

ÉRICA FEITOSA OLIVEIRA

**AVES TROPICAIS: RELACIONANDO SISTEMA DE ACASALAMENTO E
INVESTIMENTO PARENTAL**

Brasília
2012

AVES TROPICAIS: RELACIONANDO SISTEMA DE ACASALAMENTO E INVESTIMENTO PARENTAL

Érica Feitosa Oliveira¹, Raphael Igor Dias²

RESUMO

As aves apresentam uma ampla variedade de sistemas de acasalamento, que estão estreitamente relacionados ao nível de investimento parental oferecido. Atividades como incubação e alimentação dos ninhegos demandam tempo e energia dos genitores, que enfrentam um *trade-off* entre permanecer cuidando da prole ou abandonar os filhotes para investir em reproduções futuras. Existem poucos estudos realizados com espécies tropicais, os dados disponíveis na literatura apontam que nas espécies cujo período de incubação é longo os genitores tendem a compartilhar essa atividade e apresentam baixos níveis de paternidade extra-par (PEP). Em relação à alimentação dos ninhegos nas espécies que apresentaram PEP não houve diferença significativa na taxa de alimentação oferecida por machos e fêmeas, provavelmente pela incapacidade de ambos em diferenciar os filhotes aparentados. O grau de dimorfismo é tido com um dos fatores que podem sinalizar diferenças nos níveis de investimento parental entre os reprodutores, porém nas espécies estudadas não houve relação entre a divisão assimétrica das atividades parentais e o grau de dimorfismo.

Palavras-Chave: Paternidade extra-par. Incubação. Taxa de alimentação. Dimorfismo.

TROPICAL BIRDS: RELATING MATING SYSTEM AND PARENTAL INVESTMENT

ABSTRACT

Avian presents a wide variety of breeding systems, which are highly affected by the level of parental investment. Activities such as incubation and feeding of nestlings require time and energy of the parents, making them to face a trade-off between taking care of offspring or desert the chicks to invest in future reproduction. There are few studies on tropical species, the available data in the literature indicate that for the species whose incubation period is long parents tend to share this activity and also presents low levels of extra-pair paternity (EPP). Regarding the feeding of nestlings in species with high EPP levels, there were no significant difference in the rate of food delivered by males and females, probably due to the inability to recognize chicks relatedness. The degree of sexual dimorphism is considered as one of the factors that may signal differences in parental investment between sexes, but for the species studied there was no relationship between the asymmetric division of parental activities and the degree of dimorphism.

Key-Words: Extra-pair paternity. Incubation. Feed rate. Dimorphism.

¹ Formanda em Ciências Biológicas do Centro Universitário de Brasília.

² Professor do curso de Ciências Biológicas do Centro Universitário de Brasília.

Introdução

As aves apresentam uma grande diversidade em termos de sistemas de acasalamento e de estratégias reprodutivas alternativas (GILL, 2007). Entre populações de uma mesma espécie, o sistema de acasalamento adotado pode variar no tempo e espaço, fato este relacionado a diferentes histórias de vida e variáveis ecológicas (EMLEN; ORING, 1977; JOHNSON; BURLEY, 1998). Embora a maioria das espécies de aves seja classificada como socialmente monogâmica, sistemas poligínicos, poliândricos e poliginândricos também são observados (JOHNSON; BURLEY, 1998). Associados a esses sistemas podem existir ainda estratégias reprodutivas alternativas, como cópulas extra-par e parasitismo de ninho (ARNOLD; OWENS, 2002; NEUDORF, 2004; STUTCHBURY; NEUDORF, 1998).

O nível de investimento parental é um fator que apresenta uma ampla variação e está intrinsecamente relacionado aos diferentes sistemas de acasalamento, sendo quase impossível dissociá-los (SZÉKELY et al., 2000; WINK; DYRCZ, 1999). A função principal do investimento parental é o prolongamento da sobrevivência da prole atual até a sua reprodução, o que conseqüentemente aumentaria o valor adaptativo dos genitores. Porém, essas atividades são custosas do ponto de vista energético e podem diminuir a capacidade de investimento dos genitores em futuros descendentes (TRIVERS, 1972).

Nesse sentido, a possibilidade do surgimento de um *trade-off* entre permanecer cuidando da prole atual ou abandonar o parceiro e os filhotes para investir em reproduções futuras, é eminente (HARRISON et al., 2009; KOKKO; JENNIONS, 2008). Alguns fatores podem afetar essa escolha como, por exemplo, o tamanho e a qualidade da prole, parentesco genético entre a prole e os genitores, manutenção dos pares e a oportunidade de acasalar com um parceiro diferente (SZÉKELY et al., 2000). O modo de desenvolvimento dos filhotes também pode influenciar, uma vez que nas espécies altriciais os genitores cooperam mais para criar seus filhotes, enquanto que em espécies precociais existe uma tendência maior de abandono por parte de um dos genitores (OLSON et al., 2008).

