

Universidade de Brasília
Instituto de Biologia
Departamento de Ecologia

**Benefícios, custos e conflitos no Anu-branco
(*Guira guira: Cuculidae*) uma espécie de
reprodução comunitária**

Marcos Robalinho Lima

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

Brasília, D.F.

Março 2006

Agradecimentos:

Agradeço ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico) e a CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pela bolsa concedida.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia pelo apoio logístico.

À NGS (National Geographic Society), Consulado Inglês e à Finatec (Fundação de Empreendimentos Científicos e Tecnológicos) e a Neotropical Ornithological Society (NOS) pelo apoio financeiro que possibilitou a execução deste trabalho.

À minha orientadora, Regina Helena Ferraz Macedo, pela oportunidade, críticas ao trabalho e pelo incentivo que vem dos tempos de graduação.

Ao professor Jeff Graves por apoio em outras pesquisas, mais recentes, com o anu branco.

Aos membros da banca examinadora por suas críticas e sugestões.

À professora Cynthia Kyaw por ajudar a despertar o meu interesse em pesquisa e por me ensinar a trabalhar em laboratório.

À Angela Midori F. Pacheco por suas críticas ao capítulo dois desta dissertação e pelo apoio e incentivo a trabalhar com os anos brancos.

Aos meus amigos de dissertação e colegas de mestrado Daniel Paz, Rafael Maia, Matheus (Teteus) pelas divertidas conversas sobre sociobiologia e ecologia comportamental.

Aos auxiliares de campo Raquel, Clayton, Danilo, Irene, Karina, Renata, Daniel Ajax, André Coelho, Carolina Bernardo, Flávio Fraga e Carolina Bernardes, por manter o bom humor e me ajudar no campo.

À minha família e à família Bernardes pelo apoio e torcida organizada. Agradeço especialmente a Carol pelo seu carinho e afeto.

À minha Tia Daisy pelas aulas de português quando pequeno e pelas correções gramaticais de minha dissertação.

Aos meus amigos Morsa, Chapolin, Hélio, André Pink, Sérgio Tortuga e Ajax pelo incentivo, discussões estatísticas, discussões filosóficas, empréstimo de computadores e principalmente as boas risadas nesses últimos dois anos.

ÍNDICE

Resumo	1
Abstract	2
Aspectos gerais sobre cooperação e reprodução do anu branco (<i>Guira guira</i>).....	3
Referências Bibliográficas.....	6
Capítulo 1 - Desvio reprodutivo e estratégias individuais: infanticídio ou cooperação	8
Abstract.....	8
Resumo.....	9
Introdução.....	9
Modelo estocástico de contingência.....	13
Variando o status social do indivíduo.....	20
Indivíduos em ascensão ou declínio social.....	21
Indivíduos com ascensão ou declínio social temporário.....	22
Variando o tamanho do grupo.....	23
Discussão.....	25
Referências Bibliográficas.....	30
Tabela 1.....	33
Tabela 2.....	34
Tabela 3.....	35
Tabela 4.....	36
Figura 1.....	37
Figura 2.....	38
Figura 3.....	39
Apêndice.....	40

Capítulo 2 - Os comportamentos de sentinela e de vigilância em grupo não influenciam o forrageamento social no anu branco.....	43
Abstract.....	43
Resumo.....	44
Introdução.....	44
Material e Métodos.....	47
Análises Estatísticas.....	49
Resultados.....	51
Discussão.....	54
Referências Bibliográficas.....	59
Tabela 1.....	63
Tabela 2.....	64
Figura 1.....	65
Figura 2.....	66

Resumo: O anu branco (*Guira guira*) é uma espécie de reprodução comunitária, onde duas ou mais fêmeas utilizam o mesmo ninho para reprodução. Como os membros do grupo não são necessariamente aparentados, ocorrem, então, disputas de ordem alimentar e sexual entre os membros do grupo. Por exemplo, infanticídio em espécies comunitárias pode indicar tentativas de exercer controle sobre o desvio reprodutivo do grupo. Quando poucos indivíduos de um grupo conseguem se reproduzir com sucesso e outros membros não conseguem, diz-se que há um alto desvio reprodutivo. Enquanto que um baixo desvio reprodutivo ocorre nos grupos onde a reprodução é distribuída de uma maneira igualitária. Com isso, dois aspectos da reprodução comunitária em anu branco foram estudados: (1) foi desenvolvido um modelo qualitativo sobre desvio reprodutivo nesta espécie; e (2) foi investigada a possível ocorrência de outros benefícios associados à vida em grupo, como a presença de sentinela durante o forrageamento social e tamanho e/ou qualidade da área de vida, que poderiam explicar a evolução de reprodução comunitária nesta espécie. O modelo qualitativo demonstra como os indivíduos que obtiveram pouca participação na reprodução poderiam utilizar o infanticídio como uma tática para acelerar o próximo evento reprodutivo. Também é demonstrado, pelo modelo, como que os indivíduos de espécies comunitárias poderiam utilizar as informações disponíveis no grupo e no ambiente para melhorar seu sucesso reprodutivo, com conseqüências favoráveis, em termos de aptidão inclusiva. Estas informações dependem de parâmetros que mudam ao longo do tempo, incluindo o levantamento das possibilidades presentes e futuras de reprodução. O modelo produz predições que podem ser testadas através de observações de campo e análises moleculares para espécies com uma dinâmica social similar. Quanto ao estudo sobre forrageamento social e área de vida, foi demonstrado que os anu-brancos tiveram uma proporção significativamente maior de forrageamento na ausência de sentinela do que na presença de sentinela. O forrageamento na ausência de sentinela não afetou a vigilância das aves forrageando no chão, já que houve uma proporção significativamente maior de ocasiões sem vigília que com vigília. No entanto, quando foi comparada a proporção de forrageamento com sentinela para grupos de até seis indivíduos com grupos maiores, verificou-se uma proporção significativamente maior de forrageamento na presença de sentinela para grupos com mais de seis indivíduos. Também não houve uma relação entre o tamanho do grupo e o tamanho da área de vida. A socialidade do *G. guira* não parece estar associada a uma melhor detecção de predadores ou ao comportamento de sentinela para a população estudada.

Palavras-chaves: Desvio reprodutivo, infanticídio, sentinela, comportamento social, vigilância.

Abstract: The Guira Cuckoo is a communal breeder, where two or more females can use the same nest. Since group members are not necessarily related, there are reproductive and feeding conflicts among group members. For example, infanticide in species with shared reproduction may indicate attempts to control the degree of skew within groups. Reproductive skew is said to be high when only a few members of the group breed successfully at any time. Reproductive skew is considered low when breeding is more equally distributed among group members. Thus, two aspects of communal breeding in Guira Cuckoos were studied: (1) a qualitative model on reproductive skew was developed; and (2) other group benefits were investigated, such as foraging in the presence of a sentinel or quality/size of group's home range, could help to explain the occurrence of joint nesting in this species. The model demonstrates how individuals that have done poorly in reproduction could use infanticide for hastening the next breeding attempt. It also demonstrates that communal breeders utilise the best available predictors for enhancing seasonal reproductive success, with favourable consequences for lifetime inclusive fitness. Predictors rely upon parameters that change over time, including the individual's assessment of present and future possibilities for reproduction. The model produces predictions that may be tested through field observations and molecular analyses for species with similar social dynamics. The study about social foraging and home range shows that, when all group sizes are used, individuals in groups exhibited a significantly higher proportion of foraging in the absence of a sentinel than in the presence of a sentinel. Also, foraging in the absence of a sentinel did not affect the amount of vigilance shown by birds foraging on the ground. When comparing the effect of sentinels on foraging activity for smaller (<6 birds) versus larger (≥ 6 birds) groups it was found that larger groups occurred more often than smaller ones. Additionally, no association was detected between group and home range sizes. Sociality in the Guira Cuckoo does not appear to be associated with better predator detection or optimization of foraging in the presence of a sentinel for the population studied.

Key-words: Reproductive skew, infanticide, sentinel, social behavior, vigilance.

Aspectos gerais sobre cooperação e reprodução do anu branco

(*Guira guira*).

A evolução de sistemas sociais ocorreu em vários grupos de animais separadamente, explicando a grande diversidade e padrões gerais encontrados. O desenvolvimento do comportamento social e sua evolução têm sido amplamente estudados através de análises de parâmetros comportamentais (Wilson 2002), fisiológicos (Schoech *et al.* 2004), reprodutivos (Emlen e Oring 1977), atividades territoriais (Koford *et al.* 1986), nascimento, dispersão e morte de indivíduos na população (Vehrencamp *et al.* 1986), e interações com o meio ambiente (Alcock 1997). A estabilidade de um sistema social depende da razão custo benefício para os indivíduos que vivem em diferentes situações sociais (Krebs e Davies 1996).

Existem diferenças fundamentais entre os sistemas de reprodução cooperativo e comunitário. No sistema cooperativo, que ocorre em cerca de 200 espécies de aves no mundo, um par reprodutivo é auxiliado por outros membros do grupo (normalmente filhotes de uma postura anterior) que fornecem alimentação aos filhotes e defesa territorial (Brown 1987). Devido à seleção de parentesco, o efeito da ajuda reverte geneticamente para os ajudantes, pois estes auxiliam os pais a criar seus próprios irmãos.

No sistema de reprodução comunitária, ocorrendo em cerca de doze espécies das 9600 espécies de aves do mundo, duas ou mais fêmeas utilizam o mesmo ninho para reprodução

(Koenig e Pitelka 1981, Brown 1987). Assim sendo, as disputas de ordem alimentar e sexual entre os membros do grupo são bastante intensas, pois não mais ocorrem vantagens advindas da seleção de parentesco.

O anu branco, *Guira guira*, é uma espécie monomórfica de reprodução comunitária que ocorre do sudeste do Amapá até a Argentina, sendo encontrado associado a áreas de vegetação aberta (cerrados e campos) ou áreas com perturbações antrópicas (Sick 1997). Um estudo de longo prazo, com essa espécie, sobre as estratégias reprodutivas, custos e benefícios de sua vida em grupo vem sendo desenvolvido no Brasil Central há mais de dez anos (Macedo 1991, 1992, 1994, Macedo e Bianchi 1997, Macedo *et al.* 2001, Macedo *et al.* 2004).

A reprodução desta espécie geralmente ocorre na estação chuvosa, do final de julho até o início de março, podendo os grupos nidificar até cinco vezes em uma única estação chuvosa (Melo e Macedo 1997). Até sete fêmeas podem usar o mesmo ninho em conjunto, podendo as aves se reproduzir aos pares ou em grupos de até treze indivíduos que podem ser aparentados ou não e que cuidam do ninho de modo desigual (Macedo 1991, 1992, 1994, Quinn *et al.* 1994, Cariello *et al.* 2002). Estudos prévios, incluindo técnicas de DNA “fingerprinting”, mostraram que: (1) há prole de vários indivíduos do grupo em uma ninhada; (2) alguns adultos são excluídos do evento reprodutivo; e (3) tanto poliandria como poliginia podem ocorrer dentro de um mesmo grupo (Quinn *et al.* 1994).

Os grupos são territoriais e constroem um ninho comunitário onde são postos de quatro até mais de vinte ovos. Tanto machos como fêmeas podem incubá-los e alimentar os filhotes, mas há grandes conflitos reprodutivos entre os indivíduos. A espécie apresenta táticas que diminuem o sucesso reprodutivo de membros de um mesmo grupo, como a ejeção de ovos do ninho e o infanticídio (Macedo 1991, 1992, 1994, Melo e Macedo 1997, Macedo e Melo 1999, Macedo *et al.* 2001, Cariello *et al.* 2002). As outras espécies pertencentes à

mesma subfamília dos *G. guira* (Crotophaginae) também são comunitárias e apresentam comportamentos de ejeção e enterramento dos ovos no ninho (os indivíduos colocam os ovos embaixo das folhas que forram o fundo do ninho), no entanto não há relatos de infanticídio (Vehrencamp 1977, Loflin 1983).

Essa dissertação aborda dois estudos sobre a espécie comunitária *G. Guira*, que visaram à análise de diferentes aspectos associados à vida social da espécie. O capítulo 1, sobre desvio reprodutivo e estratégias reprodutivas, é um modelo qualitativo que discute os custos e benefícios envolvidos na reprodução comunitária do anu branco e quando seria vantajoso para um membro do grupo apresentar comportamento infanticida. Este estudo foi publicado na *Acta Ethologica* (2005) 8:92-102.

O capítulo 2 é um estudo que avalia o forrageamento social que a espécie apresenta, como um possível benefício da vida em grupo. Este capítulo foi submetido ao periódico *The Condor*.

Referências Bibliográficas

- Alcock J, 1997. Animal Behavior: an Evolutionary Approach. 6^a ed. Sinauer Associates, EUA.
- Brown JL, 1987. Helping and Communal Breeding in Birds. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Cariello MO, Schwabl HG, Lee RW e Macedo RHF, 2002. Individual female clutch identification through yolk protein electrophoresis in the communally breeding guira cuckoo. *Molecular Ecology* 11:2417-2424.
- Emlen ST e Oring LW, 1977. Ecology, Sexual Selection, and the Evolution of Mating Systems. *Science*, 197:215-223.
- Koenig WD, Pitelka FA, 1981. Ecological factors and kin selection in the evolution of cooperative breeding in birds. In: Alexander RD e Tinkle DW (eds) *Natural selection and social behavior: Recent research and new theory*. Chiron press, New York, pp 261-280.
- Koford RR, Bowen BS e Vehrencamp SL, 1986. Habitat saturation in groove-billed anis (*Crotophaga sulcirostris*). *American Naturalist* 127:317-337.
- Krebs JR e Davies N B, 1996. Decisões Econômicas e o Indivíduo. In: *Introdução à Ecologia Comportamental*. Atheneu Editora, São Paulo, pp 48-76.
- Loflin RK, 1983. Communal behaviors of the smooth-billed ani (*Crotophaga ani*). PhD, University of Miami, Miami.
- Macedo RH, 1991. Communal breeding and social organization of the Guira Cuckoo (*Guira guira*) in Central Brazil. PhD, University of Oklahoma, Norman.
- Macedo RH, 1992. Reproductive patterns and social organization of the communal Guira Cuckoo (*Guira guira*) in central Brazil. *Auk* 109:786-799.
- Macedo RH, 1994. Inequities in parental effort and costs of communal breeding in the Guira Cuckoo. *Ornitologia Neotropical* 5:79-90.
- Macedo RH e Bianchi CA, 1997. Communal breeding in tropical Guira Cuckos (*Guira guira*): Sociality in the absence of a saturated habitat. *Journal of Avian Biology* 3:207-215.
- Macedo RH, Cariello M e Muniz L, 2001. Context and frequency of infanticide in communally breeding guira cuckoos. *Condor* 103:170-175.

- Macedo RHF, Cariello MO, Graves J e Schwabl H, 2004. Reproductive partitioning in communally breeding guira cuckoos, *Guira guira*. Behavioral Ecology & Sociobiology 55:213-222.
- Macedo RHF e Melo C, 1999. Confirmation of infanticide in the communally breeding guira cuckoo. Auk 116:847-851.
- Melo C, e Macedo RH. F, 1997. Mortalidade em ninhadas de *Guira guira* (Cuculidae): competição por recursos? Ararajuba 5:45-52.
- Quinn JS, Macedo R e White BN, 1994. Genetic relatedness of communally breeding Guira Cuckoos. Animal Behaviour 47:515-529.
- Schoech SJ, Reynolds SJ e Boughton RK, 2004. Endocrinology In: Koenig W e Dickinson J (eds) Ecology and evolution of cooperative breeding in birds. Cambridge university press, Cambridge, pp 128-141.
- Sick H, 1997. Ornitologia Brasileira, 2 ed. Nova Fronteira, Rio de Janeiro.
- Vehrencamp SL, 1977. Relative fecundity and parental effort in communally nesting anis, *Crotophaga sulcirostris*. Science 197:403-405.
- Vehrencamp SL, Bowen, BS e Koford RR, 1986. Breeding roles and pairing patterns within communal groups of groove-billed anis. Animal Behaviour 34:347-366.
- Wilson EO, 2002. Sociobiology: The new synthesis. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.

