40, 0.55 and 0.69, with 1, 2 and 3 helpers, respectively . We show that there is a tendency to higher EPP rates in groups with more helpers. Relatedness between mother and social father did not differ in groups with or without EPP. Relatedness also did not differ when comparing mother and social or extra-pair father in the overall population. When analyzing only nests with EPP, we found a higher relatedness between mother and social father compared to extra-pair father. Our model supports the idea that the number of helpers increases the probability of EPP occurrence in the nest. This study provides evidence for a link between cooperative breeding and extra-pair mating. We emphasize the need of more studies to understand what drives the evolution extra-pair mating.

Key words: cooperation, relatedness, Cerrado, tanager, EPP.



## **Introdução**

Durante muito tempo, ecólogos acreditaram que as aves eram predominantemente monogâmicas (Lack, 1968). No entanto, essa ideia foi refutada em vários sistemas, com o advento de técnicas moleculares que poderiam elucidar a paternidade. Os ecólogos, então, começaram a descobrir variação maior do que a esperada para o acasalamento de aves e para sistemas sociais (Griffith et al., 2002). Sob esse ponto de vista, o termo monogamia social foi criado para se referir a um sistema de acasalamento no qual os indivíduos se comportam monogamicamente, mas pode se envolver em cópulas extra-par levando a discrepâncias na paternidade de filhos dentro de unidades familiares. Sabe-se agora que a paternidade extra-par é comum entre as aves (Griffith et al., 2002), mas ainda não está claro como a reprodução cooperativa pode influenciar sua ocorrência. Reprodução cooperativa ocorre quando outros indivíduos, que não os pais, auxiliam na criação de uma única ninhada (Brown, 1987; Cockburn, 1998). Ajudantes podem ser de prole resultante das estações reprodutivas anteriores, ou mesmo indivíduos independentes, e podem ocasionalmente se reproduzir (Skutch, 1961). A paternidade extra-pari pode alterar o equilíbrio entre os custos e os benefícios em um sistema cooperativo.

A reprodução geralmente envolve um balanço entre os benefícios de aptidão da reprodução atual e os seus custos para a reprodução futura (Stearns, 1992). Essa compensação tem implicações importantes para a compreensão dos benefícios de estratégias cooperativas em relação a sistemas com cuidados estritamente biparentais. À medida que o número de cuidadores aumenta, as estratégias de investimento se tornam mais complexas (Hatchwell, 1999). Um dos custos de reprodução enfrentado pelos adultos é o cuidado parental, que pode ser uma atividade cara e potencialmente influenciar a sobrevivência de adultos e sua reprodução futura (Stearns, 1992). A construção do ninho, incubação, defesa do ninho e a alimentação da prole são exemplos de outras tarefas relacionadas à reprodução que exigem gasto energético extra, e podem mesmo ser associadas a um aumento na mortalidade (Owens &

Bennett, 1994).

Ajudantes enfrentam alguns custos por ajudar os pais sociais nos cuidados com a prole, como um atraso na sua própria reprodução por, pelo menos, uma estação reprodutiva, o que pode influenciar a sua aptidão a longo prazo. Assim, espécies de vida longa podem ser mais propensas a evoluir reprodução cooperativa, já que o custo de um atraso na reprodução é atenuado por um maior número de tentativas reprodutivas totais ao longo da vida de um indivíduo (Cockburn, 1998). Ajudantes podem experimentar custos adicionais além de um atraso na reprodução, incluindo um aumento do gasto energético, menor sobrevivência (Heinsohn & Legge, 1999) e pior condição corporal (Heinsohn & Cockburn, 1994; van de Crommenacker et al., 2011).

A aptidão inclusiva representa como os indivíduos contribuem com genes para a geração seguinte, seja com sua própria reprodução seja com a reprodução de indivíduos relacionados que são auxiliados pelo indivíduo, ou seja, aptidão direta e aptidão indireta, respectivamente (Hamilton, 1964). Ajudantes podem se beneficiar indiretamente por meio da cooperação com um parente próximo em um ninho, de acordo com a teoria de seleção de parentesco (Hamilton, 1964; Foster et al., 2006; Browning et al., 2012). Esse auxílio pode aumentar a chance de sobrevivência da prole por meio do aumento da provisão de alimentos, melhor proteção contra a predação, e alternância no comportamento sentinela (Mumme, 1992). Ele também pode contribuir para a aptidão indireta de um ajudante, uma vez que os genes de parentes próximos (filhos de pais sociais), que podem estar presentes no genoma do ajudante, têm uma maior chance de serem passados para as gerações futuras.

Os ajudantes também podem ganhar experiência para reprodução futura tal como melhor habilidade de forrageamento, dada a importância potencial da sociabilidade no desenvolvimento do nicho de forrageamento (Slagsvold & Wiebe, 2011). Ajudantes podem ganhar experiência no cuidado com a prole, além de aprender a encontrar bons locais de nidificação (Hatchwell et al., 1999). Assim, a experiência adquirida durante o período de ajudante pode aumentar seu sucesso reprodutivo potencial

em tentativas de reprodução futuras (Komdeur, 1994).

A distinção entre os indivíduos relacionados e não relacionados é um aspecto muito importante da cooperação (Axelrod & Hamilton, 1981; Griffin & West, 2003). A capacidade de distinguir parentes de não-parentes pode facilitar a evolução do nepotismo, já que indivíduos podem ser capazes de direcionar atitudes cooperativas para parentes. Ajudantes podem usar o canto para estimar parentesco entre os indivíduos (Sharp et al., 2005), permitindo-lhes maximizar os seus benefícios indiretos (Komdeur & Hatchwell, 1999). Em espécies com baixa capacidade de reconhecer indivíduos relacionados, a cooperação pode evoluir com o uso de outras estratégias, como filopatria e territorialidade (Axelrod & Hamilton, 1981).

A incerteza da paternidade diminui os benefícios de machos investirem em uma prole, pois essa prole pode não portar os seus genes. Os machos podem, portanto, diminuir o cuidado parental em proporção direta com a incerteza da paternidade percebida na prole. Em tais casos, a busca de cópulas extra-par pode ser cara para as fêmeas, uma vez que existe o risco de que o cuidado paternal seja diminuído. Assim, as fêmeas teriam um custo maior por realizar a maior parte do cuidado parental. A presença de ajudantes no ninho pode atenuar esse efeito, pois ajudantes poderiam compensar o gasto adicional das fêmeas se o investimento do macho na prole declina.