O nível de investimento nos filhotes difere enormemente entre as espécies, enquanto em algumas o investimento é compartilhado entre ambos os genitores, em

outras, o cuidado é provido por apenas um dos sexos. Em alguns casos especiais, como nos reprodutores cooperativos, o cuidado com a prole pode ser exercido por outros indivíduos, além dos próprios genitores (COCKBURN, 2006). Algumas espécies, por outro lado, não apresentam cuidado parental. São exemplos, os megapodes, que usam calor geotermal ou decomposição de matéria orgânica como forma de manter a temperatura durante a incubação dos ovos, assim como, os parasitas de ninho, que depositam seus ovos nos ninhos de hospedeiros que realizarão todo o cuidado parental (GONZALEZ-VOYER; KOLM, 2010; JONES, 1988).

As relações intrassexuais, relacionadas à reprodução nas diferentes espécies, possuem como um de seus componentes básicos a competição, isso porque cada indivíduo busca maximizar seu próprio sucesso reprodutivo empregando variadas estratégias comportamentais para conseguir acesso ao sexo oposto (EMLEN; ORING, 1977). Quando avaliamos a intensidade de seleção sexual em relação aos diferentes sistemas de acasalamento, esperamos que a mesma seja menor em sistemas monogâmicos, já que nesse sistema a maioria dos indivíduos possui um único parceiro, ao contrário, em sistemas nos quais uma minoria dos indivíduos acasala com a maioria dos parceiros disponíveis, a seleção sexual tende a ser mais forte, como são os casos dos sistemas poligínicos e poliândricos (WHITTINGHAM; DUNN, 2004).

Uma das formas de se avaliar a intensidade da seleção sexual em uma espécie é através do nível de dimorfismo sexual (LANDE, 1980), além disso, sabe-se que o sistema de acasalamento é um dos fatores que pode favorecer a evolução de diferenças morfológicas, cromáticas e estruturais nas espécies (DUNN et al., 2001; OWENS; HARTLEY, 1998). Por exemplo, em sistemas promíscuos a competição por arenas de *display* pode favorecer o dimorfismo sexual no tamanho corporal e o alto grau de especificidade na seleção exercida por fêmeas pode favorecer a evolução de ornamentos e colorações na plumagem (KIRKPATRICK; RYAN, 1991; PAYNE, 1984). Adicionalmente, em sistemas poligínicos, os machos geralmente são maiores do que as fêmeas, o que facilitaria o controle das mesmas (JOHNSON; BURLEY, 1998). Já em sistemas monogâmicos, acredita-se que o dimorfismo sexual em algumas espécies poderia estar relacionado aos papéis exercidos no cuidado parental, selecionando os machos com pequeno tamanho corporal, o que aumentaria a capacidade de capturar presas ágeis, e fêmeas grandes, para melhor suportar o jejum (GUERRA;

DRUMMOND, 1995). Outra explicação pode estar associada à ocorrência de estratégias reprodutivas alternativas, como a cópula extra-par (WEBSTER et al., 2007). Por fim, em alguns sistemas poliândricos é observada a reversão sexual, onde as fêmeas são maiores e mais agressivas do que os machos, presumivelmente devido à competição intrasexual por parceiros e territórios (MCDONALD, 2004).

A maioria das teorias e estudos empíricos sobre as aves são baseados em dados obtidos de espécies de zonas temperadas, apesar de 80% das espécies de Passeriformes residirem nos trópicos e muitos outros grupos de aves serem endêmicos dessa região (STUTCHBURY; MORTON, 2008). Devido às diferentes condições ecológicas entre ambientes tropicais e temperados torna-se difícil fazer generalizações entre as espécies dos dois ambientes (MACEDO; KARUBIAN, 2008; MEDEIROS; ALVES, 2010), já que as teorias fundamentadas no estudo de espécies de zona temperada não são inteiramente aplicáveis às espécies tropicais (STUTCHBURY; MORTON, 2001).

Existem poucos dados disponíveis sobre seleção sexual, investimento parental e sistemas de acasalamento em espécies tropicais, fato esse reportado por vários pesquisadores (MEDEIROS; ALVES, 2010; NEUDORF, 2004; STUTCHBURY et al., 1998), Wink e Dyrce (1999) analisaram estudos que utilizaram técnicas moleculares para investigar diferentes sistemas de acasalamento, como resultado, os autores encontraram artigos sobre 117 espécies, das quais, 87 pertenciam a América do Norte e Europa. Na revisão sobre espécies tropicais socialmente monogâmicas feita por Macedo e Karubian (2008) havia dados disponíveis apenas sobre 12 espécies. Em sua pesquisa sobre a prevalência dos modos de cuidado parental em aves, Cockburn (2006) encontrou poucos dados para a região neotropical, além disso, para Stutchbury e Morton (2008) um dos dificultadores no estudo de espécies tropicais seria o tamanho das amostras, já que os pesquisadores geralmente se deparam com pequenas ninhadas e alta taxa de predação dos ninhos.

Com o intuito de contribuir para o conhecimento sobre as aves tropicais, nesta revisão buscou-se reunir as publicações disponíveis sobre sistema de acasalamento e investimento parental. O objetivo principal é analisar a relação entre paternidade e a intensidade do cuidado oferecido pelos genitores, tendo como foco duas atividades tidas por alguns autores como restritivas à utilização de estratégias reprodutivas alternativas: incubação, pela alta demanda de tempo e mudanças fisiológicas que interferem no

comportamento sexual (KETTERSON; VAL NOLAN, JR., 1994; SCHWAGMEYER et al., 1999) e alimentação dos ninhegos, devido ao alto gasto energético envolvido (MOLLER; CUERVO, 2000). Também será analisada a influência do grau de dimorfismo sexual das espécies e o cuidado parental oferecido.