Capítulo 1 – Desvio reprodutivo e estratégias individuais: infanticídio ou cooperação

Abstract: Reproductive skew and individual strategies: infanticide or cooperation?

Infanticide in species with shared reproduction may indicate attempts to control the degree of skew within groups. Alternatively, individuals that have done poorly in reproduction could use infanticide for hastening the next breeding attempt. Many factors influence the individual's decision over whether it is best to cooperate or engage in destruction. Here is presented a qualitative model incorporating kinship among adults and progeny, social status, group size, and seasonality to predict behavioural options for individuals of diverse backgrounds. The social system used for the model was that of the guira cuckoo (*Guira guira*), a Neotropical bird that breeds communally. It is suggested that communal breeders utilise the best available predictors for enhancing seasonal reproductive success, with favourable consequences for lifetime inclusive fitness. Predictors rely upon parameters that change over time, including the individual's assessment of present and future possibilities. The model produces predictions that may be tested through field observations and molecular analyses for species with similar social dynamics.

Resumo: Infanticídio em espécies comunitárias pode indicar tentativas de exercer controle sobre o desvio reprodutivo do grupo. Alternativamente, indivíduos que obtiveram pouca participação na reprodução podem utilizar o infanticídio como uma maneira de acelerar o próximo evento reprodutivo. Muitos fatores estão envolvidos na decisão do indivíduo sobre sua escolha em cooperar com o grupo ou se engajar em comportamentos destrutivos, como infanticídio e ovicídio. É apresentado neste trabalho um modelo qualitativo, que incorpora parentesco entre os adultos e progênie, status social, tamanho do grupo, e sazonalidade, para prever as opções comportamentais de indivíduos em diferentes circunstâncias. O sistema social utilizado para o modelo foi o do anu branco (*Guira guira*) uma ave Neotropical com reprodução comunitária. Sugere-se que as espécies comunitárias utilizam-se de informações disponíveis para melhorarem seu sucesso reprodutivo, com conseqüências favoráveis para aptidão inclusiva de toda sua vida. Estas informações dependem de parâmetros que mudam ao longo do tempo, incluindo o levantamento das possibilidades presentes e futuras. O modelo produz predições que podem ser testadas em espécies com uma dinâmica social similar, através de observações de campo e análises moleculares.

Introdução

Por mais de uma década, esforços consideráveis têm sido dirigidos para o entendimento de distribuição reprodutiva, para indivíduos que vivem em grupos. Modelos de desvios reprodutivos ótimos, também conhecidos como modelos de concessão (Clutton-Brock 1998), assumem que indivíduos dominantes exercem controle sobre a reprodução, tentando desviá-la a seu favor o máximo possível, deixando aos subordinados a opção de abandonar o grupo e tentar reproduzirem-se independentemente (Emlen 1982, 1995; Keller e Reeve 1994; Reeve 1991, 1998; Reeve e Ratnieks 1993; Vehrencamp 1983). O grau com que os dominantes

podem diminuir a reprodução direta dos subordinados está ligado às condições ecológicas, que podem favorecer, ou não, a dispersão dos subordinados.

No entanto, os pressupostos desses modelos clássicos nem sempre se mantêm (Clutton-Brock 1998), com os dominantes tendo apenas um controle limitado sobre os subordinados, ou os subordinados tendo outras opções, além de abandonar o grupo. Por exemplo, Johnstone e Cant (1999) sugerem que quando dominantes não podem evitar a reprodução de subordinados, a aptidão do dominante pode diminuir, restando-lhes apenas uma alternativa, a de expulsar os subordinados do grupo. Johnstone e Cant (1999) citam várias espécies de aves, mamíferos e peixes onde isso pode ocorrer.

Outra possibilidade, que não foi explorada em modelos de desvio reprodutivo, inclui casos onde o controle do dominante é evitado por estratégias sociais, levando a sociedades mais igualitárias. Por exemplo, primatas podem formar coalizões para debilitar o controle dos dominantes (e.g. *Papio cynocephalus ursinus*, Palombit *et al.* 2000), ou as fêmeas podem ter preferência por reproduzir com subordinados do que com dominantes (e.g. *Mungos mungo*, Cant 2000). Uma nova proposta apresentada neste trabalho é o infanticídio estratégico, como uma maneira de destruir ninhadas por completo e forçar uma nova tentativa reprodutiva do grupo. Infanticídio é uma prática comum em várias espécies, mas aparentemente é mais comum em animais sociais. Infanticídios executados por machos, que aumentam o seu sucesso reprodutivo, é um fenômeno comum em alguns grupos de animais, como primatas, carnívoros e roedores (revisão em van Schaik e Janson 2000). Também é bastante documentado em insetos (Turillaz e Cervo 1994) e aves. Em aves, o infanticídio pode ocorrer na forma de ovicídio, ejeção/destruição de ovos (e.g. *Passer domesticus*, Veiga 1993; *Sula neboxii*, Osorio-Beristain e Drummond 2001; *Crotophaga sulcirostris* e *Crotophaga ani*, Vehrencamp 1977; Loflin 1983; Quinn e Startek-Foote 2000; *Melanerpes formicivorus*, Mumme *et al.* 1983; *Struthio camelus*, Bertram 1979; *Bulbucus ibis*, Fujioka 1986;

Acrocephalus arundinaceus Hansson *et al.* 1997 e *Guira guira*, Davis 1940a). Após a eclosão, os adultos também podem matar os ninhegos para obter vantagens reprodutivas (e.g. *P. domesticus*, Veiga 1993; possivelmente *M. formicivorus*, Stacey e Edwards 1983; *Jacana spinosa*, Stephens 1982; *Troglodytes aedon*, Freed 1986; *B. ibis*, Fujioka 1986 e *G. guira*, Macedo e Melo 1999). As fêmeas são as responsáveis pela maioria dos ovicídios e infanticídios das espécies listadas acima.

Neste trabalho evidencia-se como as condições sociais, ecológicas e genéticas dos indivíduos influenciam a ocorrência de comportamento cooperativo e não-cooperativo dentro de um evento reprodutivo. Particularmente, serão elucidadas as condições necessárias para que o ato de infanticídio seja vantajoso para o indivíduo, por acelerar o próximo evento reprodutivo. Será considerado como infanticídio, para este modelo, filhotes e ninhegos que são mortos por adultos. O modelo foi inspirado pelo sistema reprodutivo do anu branco (*Guira guira*), de onde foram tirados dados para ajudar na escolha de valores de alguns parâmetros, podendo o modelo também ser aplicado a outras espécies onde o infanticídio ocorre regularmente.

Os anus (Crotophaginae, Cuculidae) exibem comportamento altamente competitivo durante sua nidificação. *Crotophaga sulcirostris* cometem ovicídio, expressado pelo comportamento de ejeção de ovos (Vehrencamp 1977), enquanto que em *C. ani*, ovicídio ocorre através de ejeção e também do enterramento dos ovos (embaixo do material utilizado na nidificação) (Davis 1940b, Loflin 1983), e em *G. guira*, tanto o ovicídio quanto o infanticídio após a eclosão são prevalentes (Macedo e Bianchi 1997; Macedo e Melo 1999). O anu branco habita áreas abertas e de Cerrados na América do Sul, e grupos reprodutivos ocorrem com a presença de até 13 indivíduos usando o mesmo ninho. A postura comunitária, que é correlacionada com o tamanho do grupo, varia de 4 a 24 ovos. Com isso, em anu branco, a repressão reprodutiva, dentro de um grupo, parece ser muito fraca, mas no entanto

ainda há a necessidade de análises genéticas para averiguar se há, ou não, um desvio reprodutivo a favor de poucos indivíduos do grupo.

A ejeção de ovos geralmente começa com a postura do primeiro ovo e continua por um período prolongado, chegando até à incubação, o que pode resultar em abandono da tentativa reprodutiva. Em 215 nidificações monitoradas até hoje, 42 (19,5%) dos grupos abandonaram a nidificação, porque todos os ovos foram ejetados. O conflito reprodutivo geralmente continua após a eclosão dos ninhegos, com uma severa redução da maioria das ninhadas, durante a primeira semana (Macedo e Melo 1999; Macedo *et al.* 2001). Em 44 (63,8%) das 69 nidificações que chegaram até à eclosão, a ninhada foi reduzida a poucos ninhegos. Em 19 (27,5%) dos casos, a ninhada inteira foi eliminada. Esses eventos infanticidas diferem bastante de um evento de predação. Neste, os filhotes geralmente desaparecem simultaneamente e o ninho sofre danos consideráveis. No infanticídio, os filhotes desaparecem seqüencialmente (ou podem ser encontrados mortos embaixo da árvore de nidificação) e não há danos na estrutura do ninho. Muitos grupos chegam a re-nidificar cinco vezes em uma única estação chuvosa (Melo 1997), e a re-nidificação ocorre mais rapidamente, quando a tentativa reprodutiva anterior falhou, do que quando os ninhegos sobrevivem (Macedo 1992).

O sistema social do anu branco apresenta um alto nível de complexidade e variabilidade, podendo ser caracterizado da seguinte maneira (Macedo e Bianchi 1997; Macedo *et al.* 2004a,b; Macedo e Melo 1999; Quinn *et al.* 1994): (1) a reprodução não é monopolizada por apenas um par reprodutivo; (2) grupos podem conter vários membros de ambos os sexos; (3) até sete fêmeas podem colocar ovos no mesmo ninho; (4) as fêmeas aparentam variar o investimento em seus ovos de acordo com seu contexto social; (5) grupos, geralmente, mas não sempre, contêm parentes; (6) o sistema reprodutivo apresenta tanto poliginia quanto poliandria; (7) restrições ecológicas (e.g. disponibilidade de locais para

nidificação) não são severas e (8) infanticídio é freqüentemente praticado por membros do grupo.

Modelo estocástico de contingência

O modelo proposto é baseado nas premissas de que este sistema social é caracterizado por pouco ou moderado desvio reprodutivo. Nenhum indivíduo controla a reprodução diretamente; ao contrário, cada um utiliza-se de estratégias egoístas para aumentar o seu próprio sucesso reprodutivo. Os membros do grupo podem deter posições hierárquicas altas ou baixas por períodos variáveis. O modelo assume especificamente que a condição ou status de um indivíduo pode ser altamente variável dentro das diferentes tentativas reprodutivas do grupo, mas que a curto prazo (e.g. a próxima tentativa de nidificação), os indivíduos têm a capacidade de prever sua condição/status. Mesmo não havendo evidência direta da existência de uma hierarquia comportamental de dominância, e que esta muda durante as tentativas reprodutivas, sabe-se que a ordem de entrada das fêmeas, na seqüência da postura do ninho comunitário, muda com cada tentativa reprodutiva, e com isso, as chances de ejeção e de incubação de seus ovos também mudam. Também já foi mostrado que as fêmeas de um grupo não participam de todas as nidificações, sugerindo que o status e condição pode estar relacionado com a participação na reprodução de cada nidificação. Especula-se que as fêmeas que participaram de nidificações, podem sofrer algum tipo de deterioração em sua condição, especialmente quando colocam uma grande quantidade de ovos que estão sujeitos a ejeções contínuas, limitando assim sua participação em eventos reprodutivos subseqüentes do grupo.

Neste contexto, fatores como idade, experiência e condições físicas podem afetar o número de ovos postos e a ordem em que as fêmeas entram na seqüência de postura (e conseqüentemente a probabilidade de ejeção dos ovos). O status do indivíduo pode mudar com o tempo, bruscamente ou mais devagar, e o sucesso reprodutivo relativo do grupo variar

de uma nidificação a outra. Como em modelos clássicos de desvio reprodutivo ótimo, os indivíduos podem abandonar o grupo se eles se encontrarem em uma posição de baixa hierarquia por períodos prolongados; mas também, eles podem cometer infanticídio para terminar a nidificação atual, e com isso reduzir o intervalo de tempo até a próxima nidificação do grupo. Na verdade, qualquer indivíduo de baixa ou alta hierarquia pode cometer infanticídio para promover um melhor sucesso reprodutivo no futuro. Infanticídio, no contexto deste modelo, não implica que os indivíduos podem reconhecer seus próprios filhotes, mas sim que podem acessar seu sucesso reprodutivo de uma maneira indireta (e.g. através do número de cópulas, quantidade de ovos colocados) e prever este resultado em ninhinhos futuros pelo seu atual status no grupo.

O argumento matemático, a seguir, inclui contingências estocásticas que irão influenciar os indivíduos de maneiras distintas, permitindo avaliar quais adultos em um dado grupo serão mais propensos a cometer infanticídio. O argumento mais simples compara duas medidas de aptidão para qualquer indivíduo: (1) a aptidão inclusiva obtida em um certo evento reprodutivo e (2) a aptidão inclusiva que o indivíduo provavelmente obterá na próxima nidificação do grupo. Quando o resultado desta comparação for positivo (*i.e* a primeira quantidade for maior), o indivíduo terá maior tendência a se comportar de uma maneira cooperativa. Quando a segunda quantidade exceder à primeira, o comportamento não cooperativo (incluindo infanticídio) irá prevalecer. Os parâmetros usados no argumento se encontram na tabela 1.

A aptidão inclusiva de um indivíduo em uma tentativa de nidificação é mostrada pela equação 1

$$F(A, t_i) = \sum_{j=1}^M r_j \text{ no tempo } t_i \quad (1)$$

onde A é o adulto, para o qual o modelo de cooperação-infanticídio está sendo aplicado, t_i indica qual é a tentativa de nidificação (onde t_1 é designado como a nidificação do presente momento). Sendo assim, a aptidão inclusiva é igual ao somatório de todos os r_j , que indica o coeficiente de parentesco entre o adulto focal e cada um dos M ninhegos do evento reprodutivo. Os filhotes do ninho comunitário podem ser filhos do próprio indivíduo focal, de outros membros do grupo aparentados ao indivíduo focal, ou não ter nenhum parentesco com o indivíduo focal.

A aptidão inclusiva que o indivíduo focal pode esperar da próxima oportunidade de nidificação é dada pela equação:

$$E(A, t_{i+1}) = \left[\frac{\sum_{i=0}^T \frac{F(A, t_{-i})}{M_{-i}} \times (1 - e^{i-T})}{\sum_{i=0}^T (1 - e^{i-T})} \times f(g(t_1, N_1)) \times s \right] \times S. \quad (2)$$

Esta equação usa uma série de parâmetros circunstanciais da situação atual do indivíduo focal no grupo, que inclui seu status hierárquico (indicado por seu desempenho nos eventos reprodutivos do passado), seu parentesco com a prole comunitária nas nidificações passadas e o tamanho do grupo no atual momento. Na equação (2) a fórmula:

$$\frac{\sum_{i=0}^T \frac{F(A, t_{-i})}{M_{-i}} \times (1 - e^{i-T})}{\sum_{i=0}^T (1 - e^{i-T})} \quad (3)$$

estima o sucesso reprodutivo passado do indivíduo dentro do grupo, demonstrando o seu status na hierarquia atual. Esta medida pode ser utilizada como um indicador do sucesso esperado no futuro. O numerador possui dois termos. A quantidade F/M é a média da aptidão inclusiva para um período passado, com relação a todos os ninhegos sobreviventes. O termo $(1 - e^{-T})$ reduz a importância dos eventos de nidificação do passado mais longínquo e dá mais peso às nidificações mais recentes. O denominador na equação (3) é o somatório dos pesos necessários para a obtenção de uma média ponderada da aptidão sobre as nidificações T passadas. Então, equação (3) calcula a média ponderada do sucesso reprodutivo passado do indivíduo, favorecendo as tentativas mais recentes de nidificação, que precedem à tentativa reprodutiva atual. Este aumento no peso é importante porque o indivíduo pode ter até cinco oportunidades de reprodução, em uma única época reprodutiva, em que sua posição hierárquica pode mudar drasticamente.