Neste trabalho, mostramos como a estrutura social de *Neothraupis fasciata* (Tiê-do-Cerrado) influencia a ocorrência de paternidade extra-par. Analisamos o sistema de acasalamento de *N. fasciata* sob o ponto de vista genético e como a composição e parentesco do grupo podem afetar a ocorrência de paternidade extra-par. Foram testadas duas hipóteses: 1. Ajudantes liberam a fêmea de restrições causadas pela possível diminuição no cuidado paternal. Prevemos que : (a) a presença de auxiliares aumenta a probabilidade de ocorrência de PEP em um ninho, e (b) o número de ajudantes está positivamente relacionada com a ocorrência de PEP; 2. A paternidade extra-par é geneticamente benéfica. Para essa hipótese nós prevemos que: (a) os casais reprodutores com maior parentesco têm

maior probabilidade de produzir filhotes extra-par, e (b) companheiros extra-par são menos relacionados do que pares sociais

## **Métodos**

### **Espécie de estudo**

*Neothraupis fasciata* (Tiê-do-Cerrado - Thraupidae) é uma espécie de ave neotropical que apresenta reprodução cooperativa facultativa (Alves, 1990). A reprodução no Brasil central, onde o estudo foi realizado, ocorre entre agosto e final de dezembro, durante a estação chuvosa (Duca & Marini, 2011). É considerada uma espécie socialmente monogâmica, e a composição dos grupos é relativamente estável ao longo do tempo (Alves, 1990; Duca & Marini, 2014). Casais reprodutores são comumente ajudados por até quatro ajudantes durante uma época de reprodução, que podem ser filhos de anos anteriores (jovens), ou subadultos (Alves, 1990). Os ajudantes são predominantemente machos (Manica & Marini, 2011), mas também podem ser fêmeas (Alves, 1990). *N. fasciata* defende territórios ao longo de todo o ano, e apresenta tamanho médio de território de cerca de 4 ha (Alves, 1990; Duca & Marini, 2014). O tamanho da ninhada habitual é de dois ou três ovos (Duca & Marini, 2011), e a altura média do ninho é  $< 1$  m (Alves & Cavalcanti, 1990). A taxa de predação pode ser alta e é a principal razão para o fracasso do ninho (Duca & Marini, 2011). *N. fasciata* apresenta dicromatismo sexual, com fêmeas adultas sendo mais pálidas do que os machos adultos (Sick, 1984).

### **Coleta em campo**

O estudo foi conduzido em uma grade de 100 ha, na Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE - 15 ° 32 S; 47 ° 36 W), uma unidade de conservação próxima a Brasília, DF, Brasil. Nessa área desenvolve-se um estudo de longo prazo, iniciado em 2002. A área está dentro do bioma Cerrado,

e é composta por campos murundus, cerrado ralo, cerrado típico e cerrado denso (Goodland, 1971). Cerca de 30 territórios de *N. fasciata* estão localizados dentro da grade de estudos (Duca & Marini, 2014).

Os dados de campo foram coletados entre 2008 e 2010. Procuramos por ninhos entre agosto e dezembro, e observações e amostragens adicionais ocorreram durante todo o ano. Os ninhos foram encontrados, principalmente, procurando na vegetação dentro dos territórios, e pela observação de comportamento típico de reprodução tais como a carregar material de ninho ou ações furtivas das fêmeas, como evasivas rápidas. Determinamos a composição do grupo por meio de registro das interações comportamentais das aves marcadas individualmente.

As aves foram capturadas com redes de neblina, foram medidas e receberam uma anilha metálica fornecida pelo CEMAVE e uma combinação de anilhas coloridas metálicas. Cerca de 50 µl de amostras de sangue foram obtidas por punção da veia braquial, recolhidos com tubos microcapilares e armazenados em etanol anidro à temperatura ambiente. Filhotes foram anilhados assim que os ninhos foram encontrados (idade mínima de 1 dia) e amostras de sangue foram também recolhidas e armazenadas do mesmo modo. Jovens ou subadultos foram considerados ajudantes se eles não se envolviam em comportamento reprodutivo.

Os machos foram considerados os reprodutores quando vistos cantando perto do ninho ao amanhecer e realizando comportamento de sentinela mais frequentemente do que outros membros do grupo. Esses machos também foram vistos defendendo territórios, impedindo outros machos de se aproximar da fêmea, e ajudando na construção do ninho. As fêmeas foram consideradas reprodutoras quando vistas incubando ovos e provendo alimentos para a prole. Essas fêmeas também foram observadas construindo ninhos ou sendo protegidas pelos machos reprodutores.

## **Métodos genéticos**

Usamos 9 *loci* microssatélites desenvolvidos por Correa et al. (2009) para genotipar os indivíduos: NF0102, NF0304, NF0708, NF0910, NF1516, NF1718, NF2122, NF2526, NF2930. O DNA foi extraído com um kit de extração para tecido Dneasy da Qiagen, seguindo o protocolo do fabricante. Reações de PCR de 10 µl foram compostas de tampão de PCR 1X, MgCl<sub>2</sub> 25 mM, dNTP 10 mM, 25 U de Taq DNA polimerase, 10 mM (20 mM para NF2930) de *primers* fluorescentes (VIC, PET, 6-FAM ou NED, Applied Biosystems). Foram utilizados entre 40 e 300 ng de DNA genômico como molde. As reações de PCR consistiram de um passo de desnaturação inicial de 4,5 minutos a 95 ° C seguido por 35 ciclos de desnaturação a 95 ° C durante 1 min, hibridação a 54 ° C durante 1 min e extensão a 72 ° C durante 1 min. A etapa de extensão final foi fixada em 72 ° C por 5 minutos. Os produtos de PCR foram analisados em um ABI 3730xl DNA Analyzer. Os tamanhos dos fragmentos foram analisados com o software GeneMapper (Applied Biosystems), versão 4.0, e verificados visualmente.

Utilizamos os *primers* P2/P8 (Griffiths et al., 1998) para identificar o sexo de jovens com identificação do sexo incerto ou desconhecido. Reações de PCR de 10 µl foram compostas de tampão de PCR 1X, MgCl<sub>2</sub> 25 mM, dNTP 10 mM, 25 U de Taq DNA polimerase, 10 mM de cada *primer*. Foram utilizados entre 40 e 300 ng de DNA genômico como modelo. As reações de PCR foram conduzidas como descrito previamente.

## **Análises estatísticas**

Utilizamos o programa Cervus (versão 3.0) para atribuir a paternidade. Esse programa usa a razão entre probabilidades para comparar duas hipóteses, H1: o pai candidato é o pai genético da prole; H2: o pai candidato não está relacionado com a mãe e com os ninhegos (Kalinowski et al., 2007). O

logaritmo natural da razão de verossimilhança (escore LOD) é o objeto da análise. Considerando-se a variabilidade dos *loci* utilizados e o número de pais possíveis sugeridos pelo programa na população, escolhemos uma análise conservadora. Assim, consideramos o pai social dos ninhegos como o pai genético quando estava na lista de pais candidatos (trio LOD > 0) atribuídos pelo programa, mesmo nos casos em que um outro pai teve um escore LOD mais alto. No entanto, não aplicamos essa regra quando um pai genético diferente do pai social era o pai mais provável para mais de um ninhego dentro de um ninho. Somente foram aceitos pais candidatos com até 1 *loci* incompatível e com trio LOD positivo. Foram excluídos das análises os indivíduos com menos de 8 *loci* digitados. Também foram excluídos ninhegos com pai social ou mãe desconhecidos. Quando a mãe mostrou alguma incompatibilidade nos *loci*, verificamos se havia uma fêmea ajudante. Se sim, e se não houvesse incompatibilidade entre ajudante fêmea e ninhego, fizemos uma nova análise considerando a ajudante como a mãe. Quando todos os ninhegos dentro do ninho tinham o mesmo pai candidato, esse pai candidato foi considerado o pai social, se o pai social era desconhecido.