Metodologia

Os artigos utilizados nesta revisão foram obtidos na base de dados: *Web of knowledge*. Buscou-se por artigos publicados até abril de 2012, utilizando as seguintes palavras-chave: *parental care, genetic mating systems, tropical birds, breeding behavior, extra-pair paternity, breeding behavior and tropic* birds*. Somente foram incluídas espécies para as quais havia artigos publicados tanto sobre o sistema de acasalamento quanto sobre o cuidado parental. Os artigos deveriam atender a um dos seguintes critérios: determinação do sistema de acasalamento feita com base em técnicas moleculares para atribuição de paternidade e/ou quantificação individual, para machos e/ou fêmeas, de atividades relacionadas ao cuidado parental. As referências bibliográficas dos artigos selecionados também foram consultadas.

Os dados foram padronizados para que fosse possível efetuar as análises estatísticas. Os resultados obtidos para a taxa de alimentação dos ninhegos foram transformados em frequência por hora. Para avaliar a correlação entre dimorfismo sexual e investimento parental criou-se uma escala que varia de 0 a 5, na qual 0 corresponde a ausência de dimorfismo e 5 o grau mais elevado. De acordo com os dados disponíveis, as espécies foram divididas em três categorias: somente fêmeas incubam, somente machos incubam ou incubação compartilhada.

Utilizou-se o programa BioStat 5.0 para realizar as análises estatísticas, foram aplicados o teste não-paramétrico de *Mann-Whitney* e o coeficiente de correlação de *Spearman*. Todos os resultados estão apresentados na forma de média \pm erro padrão.

Resultados

De acordo com os critérios estabelecidos, foram encontrados artigos sobre oito espécies, dentre as quais, cinco apresentaram algum nível de paternidade extra-par

(PEP, Fig.1a). Quando analisado o investimento realizado em incubação nas espécies geneticamente monogâmicas, dados da literatura apontam, que essa tarefa é compartilhada em *Buteo galapagoensis* e *Sula sula*, já em *Loxioides bailleui* a incubação é realizada somente pela fêmea.

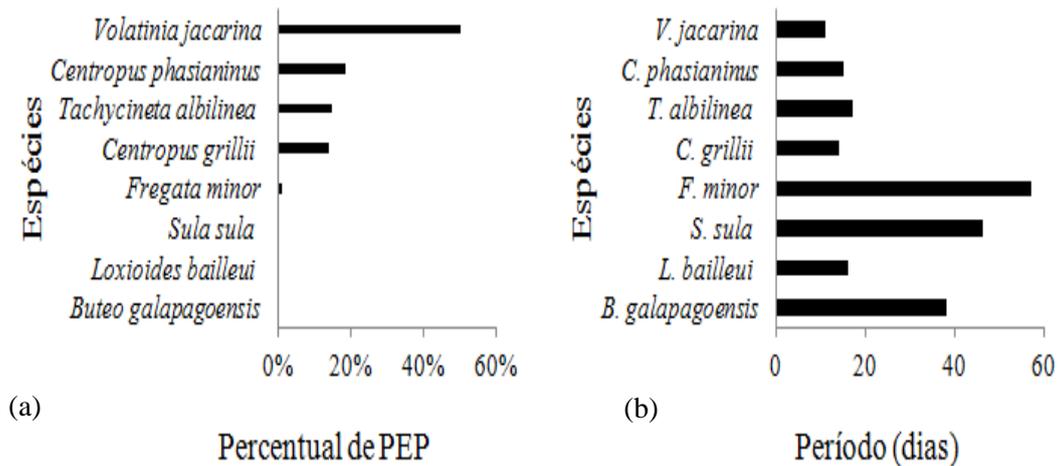


Figura 1 – Percentual de paternidade extra-par encontrada em espécies tropicais (a) e duração do período de incubação (b).

Dentre as espécies que apresentaram PEP somente em *Fregata minor* (1,10% de PEP) a incubação é compartilhada. No gênero *Centropus* a incubação é realizada unicamente pelo macho, já nas espécies *Tachycineta albilinea* e *Volatinia jacarina* somente a fêmea é responsável pela incubação. Nas espécies com maior período de incubação foi registrado o menor nível de PEP (Fig. 1).

Quando avaliada a possibilidade de investimento diferenciado entre os sexos dessas espécies, devido à ocorrência de PEP (Fig. 2), observou-se que não houve diferença significativa em relação à taxa de alimentação oferecida aos ninhos por machos e fêmeas ($U = 6.00$, $p = 0.2819$, $n = 4$). Como somente três espécies apresentaram monogamia genética não foi possível avaliar diferenças no investimento entre os sexos. A frequência média de alimentação oferecida aos filhotes por parte dos machos nas espécies estudadas foi de 3.95 ± 1.63 ($n = 7$) visitas por hora, enquanto que as fêmeas apresentaram uma frequência de 1.75 ± 1.28 ($n = 5$) visitas por hora.