A função $f(g(t_I, N_I))$ na equação (2) mostra a relação entre o número de adultos no grupo e o número de ovos que eclodem. As evidências de campo para os anos brancos, até o momento, indicam que há uma correlação linear positiva significativa entre estas duas variáveis ($r_1=0,44$, $P<0,001$, $N=151$), e uma análise de regressão indica que o tamanho do grupo influencia significativamente o tamanho inicial da ninhada ($F_s=6,16$, $df=1$, $P=0,02$, $N=71$).

Esta função determina o número médio de ninhegos que irão eclodir no ninho comunitário, um número que depende tanto do número de adultos no grupo (como mostrado acima) quanto do tempo que falta até o fim da estação reprodutiva. Isto pode ser melhor estimado, calculando o provável número de adultos que irão participar do próximo evento reprodutivo, que é dado pela função $g(t_I, N_I)$ da equação (2) e é explicado abaixo:

$$g(t, N) = \sum_{i=1}^k p_i n_i, \text{ na ocasião } t. \quad (4)$$

A ocasião t significa um dado período dentro da estação reprodutiva. O valor da equação (4) é gerado por uma função de probabilidade, dependente do número de adultos do grupo no momento atual. Com isso, $g(t, N)$ prediz o número de adultos na próxima tentativa de nidificação, onde g é uma função de t , a ocasião onde a tentativa de nidificação ocorre relativa à estação chuvosa e N é o número de adultos no grupo no presente momento. Esta quantidade é dada pelo somatório de todos os $p_i n_i$, onde p_i representa a probabilidade que o grupo será do tamanho n_i , na ocasião t da estação reprodutiva. Para cada t e N , existe uma série de p_i onde

$$\sum_{i=1}^k p_i = 1 \text{ e } 0 \leq p_i \leq 1 \text{ para todos os } i. \quad (5)$$

Isto define uma função de probabilidade discreta. No apêndice usam-se os dados de seis estações reprodutivas para o anu branco (tabela 2), para demonstrar como esta parte da equação é calculada.

O número de adultos na unidade reprodutiva atual constitui uma variável importante, que influencia a expectativa da aptidão dos diferentes membros do grupo, pois isso pode alterar a posição relativa das fêmeas na seqüência da postura e até mesmo no número de tentativas reprodutivas do grupo. Para todas as nidificações de *G. guira* observadas até hoje, além da correlação significativa do tamanho da postura, o tamanho do grupo também é significativamente correlacionado com o número de ovos ejetados ($r_1=0,29$, $P=0,001$, $N=144$) e com o número de filhotes que eclodem ($r_1=0,29$, $P=0,02$, $N=71$). Sendo assim, mesmo com as perdas de ovos devidas à ejeção, o aumento do tamanho do grupo está associado com um maior número de ninhos. No entanto, grupos maiores não estão positivamente associados com o número de filhotes que realmente sobrevivem até a sua saída do ninho ($r_1=0,17$,

$P=0,15$, $N=71$). Com isso, infanticídio (e um pouco de predação) limita o efeito positivo que grupos maiores podem ter em criarem com sucesso mais filhotes. Assumindo que não há reconhecimento de seu próprio filhote, um indivíduo pode melhorar seu sucesso reprodutivo, aumentando a proporção de seus ovos que serão incubados em cada ninho comunitário.

Um terceiro fator, s (dentro do parêntese da equação (2)), possui um importante papel na determinação do sucesso reprodutivo esperado, que é a probabilidade do ninhego sobreviver até a sua saída do ninho. Isto pode ser afetado pela ocasião em que a nidificação ocorre, dentro da estação reprodutiva, e incorpora o custo de adiar a reprodução. Para o ano branco a mortalidade dos filhotes pode aumentar no final da época de chuva (quando a abundância de insetos diminui) e também como função da composição do grupo e/ou tamanho. Sendo assim, a sobrevivência dos ninhegos pode diminuir se a reprodução do grupo é adiada por muito tempo. Um índice populacional pode ser usado para espécies com fatores sociais/ambientais homogêneos, mas um valor mais refinado pode ser calculado (*e.g.* um valor s dentro de cada grupo) para espécies onde a mortalidade de ninhegos é menos homogênea para a população como um todo.

O último fator a ser levado em consideração na previsão do sucesso do indivíduo focal na próxima tentativa de nidificação é S , a chance que ele tem de sobreviver. O custo de adiar a reprodução, por exemplo, será afetado pelo valor de S . Para indivíduos mais velhos ou em condições ruins de saúde, haverá um maior custo em cometer infanticídio e adiar a reprodução do grupo, pois suas chances de sobrevivência, até a próxima tentativa reprodutiva, são mais baixas que para indivíduos mais jovens e vigorosos. Novamente, pode-se usar um índice populacional geral ou um valor mais refinado, refletindo, por exemplo, mortalidade diferencial entre os sexos ou entre idades específicas.

As duas medidas de aptidão inclusiva (presente e esperada) são utilizadas para calcular o valor de cooperação-infanticídio (VCI), um índice qualitativo que mostra o grau de

cooperação versus o comportamento destrutivo que pode ser esperado de cada membro do grupo. O VCI varia em função de A , o adulto focal, e do tempo t_i dentro da época reprodutiva (equação 6).

$$VCI (A, t_i) = F (A, t_i) - E (A, t_{i+1}) \quad (6)$$

O modelo pode ser apresentado verbalmente pelos argumentos a seguir. Os valores de VCI são altamente individualizados e representam uma quantidade relativa que depende dos valores dos outros membros do grupo e que mudarão durante o tempo de vida do indivíduo. Ele mostra se os indivíduos estão mais ou menos dispostos a cooperar, quando comparados aos outros indivíduos. VCI positivo implica que a nidificação atual tem um maior valor, em termos de aptidão inclusiva para o indivíduo, do que ele pode esperar da próxima nidificação. Exemplos incluem ocasiões onde um indivíduo reprodutor de baixo status teve poucos de seus ovos ejetados do ninho. No entanto, porque o seu baixo status na hierarquia social provavelmente não irá mudar muito de uma nidificação para outra, a probabilidade da repetição de seu sucesso não é muito alta. Outra possibilidade é quando a postura ocorre muito próxima do fim da época chuvosa, com uma perspectiva baixa de haver outra tentativa de reprodução no período reprodutivo. Quanto mais alto for o VCI, mais valor terá a nidificação do atual momento, e geralmente pode se prever que o indivíduo será mais cooperativo.

Um valor negativo de VCI indica pequeno ganho na aptidão do indivíduo na presente nidificação. Esta circunstância pode ocorrer em casos onde um indivíduo de status social alto não foi bem sucedido, por exemplo, devido ao baixo sucesso de obtenção de cópula. O status social alto desse indivíduo deve continuar até a próxima tentativa de nidificação, com uma

expectativa reprodutiva bem melhor. Dependendo de quão negativo o VCI for, pode-se prever pouca cooperação, ou talvez até o comportamento de infanticídio, para acelerar o próximo evento reprodutivo.

Quando O VCI for neutro, quer dizer, igual ou muito próximo de zero, o comportamento de cooperação pode ser favorecido de duas maneiras. Primeiro, um indivíduo de baixo status social com baixa perspectiva de aptidão, tanto para a nidificação atual quanto para as futuras, pode cooperar, caso haja outros benefícios não reprodutivos. Os benefícios podem ser: uma maior chance de permanecer no grupo e/ou aumentar o seu status social na hierarquia do grupo, assim como obter experiência em cuidado parental. Outra maneira em que um VCI neutro pode favorecer a cooperação é quando o indivíduo é de um alto status social, tendo assim alta aptidão na ninhada atual e provavelmente nas ninhadas futuras. Neste caso, os ganhos em aptidão devem ser bastante similares para a maioria das nidificações, e o comportamento parental (e.g. cooperação) deve ser do próprio interesse do indivíduo.

Variando o status social do indivíduo

Muitos fatores podem contribuir com pesos diferentes para o processo de tomada de decisão. Para visualizar algumas possibilidades, são apresentadas algumas idéias simplificadas mas plausíveis. Em todas as simulações, por simplicidade, a sobrevivência tanto de adultos (S) como de ninhegos (s) foram equivalentes à unidade.

Nessas primeiras simulações, a posição social dos indivíduos do grupo (medido em termos da aptidão em ninhadas passadas) foi variada para avaliar como este fator pode afetar as decisões de cooperar ou de apresentar um comportamento agressivo, dirigido aos ninhegos. Foram levadas em consideração quatro possibilidades distintas de mudança na posição social do indivíduo no grupo. Arbitrariamente, foram usadas sete nidificações consecutivas e designados valores de aptidão para as seguintes situações: (1) indivíduos em ascensão social;

(2) indivíduos em declínio social; (3) indivíduos de baixo status social com uma ascensão temporária (baixo/alto/baixo) e (4) indivíduos de alto status social com um declínio temporário (alto/baixo/alto). No caso dos anos brancos, o status social de machos pode ser definido pelo seu acesso a fêmeas (através de interações de dominância) e, para as fêmeas, pelo número de seus ovos que sobrevivem ao processo de ejeção. Para estas simulações, o tamanho do grupo foi fixado em seis adultos e o tamanho da ninhada em seis filhotes em todas as nidificações.

Indivíduos em ascensão ou declínio social

Usando os parâmetros descritos acima, para um indivíduo em ascensão social, a aptidão de nidificações anteriores foi fixada, de t_{-4} a t_{-1} em 3,0 (tabela 3; fig. 1), dando um VCI=0 para t_{-1} . Os indivíduos em ascensão social têm um aumento em sua aptidão em t_0 , quando seu VCI saiu de 0 para 2, depois diminui um pouco na nidificação t_1 (do momento atual) e a subsequente t_2 , mesmo com a aptidão continuando a subir neste ponto. A interpretação comportamental do modelo, usando estes parâmetros, é que este indivíduo, antes de sua ascensão social, não podia ter boas expectativas para o futuro próximo. Este “pessimismo reprodutivo” é baseado nas recentes nidificações deste indivíduo (t_{-4} a t_{-1}) com baixo desempenho reprodutivo. Após o salto em sua aptidão no momento t_0 , com o VCI alto associado, segue um declínio gradual no VCI. Isto ocorre devido à incorporação contínua de altos valores de aptidão na equação usada para calcular o VCI para a próxima nidificação. Se o indivíduo conseguir manter o seu alto status social nas próximas nidificações, seu VCI irá declinar e estabilizar em zero, indicando neutralidade, isto é, o próximo evento reprodutivo tem o mesmo valor que o anterior, na aptidão do indivíduo. Como a estabilidade de seu VCI ocorreu através da repetição de valores altos de aptidão, seu comportamento deve se tornar cooperativo e constante.

Se o mesmo indivíduo hipotético sofresse um declínio social, com a aptidão nas nidificações passadas iguais às usadas para o indivíduo com ascensão social, em t_{-1} , o valor de seu VCI também seria zero (tabela 3; figura 1). Este indivíduo sofre um declínio em sua aptidão em t_0 , e seu VCI cai para $-2,0$, aumentando depois gradualmente. A interpretação segue um padrão inverso da do indivíduo com ascensão social. À medida que sua aptidão cai, este indivíduo torna-se menos cooperativo, pois sua aptidão em nidificações passadas foi mais alta, e pode esperar, então, que seu declínio atual seja apenas temporário. Em outras palavras, porque teve um passado recente de mais sucesso que o presente, ele pode esperar que no futuro próximo venha a ter um sucesso igual ao anterior. Sendo assim, seus interesses devem ser de destruir as nidificações do momento onde ele não é bem sucedido. No entanto, se seu status de subordinado for mantido nas nidificações subseqüentes, seu VCI irá estabilizar em zero, indicando neutralidade. Este indivíduo, que não tem nada a perder ou ganhar nas nidificações futuras, deve ser indiferente à ninhada, ou cooperar se conseguir outros benefícios sociais (*e.g.* adquirir experiência parental, aceitação social, proteção contra predadores dentro do território).

Indivíduos com ascensão ou declínio social temporário

Para simular condições efêmeras na posição social, os indivíduos de status baixo ou alto foram estabelecidos com uma única nidificação de alto ou baixo sucesso reprodutivo, respectivamente (tabela 3). Para um indivíduo de baixo status social, foram determinados baixos valores de aptidão de 0,5 por três nidificações consecutivas (t_{-4} , t_{-3} e t_{-2}), seguidos de um valor efêmero de aptidão alto em t_{-1} , e depois retornando aos baixos valores de aptidão para as próximas três nidificações consecutivas. Este padrão de um breve momento de alto sucesso reprodutivo, levando em consideração seu passado de subordinação reprodutiva, produz uma curva de VCI com um pico neste exato breve momento, quando foi bem

sucedido. Após este incidente, a curva declina para valores negativos (tabela 3; fig. 2). Isto é esperado pois, a probabilidade de que obtenha um êxito similar no futuro é baixo, logo, um indivíduo de baixo status social deve agir cooperativamente durante esta ocasião em que foi bem sucedido. E, então, quando o seu baixo status social for restabelecido, seu alto nível de cooperação deve diminuir, retornando aos níveis que existiam antes do breve período de alto sucesso reprodutivo.

O que foi descrito acima pode ser comparado com a história reprodutiva contrastante de um indivíduo com um alto status social durante três nidificações consecutivas passadas (t_{-4} , t_{-3} e t_{-2}), seguidos de uma queda brusca de baixa aptidão, e depois retornando ao seu estado anterior de alto status social. O padrão comportamental esperado, devido a essas mudanças na posição social é, que no ponto de baixa aptidão, o indivíduo deve reagir de uma maneira não-cooperativa (e possivelmente cometer infanticídio), pois as condições no ninho atual não são o padrão esperado para as nidificações futuras. Ao retornar a sua posição privilegiada de alta aptidão, o comportamento cooperativo deve ser restabelecido. A pequena flutuação vista nos valores de VCI, de t_0 a t_2 , é o resultado de queda temporária na aptidão do indivíduo. Se estas reduções em aptidão tornarem-se uma tendência através das sucessivas nidificações, uma queda gradual na cooperação deve ocorrer, mas não quer dizer que haverá o comportamento infanticida. Isto ocorre quando o indivíduo entra em um estágio de declínio em sua posição social de uma maneira irreversível, em que cada nidificação presente pode ser melhor que a futura. Com isso, haverá um certo nível de cooperação que gradualmente diminui já que a representação genética do indivíduo na prole também diminui.

Variando o tamanho do grupo

Em uma segunda simulação, o tamanho do grupo (que está diretamente relacionado com o tamanho da ninhada) foi variado e avaliado em como estas mudanças afetam três indivíduos

hipotéticos, que mantêm o seu status social durante todo o tempo em: alto, intermediário e baixo. Com relação às quatro nidificações consecutivas, foi fixado o valor de aptidão como mostra a tabela 4. O tamanho da ninhada atual foi fixado em cinco filhotes e o tamanho esperado das ninhadas subseqüentes foi variado. Mudança no tamanho da ninhada reflete mudança no tamanho do grupo resultante do surgimento de novos membros, através de retenção de filhotes no grupo, morte ou dispersão dos atuais membros. Todos estes ajustes trarão conseqüências para os próximos eventos reprodutivos. Desta forma, variando a expectativa de ninhada de dois filhotes para oito filhotes, para gerar os valores de VCI para indivíduos de status social alto, intermediário e baixo, pode-se inferir, a partir desses valores, as diferenças comportamentais observadas (tabela 4; fig. 3).