Para acessar parentesco, foi utilizado o programa SPAGeDi, versão 1.4, para calcular o índice  $r$  (Queller & Goodnight, 1989). Para outras análises estatísticas, utilizamos o programa R, versão 3.0.3, (R Core Team, 2014). Para investigar o papel de ajudantes na ocorrência de PEP, foi utilizada regressão logística e regressão linear. Para abordar como o parentesco influencia a PEP, realizamos testes-t, excluindo as observações consideradas valores fora do padrão (*outliers*). Assumimos um valor de  $\alpha$  de 0,05.

## **Resultados**

As análises revelaram que 27,9% dos ninhegos ( $n = 139$ ) foram considerados ninhegos extra-par, e que 39,4% dos ninhos ( $n = 66$ ) continham pelo menos um ninhego extra-par.

## Reprodução cooperativa

A regressão logística mostrou que a presença de PEP foi significativamente associada com o número de ajudantes no ninho (Log-likelihood = 3,979, gl = 1, p = 0,046; Tabela 1). A probabilidade de PEP predita pelo modelo em um ninho sem ajudantes foi de 0,27, mas aumentou para 0,40, 0,55 e 0,69, com 1, 2 e 3 ajudantes, respectivamente (Figura 1). Não houve evidência de falta de ajuste do modelo (Hosmer-Lemeshow: C = 0,54, gl = 8, p = 0,99). O número de ajudantes, no entanto, não influenciou o número de ninhos extra-par no ninho, de acordo com um modelo linear (Tabela 2).

Tabela 1. Resultados da regressão logística da presença de filhotes extra-par no ninho em função do número de ajudantes no grupo.

	Estimate	Std. Error
(Intercept)	-0.986	0.392
helper	0.599	0.311

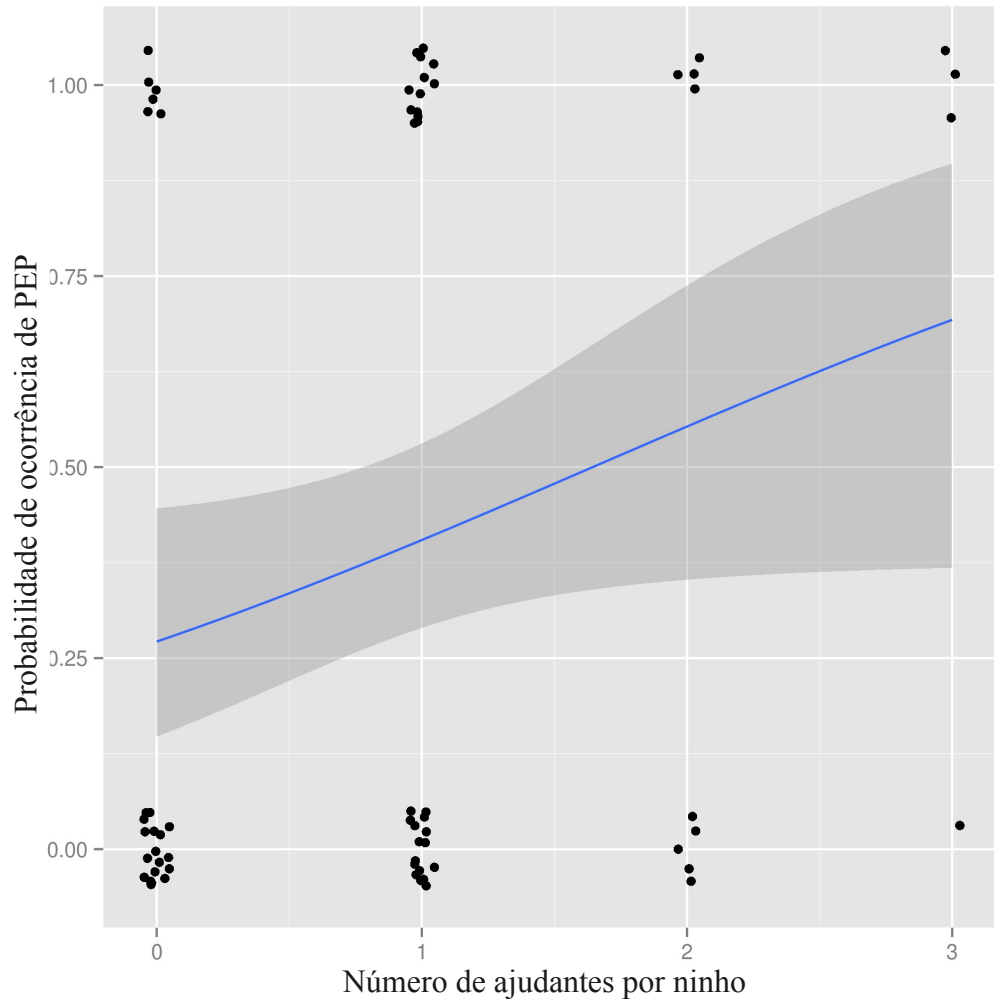
Tabela 2. Resultados da regressão linear do número de filhotes extra-par em função do número de ajudantes no grupo. Asteriscos indicam  $\alpha < 0,05$ .

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )
(Intercept)	0.464	0.139	3.323	0.001 *
helper	0.125	0.112	1.107	0.272

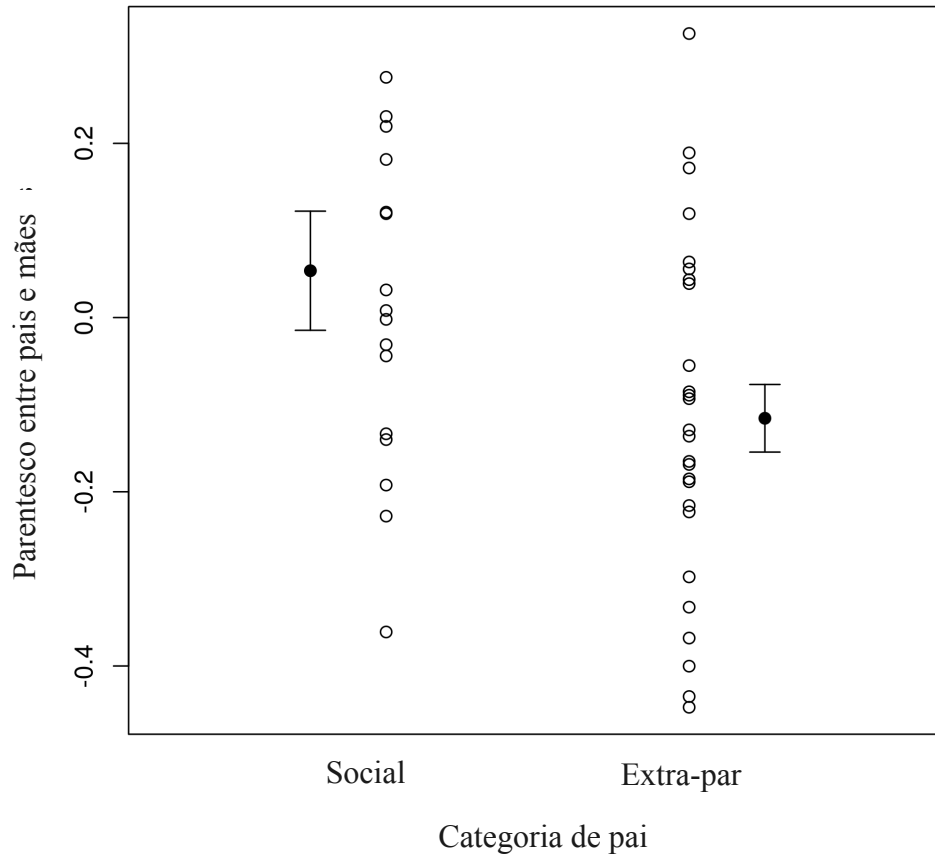
## Parentesco

O parentesco entre a mãe eo pai social não foi diferente nos grupos com ou sem PEP (t = 0,91, gl = 43,30, p = 0,37). O parentesco também não foi diferente quando comparamos mãe e pai social a mãe e pai extra-par na população em geral (t = 0,97, gl = 83,29, p = 0,34). Entretanto, quando se analisa apenas ninhos com PEP, encontramos parentesco entre a mãe e o pai social significativamente maior quando comparado com o parentesco entre mãe e pai extra-par (t = 2,14, gl = 31,18, p = 0,039, Figura 2 ).