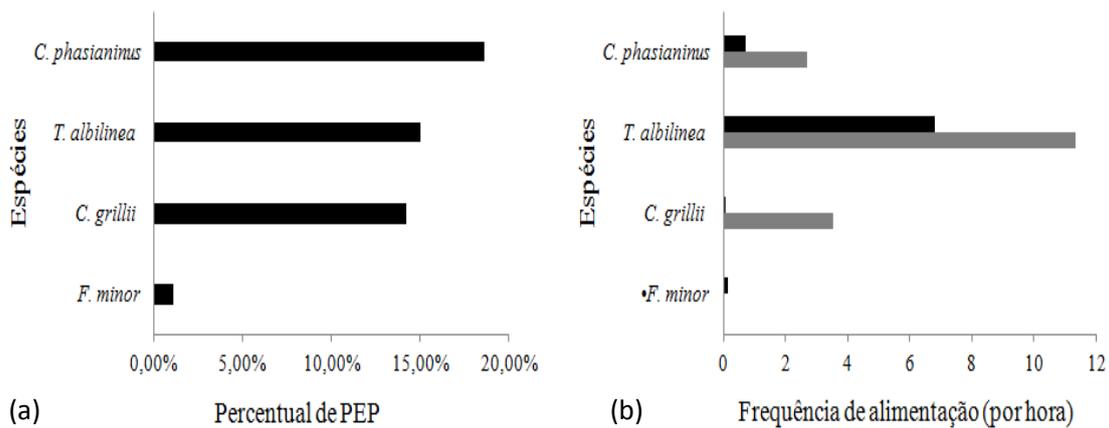


Figura 2- Percentual de PEP (a) e taxa de alimentação dos ninhegos por hora para machos (cinza) e fêmeas (preto) (b). •Durante 14 semanas.

Com relação à presença de dimorfismo sexual na espécie mais dimórfica, *Fregata minor*, a divisão do trabalho foi equilibrada durante a incubação e a fase inicial de desenvolvimento dos ninhegos, porém após catorze semanas os machos abandonam os filhotes. Já na espécie *Tachycineta albilinea*, que é monomórfica, houve grande assimetria na divisão das tarefas parentais, nessa espécie a incubação é realizada somente pelas fêmeas e o macho alimenta os filhotes com frequência superior. De forma geral não houve correlação entre o grau de dimorfismo e cuidado parental oferecido nas espécies monogâmicas ($r_s = 0.044$, $p = 0.934$, $n = 6$).

Discussão

É improvável que o envolvimento em atividades extrapar seja um fator restritivo a evolução do cuidado paternal, isso porque os machos geralmente dedicam uma pequena fração de seu tempo à procura de novas parceiras (MOLLER; CUERVO, 2000) e mesmo em espécies com altos índices de PEP o cuidado paternal pode ocorrer de forma significativa se os machos não forem capazes de avaliar a fidelidade das fêmeas (KOKKO, 1999). Porém, estudos que associam sistemas de acasalamento e cuidado parental demonstram que existe uma relação negativa entre a frequência de PEP e investimento paternal na prole (ARNOLD; OWENS, 2002; MOLLER, 2000). Uma vez que o sistema de acasalamento das aves tropicais é pouco estudado, é necessário cautela ao se fazer predições sobre a ocorrência e importância de PEP nesses sistemas,

principalmente quando se considera a grande variedade de habitats que ocorrem nos trópicos (MACEDO; KARUBIAN, 2008).

As estratégias de acasalamento e cuidado parental adotados são fortemente influenciados pela distribuição espacial e temporal de recursos (SZÉKELY et al., 2000). Frequentemente a disponibilidade de recursos alimentares é um fator limitante no sucesso reprodutivo, afetando tanto a sobrevivência dos genitores quanto da prole (MARTIN, 1987). Durante o período de incubação a abundância de alimento, no local de nidificação ou próximo a ele, irá afetar a quantidade de tempo que os genitores permanecem fora do ninho, deixando este exposto, caso a incubação seja realizada por um genitor apenas, já na fase de ninhegos afetará a taxa de alimentação e crescimento dos mesmos (WESTNEAT et al., 1990).

Para Magrath e Komdeur (2003) durante a incubação o *trade-off* entre cuidar da prole e procurar parceiros adicionais é mais evidente, uma vez que as aves permanecem confinadas ao ninho por períodos maiores, enquanto que para alimentar os filhotes elas devem se deslocar regularmente, o que permitiria uma maior interação com vizinhos férteis. Dessa forma, uma alta demanda energética para a realização da incubação poderia favorecer o surgimento do cuidado biparental, ao passo que, um custo energético suficientemente baixo permitiria que somente um genitor fosse capaz de incubar os ovos, emancipando seu parceiro para procurar novos companheiros (CRESSWELL et al., 2003).