Quando o tamanho esperado da próxima ninhada diminui de cinco para dois filhotes, o VCI de indivíduos de alto status social aumenta com uma inclinação de curva mais íngreme do que as de indivíduos intermediários e de baixo status social, significando que, com essas condições, um indivíduo de alto status social tem uma maior proporção de representação genética na prole e deve ser extremamente cooperativo e protetor (contra infanticídio) com relação à ninhada atual (de cinco filhotes), que ele espera que seja maior que a futura. Mas, se o tamanho esperado da prole aumentar (devido a um aumento do tamanho do grupo), um indivíduo de alto status social pode esperar uma maior aptidão em um ninho subseqüente. Conseqüentemente o seu VCI irá diminuir, e o indivíduo deve ser menos cooperativo na nidificação presente.

Nesta simulação o grau de não cooperação e a chance de se tornar um infanticida vai depender da disparidade entre o tamanho da presente ninhada e da ninhada esperada. Por exemplo, podemos considerar o caso hipotético (mas muito improvável) de uma ninhada atual de apenas um filhote e, por causa de uma enorme mudança no tamanho do grupo, uma expectativa de ninhada futura de 10 filhotes. A chance de um indivíduo de alto status social

apresentar um comportamento infanticida será extremamente alta, quando em comparação com o que ocorreria se houver uma diferença menor entre as ninhadas (por exemplo, de quatro filhotes de uma ninhada presente para seis filhotes em uma ninhada futura). Logo, um indivíduo de alto status social deve ser receptivo a um discreto aumento no tamanho do grupo que favoreça o sexo oposto. Para machos de alto status social, o acesso a muitas fêmeas assegura uma maior proporção de representação genética em uma prole grande. Para fêmeas de alto status social, em um sistema de acasalamento promíscuo, um nível alto de variação genética em sua prole pode ser vantajoso, além de diminuir a chance de haver machos infanticidas no grupo. Níveis de cooperação não devem flutuar muito se o tamanho de ninhadas subsequentes variar pouco, devido a pequenas mudanças no tamanho do grupo.

As curvas dos três tipos de indivíduos (status social alto, intermediário e baixo) indicam, associados ao declínio em VCI, que o aumento na expectativa de tamanho da prole leva a uma aptidão esperada maior (de ninhadas futuras) que a aptidão da ninhada do momento atual. Grupos maiores têm uma ninhada maior, mas geralmente com sucesso reprodutivo em uma pequena proporção. Sendo assim, o aumento no tamanho do grupo deve levar a uma avidez menor de cooperação para todos os indivíduos, mesmo com o aumento dos valores de aptidão individual absoluta. Quando o tamanho do grupo é estável, de uma tentativa reprodutiva para a seguinte, o tamanho da ninhada se estabiliza e o resultado é o comportamento cooperativo (com variações diferentes, de acordo com o status social do indivíduo).

Discussão

O balanço entre a reprodução presente e futura, muitas vezes enfatizado quando se analisa história de vida, tem sido negligenciado na maioria das discussões sobre a evolução do comportamento social. A maioria dos modelos não considera a dinâmica individual no

processo de tomadas de decisões, que está sujeita, a qualquer momento, a eventos imprevisíveis tanto externos quanto internos (fisiológicos). Este estudo sugere que, além do grau de desvio reprodutivo nos grupos em ninhadas atuais, as oportunidades futuras de reprodução dos indivíduos podem ser importantes na determinação do comportamento cooperativo ou destrutivo. Assim, para o anu branco e para espécies sociais iteropáricas similares, o ganho de aptidão inclusiva é apenas um dos componentes associados ao comportamento cooperativo. A possibilidade de mudança no status social dentro do grupo e de obter uma maior proporção de reprodução direta no futuro, pode ser um dos incentivos para permanecer no grupo, se não cooperando, pelo menos sem cometer infanticídio.

O comportamento de um indivíduo social não é estático; sofre mudanças que são incorporadas a sua experiência reprodutiva à medida em que o seu status social muda dentro do grupo. Estas mudanças no status resultam de vários fatores (*e.g.* doença, idade, condição nutricional, mudança no tamanho do grupo, razão sexual dentro do grupo, disponibilidade de parceiros) que causam impactos na vida do indivíduo, seja em um contexto maior (durante os anos) ou em um mais restrito (dentro de uma única estação). Os níveis de comportamento cooperativo e não-cooperativo devem ser altamente variáveis, quando diferentes membros do grupo são comparados, variando também quando o indivíduo é analisado em uma escala de tempo maior. Se um único indivíduo é colocado em uma situação onde ele se sairia melhor destruindo a ninhada, o grupo inteiro sofrerá as conseqüências. Então, há um ponto de equilíbrio muito delicado a ser alcançado, onde cada indivíduo tenta maximizar sua própria aptidão, enquanto se arrisca a perder a cooperação de outros membros do grupo.

O infanticídio, quando analisado sob as perspectivas da seleção sexual, tem sido identificado como uma estratégia comportamental, que possibilita acelerar a receptividade sexual das fêmeas (comum em primatas, carnívoros e roedores, veja van Schaik e Janson 2000), obter acasalamentos mais vantajosos em aves (Crook e Shields 1985; Hotta 1994;

Veiga 1990) e assegurar-se ninhos melhores ou que estão em uma fase de construção mais avançada (Robertson e Stutchbury 1988; Hotta 1994).

No entanto, para os anas brancos e mais de 20 outras espécies de aves com sistemas comunitários que podem ser comparados (*e.g. Crotophaga* sp, *M. formicivorus*, *S. camelus*, *Porphyrio porphyrio*, *Anseranas semipalmata*, veja Brown 1987), é proposto que o infanticídio através da destruição de ovos ou eliminação de filhotes (quando ocorre) pode ter dois propósitos: (1) pode ser uma maneira que o indivíduo tem de tentar desviar a reprodução a seu favor (podendo ser direto, pela habilidade de discriminar seus próprios ovos, ou indiretamente, utilizando-se de indicações contextuais). Para aves que usam esta estratégia, o limiar de cooperação aparentemente é atingido na maioria dos ninhos, porque a ejeção cessa e os ovos acabam sendo acumulados e incubados; (2) o ovicídio pode ser uma tentativa de forçar uma nova nidificação do grupo. Por exemplo, no anu branco, muitos ninhos são abandonados depois que os ovos são continuamente ejetados (23% das 207 nidificações monitoradas até hoje). Nos casos mais extremos, até 24 ovos foram ejetados antes de terminar a atividade no ninho.

A eliminação de filhote também pode ser usada nesses dois contextos. A eliminação parcial de ninhadas pode ser uma tentativa de desviar a reprodução, enquanto que a destruição total da ninhada pode ser de forçar uma re-nidificação do grupo. Os motivos exatos porque esses comportamentos tão extremos sejam atrativos, variam bastante entre os indivíduos. Esta opção comportamental também varia junto com mudanças nas circunstâncias do indivíduo, de estação para estação, ou até mesmo de uma nidificação para outra.

Seleção de parentesco geralmente deve levar à estratégia de cooperação, e não à de infanticídio, quando indivíduos têm descendentes diretos na ninhada comunitária. Desvios dessa expectativa podem ocorrer, no entanto, quando os indivíduos estiverem expostos a distorções, mesmo que sutis, desse quadro geral. Neste modelo, foram propostos fatores

específicos, que podem ser percebidos pelo animal através de indicações fisiológicas, sociais e do ambiente físico. O indivíduo pode ser capaz de acessar o seu status social dentro do grupo, através de sua história reprodutiva, estado fisiológico e idade. A combinação desses fatores pode servir para o animal prever o sucesso reprodutivo no futuro próximo. Junto com elementos extrínsecos (por exemplo, a ocasião em que a nidificação ocorre dentro da estação reprodutiva) esses contextos podem engatilhar uma resposta comportamental, como alimentação dos filhotes em níveis diferentes de intensidade, indiferença a eles ou infanticídio. O modelo fornece uma base para algumas previsões sobre o comportamento social em diferentes espécies, que se utilizam de argumentos de seleção de parentesco, em conjunto com outras variáveis condicionais:

Predição 1: Cooperação deve ser a estratégia mais provável para indivíduos de baixo status social, que estão tendo um sucesso reprodutivo no presente ninho mas que têm uma expectativa baixa de futuras oportunidades de reprodução

Predição 2: Como os indivíduos de alto status social possuem maior proporção genética na ninhada do que os de status mais baixo, sua propensão à cooperação ou infanticídio (com todas as outras condições se mantendo constantes) deve sempre ser mais substancial do que a dos indivíduos de baixo status. Quando estes indivíduos mantêm suas condições favoráveis durante longos períodos, eles continuamente monopolizam uma grande proporção de oportunidades reprodutivas dentro do grupo. No entanto, se alguma condição inesperada (*e.g* morte de um parceiro favorito de acasalamento) levar a uma queda na aptidão, eles devem, através do comportamento não-cooperativo ou táticas infanticidas, acelerar o restabelecimento de suas condições favoráveis na próxima tentativa reprodutiva.

Predição 3: Atitudes extremas de indivíduos, como comportamento parental ou de infanticídio com uma alta ocorrência, devem ocorrer em situações onde há grandes mudanças no status e/ou no ajustamento do tamanho do grupo.

Predição 4: Um indivíduo de baixo ou alto status social, sem nenhum parente adulto no grupo, e sem descendentes diretos em um evento reprodutivo, mas que espera uma reprodução bem sucedida no futuro próximo, deve optar pelo infanticídio como estratégia reprodutiva, se a eliminação bem sucedida de toda a prole comunitária levar a uma re-nidificação mais rápida.

Predição 5: Similarmente, indivíduos de qualquer status, que têm pouco ou nenhum descendente direto na ninhada presente, podem eliminar a sua própria prole se, por qualquer razão, esperam obter um sucesso reprodutivo maior na próxima tentativa reprodutiva. Estes indivíduos sacrificariam a prole atual, com ganhos menores de aptidão, a favor de uma expectativa futura maior de aptidão.

Mesmo em um sistema social já estabelecido com uma estrutura relativamente inflexível, indivíduos devem mesmo optar, quando possível, pelas estratégias comportamentais que irão aumentar a sua aptidão durante toda a sua vida. Para testar as predições geradas pelo modelo em diferentes espécies, é necessário determinar os níveis de parentesco, mudança em status social e reprodutivo, mudança em tamanho de grupos, comportamento individual e mortalidade de adultos e filhotes.

Referências Bibliográficas

- Bertram BCR, 1979. Ostriches recognize their own eggs and discard others. *Nature* 279:233-234.
- Brown JL, 1987. *Helping and Communal Breeding in Birds*. Princeton Univ Press, Princeton.
- Cant MA, 2000. Social control of reproduction in banded mongooses. *Animal Behaviour* 59:147-158.
- Clutton-Brock TH, 1998. Reproductive skew, concessions and limited control. *Trends in Ecology & Evolution* 13:288-292.
- Crook JR e Shields WM, 1985. Sexually selected infanticide by adult male barn swallows. *Animal Behaviour* 33:754-761.
- Davis DE, 1940a. Social nesting habits of *Guira guira*. *Auk* 57:472-484.
- Davis DE, 1940b. Social nesting habits of the smooth-billed ani. *Auk* 57:179-218.
- Emlen ST, 1982. The evolution of helping. II. The role of behavioral conflict. *American Naturalist* 119:40-53.
- Emlen ST, 1995. An evolutionary theory of the family. *Proceeding of the National Academy of Sciences* 92:8092-8099.
- Freed LA, 1986. Territory takeover and sexually selected infanticide in tropical house wrens. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 19:197-206.
- Fujioka M, 1986. Infanticide by a male parent and by a new female mate in colonial egrets. *Auk* 103:619-621.
- Hansson B, Bensch S e Hasselquist D, 1997. Infanticide in great reed warblers: secondary females destroy eggs of primary females. *Animal Behaviour* 54:297-304.
- Hotta M, 1994. Infanticide in little swifts taking over costly nests. *Animal Behaviour* 47:491-493.
- Johnstone RA e Cant MA, 1999. Reproductive skew and the threat of eviction: a new perspective. *Proceedings of the Royal Society of London* 255:275-279.
- Keller L e Reeve HK, 1994. Partitioning of reproduction in animal societies. *Trends in Ecology & Evolution* 9:98-102.
- Loflin RK, 1983. Communal behaviors of the smooth-billed ani (*Crotophaga ani*) (PhD disser). Univ Miami, Coral Gables.
- Macedo RH, 1992. Reproductive patterns and social organization of the communal guira cuckoo (*Guira guira*) in central Brazil. *Auk* 109:786-799.

- Macedo RH e Bianchi CA, 1997. When birds go bad: circumstantial evidence for infanticide in the communal South-American guira cuckoo. *Ethology Ecology & Evolution* 9:45-54.
- Macedo RH e Melo C, 1999. Confirmation of infanticide in the communally-breeding guira cuckoo. *Auk* 116:847-851.
- Macedo RH, Cariello MO e Muniz L, 2001. Context and frequency of infanticide in communally breeding guira cuckoos. *Condor* 103:170-175.
- Macedo RH, Cariello MO, Graves J e Schwabl H, 2004a. Reproductive partitioning in communally breeding guira cuckoos, *Guira guira*. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 55:213-222
- Macedo RH, Cariello MO, Pacheco A e Schwabl H, 2004b. Significance of social parameters on differential nutrient investment in guira cuckoo (*Guira guira*) eggs. *Animal Behaviour* 68:485-494.
- Melo C, 1997. Reprodução comunitária em *Guira guira*, Gmelin 1788 (Cuculidae, Aves): Aspectos eto-ecológicos (Masters thesis). Univ Brasilia, Brasilia.
- Mumme RL, Koenig WD e Pitelka FA, 1983. Reproductive competition in the communal acorn woodpecker: sisters destroy each other's eggs. *Nature* 306:583-584.
- Osorio-Beristain M e Drummond H, 2001. Male boobies expel eggs when paternity is in doubt. *Behavioral Ecology* 12:16-21.
- Palombit RA, Cheney DL, Fischer J, Johnson S, Rendall D, Seyfarth RM e Silk JB, 2000. Male infanticide and defense of infants in chacma baboons. In: van Schaik CP e Janson CH (eds) *Infanticide by Males*. Cambridge Univ Press, Cambridge, pp 123-152.
- Quinn JS e Startek-Foote JM, 2000. Smooth-billed ani (*Crotophaga ani*). In: Poole A e Gill F (eds) *The Birds of North America*, No 539. The Birds of North America, Inc, Philadelphia, PA.
- Quinn JS, Macedo RH e White BN, 1994. Genetic relatedness of communally breeding guira cuckoos. *Animal Behaviour* 47:515-529.
- Reeve HK, 1991. The social biology of *Polistes*. In: Ross K e Matthews R (eds) *The Social Biology of Wasps*. Cornell Univ Press, Ithaca, New York, pp 99-148
- Reeve HK, 1998 Game theory, reproductive skew, and nepotism. In: Dugatkin L e Reeve HK (eds) *Game Theory and Animal Behavior*. Oxford Univ Press, Oxford, pp 118-145.