**Figura 1.** Probabilidades previstas de paternidade extra-par (PEP) nos ninhos em função do número de ajudantes no ninho. Pontos indicam observações (ninhas) com (1) ou sem (0) filhotes extra-par. Sombreado cinza indica desvio padrão.



**Figura 2.** Parentesco entre mãe e pai social comparado a mãe e pai extra-par somente em ninhos com paternidade extra-par. Círculos preenchidos indicam média e barras indicam o erro padrão. Círculos vazios representam observações.

## Discussão

Encontramos uma taxa intermediária de PEP de 28%. Isto é especialmente importante se considerarmos a baixa taxa PEP atribuída a espécies de aves tropicais por alguns autores (Stutchbury & Morton, 2001; Macedo et al., 2008). Devemos ter cuidado ao assumir baixo PEP em aves tropicais devido à baixa sincronia reprodutiva (Spottiswoode & Møller, 2004), territórios maiores / menor densidade e níveis mais baixos de testosterona (Stutchbury & Morton, 2001; Goymann et al., 2004),

uma vez que regiões tropicais abrangem uma variedade considerável de condições e sistemas sociais (Macedo et al., 2008). Além disso, também devem-se levar em conta as diferenças de características de história de vida das espécies. De fato, as taxas de PEP variam entre espécies no bioma Cerrado (Carvalho et al., 2006; Dias et al., 2013), altamente sazonal, e aqui demonstramos que PEP pode ser associada ao sistema social de uma espécie.

Nosso modelo é compatível com a ideia de que o número de ajudantes aumenta a probabilidade de ocorrência do PEP no ninho. Mais ajudantes podem compensar a perda potencial de cuidado paternal devido à incerteza de paternidade dos ninhegos pelos pais sociais (Mulder et al., 1994). Em um estudo de Manica e Marini (2011) a presença de ajudantes em *N. fasciata* não aumentou taxa de crescimento dos ninhegos, a sobrevivência do ninho ou a produtividade. No entanto, foi observada uma redução na taxa de entrega de alimentos pelo pai social, na presença de ajudantes, o que pode sugerir uma diminuição no cuidado paternal que pode ser complementada pela entrega de alimentos por ajudantes.

Não encontramos nenhuma diferença no parentesco entre pais sociais em grupos com ou sem PEP, e entre o pai e mãe social, em comparação com o pai extra-par e a mãe. Isso pode acontecer porque os custos de reprodução com indivíduos aparentados podem ser baixos nessa população. Outra possibilidade é que a maioria dos pares sociais são suficientemente distantes geneticamente, e há pouca pressão para desenvolver mecanismos para evitar a consanguinidade. Quando se compara o parentesco entre pai e mãe social com o pai extra-par e mãe somente em ninhos com PEP, no entanto, verificou-se uma diferença significativa no parentesco: pais extra-par foram menos relacionadas à mãe do que os pais sociais. Isso pode acontecer porque apenas uma parte da população está pareada com um par mais geneticamente relacionado, e esses indivíduos são mais propensos a procurar cópulas extra-par com os indivíduos menos relacionados.

Muitos benefícios genéticos podem ser buscados pelas fêmeas com a reprodução extra-par. A

heterozigidade individual pode estar associada à reprodução extra-par, pode aumentar a sobrevivência e correlaciona-se positivamente com o tamanho do território do macho, a estrutura do canto (Seddon et al., 2004), a aptidão da prole e o sucesso de saída do ninho (Foerster et al., 2003). Em populações com baixas taxas de dispersão, a escolha de parceiro pode ser restrita e a PEP pode ser uma maneira de superar a baixa compatibilidade genética e evitar a consanguinidade (Varian-Ramos & Webster, 2012). Foi demonstrado que a similaridade genética entre os reprodutores não é adaptativa em *Rissa tridactyla*, uma espécie geneticamente monogâmica (Mulard et al., 2009). Nesse estudo, casais eram menos semelhantes geneticamente do que o esperado por acaso. Reprodutores mais aparentados tinham menos ovos eclodidos, e filhotes com menor diversidade genética apresentaram menores crescimento e taxas de sobrevivência. A paternidade extra-par também pode aumentar a diversidade genética numa prole (Westneat et al., 1990). Fêmeas se beneficiam disso por terem filhotes preparados para enfrentar ambientes diferentes e, portanto, aptidão média garantida a longo prazo (Jennions & Petrie, 2000).

Outros fatores, não analisados nesse estudo, podem influenciar a ocorrência de PEP. Por exemplo, PEP pode ser associada com características intrínsecas das fêmeas (Forstmeier, 2007). Sincronia reprodutiva também pode ser considerada um fator importante na evolução da reprodução extra-par, uma vez que uma maior sincronia permite que as fêmeas possam escolher um par apropriado entre machos candidatos (Stutchbury & Morton, 1995; Stutchbury, 1998). Em *N. fasciata* acreditamos que a estação reprodutiva é curta em comparação com outras espécies tropicais e restrita pelos padrões pluviométricos altamente sazonais do bioma Cerrado (Duca & Marini, 2011). Isso pode levar a uma maior sincronia reprodutiva. Este fato, combinado com a reprodução reprodutiva e a alta densidade (Duca & Marini, 2014) poderiam ser explicações para a ocorrência de PEP em *N. fasciata*.

Nosso estudo sugere a importância da reprodução cooperativa na ocorrência de paternidade extra-par. Enquanto outros fatores também contribuem, nosso estudo sugere que a reprodução

cooperativa pode ser um elemento importante quando se considera paternidade extra-par em espécies cooperativas. Outros aspectos devem ser estudados para compreender a evolução da reprodução extra-par. Alguns estudos afirmam que a reprodução sincrônica é o principal motor da evolução da reprodução extra-par (Stutchbury & Morton, 1995), mas isso ainda é controverso (Macedo et al., 2008; LaBarbera et al., 2010). Migrações (Cramer et al., 2011) e a variabilidade genética (Petrie et al., 1998) também são aspectos interessantes a serem considerados. Sugerimos que a reprodução cooperativa é também uma variável importante para integrar essa discussão.