Nesse contexto, é possível observar (Fig. 1) que nas espécies em que a incubação é uma atividade compartilhada pelos genitores (*B. galapagoensis* e *S. sula*), as mesmas não apresentam PEP, ou apresentam taxas extremamente baixas (*F. minor*, PEP 1,10% 1 entre 92 filhotes estudados), nestas espécies são registrados longos períodos de incubação. Em *S. sula* e *F. minor* o período que cada genitor permanece chocando o ovo também é longo, em *S. sula* geralmente 24 horas ininterruptas (VERNER, 1961), em *F. minor* cada indivíduo pode ficar em média cinco dias consecutivos incubando, enquanto o parceiro se alimenta para recuperar a perda de massa corpórea, que nos machos pode chegar a 2,54% por dia (DEARBORN, 1996).

Já em espécies nas quais somente um dos genitores é responsável pela incubação essa tarefa teve duração média de 15 dias. Um fator que pode facilitar esse comportamento é um rápido turno de incubação, por exemplo, em *C. phasianinus* o

macho permanece em média 37 minutos consecutivos incubando fazendo intervalos médios de 19 minutos, o que permitiria ao macho se alimentar, período em que os ovos permanecem descobertos (MAURER, 2008). Dentre essas espécies somente em *L. bailleui* não houve registro de PEP. Nesta espécie o macho alimenta a fêmea durante o período de incubação, tal comportamento é tido por alguns autores como uma forma de manter e reforçar os laços do par (SMITH, 1980; STEIN et al., 2009), além de compensar as limitações nutricionais impostas à fêmea nesse período, consequentemente interferindo no sucesso reprodutivo (GALVAN; SANZ, 2011).

Para Moller e Cuervo (2000) a alimentação dos filhotes realizada pelos machos teria evoluído em resposta a paternidade, estando negativamente relacionada à ocorrência de PEP. Essa afirmação baseia-se na presunção de que os machos conseguem diferenciar os filhotes extra-par de sua prole genética e respondem alimentando somente os filhotes aparentados, por outro lado tal situação poderia favorecer que as fêmeas também fossem selecionadas para diferenciar os filhotes e compensassem investindo mais na prole extra-par, já que umas das explicações para PEP seria a busca por melhores genes, portanto os filhotes extra-par seriam mais valiosos para as fêmeas (KEMPENAERS; SHELDON, 1996). Caso as fêmeas não consigam compensar a redução do cuidado paternal, por ocuparem territórios de baixa qualidade, elas tendem a se envolver menos em cópulas extra-par (GOWATY, 1996).

Apesar da pequena amostra (Fig. 2) é possível perceber que nas espécies que apresentaram PEP, não houve diferença significativa entre os genitores na taxa de alimentação dos ninhos, sendo que os machos dessas espécies alimentam os filhotes com frequência maior do que as fêmeas. Tal situação pode sugerir que os machos não conseguem detectar a atividade extra-par de suas companheiras e ambos não conseguem diferenciar diretamente os filhotes, consequentemente, qualquer diminuição do investimento na alimentação traria prejuízos diretos ao sucesso reprodutivo do par.

Nas espécies monogâmicas *S. sula* e *F. minor*, que assim como outras aves pelágicas costumam percorrer grandes distâncias entre a colônia reprodutiva e o local de forrageamento, a taxa de alimentação dos filhotes é em média uma vez ao dia (RICKLEFS, 1983). Para Westneat e colaboradores (1990) o tempo gasto no deslocamento para forragear pode ser considerado como um indício do valor do cuidado

paternal, assim espécies que precisam percorrer médias ou longas distâncias do ninho tendem a investir mais no cuidado da prole do que em atividades extrapar.

Diferenças significativas na maneira como cada sexo contribui nas tarefas parentais podem surgir devido ao dimorfismo sexual (QUINN, 1990). Pela hipótese da divisão do trabalho machos e fêmeas desempenham diferentes papéis no cuidado parental ou compartilham essas atividades desproporcionalmente, dessa forma a seleção natural agiria diferentemente em cada sexo de modo a produzir tamanhos corporais adequados as suas funções específicas (GUERRA; DRUMMOND, 1995). Nas espécies monogâmicas estudadas somente em *S. sula*, que possui um leve padrão de reversão no dimorfismo sexual, houve equilíbrio na execução das atividades parentais, fato este encontrado também em outras espécies de aves marinhas (WEIMERSKIRCH et al., 2006). Nas outras espécies a divisão do trabalho foi assimétrica, porém não houve correlação com o grau de dimorfismo apresentado. A divisão benéfica das tarefas parentais pode ter evoluído depois que o dimorfismo no tamanho surgiu por outras razões como seleção sexual ou redução da competição intersexual por alimento (QUINN, 1990).

Considerações finais

Além da pequena quantidade de estudos publicados a realização de análises comparativas, utilizando espécies tropicais, possui outro dificultador: a maioria das pesquisas objetiva apenas o conhecimento do sistema de acasalamento genético de determinada espécie, não havendo estudos correspondentes sobre o comportamento reprodutivo e cuidado parental. Devido a grande variação ecológica encontrada nos trópicos seria importante conhecer de que forma essas espécies interagem com o ambiente e como essa relação afeta o comportamento reprodutivo como um todo.

Referências Bibliográficas

ARNOLD, K. E.; OWENS, IAN P F. Extra-pair paternity and egg dumping in birds: life history, parental care and the risk of retaliation. **Proc. R. Soc. Lond. B**, v. 269, n. 1497, p. 1263-1269, 2002.