- Reeve HK e Ratnieks FLW, 1993. Queen-queen conflicts in polygynous societies: Mutual tolerance and reproductive skew. In: Keller L (ed) Queen number and sociality in insects. Oxford Univ Press, Oxford, pp 45-85
- Robertson RJ e Stutchbury BJ, 1988. Experimental evidence for sexually selected infanticide in tree swallows. *Animal Behaviour* 36:749-753.
- Stacey PB e Edwards JrTC, 1983. Possible cases of infanticide by immigrant females in a group-breeding bird. *Auk* 100:731-733.
- Stephens ML, 1982. Mate takeover and possible infanticide by a female northern jacana (*Jacana spinosa*). *Animal Behaviour* 30:1253-1254.
- Turillazz S e Cervo R, 1994. Oophagy and infanticide in colonies of social wasps. In: Parmigiani S e von Saal FS (eds) *Infanticide and Parental Care*. Harwood Acad Publ, Chur, pp 213-236
- van Schaik CP e Janson CH (eds) (2000). *Infanticide by Males*. Cambridge Univ Press, Cambridge.
- Vehrencamp SL, 1977. Relative fecundity and parental effort in communally nesting anis, *Crotophaga sulcirostris*. *Science* 197:403-405.
- Vehrencamp SL, 1983. A model for the evolution of despotic versus egalitarian societies. *Animal Behaviour* 31:667-682.
- Veiga JP, 1990. Infanticide by male and female house sparrows. *Animal Behaviour* 39:496-502.
- Veiga JP, 1993. Prospective infanticide and ovulation retardation in free-living house sparrows. *Animal Behaviour* 45:43-46.

Tabela 1: Parâmetros usados no modelo do Valor de Cooperação-Infanticídio.

Parâmetro	Definição
F	Aptidão inclusive em um dado ninho
A	Adulto focal para o qual a função VCI está sendo calculada
t_i	Ocasão da ninhada, t_0 =anterior, t_1 = presente momento e t_2 =próxima ninhada
r	Coefficiente de parentesco entre adulto focal e ninhego do ninho comunitário
M	Número de filhotes que sobrevivem até sair do ninho
E	Aptidão esperada em um dado ninho no próximo evento reprodutivo
T	Número de ninhadas anteriores sendo considerado na história de vida do indivíduo
f	Relação entre o número de adultos no grupo e o número de ninhegos
g	Número provável de adultos na próxima nidificação, baseado no número de adultos na ninhada do presente momento
N	Número de adultos em um dado grupo
s	Probabilidade do ninhego sobreviver até a sua saída do ninho
S	Probabilidade do adulto sobreviver entre as ninhadas sucessivas

Tabela 2: Cálculo do p_i para todos os grupos de anu branco, iniciando com seis membros adultos, de setembro a outubro (início da estação reprodutiva) de seis estações reprodutivas, no período de 1987 a 1997, em Brasília, Brasil.

Número de grupos encontrados com seis membros (G_i)	Número de adultos na re-nidificação (n_i)	p_i
0	1	0
0	2	0
1	3	0,125
0	4	0
1	5	0,125
3	6	0,375
0	7	0
1	8	0,125
0	9	0
0	10	0
1	11	0,125
1	12	0,125

Total: 8 grupos com seis membros re-nidificaram com o tamanho de grupo mostrado na coluna dois

Tabela 3: Valores de aptidão utilizados na simulação, onde as condições sociais dos indivíduos foram variadas dentro do grupo e os valores VCI resultantes, onde $T=5$, tamanho do grupo=6 e tamanho da ninhada=6 (para todas as ninhadas passadas e futuras).

Condição social	Valores de aptidão (F) em:					Valores de VCI em:			
	t_{-4} to t_{-2}	t_{-1}	t_0	t_1	t_2	t_{-1}	t_0	t_1	t_2
Ascensão	3,0	3,0	5,0	5,5	6,0	0	2,0	1,72	1,32
Declínio	3,0	3,0	1,0	0,5	0	0	-2,0	-1,72	-1,32
Baixo>Alto > Baixo	0,5	4,0	0,5	0,5	0,5	3,5	-1,36	-1,24	-0,90
Alto > Baixo > Alto	4,0	0,5	4,0	4,0	4,0	-3,5	1,36	1,24	0,90

Tabela 4: Valores de aptidão da simulação e VCI resultantes para indivíduos de status social alto, baixo e intermediário, variando o tamanho das ninhadas esperadas em nidificações consecutivas, onde $T=4$, e onde o tamanho da ninhada do presente momento=5.

Condição Social	Valores de aptidão em:	Valores de VCI em t_1 em ninhadas esperadas de:						
	t_4 a t_1	2	3	4	5	6	7	8
Status alto	3,0	1,8	1,2	0,6	0	-0,6	-1,2	-1,8
Status baixo	0,5	0,3	0,2	0,1	0	-0,1	-0,2	-0,3
Status intermediário	1,5	0,9	0,6	0,3	0	-0,3	-0,6	-0,9

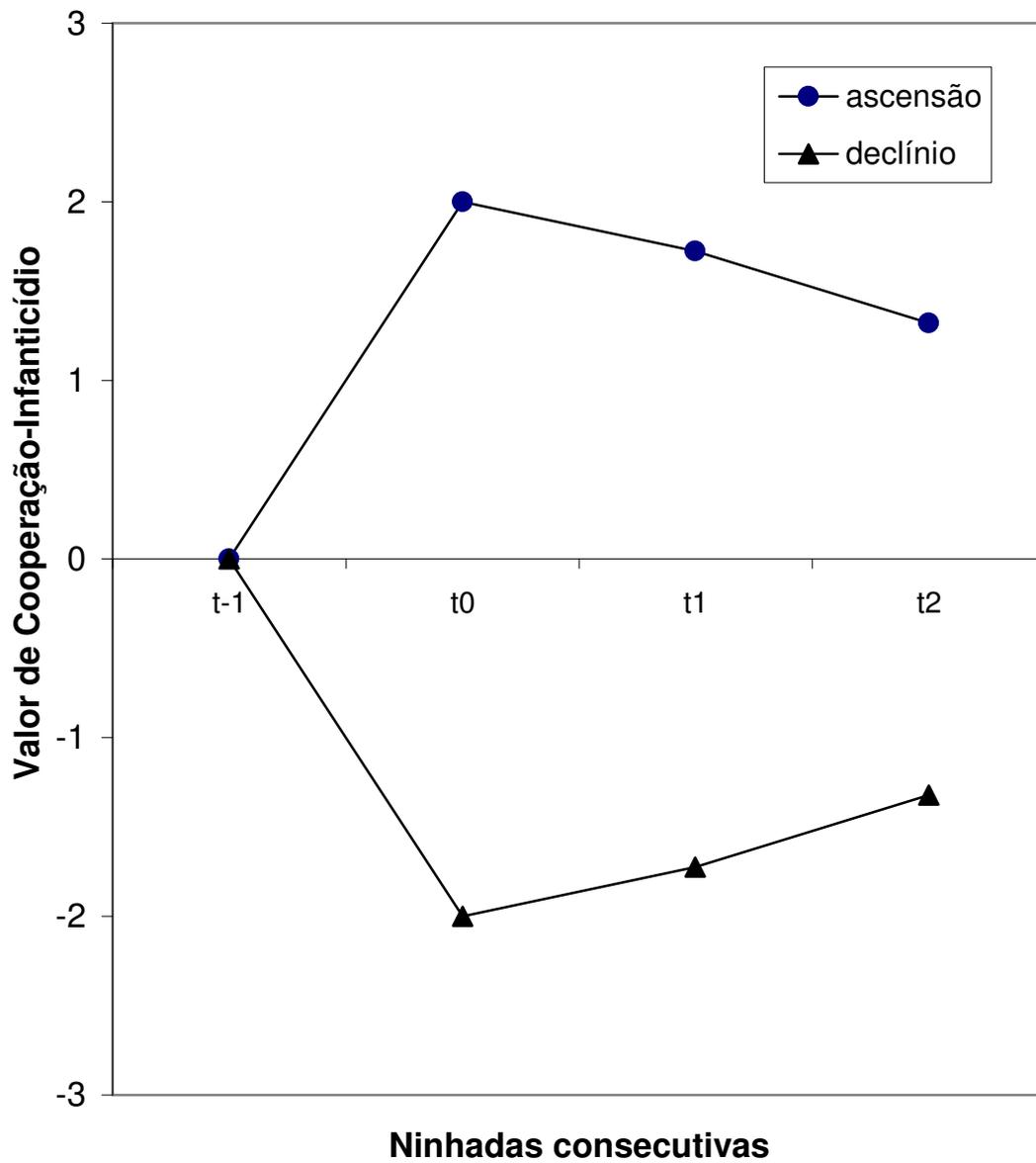


Figura 1: Magnitude do valor de Cooperação-Infanticídio (cooperação vs não-cooperação) esperado, em função de uma ascensão ou declínio social durante quatro nidificações sucessivas, de acordo com os valores de aptidão da tabela 3.

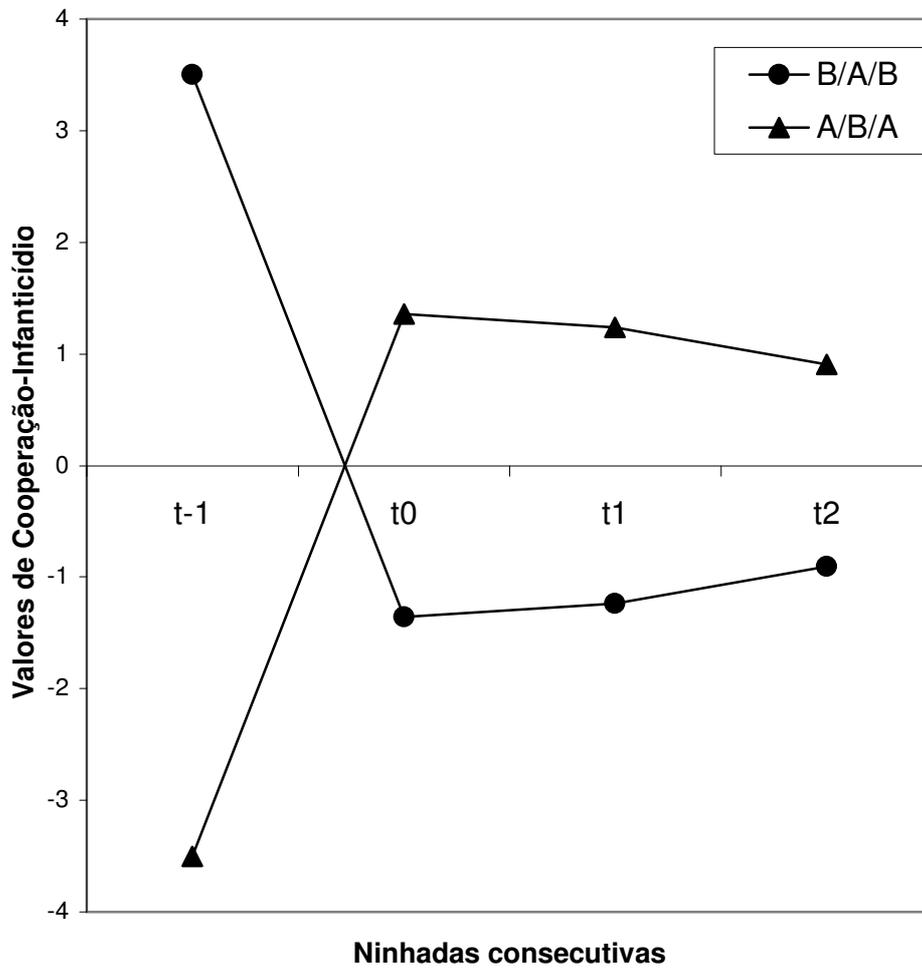


Figura 2: Magnitude do valor de Cooperação-Infanticídio (cooperação vs não-cooperação) esperado, em função de uma mudança efêmera repentina no status social durante quatro nidificações sucessivas, de acordo com os valores de aptidão da tabela 3.

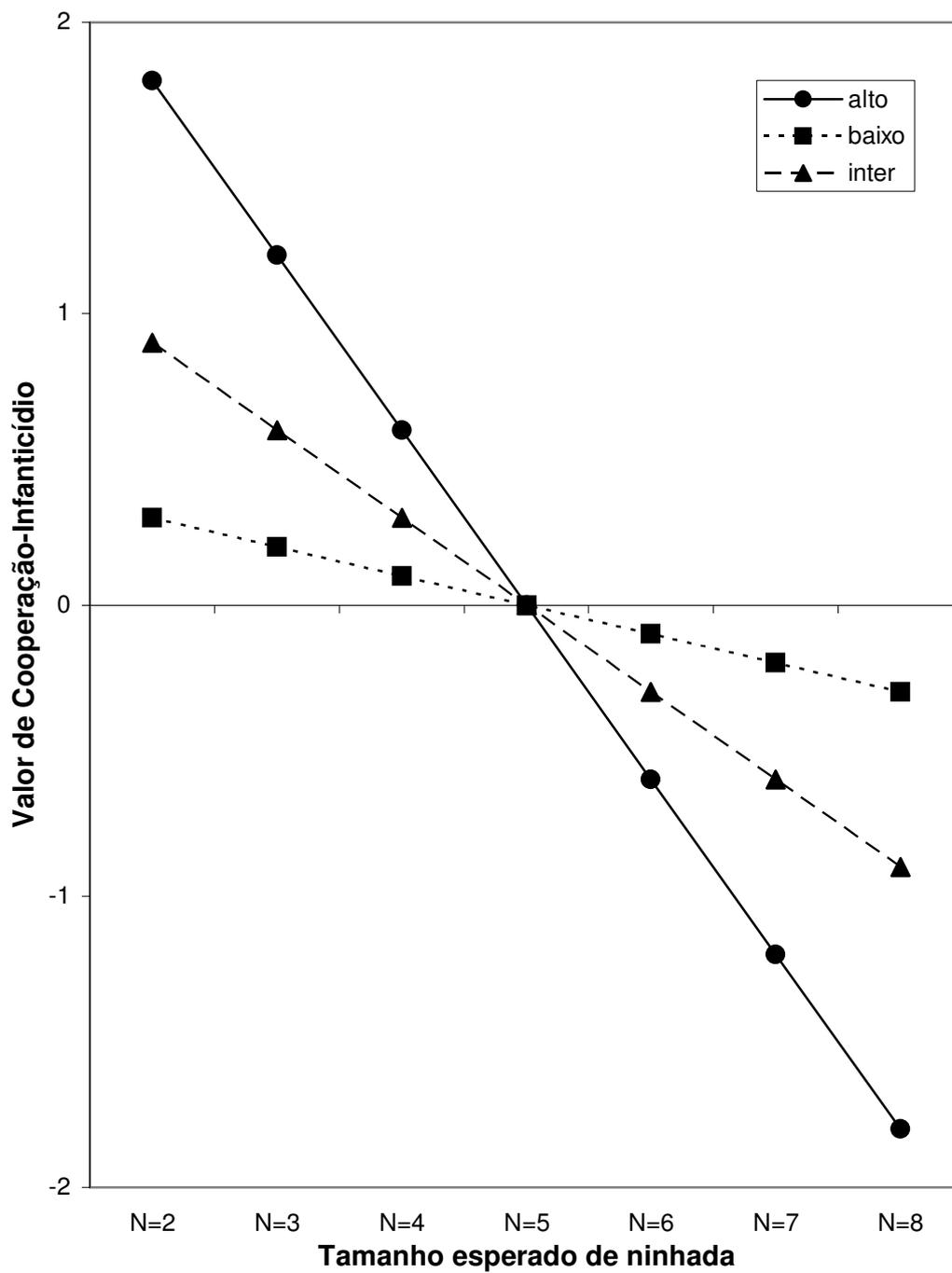


Figura 3: Magnitude do valor de Cooperação-Infanticídio (cooperação vs não-cooperação) esperado em função de mudanças esperadas no tamanho do grupo (e com isso, da ninhada) para indivíduos de status social alto, intermediário e baixo.