Nosso estudo não apoia a ideia de que as taxas de PEP são baixas entre as espécies de aves tropicais (Stutchbury & Morton, 1995, 2001, 2008; Slater & Mann, 2004; Spottiswoode & Møller, 2004). Esta ideia resulta da concepção errada de que os ambientes tropicais são estáveis e não sazonais, e como consequência estações reprodutivas são longas e as populações se reproduzem de maneira assíncrona (Stutchbury & Morton, 1995). No entanto, não há evidências suficientes para concluir que os sistemas de acasalamento extra-par são menos frequentes em aves tropicais (Goymann et al., 2004). Por exemplo, 49% dos jovens e 55% das ninhadas foram o resultado de cópulas extra-par em *Ramphocelus costaricensis*, um traupídeo tropical com reprodução assíncrona (Krueger et al., 2008). Em *Zonotrichia capensis*, Eikenaar et al. (2013) constatou que 42% dos jovens e 64% das ninhadas resultaram de acasalamentos extra-par em uma população de reprodução sincrônica, e 52% dos jovens e 60% das ninhadas foram resultados de cópulas extra-par em uma população de reprodução assíncrona. De fato, reprodução extra-par em espécies de aves tropicais pode ser relativamente comum (Macedo et al., 2008; Douglas et al., 2012), o que coloca em questão a existência de um gradiente latitudinal na reprodução extra-par entre as aves. Mais estudos são necessários para compreender o que impulsiona a evolução de acasalamentos extra-par. Futuras investigações devem reconsiderar o papel do ambiente, e, talvez, considerar o papel das características de história de vida da espécie no desenvolvimento de sistemas de acasalamento extra-par em aves.

## Conclusão

Nosso estudo fornece evidências de uma ligação entre a reprodução cooperativa e a paternidade extra-par. O número de ajudantes está associado à probabilidade de PEP nos ninhos. Os dados obtidos reforçam a hipótese de que as fêmeas são liberados para procurar cópulas extra-par na presença de ajudantes. Também fornecemos evidências que sugerem a necessidade de mais estudos sobre paternidade extra-par em espécies tropicais.

## Referências bibliográficas

- Alves M.A.S. (1990) Social system and helping behavior in the white-banded tanager (*Neothraupis fasciata*). *The Condor*, **92**, 470–474.
- Alves M.A.S. & Cavalcanti R.B. (1990) Ninho, ovos e crescimento de filhotes de *Neothraupis fasciata*. *Ararajuba*, **1**, 91–94.
- Axelrod R. & Hamilton W.D. (1981) The evolution of cooperation. *Science*, **211**, 1390–1396.
- Browning L.E., Patrick S.C., Rollins L.A., Griffith S.C., & Russell A.F. (2012) Kin selection, not group augmentation, predicts helping in an obligate cooperatively breeding bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**, 3861–3869.
- Brown J.L. (1987) *Helping and communal breeding in birds*. Princeton University Press, Princeton.
- Carvalho C.B.V., Macedo R.H., & Graves J.A. (2006) Breeding strategies of a socially monogamous

- neotropical passerine: extra-pair fertilizations, behavior and morphology. *The Condor*, **108**, 579.
- Cockburn A. (1998) Evolution of helping behavior in cooperatively breeding birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **29**, 141–177.
- Correa C.L., Collevatti R.G., & Caparroz R. (2009) Isolation and characterization of microsatellite loci for *Neothraupis fasciata*, (Emberizidae, Passeriformes) with widely cross amplification in neotropical passerines. *Journal of Heredity*, **101**, 385–389.
- Cramer E.R.A., Hall M.L., de Kort S.R., Lovette I.J., & Vehrencamp S.L. (2011) Infrequent extra-pair paternity in the Banded Wren, a synchronously breeding tropical passerine. *The Condor*, **113**, 637–645.
- Van de Crommenacker J., Komdeur J., & Richardson D.S. (2011) Assessing the cost of helping: the roles of body condition and oxidative balance in the Seychelles Warbler (*Acrocephalus sechellensis*). *PLoS ONE*, **6**, e26423.
- Dias R.I., Macedo R.H., Goedert D., & Webster M.S. (2013) Cooperative breeding in the Campo Flicker II: patterns of reproduction and kinship. *The Condor*, **115**, 855–862.
- Douglas S.B., Heath D.D., & Mennill D.J. (2012) Low levels of extra-pair paternity in a neotropical duetting songbird, the Rufous-and-white Wren (*Thryothorus rufalbus*). *The Condor*, **114**, 393–400.
- Duca C. & Marini M.Â. (2011) Variation in breeding of the Shrike-like Tanager in Central Brazil. *The Wilson Journal of Ornithology*, **123**, 259–265.
- Duca C. & Marini M.Â. (2014) Territorial system and adult dispersal in a cooperative-breeding tanager.

*The Auk*, **131**, 32–40.

Eikenaar C., Bonier F., Martin P.R., & Moore I.T. (2013) High rates of extra-pair paternity in two equatorial populations of rufous-collared sparrow, *Zonotrichia capensis*. *Journal of Avian Biology*, **44**, 600–602.

Foerster K., Delhey K., Johnsen A., Lifjeld J.T., & Kempenaers B. (2003) Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings. *Nature*, **425**, 714–717.

Forstmeier W. (2007) Do individual females differ intrinsically in their propensity to engage in extra-pair copulations? *PLoS ONE*, **2**, e952.

Foster K.R., Wenseleers T., & Ratnieks F.L.W. (2006) Kin selection is the key to altruism. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 57–60.

Goodland R. (1971) A physiognomic analysis of the “Cerrado” vegetation of Central Brasil. *The Journal of Ecology*, **59**, 411–419.

Goymann W., Moore I.T., Scheuerlein A., Hirschenhauser K., Grafen A., & Wingfield J.C. (2004) Testosterone in tropical birds: effects of environmental and social factors. *The American Naturalist*, **164**, 327–334.

Griffin A.S. & West S.A. (2003) Kin discrimination and the benefit of helping in cooperatively breeding vertebrates. *Science*, **302**, 634–636.

Griffith S.C., Owens I.P., & Thuman K.A. (2002) Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology*, **11**, 2195–2212.

Hamilton W.D. (1964) The genetical evolution of social behaviour II. *Journal of Theoretical Biology*, **7**,



17–52.

Hatchwell B.J. (1999) Investment strategies of breeders in avian cooperative breeding systems. *The American Naturalist*, **154**, 205–219.

Hatchwell B.J., Russell A.F., Fowlie M.K., & Ross D.J. (1999) Reproductive success and nest-site selection in a cooperative breeder: effect of experience and a direct benefit of helping. *The Auk*, **116**, 355–363.

Heinsohn R. & Cockburn A. (1994) Helping is costly to young birds in cooperatively breeding White-winged Choughs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **256**, 293–298.

Heinsohn R. & Legge S. (1999) The cost of helping. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 53–57.

Jennions M.D. & Petrie M. (2000) Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **75**, 21–64.

Kalinowski S.T., Taper M.L., & Marshall T.C. (2007) Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Molecular Ecology*, **16**, 1099–1106.

Komdeur J. (1994) The effect of kinship on helping in the cooperative breeding Seychelles Warbler (*Acrocephalus sechellensis*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **256**, 47–52.

Komdeur J. & Hatchwell B.J. (1999) Kin recognition: function and mechanism in avian societies. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 237–241.