- BAIÃO, P. C.; PARKER, P. G. No evidence of extra-pair fertilization in red-footed boobies (*Sula sula*). **Waterbirds**, v. 32, n. 1, p. 179-182, 2009.
- CARVALHO, C. B. V.; MACEDO, R. H.; GRAVES, J. A. Breeding strategies of a socially monogamous neotropical passerine: extra-pair fertilizations, behavior, and morphology. **The Condor**, v. 108, n. 3, p. 579-590. BioOne, 2006.
- COCKBURN, A. Prevalence of different modes of parental care in birds. **Proc. R. Soc. B**, v. 273, p. 1375-83, 2006.
- CRESSWELL, W.; HOLT, S.; REID, J. M.; WHITFIELD, D. P.; MELLANBY, R. J. Do energetic demands constrain incubation scheduling in a biparental species? **Behavioral Ecology**, v. 14, n. 1, p. 97-102, 2003.
- DEARBORN, D. C. Body condition and retaliation in the parental effort decisions of incubating great frigatebirds (*Fregata minor*). , v. 12, n. 2, p. 200-206, 1996.
- DEARBORN, D. C.; ANDERS, A. D.; PARKER, P. G. Sexual dimorphism, extrapair fertilizations, and operational sex ratio in great frigatebirds (*Fregata minor*). **Behavioral Ecology**, v. 12, n. 6, p. 746-752, 2001.
- DELAY, LS; FAABORG, J.; NARANJO, J.; PAZ, S. Paternal care in the cooperatively polyandrous Galapagos hawk. **The Condor**, v. 98, p. 300-311, 1996.
- DUNN, P. O.; WHITTINGHAM, L. A; PITCHER, T. E. Mating systems, sperm competition, and the evolution of sexual dimorphism in birds. **Evolution**, v. 55, n. 1, p. 161-75, 2001.
- DYRCZ, A. Breeding biology of the Mangrove Swallow *Tachycineta albilinea* and the Grey-breasted Martin *Progne chalybea* at Barro Colorado Island, Panama. **Ibis**, v. 126, n. 1, p. 59-66, 1984.
- EMLEN, S. T.; ORING, L. W. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. **Science**, v. 197, p. 215-223, 1977.
- FAABORG, J.; PARKER, P.; DELAY, L; VRIES, T. Confirmation of cooperative polyandry in the Galapagos hawk (*Buteo galapagoensis*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 36, n. 2, p. 83-90, 1995.
- FLEISCHER, R.; TARR, C.; PRATT, T. Genetic structure and mating system in the palila, an endangered Hawaiian honeycreeper, as assessed by DNA fingerprinting. **Molecular Ecology**, v. 3, n. 4, p. 383-392. Wiley Online Library, 1994.
- GALVAN, I.; SANZ, J. J. Mate-feeding has evolved as a compensatory energetic strategy that affects breeding success in birds. **Behavioral Ecology**, v. 22, n. 5, p. 1088-1095, 2011.
- GILL, F. B. **Ornithology**. Third ed. New York.: W. H. Freeman and Company, 2007.

GONZALEZ-VOYER, A.; KOLM, N. Parental care and investment. **Encyclopedia of life sciences (eLS)**, 2010.

GOWATY, P. A. Battles of the sexes and origins of monogamy. In: J. M. Black (Ed.); **Partnerships in Birds: The Study of Monogamy**. p. 21-52. Oxford University Press, 1996.

GOYMANN, W.; WITTENZELLNER, A.; WINGFIELD, J. C. Competing females and caring males. polyandry and sex-role reversal in african black coucals, *Centropus grillii*. **Ethology**, v. 110, n. 10, p. 807-823, 2004.

GUERRA, M.; DRUMMOND, H. Reversed sexual size dimorphism and parental care: Minimal division of labour in the blue-footed booby. **Behaviour**, v. 132, p. 479-496, 1995.

HARRISON, F.; BARTA, Z.; CUTHILL, I.; SZÉKELY, T. How is sexual conflict over parental care resolved? A meta-analysis. **Journal of evolutionary biology**, v. 22, n. 9, p. 1800-12, 2009.

JOHNSON, K.; BURLEY, N. T. Mating tactics and mating systems of birds. (P G Parker e N T Burley, Eds.) **Ornithological Monographs**, n. 49, p. 21-60. American Ornithologists' Union, 1998.

JONES, D. N. Construction and maintenance of the incubation mounds of the australian brush-turkey *Alectura lathami*. **Emu**, p. 210-218, 1988.

KEMPENAERS, B.; SHELDON, B. Why do male birds not discriminate between their own and extra-pair offspring? **Animal Behaviour**, n. 51, p. 1165-1173, 1996.

KETTERSON, E.; NOLAN JR., VAL. Male parental behavior in birds. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 25, p. 601-628, 1994.

KIRKPATRICK, M.; RYAN, M. J. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. **Nature**, v. 350, n. 6313, p. 33-38. Nature Publishing Group, 1991.

KOKKO, H. Cuckoldry and the stability of biparental care. **Ecology Letters**, v. 2, n. 4, p. 247-255, 1999.