Apêndice

Neste apêndice é demonstrado como parte da equação VCI pode ser calculada, usando dados de campo do anu branco. A relação entre o número de adultos em um grupo e o número de ovos que eclodem, $f(g(t_I, N_I))$, é uma correlação significativa (Macedo 1992). Esta é utilizada para determinar o número provável de ninhegos que um indivíduo pode esperar na próxima tentativa de nidificação. Para calcular o número provável de adultos, usa-se:

$$g(t, N) = \sum_{i=1}^k p_i n_i,$$

onde p_i representa que o grupo será do tamanho n_i na ocasião t da estação reprodutiva. Para cada N e t existe uma série de p_i que:

$$\sum_{i=1}^k p_i = 1 \text{ e } 0 \leq p_i \leq 1 \text{ para todos os } i.$$

Isto define a função de probabilidade.

Para exemplificar, a seguir está o cálculo da função acima em situações diferentes, utilizando-se dados que foram obtidos para seis estações reprodutivas entre 1987 e 1997. A ocasião em que a nidificação ocorre, que coincide com o início da estação chuvosa, pode ser classificada arbitrariamente da seguinte maneira: (1) início da estação, julho a novembro e (2) fim da estação, dezembro a abril. Com o fim da estação chuvosa, geralmente no fim de março, poucos ninhos são encontrados. Para cada evento reprodutivo do grupo, ocorrendo em um dos períodos descritos acima, pode-se determinar um número provável de adultos na próxima nidificação, usando a função de probabilidade desenvolvida com dados de eventos reprodutivos passados. Por exemplo, podemos calcular esta função de probabilidade para um tamanho de grupo inicial de seis indivíduos, onde o tamanho do grupo da nidificação

subseqüente é conhecido (veja tabela 2). Para $t =$ início da estação e $N=6$ indivíduos, $g(t, N)$ pode ser avaliado como:

$$g(\text{início de estação}, 6) = \sum_{i=1}^{12} p_i n_i.$$

Cada p_i ($1 \leq i \leq 12$) é calculado usando os valores da tabela 2 como

$$p_i = \frac{G_i}{\sum_{i=1}^{12} G_i}.$$

Por exemplo:

$$p_3 = \frac{G_3}{\sum_{i=1}^{12} G_i} = \frac{1}{8} = 0.125.$$

Então:

$$g(\text{início de estação}, 6) = (3 \times 0.125) + (5 \times 0.125) + (6 \times 0.375) + (8 \times 0.125) + (11 \times 0.125) + (12 \times 0.125)$$

$$g(\text{início de estação}, 6) = \sum_{i=1}^{12} p_i n_i = 7.13$$

onde os termos iguais a zero foram eliminados. Em outras palavras, para grupos no começo da estação reprodutiva, que começam a sua primeira tentativa de nidificação com seis indivíduos, a expectativa é de que na nidificação subseqüente, o tamanho médio do grupo será de 7,13 adultos. Usando os valores conhecidos de correlação para diferentes tamanhos de grupo, um

número correspondente de ninhegos pode ser calculado. Esta função de probabilidade pode ser usada, então, para todos os grupos que renidificaram, onde o tamanho do grupo é conhecido.

Capítulo 2 - Os comportamentos de sentinela e de vigilância em grupo não influenciam o forrageamento social no anu branco

Abstract: Sentinel behaviour and group vigilance does not influence social foraging in the guira cuckoo. Ecological constraints, such as habitat saturation, have been used to explain the evolution of communal breeding in several birds. In the communally breeding anis (Cuculiformes, Crotophaginae) more than two females typically use the same nest for reproduction. In Guira Cuckoos (*Guira guira*) habitat saturation does not occur and group living could be associated with better predator detection due to sentinel behavior. We evaluated how social and ecological factors may affect home range in the Guira Cuckoo. Using all group sizes we found that individuals in groups exhibited a significantly higher proportion of foraging in the absence of a sentinel than in the presence of a sentinel. Also, foraging in the absence of a sentinel did not affect the amount of vigilance shown by birds foraging on the ground. The presence of a sentinel did not affect group size, since there was not a significant difference between the number of individuals of foraging in the presence and absence of a sentinel. When a sentinel was present, the occurrence of larger groups (≥ 6 birds) occurred more often than smaller groups (<6 birds). Additionally, we detected no association between group and home range sizes. Thus, sociality in the Guira Cuckoo does not appear to be associated with better predator detection or optimization of foraging in the presence of a sentinel for the population studied.

Resumo: A reprodução comunitária caracteriza-se pela presença de mais de uma fêmea utilizando o mesmo ninho, como no caso das espécies de anus (Cuculiformes, Crotophaginae). Pressões ecológicas, como saturação do ambiente, são utilizadas como explicação para a evolução de reprodução comunitária. No caso de *Guira guira* não ocorre saturação do ambiente e sua socialidade pode resultar de uma melhor detecção de predadores, devido ao comportamento de sentinela. Neste estudo, foi avaliado como os fatores sociais e ecológicos podem afetar a área de vida de *G. guira*. Os anus-brancos tiveram uma proporção significativamente maior de forrageamento na ausência do que na presença de sentinela. O forrageamento na ausência de sentinela não afetou a vigilância das aves forrageando no chão, pois houve uma proporção significativamente maior de ocasiões sem vigília do que com vigília. A presença de sentinela não afetou o número de indivíduos forrageando, pois não houve uma diferença significativa no número de indivíduos forrageando na presença e ausência de sentinela. No entanto, quando havia a presença de sentinela, a ocorrência de grupos com mais de seis indivíduos foi maior que a de grupos com menos que seis indivíduos. Também não houve uma relação entre o tamanho do grupo e o tamanho da área de vida. A socialidade do *G. guira* não parece resultar de uma melhor detecção de predadores ou ao comportamento de sentinela, para a população estudada.

Introdução

Os possíveis benefícios de viver e reproduzir em grupo incluem uma melhoria no forrageamento (Elgar 1989), melhor detecção de predadores (Pulliam 1973), defesa em grupo (Wilson 2002) e cuidado com a prole (Brown 1978), levando a um aumento na sobrevivência dos membros do grupo (Alexander 1874). Além disso, em ambientes abertos como cerrados e savanas, devido ao baixo grau de proteção que a vegetação oferece, as espécies tendem a

forragear em grupo, usando o efeito de vigilância e diluição (Beauchamp 2003; Elgar 1989; Hamilton 1971; Lima 1995; Martella *et al.* 1995; Pulliam 1973).

Em espécies sociais que se reproduzem cooperativamente, territórios de melhor qualidade podem afetar positivamente a reprodução dos indivíduos (Brooker e Rowley 1995; Brown 1987; Ekman *et al.* 2004; Emlen 1991). Além do mais, grupos maiores geralmente ocupam os melhores territórios ou são capazes de expandir suas fronteiras, por serem competitivamente mais fortes do que os grupos menores (Brown 1987; Emlen 1991). Portanto, mesmo com as desvantagens do aumento da competição intragrupo devido a um tamanho de grupo maior, os benefícios resultantes serão maiores do que os custos. O comportamento de sentinela também pode ser um fator importante na vivência em grupo e pode evoluir sem a necessidade de seleção de parentesco ou altruísmo recíproco, uma vez que na maioria dos casos, os sentinelas são os primeiros a detectarem os predadores, e pelo menos contra predadores terrestres, os sentinelas estarão mais seguros (Bednekoff 1997). Outro ponto importante sobre o comportamento de sentinela é que este opera como um sistema coordenado com pouca sobreposição entre os diferentes turnos (Bednekoff 1997), como já foi descrito em *Aphelocoma coerulescens* (Mcgowan e Woolfenden 1989), *Turdoides caudatus* (Wright *et al.* 2001a, b), e *T. striatus* (Gaston 1977). Logo, alguns dos benefícios de vida em grupo podem estar relacionados a um menor custo na detecção de predadores, que geralmente fornece um alto valor adaptativo para os indivíduos (Elgar 1989; Treves 2000), mesmo havendo uma redução no sucesso reprodutivo, pois estes seriam compensados por altas taxas de sobrevivência (Alexander 1974).

A saturação do ambiente também tem uma importante função na evolução de reprodução cooperativa (Koenig e Pitelka 1981). De acordo com este modelo, que foi desenvolvido para espécies comunitárias de reprodução singular, aves jovens, capazes de se reproduzir, ficam no território natal por causa da pouca disponibilidade de sítios apropriados

para nidificação. Ambientes saturados foram encontrados para *Crotophaga sulcirostris* (Koford *et al.* 1986) e para *Melanerpes formicivorus* (Stacey 1979), onde ambas as espécies são comunitárias e de reprodução plural.

O anu branco é uma espécie sexualmente monomórfica, que apresenta reprodução comunitária e ocorre do Norte do Brasil até a Argentina, geralmente habitando cerrados, campos e pastos (Sick 1997). Estas aves forrageiam no chão à procura de insetos e pequenos vertebrados, e possuem um repertório rico de vocalização associado a uma variedade de comportamentos sociais, incluindo vocalizações de alarme (Fandiño-Mariño 1989; Martins e Donatelli 2001; Souza 1995). Até sete fêmeas podem usar um mesmo ninho com grupos de até treze indivíduos que não são necessariamente aparentados (Cariello *et al.* 2002; Macedo 1991, 1992; Quinn *et al.* 1994). Os grupos são territoriais e as posturas comunitárias podem ter de quatro a mais de vinte ovos. Machos e fêmeas contribuem para incubação e alimentação dos filhotes, no entanto, existem conflitos reprodutivos expressados através de comportamentos como a ejeção de ovos e infanticídio; também não há uma hierarquia definitiva entre as fêmeas (Macedo 1992, 1994; Macedo *et al.* 2001, Macedo *et al.* 2004).

A socialidade no anu branco não está relacionada a recursos limitantes, como sítios de nidificação, pois o habitat não se encontra saturado durante a estação reprodutiva (Macedo e Bianchi 1997). O forrageamento em grupo no anu branco é muito importante porque pode aumentar potencialmente a eficácia da captura de presas, um fator muito importante durante a estação seca quando a disponibilidade de presas diminui (Melo e Macedo 1997). Além disso, a presença de sentinelas durante o forrageamento dos grupos também já foi relatada (Fandiño-Mariño 1989; Martins e Donatelli 2001), e este comportamento pode fornecer uma melhor proteção contra predadores.

O objetivo deste estudo foi de determinar se a vida em grupo (que ocorre nesta espécie, com altos custos reprodutivos) pode ser explicada por benefícios como o

comportamento de sentinela e a vantagem competitiva de grupos maiores. Foi avaliado, então, como podem os fatores ecológicos e sociais afetar a área de vida e o forrageamento social no anu branco. O comportamento de forrageamento individual e social foram monitorados para testar as seguintes hipóteses: (1) grupos maiores possuem áreas de vida maiores ou de melhor qualidade; (2) o forrageamento está associado à presença de sentinelas; (3) a presença de sentinelas está associada a um número maior de indivíduos forrageando; e (4) quando o forrageamento ocorre na ausência de um sentinela, os indivíduos no chão estão mais vigilantes.

Material e Métodos

O trabalho de campo foi conduzido no Parque Sarah Kubischek, da cidade de Brasília (15°47'S, 47°54'O) e no campus da Universidade de Brasília (UnB; 15°45'S, 47°52'O). Ambos os locais possuem áreas de gramado extenso com arbustos, árvores (incluindo o pinheiro do Paraná, *Araucaria angustifolia*) e touceiras de bambus. Os anu brancos freqüentemente constroem seus ninhos nestes últimos tipos de vegetação (Macedo 1992).

Cinco grupos foram monitorados (tabela 1), de novembro de 2002 a junho de 2003, por um total de 113,25 horas. As observações ocorreram de 06:00 às 14:00 horas, e foram conduzidas com binóculos de 10 x 50 a uma distância de 10 a 20 metros dos grupos. Quatro grupos ocorreram no campus universitário e um no parque da cidade. Indivíduos, que forrageavam e dormiam juntos e que não demonstravam agressões intragrupo, foram considerados como um grupo. Contagens sucessivas foram feitas durante as observações, pois os grupos se dividiam em subunidades durante o dia. Todos os grupos foram seguidos durante uma tarde inteira, para que se acostumassem com os observadores, antes que as observações começassem. A presença dos observadores aparentemente não afetou o

comportamento das aves, uma vez que estas não produziram nenhuma vocalização de alarme referente à presença dos observadores.

O Grupo 1 (campus da UnB) foi o único com aves anilhadas, sendo as observações, então, conduzidas de uma maneira diferente. Neste grupo, três indivíduos foram anilhados com anilhas coloridas e de alumínio (licença do CEMAVE #689). Iniciaram-se as observações após uma semana de captura, na tentativa de minimizar o impacto sobre o comportamento das aves. A posição geográfica foi marcada com um GPS a cada 20 minutos (variação do erro de 5 a 20 metros) para determinar corretamente a área de vida (White e Garrot 1990; Wiklander *et al.* 2001). As observações começaram no início da manhã, antes do primeiro deslocamento do grupo a partir da árvore utilizada pelos anhos brancos como dormitório. Quando a posição era marcada com o GPS, um indivíduo focal era selecionado entre os indivíduos marcados (até que os três fossem observados). Durante cada período de 20 minutos foi anotado o comportamento do indivíduo, que podia ser: forrageando, status de sentinela, vigilante no chão, empoleirado na árvore utilizada como dormitório e empoleirado próximo do ninho. Forrageamento foi definido como sendo a atividade na qual um indivíduo procurava por presas (cabeça baixa) ou quando tinha uma presa em seu bico. O comportamento de sentinela era quando um indivíduo estava empoleirado e escaneando os arredores, e acompanhando os deslocamentos do grupo, enquanto os membros restantes forrageavam no chão (Fandiño-Mariño 1989; Martins e Donatelli 2001; Wright *et al.* 2001a). O indivíduo estava vigilante no chão quando parava de forragear e mantinha sua cabeça no nível horizontal (cabeça para cima). A amostragem focal era seguida por uma amostragem varredura do grupo (explicado abaixo para os outros grupos).

Os grupos 2, 3, 4 e 5 foram observados de uma maneira diferente, pois os indivíduos não estavam marcados. O observador executava uma varredura do grupo como um todo (“scan”), a cada cinco minutos, para anotar o número de indivíduos presentes no grupo (que

pode se subdividir durante o dia) e suas atividades comportamentais. Os comportamentos observados estão relacionados ao grupo como um todo, e incluíram: (1) forrageando na presença de um sentinela, onde pelo menos um indivíduo estava empoleirado em uma posição proeminente, acima do nível do chão, por pelo menos 1 minuto (veja a definição acima); (2) forrageando na ausência de um sentinela; (3) número de cabeças para cima (indivíduos vigilantes) versus cabeças para baixo (indivíduos não-vigilantes) dos indivíduos forrageando no chão (como definido acima). A cada 20 minutos a localização do grupo era marcada com um GPS.

O número de presas capturadas por indivíduo, em um intervalo de cinco minutos foi quantificado para os grupos 2 a 5. Essas observações foram conduzidas para o primeiro ato de forrageamento da manhã, e novamente as 10:00 h, e era iniciado após a captura de um item alimentar (não sendo, assim, contabilizado nas análises o primeiro item alimentar). Indivíduos focais foram escolhidos aleatoriamente entre os indivíduos não marcados até que todos os membros do grupo (ou quase todos) fossem observados, tentando-se evitar durante as observações a amostragem seguida de um mesmo indivíduo. Isto foi feito por um dos observadores que sempre acompanhava os indivíduos já observados. Sempre que possível as presas eram identificadas. O número médio de presas capturadas, por minuto, foi calculado e usado como uma indicação da qualidade da área de vida.