- Krueger T.R., Williams D.A., & Searcy W.A. (2008) The genetic mating system of a tropical tanager. *The Condor*, **110**, 559–562.
- LaBarbera K., Llambias P.E., Cramer E.R.A., Schaming T.D., & Lovette I.J. (2010) Synchrony does not explain extrapair paternity rate variation in northern or southern house wrens. *Behavioral Ecology*, **21**, 773–780.
- Lack D. (1968) *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen Ltd, London.
- Macedo R.H., Karubian J., & Webster M.S. (2008) Extrapair paternity and sexual selection in socially monogamous birds: are tropical birds different? *The Auk*, **125**, 769–777.
- Manica L.T. & Marini M.Â. (2011) Helpers at the nest of White-banded Tanager *Neothraupis fasciata* benefit male breeders but do not increase reproductive success. *Journal of Ornithology*, **153**, 149–159.
- Mulard H., Danchin E., Talbot S.L., Ramey A.M., Hatch S.A., White J.F., Helfenstein F., & Wagner R.H. (2009) Evidence that pairing with genetically similar mates is maladaptive in a monogamous bird. *BMC Evolutionary Biology*, **9**, 147.
- Mulder R.A., Dunn P.O., Cockburn A., Lazenby-Cohen K.A., & Howell M.J. (1994) Helpers liberate female Fairy-wrens from constraints on extra-pair mate choice. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **255**, 223–229.
- Mumme R.L. (1992) Do helpers increase reproductive success? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **31**, 319–328.
- Owens I.P.F. & Bennett P.M. (1994) Mortality costs of parental care and sexual dimorphism in birds.

*Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **257**, 1–8.

Petrie M., Doums C., & Møller A.P. (1998) The degree of extra-pair paternity increases with genetic variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **95**, 9390–9395.

Queller D.C. & Goodnight K.F. (1989) Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution*, **43**, 258–275.

Seddon N., Amos W., Mulder R.A., & Tobias J.A. (2004) Male heterozygosity predicts territory size, song structure and reproductive success in a cooperatively breeding bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **271**, 1823–1829.

Sharp S.P., McGowan A., Wood M.J., & Hatchwell B.J. (2005) Learned kin recognition cues in a social bird. *Nature*, **434**, 1127–1130.

Sick H. (1984) *Ornitologia Brasileira*. Editora Universidade de Brasília, Brasília, DF, Brazil.

Skutch A.F. (1961) Helpers among birds. *The Condor*, **63**, 198–226.

Slagsvold T. & Wiebe K.L. (2011) Social learning in birds and its role in shaping a foraging niche. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **366**, 969–977.

Slater P.J.B. & Mann N.I. (2004) Why do the females of many bird species sing in the tropics? *Journal of Avian Biology*, **35**, 289–294.

Spottiswoode C. & Møller A.P. (2004) Extrapair paternity, migration, and breeding synchrony in birds. *Behavioral Ecology*, **15**, 41–57.

Stearns S.C. (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.

- Stutchbury B.J.M. (1998) Female mate choice of extra-pair males: breeding synchrony is important. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **43**, 213–215.
- Stutchbury B.J.M. & Morton E.S. (2008) Recent advances in the behavioral ecology of tropical birds. *The Wilson Journal of Ornithology*, **120**, 26–37.
- Stutchbury B.J. & Morton E.S. (1995) The effect of breeding synchrony on extra-pair mating systems in songbirds. *Behaviour*, **132**, 675–690.
- Stutchbury B.J. & Morton E.S. (2001) *Behavioral ecology of tropical birds*. Academic Press, San Diego.
- Varian-Ramos C.W. & Webster M.S. (2012) Extrapair copulations reduce inbreeding for female red-backed fairy-wrens, *Malurus melanocephalus*. *Animal Behaviour*, **83**, 857–864.
- Westneat D.F., Sherman P.W., & Morton M.L. (1990) The ecology and evolution of extra-pair copulations in birds. *Current Ornithology*, **7**, 331–369.

## **Anexo**

Tabela síntese da composição de grupos de *Neothraupis fasciata*. A coluna “anilha” refere-se à numeração da anilha metálica fornecida pelo CEMAVE. Indivíduos não anilhados, mas sua presença é identificada no grupo, são indicados por "SEM#". Indivíduos anilhados, mas com observações de campo insuficientes para sanar dúvidas quanto à sua identidade, são referidos por "?#". Indivíduos com sexo indeterminado foram marcados com "I". O status refere-se à classificação quanto à posição social do indivíduo em ano e grupos determinados: "R" codifica reprodutores, "H" helpers, ou ajudantes, e "N" ninhegos.

<b>Grupo</b>	<b>Ano</b>	<b>Anilha</b>	<b>Sexo</b>	<b>Status</b>	<b>Mãe</b>	<b>Pai social</b>	<b>Pai genético</b>
Sem grupo identificado nesse ano	2008	SEM30	F	N			
		SEM31	F	N			
		SEM32	F	N			
1	2008	G61790	F	H			
		G79825	F	H			
		G35282	M	R			
		G57488	F	R			
3	2008	G79824	M	H			
		SEM115	F	N	G45565	G79822	G79822
		SEM116	F	N	G45565	G79822	G79867
		SEM117	F	N	G45565	G79822	G79822
		G45565	F	R			
G79822	M	R					
4	2008	?33	F	H			
		?32	F	R			
		G44730	M	R			
6	2008	G33481	M	R			
		G34930	F	R			
7	2008	G79817	M	N	G79819	G79818	G79807
		G79818	M	R			
		G79819	F	R			
8	2008	G61787	M	H			
		G79814	M	N	G45560	G61788	G61788
		G79815	M	N	G45560	G61788	G61788
		G79816	M	N	G45560	G61788	G61788
		G45560	F	R			
G61788	M	R					
9	2008	G43725	M	H			
		G79828	M	N	G79846	G44738	G44738
		G79848	F	N	G79846	G44738	G44738
		G44738	M	R			
		G79846	F	R			
11	2008	G79854	M	H			
		G79855	F	H			
		SEM106	F	N	G57996	G44728	G61792
		SEM107	F	N	G57996	G44728	G61792
		G44728	M	R			
G57996	F	R					
12	2008	SEM33	M	N	G35273	G35286	G35286
		SEM34	F	N	G35273	G35286	G35286
		SEM35	F	N	G35273	G35286	G35286
		G35273	F	R			
		G35286	M	R			
15	2008	G79843	M	H			
		G35289	M	R			
		G79840	F	R			
16	2008	G79829	M	N	G61775	G57953	G57953
		SEM108	M	N	G61775	G57953	G57953
		SEM109	F	N	G61775	G57953	G57953
		G57953	M	R			
		G61775	F	R			
17	2008	G79810	M	H			
		SEM111	F	N	G53709	G34935	G34935
		SEM112	F	N	G53709	G34935	G34935
		G34935	M	R			