KOKKO, HANNA; JENNIONS, M. D. Parental investment, sexual selection and sex ratios. **Journal of evolutionary biology**, v. 21, n. 4, p. 919-48, 2008.

LAGARDE, F.; LORMÉE, H.; CORRE, M. L. Parental care in frigatebirds: a comparison between two sympatric species. **Rev Ecol (Terre Vie)**, v. 59, 2004.

LANDE, R. Sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in polygenic characters. **Evolution**, v. 34, n. 2, p. 292-305. JSTOR, 1980.

MACEDO, R.; KARUBIAN, J. Extrapair paternity and sexual selection in socially monogamous birds: are tropical birds different? **The Auk**, v. 125, n. 4, p. 769-777, 2008.

MAGRATH, M. J. L.; KOMDEUR, J. Is male care compromised by additional mating opportunity? **Trends in Ecology e Evolution**, v. 18, n. 8, p. 424-430, 2003.

MARCONDES-MACHADO, L. O. Comportamento reprodutivo de *Volatinia jacarina jacarina* (Linnaeus, 1766) em cativeiro (Passeres, Emberizidae). **Rev. Bras. Zool**, v. 4, n. 4, p. 319-330, 1988.

MARTIN, T. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. **Annual review of ecology and systematics**, v. 18, p. 453-87, 1987.

MAURER, G; DOUBLE, M. C.; MILENKAYA, O.; SÜSSER, M.; MAGRATH, R. D. Breaking the rules: sex roles and genetic mating system of the pheasant coucal. **Oecologia**, v. 167, n. 2, p. 413-425, 2011.

MAURER, GOLO. Who Cares? males provide most parental care in a monogamous nesting cuckoo. **Ethology**, v. 114, n. 6, p. 540-547, 2008.

MCDONALD, P. G. Selection on body size in a raptor with pronounced reversed sexual size dimorphism: are bigger females better? **Behavioral Ecology**, v. 16, n. 1, p. 48-56, 2004.

MEDEIROS, C.; ALVES, M. A. S. Aspectos evolutivos e ecológicos do cuidado parental em aves: publicações em ambientes temperados e tropicais. **Oecologia Australis**, v. 14, n. 04, p. 856-874, 2010.

MOLLER, A. P. Male parental care, female reproductive success, and extrapair paternity. **Behavioral Ecology**, v. 11, n. 2, p. 161-168, 2000.

MOLLER, A. P.; CUERVO, J. J. The evolution of paternity and paternal care in birds. **Behavioral Ecology**, v. 11, n. 5, p. 472-485, 2000.

MOORE, O. R.; STUTCHBURY, BRIDGET J M; QUINN, J. S. Extrapair mating system of an asynchronously breeding tropical songbird: the mangrove swallow. **The Auk**, v. 116, n. 4, p. 1039-1046, 1999.

MUCK, C.; KEMPENAERS, B.; KUHN, S.; VALCU, M.; GOYMANN, W. Paternity in the classical polyandrous black coucal (*Centropus grillii*)--a cuckoo accepting cuckoldry? **Behavioral Ecology**, v. 20, n. 6, p. 1185-1193, 2009.

NELSON, J. The breeding ecology of the Red-footed Booby in the Galapagos. **The Journal of Animal Ecology**, v. 38, n. 1, p. 181-198, 1969.

NEUDORF, D. L. H. Extrapair paternity in birds: understanding variation among species. **The Auk**, v. 121, n. 2, p. 302-307, 2004.

OLSON, V. A.; LIKER, A.; FRECKLETON, R. P.; SZÉKELY, T. Parental conflict in birds: comparative analyses of offspring development, ecology and mating opportunities. **Proc. R. Soc. B**, v. 275, n. 1632, p. 301-307, 2008.

OWENS, I P F; HARTLEY, I. R. Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? **Proc. R. Soc. Lond. B**, v. 265, n. 1394, p. 397-407. The Royal Society, 1998.

PAYNE, R. Sexual selection, lek and arena behavior, and sexual size dimorphism in birds. (R. B. Payne, Ed.) **Ornithological Monographs**, v. 33, p. 52. Washington, D.C.: American Ornithologists' Union, 1984.

PLETSCHET, S. M.; KELLY, J. F. Breeding biology and nesting success of Palila. **The Condor**, v. 92, n. 4, p. 1012-1021, 1990.

QUINN, J. Sexual size dimorphism and parental care patterns in a monomorphic and a dimorphic larid. **The Auk**, v. 107, p. 260-274, 1990.

RICKLEFS, R. E. Some considerations on the reproductive energetics of pelagic seabirds. **Studies in Avian Biology**, v. 8, p. 84-94, 1983.

SCHWAGMEYER, P.; CLAIR, R. S.; MOODIE, J. et al. Species differences in male parental care in birds: a reexamination of correlates with paternity. **The Auk**, v. 116, n. 2, p. 487-503, 1999.

SMITH, S. M. Demand behavior: a new interpretation of courtship feeding. **Condor**, v. 82, p. 291-295, 1980.

STEIN, L. R.; OH, K. P.; BADYAEV, A. V. Fitness consequences of male provisioning of incubating females in a desert passerine bird. **Journal of Ornithology**, v. 151, n. 1, p. 227-233, 2009.