Análises Estatísticas

Os pontos mais externos das áreas utilizadas pelos grupos foram ligados, formando o polígono mínimo convexo (PMC). A área foi calculada usando 100% e 95% PMC (neste caso usando apenas 95% dos pontos que formam o menor polígono) para cada grupo (Powell 2000; White e Garrot 1990) e também foi utilizado o procedimento de kernel adaptativo do polígono de 95% usando o programa CALHOME (U.S Forest Service Pacific Southwest Research

Station and California Department of Fish and Game). O PMC de 95% foi utilizado para analisar a possível correlação entre o tamanho do grupo e a área de vida, por duas razões, primeiro, porque ao plotar os pontos para os grupos do campus universitário estes mostraram pouca sobreposição (Fig. 1); e segundo, o PMC de 100% geralmente superestima a área de vida, porque a análise usa pontos que podem ser considerados como outliers, e assim acaba incorporando áreas que raramente são utilizadas (Harris *et al.* 1990) e, de acordo com Powell (2000), o método adaptativo de kernel também superestima o tamanho da área em aproximadamente 25%. Também, não foi identificado qualquer tipo de restrição aos deslocamentos dos anis brancos causados por características da paisagem. Um teste de correlação de Pearson foi utilizado para determinar se o tamanho do grupo estava correlacionado com o tamanho da área de vida.

Os dados referentes à captura de presas foram transformados usando a função logarítmica antes de conduzir as análises paramétricas. O teste de Mann-Whitney foi usado para analisar se havia alguma diferença no número médio de indivíduos forrageando na presença e ausência de sentinela. Para esta análise, foram utilizados os dados que tinham apenas um indivíduo de sentinela ou nenhum, pois assim o número de indivíduos forrageando não se tornava muito reduzido. Se utilizados na análise, por exemplo, forrageamentos que ocorreram na presença de dois ou três sentinelas, o número de indivíduos forrageando é reduzido em dois e três, respectivamente. Foi utilizado o teste qui-quadrado para verificar se a ocorrência de forrageamento na presença de sentinela era mais freqüente que o forrageamento na ausência de sentinela, o que seria esperado se o comportamento de sentinela fosse um importante benefício do forrageamento social do anis branco. Também se utilizou o qui-quadrado para testar se as aves no chão exibiam, com maior freqüência, o comportamento de vigilância quando na ausência de um sentinela. Foi considerado como significativo o valor de

$P < 0,05$, e os desvios padrões são mostrados com todos os valores de média. Todos os testes estatísticos foram feitos no SYSTAT 9.0

Resultados

Os anus brancos obtiveram uma média de $0,85 \pm 0,16$ presas por minuto, consistindo principalmente de Lepidoptera e Orthoptera. Homoptera (Cicadidae), pequenos lagartos (duas observações, sendo que uma delas foi um *Tropidurus* sp.), cobras (uma observação sem identificação) e pequenas aves (três observações, *Sporophila caerulescens*) também foram capturados. Os indivíduos forrageavam principalmente no chão, mas também foram observados capturando presas em galhos e troncos de árvores, e até perseguindo e capturando presas no ar (*S. caerulescens* e Cicadidae).

O tempo total de observação para o grupo 1 foi de 13,25 horas. Os indivíduos gastaram a maioria do tempo forrageando (53%), com o comportamento de sentinela sendo a segunda atividade mais comum (23%). No dormitório foram gastos 14% de seu tempo, 6% no ninho, e 4% estando vigilantes no chão. Durante os três dias de observação, houve um aumento no tempo (de 4 a 90 minutos) que as aves gastaram agrupadas no dormitório. Este aumento aparentemente está relacionado com as condições climáticas, já que o dia em que as aves ficaram no dormitório por mais tempo, estava nublado com temperatura relativamente mais baixa.

O mapeamento dos quatro grupos no campus universitário mostra pouca sobreposição nas áreas de vida, indicando quase que uma ocupação exclusiva de certas áreas por cada grupo (Fig. 1). Houve um encontro agonístico com vocalizações e perseguições entre dois indivíduos do Grupo 2 e quatro indivíduos do Grupo 3, nas fronteiras de suas áreas de vida, durando aproximadamente cinco minutos, após o que o conflito terminou e os grupos foram em direções opostas.

A primeira hipótese é que grupos maiores estariam associados com territórios maiores ou de melhor qualidade. Quatro dos grupos tinham 10 membros ou mais, e o menor grupo tinha seis membros (Tabela 1). Embora o menor grupo realmente possuísse a menor área de vida, não foi encontrada uma correlação entre o tamanho dos grupos e o de suas áreas de vida (usando 95% PMC; Pearson $r = 0,50$, $df = 1$, $P = 0,40$). O Grupo 3 teve a maior área de vida, mas o número de indivíduos presentes no grupo não foi o maior. Embora o número médio de presas capturadas por minuto tenha sido significativamente diferente entre os grupos (ANOVA $f_{3, 69} = 3,289$, $P = 0,026$), também não foi encontrado que grupos maiores ocuparam áreas de qualidade melhor (Fig. 2). A diferença encontrada foi que o Grupo 3 (com 10 membros), foi significativamente distinto (ANOVA/Tukey, $P = 0,0013$) do Grupo 4 (com 12 membros), e teve o maior número de presas capturadas por minuto (Fig. 2). Considerando, ainda, que o Grupo 3 era o único com a presença de um subadulto, que geralmente capturava poucas presas, esperava-se que tivesse a menor média de captura. Já os Grupos 2 (com seis membros), 3 (com 10 membros) e 5 (o maior com 13 membros) não foram significativamente diferentes.

Quando todos os grupos são analisados em conjunto, os dados rejeitam a hipótese de associação entre a presença de sentinela e forrageamento. Foi encontrada uma frequência significativamente maior de forrageamento (número de amostras de varredura) na ausência de sentinela (ausência de sentinela: 475; presença de sentinela: 332; $X^2_1 = 25,340$, $P < 0,001$). Quando os grupos são analisados separadamente, os grupos 1 e 3 não tiveram diferenças significativas na frequência de forrageamento na presença ou ausência de sentinela, ao contrário dos grupos restantes, que mostraram padrões divergentes (Tabela 2). Os Grupos 2 e 5 tiveram frequências maiores de forrageamento na ausência de um sentinela. O Grupo 4, no entanto, foi o único que teve uma frequência maior de forrageamento na presença de um sentinela. Isto pode ser atribuído ao fato de que em dois dias de observações havia apenas dois

indivíduos presentes. A frequência de forrageamento com a presença de um sentinela pode, então, ter aumentado, porque o grupo era muito pequeno para depender de vigilância apenas em nível do chão.

Como os grupos geralmente se dividem em subunidades durante o dia, também foi conduzida uma análise levando em consideração o número de indivíduos forrageando, que estavam realmente presentes durante as observações. Era esperado que, quando um sentinela estivesse presente, mais indivíduos do grupo estariam forrageando ativamente. Subunidades, de seis ou mais indivíduos, tiveram uma maior frequência de forrageamento na presença de um sentinela, quando comparados a grupos menores (< seis: 139; ≥ seis: 193; $X^2_1 = 8,783$; $P < 0,01$). Utilizou-se a subunidade de seis indivíduos para esta análise pois o número forrageando na presença de um sentinela foi de $6,021 \pm 0,308$.

O número de indivíduos forrageando foi menor na presença de um sentinela do que quando na ausência (Mann-Whitney $U = 13075$, $P = 0,0041$). Mas quando o teste de Mann-Whitney foi re-analisado, subtraindo um indivíduo de cada observação de forrageamento na ausência de um sentinela, não houve nenhuma diferença significativa (Mann-Whitney $U = 4479$, $P = 0,776$). Verificou-se, então, que a diferença encontrada antes foi porque os grupos que forrageavam na presença de um sentinela tinham um indivíduo a menos (já que um deles tinha que ser o sentinela), e não devido a circunstâncias ecológicas.

Na ausência de um sentinela, foi esperado que mais indivíduos estariam vigilantes no chão. No entanto, o que foi encontrado é que, na ausência de sentinela, a frequência de não-vigilantes forrageando no chão foi maior que indivíduos vigilantes (vigilantes: 113; não-vigilantes: 360; $X^2_1 = 128,983$, $P = 0,001$). O tamanho da subunidade não influenciou esta análise. Não houve uma diferença significativa entre a ocorrência de vigilância em subunidades com menos de seis indivíduos, quando comparadas a subunidades de mais de seis indivíduos (<seis: 51; ≥ 62; $X^2_1 = 1,071$, $P = 0,301$).

Discussão

Duas conclusões podem ser tiradas deste estudo. Primeira: não há uma correlação entre o tamanho do grupo e o tamanho da área de vida, ou qualidade desta (medida através da média do número de presas capturadas por indivíduo). A medida da qualidade da área de vida parece não ser influenciada pela capacidade individual de captura, uma vez que só houve diferença entre duas médias (Grupos 3 e 4). Além disso, o Grupo 3, com a maior média, foi o único que tinha um subadulto presente no grupo. A área de vida deste grupo provavelmente era de uma qualidade melhor, por duas razões, primeira por ter um subadulto no grupo, ou seja, reproduziu com sucesso; e segunda, o subadulto, capturando poucas presas (0,2 presas por minuto) reduziu a média de capturas do grupo como um todo. No entanto, os adultos deste grupo poderiam estar aumentando o seu forrageamento, uma vez que estes ajudam a alimentar o subadulto. O menor grupo (Grupo 2 com seis indivíduos) teve a menor área de vida, enquanto que os outros grupos ocuparam aproximadamente 30% a mais de área. A falta de correlação pode ser devida à uniformidade do tamanho dos grupos, sendo que para os quatro maiores grupos a variação foi somente de 10 a 13 membros. Será necessária uma amostra maior, com maior variação no número de indivíduos presentes nos grupos, para verificar esta falta de associação entre o tamanho do grupo e as características da área de vida.

A média da área de vida da população estudada foi de $56,95 \pm 10,84$ ha, que é maior do que 45.4 ha encontrada para um grupo de 15 indivíduos de uma população urbana de anu branco em Ribeirão Preto, SP (Souza 1995). No entanto, este estudo analisou a área de vida de apenas um grupo, não havendo a possibilidade de investigar se para esta população o tamanho do grupo pode estar associado com a área de vida.

A segunda conclusão é que a existência de sentinela durante o forrageamento, para o anu branco, pode não ser um fator importante para a evolução de socialidade nessa espécie. Neste estudo, a presença de sentinela não estava essencialmente ligada à ocorrência de grupos

fornecendo. O resultado foi contrário ao encontrado por Martins e Donatelli (2001), que sempre observaram a presença de um sentinela quando os anas brancos forrageavam em sua área de estudo, sendo que estes autores utilizaram a mesma definição de comportamento de sentinela que a utilizada neste trabalho. Uma possível explicação é que o sítio estudado por eles consistia de uma vegetação de cerrado e provavelmente possuía uma cobertura vegetal mais densa quando comparado com a população urbana deste estudo. Loflin (1983) relatou que quando o anu preto (*C. ani*) forrageava em áreas de vegetação densa, sempre havia a ocorrência de um sentinela, mas quando forrageava em áreas abertas, nem sempre isso ocorria. A detecção de possíveis predadores pode ser mais fácil em áreas abertas, e sentinelas presentes nessas circunstâncias seriam supérfluas.

Coerente com a idéia acima, não foi encontrada uma associação entre a presença de sentinela e um número proporcionalmente maior de indivíduos forrageando, já que a diferença significativa entre o número de indivíduos forrageando na ausência e presença de sentinela foi de apenas um indivíduo (ou seja, o que estava efetuando o comportamento de sentinela). Logo, a diferença do número de indivíduos forrageando nos dois cenários comportamentais não foi devida a circunstâncias ecológicas.

Os indivíduos do grupo também não exibiram uma vigilância maior na ausência de sentinela (ou quando os grupos eram menores: até seis indivíduos) o que é consistente com a idéia de que a detecção de predadores em áreas abertas seja mais simples (Metcalf 1984). Embora os grupos deste estudo ocorram em áreas urbanas, foram observadas vocalizações de alarmes (nem sempre vindas dos sentinelas) quando predadores potenciais se aproximavam do grupo: gatos domésticos, cachorros, pessoas, e algumas espécies de ave de rapina (*Polyborus plancus*, *Milvago chimachima*, *Falco sparverius* e *Elanus leucurus*). No entanto, não se sabe qual a pressão de predação sobre adultos, e caso esta não seja intensa, não haveria uma

seleção muito forte para o comportamento de sentinela, o que também poderia explicar os resultados encontrados..

Quando os grupos forrageavam na presença de um sentinela, grupos com seis ou mais indivíduos ocorreram com maior frequência do que grupos menores. Possivelmente, indivíduos pertencentes a grupos maiores possam agir como sentinelas com um menor custo, pois o período de seu turno como sentinela pode ser menor, sem reduzir o tempo total do grupo com um sentinela (Elgar 1989; Treves 2000; Wright *et al.* 2001b).

Ao estudar vigilância em aves, é muito importante levar em consideração a anatomia do olho. A acuidade visual e a área cega podem variar entre as espécies de aves que forrageiam no chão. Espécies com área cega pequena podem escanear seus arredores ao mesmo tempo em que estão forrageando, mesmo com as suas cabeças voltadas para o chão. (Fernández-Juricic *et al.* 2004). Por exemplo, o campo visual de avestruzes permite que visualizem, simultaneamente, o horizonte e o chão (Martin e Katzir 1995). Outro estudo mostrou que a espécie de pato *Ana clypeata* possui um campo visual maior que a espécie congênica *A. penelope*, e com isso gasta menos tempo com vigília (Guillemain *et al.* 2002). Além das particularidades da anatomia do olho, o ambiente é também um fator importante. Quando a visão periférica de *Junco hyemalis* foi experimentalmente obstruída por barreiras, os indivíduos aumentaram o seu tempo de varredura visual, sugerindo que algum aspecto de detecção coletiva, nesta espécie, ocorre via a vigilância periférica que os indivíduos possuem do ambiente e de outros membros do bando (Bednekoff e Lima 2005). Em outro estudo com a mesma espécie, Lima e Bednekoff (1999) demonstraram que indivíduos não vigilantes (que estavam com suas cabeças voltadas para baixo) conseguem detectar um ataque de um falcão, e que a detecção ocorria antes, quando o falcão não estava camuflado contra o fundo. Seria interessante investigar se grupos de anu branco que ocorrem em uma vegetação mais densa,

onde a detecção de predadores é mais difícil, teriam uma maior frequência de forrageamento na presença de um sentinela.

Mesmo não havendo, neste estudo, a informação sobre o campo e acuidade visual em anu branco, e se estes fatores explicariam os resultados encontrados, os dados não corroboram a idéia de que um aumento na detecção de predadores pode ser uma das principais vantagens associadas à vida em grupo para a espécie. A agregação de indivíduos não está necessariamente relacionada a uma melhor detecção de predadores, ou até mesmo com o efeito de diluição ou redução no tempo de vigília (Elgar 1989). Outros fatores também podem levar à agregação de indivíduos. Por exemplo, o tipo de alimento assim como a sua densidade, pode ser um importante fator a ser considerado. Alimentos mais crípticos geralmente precisam de mais tempo para serem encontrados, o que pode resultar na redução do tempo de vigília. Os itens alimentares do anu branco não são muito conspícuos e a maioria deles são muito pequenos, podendo significar um maior tempo de procura e menos tempo para investir em vigília (média de 0.85 presas por minuto). O forrageamento feito em grupo pelo anu branco pode ajudar a revelar onde as presas se encontram pois, durante a procura, os indivíduos acabam assustando-as (mostrando suas posições) e outros membros do grupo podem visualizá-las mais rapidamente e capturá-las (Fandiño-Mariño 1989; obs. pess.). Burger e Gochfeld (2001) encontraram, para o anu preto (*C. ani*, espécie comunitária da mesma subfamília do anu branco) uma média de captura de 9.58 ± 0.56 borboletas a cada 15 minutos de observação (uma média de 0.64 borboletas por minuto), o que é muito parecida com a média deste estudo.