Grupo	Ano	Anilha	Sexo	Status	Mãe	Pai social	Pai genético
		G53709	F	R			
18	2008	G79830	F	H			
		G79831	F	H			
		G79833	F	N	G57497	G79832	G79832
		G79834	M	N	G57497	G79832	G79832
		G57497	F	R			
		G79832	M	R			
19	2008	G44734	M	H			
		G79835	F	N	G33482	G45579	G79765
		G79838	M	N	G33482	G45579	G45579
		SEM123	M	N	G33482	G45579	G45579
		G33482	F	R			
G45579	M	R					
20	2008	SEM113	M	N	G79847	G44742	G44742
		SEM114	F	N	G79847	G44742	G44742
		G44742	M	R			
		G79847	F	R			
21	2008	G79808	M	H			
		SEM120	M	N	G79809	G44715	G44715
		SEM121	F	N	G79809	G44715	G44715
		SEM122	F	N	G79809	G44715	G44715
		G44715	M	R			
G79809	F	R					
22	2008	G79844	M	N	G33482	?34	
		G79845	F	N	G33482	?34	
		?34	M	R			
		G33482	F	R			
25	2008	G33488	M	R			
		G45560	F	R			
26	2008	SEM118	M	N	G79839	G63714	G63714
		SEM119	M	N	G79839	G63714	G63714
		G63714	M	R			
		G79839	F	R			
27	2008	SEM110	F	N	?36	?35	
		?35	M	R			
		?36	F	R			
28	2008	G79826	M	N	G45565		
		G79827	M	N	G45565		
		G45565	F	R			
		G79822	M	R			
30	2008	G79820	M	N	G57966	G57960	
		G79821	F	N	G57966	G57960	
		G57960	M	R			
		G57966	F	R			
31	2008	G79841	M	N	G45551	G63721	G89276
		G79842	M	N	G45551	G63721	G79787
		G45551	F	R			
		G63721	M	R			
		?15	F	?			
		?16	M	?			
		?17	I	?			
		G35288	F	?			
		G79882	M	?			
		SEM10	M	?			
		SEM11	F	?			

Sam... ..

<b>Grupo</b> Sem grupo identificado nesse ano	<b>Ano</b>	<b>Anilha</b>	<b>Sexo</b>	<b>Status</b>	<b>Mãe</b>	<b>Pai social</b>	<b>Pai genético</b>
	2009	SEM7	M	?			
		SEM8	M	?			
		SEM9	M	?			
		SEM125	F	N			
		SEM126	F	N			
		SEM127	M	N			
		SEM43	F	N			
		SEM44	M	N			
		SEM45	F	N			
2	2009	G79736	F	N	G79812	G79822	G79822
		G79737	F	N	G79812	G79822	G79854
		G79812	F	R			
		G79822	M	R			
3	2009	G33482	F	H			
		G79734	M	N	G79719	G79899	G79899
		G79735	F	N	G79719	G79899	G79899
		G79740	F	N	G79719	G79899	G79788
		SEM38	F	N	G79719	G79899	
		SEM59	M	N	G79719	G79899	G79899
		SEM60	M	N	G79719	G79899	G89211
		G79719	F	R			
G79899	M	R					
4	2009	?2	I	H			
		G79854	M	H			
		G79726	F	N	G33487	?1	
		G79727	F	N	G33487	?1	
		SEM41	M	N	G33487	?1	
		SEM42	M	N	G33487	?1	
		SEM64	M	N	G33487	?1	G79823
		SEM65	F	N	G33487	?1	G61787
?1	M	R					
G33487	F	R					
6	2009	?3	I	H			
		G45560	F	H			
		G79888	F	H			
		G79711	M	N	G34918	G61788	G79878
		G79712	M	N	G34918	G61788	G61788
		G79745	M	N	G34918	G61788	G79889
		SEM63	F	N	G34918	G61788	G61788
		G34918	F	R			
G61788	M	R					
8	2009	?18	F				
		G79874	M				
		G79877	M				
		G79878	M				
9	2009	G79747	F	H			
		G79889	M	H			
		G79741	M	N	G53709	G61787	G61787
		G79742	M	N	G53709	G61787	G61787
		SEM36	M	N	G53709	G61787	G61787
		SEM37	M	N	G53709	G61787	
		G53709	F	R			
G61787	M	R					
G79759	F	H					
SEM1	M	H					



<b>Grupo</b>	<b>Ano</b>	<b>Anilha</b>	<b>Sexo</b>	<b>Status</b>	<b>Mãe</b>	<b>Pai social</b>	<b>Pai genético</b>
12	2009	G79743	F	N	G79840	G79760	G79760
		G79744	M	N	G79840	G79760	G61799
		SEM66	F	N	G79840	G79760	G79760
		SEM67	F	N	G79840	G79760	G79760
		G79760	M	R			
		G79840	F	R			
		G79877	M				
14	2009	G79800	F	H			
		G79713	F	N	G79846	G43725	G61798
		SEM46	F	N	G79846	G43725	G34935
		SEM57	F	N	G79846	G43725	G43725
		SEM58	M	N	G79846	G43725	G43725
		G43725	M	R			
G79846	F	R					
15	2009	G79859	M	H			
		SEM2	F	H			
		G79728	F	N	G34915	G34917	G79859
		G79729	M	N	G34915	G34917	G34917
		G79730	M	N	G34915	G34917	G34917
		G34915	F	R			
G34917	M	R					
16	2009	?5	I	H			
		G79783	F	N	G57966	G44730	G44730
		G79784	M	N	G57966	G44730	G35281
		G44730	M	R			
G57966	F	R					
18	2009	G79710	F	H			
		G39488	M	R			
		G79805	F	R			
20	2009	G79798	M	H			
		SEM124	M	N			
		SEM48	M	N	G79714	G79716	G79716
		SEM49	M	N	G79714	G79716	G79716
		SEM50	F	N	G79714	G79716	G79716
		G79714	F	R			
G79716	M	R					
26	2009	?7	F	H			
		SEM51	M	N	?6	G35286	G35286
		SEM52	F	N	?6	G35286	G35286
		SEM72	F	N	?6	G35286	G35286
		SEM73	F	N	?6	G35286	G35286
		?6	F	R			
G35286	M	R					
28	2009	G79829	M	H	G61775	G57953	G57953
		G79761	F	N	G61775	G57953	G44730
		G79762	F	N	G61775	G57953	G57953
		SEM68	M	N	G61775	G57953	G44738
		SEM69	M	N	G61775	G57953	G44738
		SEM70	F	N	G61775	G57953	G57953
		SEM71	F	N	G61775	G57953	G57953
		G57953	M	R			
		G61775	F	R			
29	2009	?8	M	H			
		SEM3	M	H			
		?31	F	R			