STUTCHBURY, B J M; MORTON, E S; PIPER, W. H. Extra-pair mating system of a synchronously breeding tropical songbird. **Journal of Avian Biology**, v. 29, n. 1, p. 72-78. JSTOR, 1998.

STUTCHBURY, B J M; MORTON, E S. Recent advances in the behavioral ecology of tropical birds. **The Wilson Journal of Ornithology**, v. 120, n. 1, p. 26-37. The Wilson Ornithological Society, 2008.

STUTCHBURY, BRIDGET J. M.; NEUDORF, D. L. H. Female control, breeding synchrony, and the evolution of extra-pair mating systems. **Avian Reproductive Tactics: Female and Male Perspectives**. p.103-121. American Ornithologists' Union, 1998.

STUTCHBURY, B.; MORTON, EUGENE S. Why are tropical birds interesting? **Behavioral ecology of tropical birds**. p.1-8. London, United Kingdom: Academic Press, 2001.

SZÉKELY, TAMÁS; WEBB, J. N.; CUTHILL, I. C. Mating patterns, sexual selection and parental care: an integrative approach. In: M. Apollonio; M. Festa-Bianchet; D. Mainardi (Eds.); **Vertebrate Mating Systems**. p.194-223. World Science Press, London, 2000.

TRIVERS, R. Parental investment and sexual selection. In: B. CAMPBELL (Ed.); **Sexual selection and the descent of man 1871-1971**. p.139–179. Aldine Press, Chicago, 1972.

VERNER, J. Nesting activities of the Red-footed Booby in British Honduras. **The Auk**, v. 78, n. 4, p. 573-594, 1961.

VRIES, T. J. D. The breeding biology of the Galapagos Hawk, *Buteo galapagoensis*. **Le Gerfaut**, v. 65, p. 29 -58, 1975.

WEBSTER, M. S.; TARVIN, K. A.; TUTTLE, E. M.; PRUETT-JONES, S. Promiscuity drives sexual selection in a socially monogamous bird. **Evolution**, v. 61, p. 2205-2011, 2007.

WEIMERSKIRCH, H.; CORRE, M. L.; ROPERT-COUDERT, Y.; KATO, A.; MARSAC, F. Sex-specific foraging behaviour in a seabird with reversed sexual dimorphism: the red footed booby. **Oecologia**, v. 146, p. 681-691, 2006.

WESTNEAT, D. F.; SHERMAN, P. W.; MORTON, M. L. The ecology and evolution of extra-pair copulations in birds. **Current Ornithology**. PowerD ed., p.331–369. New York.: Plenum Press, 1990.

WHITTINGHAM, L. A.; DUNN, P. O. Effects of extra-pair and within-pair reproductive success on the opportunity for selection in birds. **Behavioral Ecology**, v. 16, n. 1, p. 138-144, 2004.

WINK, M.; DYRCZ, A. Mating systems in birds: a review of molecular studies. **Acta Ornithologica**, v. 34, n. 2, p. 91-109, 1999.

Apêndice – Descrição do sistema de acasalamento, cuidado parental e grau de dimorfismo sexual.

Espécie	Sistema de acasalamento	PEP	Incubação		Alimentação dos filhotes		Dimorfismo sexual
			Investimento parental	Investimento parental	Taxa de visitação paternal	Taxa de visitação maternal	
<i>Buteo galapagoensis</i> ^{1,2,3}	Poliandria cooperativa	0.00%	Compartilhada	8.37	-	1	
<i>Loxioides bailliei</i> ^{4,5}	Socialmente monogâmicos	0.00%	Somente a fêmea incubadora	0.66	1.13	2	
<i>Sula sula</i> ^{6,7,8}	Socialmente monogâmicos	0.00%	Compartilhada	-	-	1	
<i>Fregata minor</i> ^{9,10}	Socialmente monogâmicos	1.10%	Compartilhada	0.02	0.16	5	
<i>Centropus grillii</i> ^{11,12}	Poliandria clássica	14.20%	Somente o macho incubador	3.55	0.09	0	
<i>Tachycineta albilinea</i> ^{13,14}	Socialmente monogâmicos	15.00%	Somente a fêmea incubadora	11.35	6.80	0	
<i>Centropus phasianinus</i> ^{15,16}	Socialmente monogâmicos	18.60%	Somente o macho incubador	2.70	0.70	1	
<i>Volatinia jacarina</i> ^{17,18,19}	Socialmente monogâmicos	50.00%	Somente a fêmea incubadora	0.99	-	4	

Referências: (1) FAABORG et al., 1995, (2) DELAY et al., 1996, (3) VRIES, 1975, (4) FLEISCHER et al., 1994, (5) PLETSCHET; KELLY, 1990, (6) BAIÃO; PARKER, 2009, (7) VERNER, 1961, (8) NELSON, 1969, (9) DEARBORN et al., 2001, (10) LAGARDE et al., 2004, (11) MUCK et al., 2009, (12) GOYMAN et al., 2004, (13) MOORE et al., 1999, (14) DYRCZ, 1984, (15) MAURER et al., 2011, (16) MAURER, 2008, (17) CARVALHO et al., 2006, (18) MARCONDES-MACHADO, 1988, (19) DIAS, comunicação pessoal.