Outra possível explicação para a vida em grupo do anu branco pode estar associada à sua pouca tolerância a temperaturas baixas. Os indivíduos neste estudo aumentaram o tempo em que ficavam agregados nas árvores utilizadas como dormitório, quando as temperaturas estavam baixas. Davis (1940) relatou que “O anu branco sofre com o frio... e os nativos

relatam que após uma noite fria ou geada, indivíduos podem ser encontrados mortos embaixo da árvore utilizada para dormir na noite anterior”. Portanto, temperaturas baixas, especialmente à noite, podem ser um fator importante que leve à agregação, e, possivelmente à socialidade.

Finalmente, é importante ressaltar que através de análises de DNA mitocondrial foi demonstrado que *Crotophaginae* é um grupo monofilético com uma única origem para reprodução cooperativa (Hughes 2003). Na verdade, esta é a única subfamília onde todas as espécies são comunitárias e utilizam o mesmo ninho (Brown 1987). Desta forma, a espécie pode ter desenvolvido seu comportamento social em um cenário ecológico diferente do que ocorre atualmente, no qual teriam ocorridos uma forte pressão de predação e/ou ambientes ecologicamente mais restritos e saturados, o que poderia explicar porque os comportamentos de sentinela e de vigilância parecem ter sido de pouca importância para a população estudada.

Referências Bibliográficas

- Alexander RD, 1974. The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology & Systematics* 5:325-383.
- Beauchamp G, 2003. Groups-size effects on vigilance: a search for mechanisms. *Behavioral Processes* 63:111-121.
- Bednekoff PA, 1997. Mutualism among safe, selfish sentinel: A dynamic game. *American Naturalist* 150:373-392.
- Bednekoff PA e Lima SL, 2005. Testing for peripheral vigilance: do birds value what they see when not overly vigilant? *Animal Behaviour* 69:1165-1171.
- Brooker M e Rowley I, 1995. The significance of territory size and quality in the mating strategy of the splendid fairy-wren. *The Journal of Animal Ecology* 64:614-627.
- Brown JL, 1987. *Helping and Communal Breeding in Birds*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Burger J e Gochfeld M, 2001. Smooth-billed ani (*Crotophaga ani*) predation on butterflies in Mato Grosso, Brazil: risk decreases with increased group size. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 49:482-492.
- CALHOME Version 1.0 1994.
- Cariello MO, Schwabl HG, Lee RW e Macedo RHF, 2002. Individual female clutch identification through yolk protein electrophoresis in the communally breeding guira cuckoo. *Molecular Ecology* 11:2417-2424.
- Davis DE, 1940. Social nesting habitats of *Guira guira*. *Auk* 57:472-484.
- Ekman J, Dickinson JL, Hatchwell BK e Griesser M, 2004. Delayed Dispersal. In: Koenig W e Dickinson J (eds) *Ecology and evolution of cooperative breeding in birds*. Cambridge university press, Cambridge, pp 35-47.
- Elgar MA, 1989. Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biological Reviews* 64:13-33.
- Emlen ST, 1991. Cooperation and Conflict. In: Krebs JR e Davies NB (eds) *Behavioral Ecology: An evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications, London, pp 297-337.

- Fandiño-Mariño JH, 1989. A comunicação sonora do Anu-branco - Avaliações eco-etológicas e evolutivas. Campinas: Editora da UNICAMP.
- Fernández-Juricic E, Erichsen JT, Kacelnik A, 2004. Visual perception and social foraging in birds. *Trends in Ecology & Evolution* 19:25-31.
- Gaston AJ, 1977. Social behavior within groups of jungle babblers (*Turdoides striatus*). *Animal Behaviour* 25:828-848.
- Guillemain M, Martin GR e Fritz H, 2002. Feeding methods, visual field and vigilance in dabbling ducks (Anatidae). *Functional Ecology* 16:522-529.
- Hamilton WD, 1971. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology* 31:295-311.
- Harris S, Cresswell WJ, Forde PG, Trehella WJ, Woollard T e Wray S, 1990. Home-range analysis using radio-tracking data – a review of problems and techniques particularly as applied to mammals. *Mammal Review* 20:97-123.
- Hughes JM, 2003. Phylogeny of cooperatively breeding cuckoos (Cuculidae, Crotophaginae) based on mitochondrial gene sequence. *Naturewissenschaften* 90:231-233.
- Koenig WD e Pitelka FA, 1981. Ecological factors and kin selection in the evolution of cooperative breeding in birds. In: Alexander RD e Tinkle DW (eds) *Natural selection and social behavior: Recent research and new theory*. Chiron press, New York, pp 261-280.
- Koford RR, Bowen BS e Vehrencamp SL, 1986. Habitat saturation in groove-billed anis (*Crotophaga sulcirostris*). *American Naturalist* 127:317-337.
- Lima SL, 1995. Collective detection of predatory attack by social foragers: fraught with ambiguity? *Animal Behaviour* 50:1097-1108.
- Lima SL e Bednekoff PA, 1999. Back to the basics of antipredatory vigilance: can nonvigilant animal detect an attack? *Animal Behaviour* 58:537-543.
- Loflin RK, 1983. Communal behaviors of the smooth-billed ani (*Crotophaga ani*) (PhD). Miami: University of Miami.
- Macedo RH, 1991. Communal breeding and social organization of the Guira Cuckoo (*Guira guira*) in Central Brazil. (PhD). Norman: University of Oklahoma.

- Macedo RH, 1992. Reproductive patterns and social organization of the communal Guira Cuckoo (*Guira guira*) in central Brazil. *Auk* 109:786-799.
- Macedo RH, 1994. Inequities in parental effort and costs of communal breeding in the Guira Cuckoo. *Ornitologia Neotropical* 5:79-90.
- Macedo RH e Bianchi CA, 1997. Communal breeding in tropical Guira Cuckos (*Guira guira*): Sociality in the absence of a saturated habitat. *Journal of Avian Biology* 3:207-215.
- Macedo RH, Cariello M e Muniz L, 2001. Context and frequency of infanticide in communally breeding guira cuckoos. *Condor* 103:170-175.
- Macedo RHF, Cariello MO, Graves J e Schwabl H, 2004. Reproductive partitioning in communally breeding guira cuckoos, *Guira guira*. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 55:213-222.
- Martella MB, Renison D e Navarro JL, 1995. Vigilance in the greater Rhea; effects of vegetation height and group. *Journal of Field Ornithology* 66:215-220.
- Martin GR e Katzir G, 1995. Visual fields in ostriches. *Nature* 374:19-20.
- Martins FdeC e Donatelli RJ, 2001. Estratégia alimentar de *Guira guira* (Cuculidae, Crotophaginae) na região centro-oeste do Estado de São Paulo. *Ararajuba* 9:89-94.
- Mcgowan KJ e Woolfenden GE, 1989. A sentinel system in the Florida scrub jay. *Animal Behaviour* 37:1000-1006.
- Melo C e Macedo RHF, 1997. Mortalidade em ninhadas de *Guira guira* (Cuculidae): competição por recursos? *Ararajuba* 5:45-52.
- Metcalf NB, 1984. The effects of habitat on the vigilance of shorebirds: is visibility important? *Animal Behaviour* 32:981-985.
- Powell RA, 2000. Animal home ranges and territories and home range estimators. In: Boitani L e Fuller TK (eds) *Research techniques in animal ecology: controversies and consequences*. Columbia University Press, New York, pp 65-110.
- Pulliam HR, 1973. On the advantage of flocking. *Journal of Theoretical Biology* 28:419-422.
- Quinn JS, Macedo R e White BN, 1994. Genetic relatedness of communally breeding Guira Cuckoos. *Animal Behaviour* 47:515-529.

- Sick H, 1997. Ornitologia Brasileira, 2 ed. Rio de Janeiro: Nova Fronteira.
- Souza FL, 1995. A study of group structure and home range size of *Crotophaga ani* and *Guira guira* in São Paulo, Brasil (Cuculiformes: Cuculidae). *Ararajuba* 3:72-74.
- Stacey PB, 1979. Habitat saturation and communal breeding in the acorn woodpecker. *Animal Behaviour* 27:1153-1166.
- Systat 9 Statistics. 1999. SPSS Inc.
- Treves A, 2000. Theory and method in studies of vigilance and aggregation. *Animal Behaviour* 60:711-722.
- White GC e Garrott RA, 1990. Analysis of wildlife radio-tracking data. San Diego, California, USA: Academic Press.
- Wiktander U, Olsson O e Nilsson SG, 2001. Seasonal variation in home-range size, and habitat area requirement of the lesser spotted woodpecker (*Dendrocopos minor*) in Southern Sweden. *Biological Conservation* 100:387-395.
- Wilson EO, 2002. Sociobiology: The new synthesis. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- Wright J, Berg E, De Kort SR, Khazin V e Maklakov AA, 2001a. Cooperative sentinel behavior in the Arabian babbler. *Animal Behaviour* 62:973-979.
- Wright J, E. B, De Kort SR, Khazin V e Maklakov AA, 2001b. Safe selfish sentinels in a cooperative bird. *Journal of Animal Ecology* 70:1070-1079.

Tabela 1: Área de vida e tamanhos dos cinco grupos de anu branco (*Guira guira*) usando três análises diferentes, polígono mínimo convexo (PMC) para 100% e 95% e Kernel adaptativo de 95% dos pontos de GPS.

Grupos (n° de pontos)	Tamanho do Grupo	Tempo de observação	Localização	Área de vida (ha)		
				100% MCP	95%MCP	95% Adaptive Kernel
1 (46)	12	13,25 horas	UnB	59,27	52,23	78,04
2 (46)	6	25 horas	UnB	50,28	43,55	68,92
3 (54)	10	25 horas	UnB	189,30	71,00	134,50
4 (48)	12	25 horas	UnB	81,09	53,41	69,74
5 (74)	13	25 horas	City Park	83,37	64,56	104,30
Média ± DP	10,6 ± 2,79			92,66 ± 55,84	56,95 ± 10,84	91,10 ± 28,18

Tabela 2: Teste qui-quadrado para os cinco grupos, individualmente e todos juntos, para a frequência de observação de forrageamento na presença versus ausência de sentinela.

Grupo	X^2_1	Probabilidade	Presença de sentinela	Ausência de sentinela
1	1,246	0,264	28	37
2	9,000	0,003	54	90
3	0,706	0,401	96	108
4	5,227	0,022	89	61
5	53,262	<0,010	65	179
Todos	25,340	<0,001	332	475

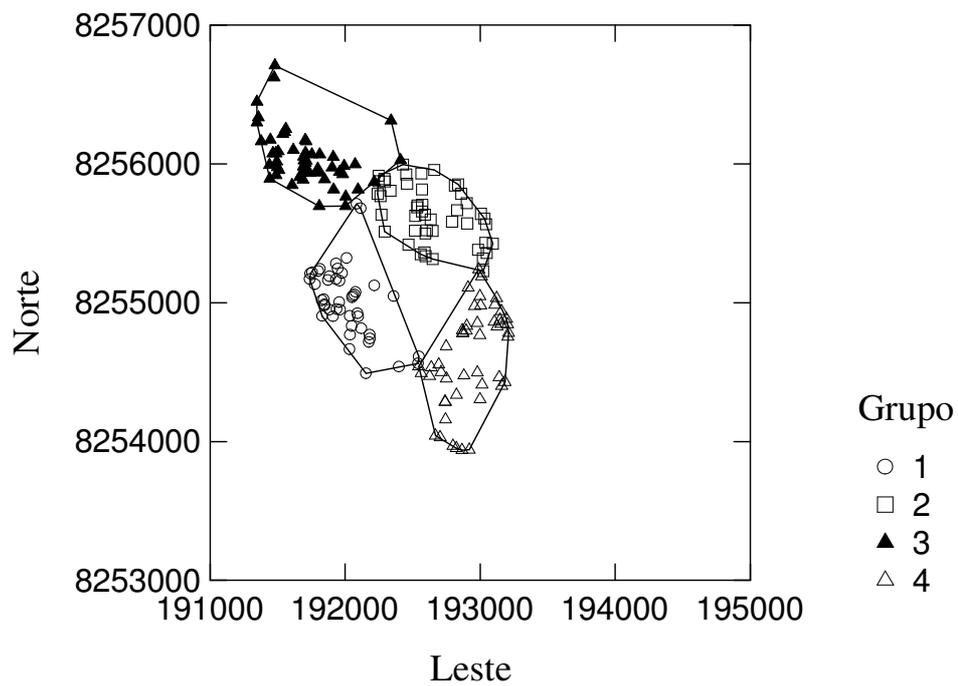


Figura 1: Área de vida usando 95% dos pontos de GPS para formar o polígono mínimo possível (PMC), para os quatro grupos de anu branco pertencentes ao campus universitário da UnB. Coordenadas no sistema UTM.

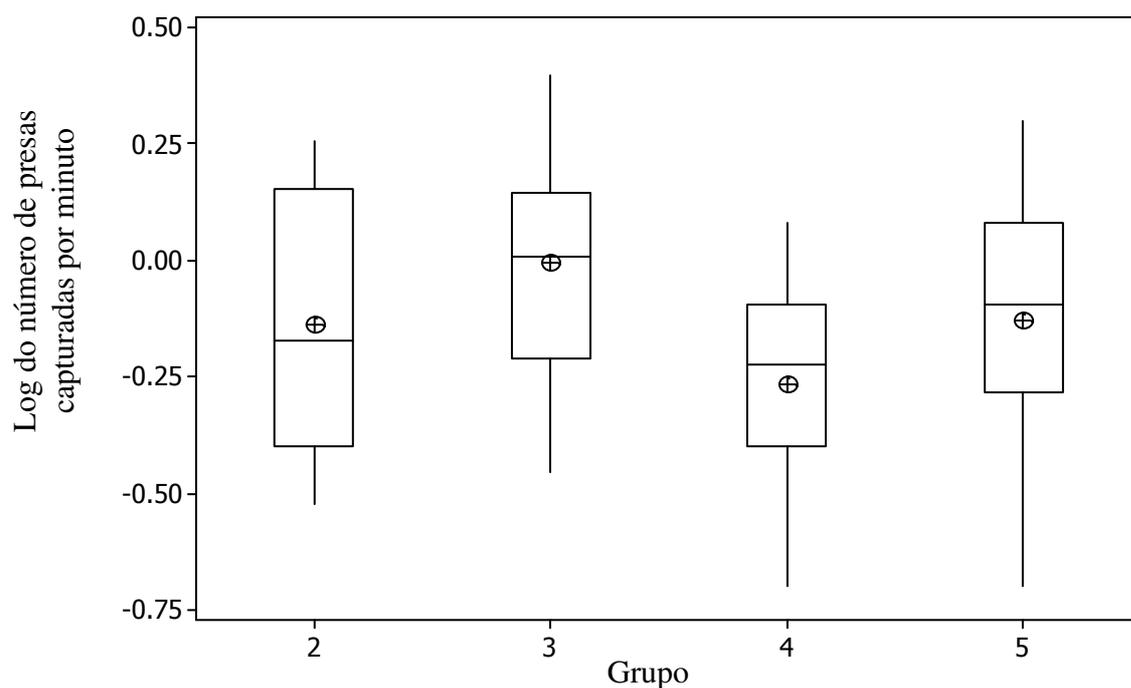


Figura 2: Box plot do número de presas capturadas por minuto para os Gupos 2 a 5. A linha horizontal dentro das caixas representa a mediana. A borda de cima da caixa delimita o terceiro quartil e a borda de baixo o primeiro quartil (aproximadamente 50% da distribuição dos dados). As linhas verticais demonstram a distribuição total dos dados enquanto que o símbolo dentro das caixas representa a média.