Grupo	Ano	Anilha	Sexo	Status	Mãe	Pai social	Pai genético
		G79844	M	R	G33482	?34	
31	2009	G79781	F	H			
		G79892	F	H			
		G79896	M	H			
		SEM55	F	N	G79894	G79897	G79897
		SEM56	F	N	G79894	G79897	G79897
		G79894	F	R			
		G79897	M	R			
32	2009	SEM39	F	N	G79850	G61795	G61795
		SEM40	M	N	G79850	G61795	G89211
		SEM54	M	N	G79850	G61795	G61795
		G61795	M	R			
		G79850	F	R			
33	2009	SEM28	I	?			
		SEM29	I	?			
		G79876	F	H			
		SEM27	I	H			
		SEM4	I	H			
		G79758	F	N	G57497	G79889	G79832
		G57497	F	R			
G79889	M	R					
34	2009	G79785	F	H			
		G79731	F	N	G79819	G79818	G79818
		G79732	F	N	G79819	G79818	G43725
		G79733	M	N	G79819	G79818	G43725
		SEM47	M	N	G79819	G79818	G79818
		G79818	M	R			
		G79819	F	R			
35	2009	SEM53	M	N	G79811	G79717	G79717
		G79717	M	R			
		G79811	F	R			
36	2009	?13	I	H			
		SEM5	I	H			
		G79723	M	N	?12	G61799	G61799
		G79724	M	N	?12	G61799	G79882
		G79725	M	N	?12	G61799	G79882
		G79849	F	N	?12	G61799	
		G79856	F	N	?12	G61799	G61799
		G79857	F	N	?12	G61799	G61799
		?12	F	R			
		G61799	M	R			
37	2009	?14	M	R			
		G79812	F	R			
38	2009	G79825	F	H			
		G79706	F	N	G57488	G79778	G79778
		G79707	F	N	G57488	G79778	G79778
		G79708	M	N	G57488	G79778	G79778
		G57488	F	R			
		G79778	M	R			
39	2009	SEM61	F	N	G79780	G79779	G79779
		SEM62	M	N	G79780	G79779	G79779
		G79779	M	R			
		G79780	F	R			
		G79746	F	N	SEM6	G79808	
		G79808	M	R			

<b>Grupo</b>	<b>Ano</b>	<b>Anilha</b>	<b>Sexo</b>	<b>Status</b>	<b>Mãe</b>	<b>Pai social</b>	<b>Pai genético</b>
40	2009	SEM6	F	R			
		G44715	M	R			
		G79809	F	R			
42	2009	G79703	M	N	G79847	G44742	G44742
		G79704	M	N	G79847	G44742	G44742
		G79705	F	N	G79847	G44742	G44742
		G44742	M	R			
		G79847	F	R			
Sem grupo identificado nesse ano	2010	?21	M	?			
		?22	F	?			
		G79730	M	?	G34915	G34917	G34917
		SEM17	F	?			
		G89264	M	N			
		SEM91	F	N			
		SEM92	M	N			
SEM93	M	N					
1	2010	G89280	F	H			
		G89278	F	R			
		G89279	M	R			
2	2010	SEM18	F	H			
		?20	F	R			
		G79822	M	R			
3	2010	G89240	M	N			
		G89241	F	N			
		G89246	F	N	G33482	G79899	G79899
		G89247	M	N	G33482	G79899	G79899
		G33482	F	R			
G79899	M	R					
4	2010	SEM105	M	N	G33487	G79854	G79854
		SEM130	M	N	G33487	G79854	G79854
		SEM81	F	N	G33487	G79854	G79854
		SEM82	M	N	G33487	G79854	G79854
		SEM83	M	N	G33487	G79854	G79854
		G33487	F	R			
G79854	M	R					
5	2010	SEM13	M	N	G79825	G79790	G79792
		SEM14	F	N	G79825	G79790	G79792
		G79790	M	R			
		G79825	F	R			
6	2010	G89272	M	N	G89205	G61788	G61788
		SEM76	M	N	G89205	G61788	G61788
		SEM77	M	N	G89205	G61788	G61788
		SEM78	M	N	G89205	G61788	G61788
		G61788	M	R			
		G89205	F	R			
7	2010	G89268	M	N	SEM15	G79824	G79824
		G89269	F	N	SEM15	G79824	G79824
		G79824	M	R			
		SEM15	F	R			
8	2010	SEM103	M	N	G45551	G79877	G61795
		SEM104	F	N	G45551	G79877	G61795
		SEM79	M	N	G45551	G79877	G61795
		SEM80	M	N	G45551	G79877	G61795
		G45551	F	R			
		G79877	M	R			

Grupo	Ano	Anilha	Sexo	Status	Mãe	Pai social	Pai genético
9	2010	G79742	M	H	G53709	G61787	G61787
		SEM97	M	N	G53709	G61787	G61787
		SEM98	F	N	G53709	G61787	G61787
		G53709	F	R			
		G61787	M	R			
10	2010	SEM101	F	N	G79811	SEM16	
		SEM102	F	N	G79811	SEM16	
		G79811	F	R			
		SEM16	M	R			
11	2010	?30	I	H			
		SEM100	F	N	G79795	G89250	G89250
		SEM99	M	N	G79795	G89250	G89250
		G79795	F	R			
		G89250	M	R			
12	2010	G79744	M	H	G79840	G79760	G61799
		G89270	F	N	G79840	G79760	G79760
		G89271	M	N	G79840	G79760	G79760
		SEM89	F	N	G79840	G79760	G79760
		SEM90	F	N	G79840	G79760	G44728
		G79760	M	R			
		G79840	F	R			
13	2010	SEM20	F	H			
		SEM128	M	N	G79701	SEM19	
		SEM74	M	N	G79701	SEM19	
		SEM75	F	N	G79701	SEM19	
		G79701	F	R			
		SEM19	M	R			
14	2010	G89242	F	N	G79846	G79889	G79889
		SEM21	F	N	G79846	G79889	G79889
		G79846	F	R			
		G79889	M	R			
15	2010	?27	I	H			
		G79730	M	H	G34915	G34917	G34917
		G89244	F	N	?24	?23	
		G89245	F	N	?24	?23	
		SEM87	F	N			
		SEM88	F	N			
		?23	M	R			
?24	F	R					
16	2010	G89232	M	N	G79875	G44730	G44730
		G44730	M	R			
		G79875	F	R			
17	2010	G89238	F	N			
		G89239	F	N			
		?29	M	R			
		SEM22	F	R			
18	2010	G79805	F	H			
		G89236	M	N	G79710	G39488	G79750
		G89237	F	N	G79710	G39488	G39488
		G39488	M	R			
		G79710	F	R			
19	2010	?25	F	R			
		G79873	M	R			
20	2010	G89275	F	H			
		G89276	M	H			

<b>Grupo</b>	<b>Ano</b>	<b>Anilha</b>	<b>Sexo</b>	<b>Status</b>	<b>Mãe</b>	<b>Pai social</b>	<b>Pai genético</b>
		G79714	F	R			
		G79716	M	R			
21	2010	G79778	M	R			
		G79793	F	R			
		SEM84	M	N	?26	G79878	
22	2010	SEM85	M	N	?26	G79878	
		SEM86	F	N	?26	G79878	
		?26	F	R			
		G79878	M	R			
		G89233	F	N	G79776	G79829	G79829
23	2010	G89234	M	N	G79776	G79829	G79742
		G89235	M	N	G79776	G79829	G79742
		G79776	F	R			
		G79829	M	R	G61775	G57953	G57953
		G89287	M	H			
24	2010	G63714	M	R			
		G79839	F	R			
		SEM23	I	H			
25	2010	SEM24	I	H			
		G79786	F	R			
		G79788	M	R			
		SEM25	I	H			
		SEM94	M	N	?28	G35286	G35286
26	2010	SEM95	F	N	?28	G35286	G35286
		SEM96	F	N	?28	G35286	G35286
		?28	F	R			
		G35286	M	R			
		G89283	F	R			
27	2010	SEM26	M	R			
		G79829	M	H	G61775	G57953	G57953
		G89266	F	N	G61775	G79829	G57953
28	2010	G89267	M	N	G61775	G79829	G44738
		G57953	M	R			
		G61775	F	R			
		G79854	M	R			
30	2010	G89249	F	R			